



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

REDES DE INTERACCIÓN ABEJA-PLANTA EN SITIOS CON
DISTINTO GRADO DE DISTURBIO EN ZONAS SECAS DE
QUERÉTARO, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. MAGDA PAOLA ARGUETA GUZMÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

CO-TUTOR: DR. ZENÓN CANO-SANTANA

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: DR. RICARDO AYALA BARAJAS

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

REDES DE INTERACCIÓN ABEJA-PLANTA EN SITIOS CON
DISTINTO GRADO DE DISTURBIO EN ZONAS SECAS DE
QUERÉTARO, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. MAGDA PAOLA ARGUETA GUZMÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

CO-TUTOR: DR. ZENÓN CANO-SANTANA

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: DR. RICARDO AYALA BARAJAS

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/646/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de julio de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **ARGUETA GUZMÁN MAGDA PAOLA** con número de cuenta **516011543** con la tesis titulada "**Redes de interacción abeja-planta en sitios con distinto grado de disturbio en zonas secas de Querétaro, México**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA**:

Presidente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DR. ZENÓN CANO SANTANA
Secretario: DR. RICARDO AYALA BARAJAS
Suplente: DR. ISMAEL ALEJANDRO HINOJOSA DÍAZ
Suplente: DRA. LETICIA RÍOS CASANOVA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 11 de octubre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos Institucionales

A la **Universidad Nacional Autónoma de México**, a la Facultad de Ciencias y al Posgrado en Ciencias Biológicas.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** por la beca otorgada para la realización de estudios de Maestría como parte del Programa Nacional de Posgrados de Calidad.

Al **Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado** de la UNAM por el soporte económico recibido para asistir al Congreso número 101 de la Sociedad Americana de Ecología celebrado en agosto de 2016 en Fort Lauderdale, Florida, E.U.A.

A mi **Tutor Principal**, el Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa por su irremplazable apoyo, motivación y comprensión en mi proceso de formación.

A mi **Co-Tutor**, el Dr. Zenón Cano Santana por siempre recibirme con las puertas abiertas en su laboratorio, por integrarme a su grupo de trabajo y por guiarme a lo largo de mis estudios.

A mi **Comité Tutor**, el Dr. Ricardo Ayala Barajas por su entusiasta y valiosa participación no solo en el desarrollo de mi tesis, sino también en otros aspectos fundamentales de mi formación.

Agradecimientos Personales

Al **Pueblo Mexicano** que hace posible la existencia de Educación Pública de calidad a nivel Posgrado.

A **Mis Padres** por su inconmensurable amor, apoyo y comprensión a lo largo de mi existencia. Por enseñarme que lo importante no es llegar sino saber permanecer.

A **Mi Hermana** que es mi mayor motivo y deseo por superarme. Darte un buen ejemplo es mi meta final en esta vida, chiquita mía.

A **Mis Abuelos** que con su tesón y esfuerzo me enseñaron a nunca rendirme a pesar de las adversidades, a luchar por un mejor futuro y a valorar nuestro trabajo.

A **Mis Amigos** MaFer, Edday, Diego, Mónica, Mauricio y Midory por acompañarme y cobijarme sin dudarlo nunca y sobretodo por hacerme parte de su vida creando una nueva familia.

A **Mis Ayudantes de Campo** por su valioso esfuerzo en la colecta de datos, por las horas de música y buenos ratos en carretera. En especial al Biól. Abraham Cruz, que estuvo presente en todas y cada una de las salidas de este trabajo.

A la **Dra. Ma. del Carmen Mandujano Sánchez** por dirigirme en este camino como si fuera su alumna, con todo el cariño y pasión que la caracterizan por los ambientes áridos y las cactáceas.

Al **M. en C. Iván Castellanos Vargas** que se convirtió en un amigo mío a lo largo de este trabajo. Profesor, sus consejos, preguntas, compañía y sugerencias han contribuido sin duda alguna a enriquecer mi formación.

A mi **Jurado de Examen**, integrado por la Dra. Ek del Val de Gortari, la Dra. Leticia Ríos Casanova y el Dr. Ismael Hinojosa Díaz, por las sugerencias y correcciones hechas a este trabajo. Sus comentarios fueron de gran ayuda para mejorar mi tesis y hacerla más comprensible. Traté de seguirlos al pie de la letra, por lo que las imperfecciones que en este documento persisten son solo mías.

Índice general

1. Introducción	1
1.1. El estudio de las interacciones ecológicas	1
1.2. Las abejas	4
1.2.1. Características principales	4
1.2.2. Importancia, diversidad y estacionalidad	6
1.3. El disturbio en ecología	7
1.3.1. Las comunidades de abejas frente al disturbio	9
1.3.2. El disturbio en el semidesierto queretano-hidalguense	11
2. Justificación	13
3. Objetivos	14
4. Antecedentes	15
5. Hipótesis	17
6. Métodos	18
6.1. Área de estudio	18
6.2. Muestreo de interacciones abeja-planta	19
6.3. Medición del disturbio	20
6.4. Identificación taxonómica	21
6.5. Estructura de la comunidad de abejas interactuantes	21
6.6. Análisis de las interacciones abeja-planta	22
6.7. Asociación de las interacciones abeja-planta con el nivel de disturbio por localidad	24
7. Resultados	25
7.1. El disturbio	25
7.2. Comunidad de abejas interactuantes con la flora del semidesierto queretano	27
7.2.1. Red de interacciones abeja-planta del semidesierto queretano: Especies núcleo de la comunidad	27
7.2.2. Temporalidad y estacionalidad de la red de interacciones abeja-planta del semidesierto queretano	31
7.3. El papel del disturbio en las interacciones abeja-planta del semidesierto queretano	45
7.4. Implicaciones ecológicas de la extinción de las especies núcleo	46
8. Discusión	52
8.1. El gradiente de disturbio en el semidesierto queretano	53
8.2. Estructura de las interacciones abeja-planta y su relación con el disturbio	54

8.3. La estacionalidad y las interacciones planta-abeja	59
9. Conclusiones	61
10. Bibliografía	62

Resumen

Las interacciones abeja-planta dependen de varios factores tales como la variabilidad en los recursos, la variación ambiental y la fenología tanto de las plantas como de las abejas. En zonas áridas el principal factor que condiciona estas interacciones es la disponibilidad de agua. En esta tesis se evaluaron las interacciones abeja-planta en sitios con diferente grado de disturbio con el objetivo de conocer el papel ecológico de este factor sobre las interacciones. Además, se estudió el impacto de la estacionalidad sobre el recambio taxonómico y sus consecuencias ecológicas en las interacciones abeja-planta. Las interacciones estudiadas conforman un sistema generalista que no mostró estar asociado al grado de disturbio. Contrario a lo anterior, las interacciones abeja-planta son altamente dinámicas entre una temporada estacional y otra, lo cual produce patrones de interacción diferentes con propiedades ecológicas distintas. Las interacciones presentan mayor estabilidad y robustez en la estación lluviosa en comparación con la estación seca. Se identificó a *Echinocactus platyacanthus* y a *Senna wislizeni* var. *painteri* como las plantas que concentran la mayor frecuencia de interacciones de diferentes especies de abejas y se sugiere la incorporación del papel ecológico de estas especies como criterio para la asignación de categorías de protección en la NOM-059.

Abstract

The stability of plant pollinator interactions depends on several factors such as variability in resources, environmental variation, disturbance, population dynamics of both the plant and the pollinator populations. The main factor that shapes plant pollinator interactions in arid environments is water availability. Secondary factors such as disturbance can affect plant pollinator interactions in ways that are not always clear. We analyze the topological structure of bee-plant interactions along a disturbance gradient in a semi-arid site of the southern Chihuahuan desert. From October 2015 to July 2016, quarterly visits were made to the study site in order to record the bee-plant interactions and assess the variation of the interaction structure. The data obtained were analyzed within the mutualistic network approach and measurements were obtained on the ecological robustness of these interactions, the taxonomic and topological replacement of the interactions between seasons and the core species for the permanence of the bee-plant network interactions. A total of 950 bees were collected in five families, eight genera and 32 species, almost one third of the recorded for the Querétaro state. The associated plants were 23 species, mainly of the family Cactaceae. We found that the taxonomic turnover of bees and plants between seasons produce a significant variation in the structure and assembly of the interactions, promoting a more complex and robust interaction system in the rainy season. We did not find statistical evidence to associate the disturbance degree with plant-bee interactions. The plants identified as a core species for the permanence of the system were *Echinocactus platyacanthus*, *Opuntia stenopetala*, *Senna wislizeni* var. *painteri* and *Cylindropuntia imbricata*, while the core bees were *Lasioglossum* sp. 1, *Apis mellifera*, *Diadasia rinconis* and *Augochlorella pomoniella*. It is suggested to evaluate the functional role of the invasive bee *Apis mellifera* in the studied community.

Introducción

1.1. El estudio de las interacciones ecológicas

Aunque el estudio de las interacciones bióticas no es un tema reciente en ecología (Elton, 1927; Lindeman, 1942; Odum, 1956), el auge de trabajos sobre sus propiedades y características estructurales corresponde a inicios del presente siglo (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte y Jordano, 2007, 2014; Krishna *et al.*, 2008). La teoría de redes complejas es útil en diversas líneas dentro de la ecología, desde estudios de variación genética intra-poblacional hasta el análisis de las interacciones mutualistas y antagonistas dentro de una comunidad (Bascompte y Jordano, 2014).

Una red de interacciones es un conjunto de muchos nodos conectados que interactúan de alguna forma (Tabla 1.1). En ecología, dichos nodos pueden ser especies de diferentes niveles tróficos o parches intra-poblacionales de una misma especie (Jordano *et al.*, 2009). Durante la mayor parte del siglo pasado la ecología enfocó sus esfuerzos al estudio de las interacciones antagónicas, principalmente la competencia a nivel poblacional (Boer, 1980; Roughgarden, 1893), que ha dado como resultado una amplia gama de modelos e hipótesis poblacionales (Gause, 1932; Hardin, 1960; Moll y Brown, 2008), pero con poco conocimiento del papel de otro tipo de interacciones en el ensamblaje de las comunidades. Recientemente resaltan los trabajos de redes de interacción de polinizadores, dispersores de semillas y asociaciones de micorrizas como los principales tipos de mutualismos en los que se han detectado patrones de interacciones que confieren estabilidad ecológica a este tipo de sistemas (Bascompte y Jordano, 2014). Los patrones más estudiados son el anidamiento y la modularidad. El primero implica la existencia de un núcleo de especies generalistas en la red y cuya

Table 1.1 Características principales de una red de interacciones ecológicas de acuerdo con Dáttilo et al. (2013) y Bascompte y Jordano (2014).

Índice	Definición
Nivel de distribución	Distribución de frecuencias del número de interacciones por especie
Solape de nicho	Similitud en el patrón de interacciones entre las especies del mismo nivel de la red
Pendiente de extinción	Sensibilidad de un nivel trófico a la extinción de especies del otro nivel
Robustez	Estabilidad del sistema frente a extinciones secundarias
Conectividad	Proporción de interacciones observadas respecto al total de interacciones posibles
Anidamiento	Patrón de interacciones que se da cuando las especies generalistas y especialistas de un nivel trófico interactúan solo con las especies generalistas del otro nivel. Esto produce un núcleo de generalistas que interactúan con el resto de las especies en el otro nivel
Modularidad	Patrón de interacciones en el que se forman subgrupos de especies que interactúan con mayor frecuencia dentro de ellos que con el resto de la red.
Asimetría de las interacciones	Describe la desviación en el grado de distribución de las interacciones entre especies
Índice de especialización	Índice que calcula el grado de especialización de toda la red en general
Especies núcleo de la comunidad	Especies cuya extinción de sus interacciones supone un grave riesgo para la permanencia del sistema

importancia recae en aumentar la redundancia ecológica del sistema, mientras que el segundo es la formación de subconjuntos de la red que interactúan con mayor frecuencia dentro de ellos que con el resto de las especies (Bascompte y Jordano, 2014). El estudio de las redes de interacción a nivel comunitario permiten identificar la existencia, o no, de la redundancia funcional, propiedad emergente que supone mayor resiliencia a la pérdida de especies del otro nivel trófico (Steffan-Dewenter *et al.*, 2006). El uso de la teoría de redes en interacciones interespecíficas ha permitido reconocer a las especies núcleo como aquéllas que tienen mayor número de interacciones en relación con otras especies del mismo nivel trófico, a diferencia de las especies periféricas, que presentan pocas interacciones con otras especies en la red (Dáttilo *et al.*, 2013). Generalmente las especies núcleo son fundamentales para la permanencia de la red ya que conforman el patrón de anidamiento, sin embargo en casos de especialización extrema en un sistema, la función de algunas especies periféricas pueden ser irremplazable.

Las redes de interacción ecológica se pueden representar de dos formas: como redes unimodales o como redes bimodales. En las redes unimodales los nodos pueden interactuar entre sí sin importar su nivel trófico, mientras que en redes bimodales únicamente existen dos niveles tróficos que interactúan entre sí pero no dentro de ellos (Borgatti y Everett, 1997; Newman, 2006). Este último modelo es el que comúnmente se usa para el estudio de interacciones planta-animal, por ejemplo, en redes de visitantes florales de una comunidad vegetal, en donde un grupo de nodos esta conformado por un nivel trófico superior al grupo de nodos conformado por las plantas (Jordano *et al.*, 2009).

Para analizar las interacciones ecológicas bajo la teoría de redes es necesario construir un arreglo matricial en el que se facilite la visualización de ciertos patrones que estructuran a las comunidades ecológicas y que después puede representarse con enlaces de presencia de interacciones (redes cualitativas), o con enlaces que reflejen la frecuencia de cada interacción (redes cuantitativas) entre los nodos involucrados (Bascompte y Jordano, 2014). El análisis de dicho arreglo matricial es de gran importancia ya que permite identificar patrones de redundancia ecológica y robustez de las comunidades frente a los disturbios, así como la evaluación de la estabilidad comunitaria a través de la simulación de escenarios de extinción, pues la ruptura en las interacciones es uno de los mecanismos que afecta en mayor medida a la adecuación de las especies de una comunidad (Biesmeijer *et al.*,

2006; Steffan-Dewenter *et al.*, 2006; Fischer y Lindenmayer, 2007; Spiesman e Inouye, 2013).

Los muestreos de las redes de interacción bajo un enfoque zoocéntrico suelen ser incompletos debido a que se centran en subredes derivadas del estudio de grupos específicos (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2009). El presente trabajo se centra en el estudio de las interacciones abeja-planta, sin embargo al no contemplar si la polinización se lleva a cabo de manera efectiva, las redes obtenidas deben considerarse únicamente de visitas florales. La medida de qué tan completa es la matriz de interacciones obtenida puede medirse con herramientas análogas a las utilizadas en el análisis de exhaustividad de especies muestreadas (Gotelli y Colwell, 2001; Jordano *et al.*, 2009).

1.2. Las abejas

Las abejas son insectos holometábolos que forman parte del Orden Hymenoptera, el cual diversificó en el Cretácico Temprano, hace 145 m.a. (Misof *et al.*, 2014). El fósil más antiguo de abeja que se conoce data de hace aproximadamente 100 m.a. (Poinar y Danforth, 2006), lo que sugiere que el desarrollo de las abejas fue simultáneo al auge de las angiospermas (Crepet *et al.*, 2004; Doyle, 2012). En la actualidad existen cerca de 20,000 especies de abejas en el mundo contenidas en siete familias: Apidae, Megachilidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae y Stenotritidae, esta última con una distribución restringida a Australia (Michener, 2007).

1.2.1. Características principales

Las abejas se caracterizan por la presencia de sedas plumosas o ramificadas sobre el cuerpo y por la presencia del ensanchamiento del basitarso posterior (Ayala *et al.*, 1996; Michener, 2007). Estos caracteres distinguen a las abejas como un grupo monofilético, dentro de la superfamilia Apoidea que también incluye a las avispas "esfecoides" (Michener, 2007). Algunas abejas cleptoparásitas tienen semejanzas superficiales con integrantes del grupo Aculeata (Ayala *et al.*, 1996). La principal diferencia conductual entre ambos grupos es la forma de obtención de alimentos, ya que la mayoría de las avispas son parasitoides o depredadoras de artrópodos, mientras que las abejas consumen recompensas florales. La presencia de aguijón en las hembras y la esclerotización de la genitalia

del macho es quizá la característica más obvia para distinguir entre sexos, sin embargo, en algunas especies el aguijón se encuentra reducido, por lo que es mejor realizar esta diferenciación a partir de la presencia de escopas en las hembras no cleptoparásitas, conjunto de sedas que generalmente se localiza en las patas traseras o el abdomen de las hembras donde el polen es acumulado de flor en flor (Michener 2007). El número de flagelómeros o el número de tergos metasomales expuestos es otra característica para diferenciar entre sexos. Los primeros son los segmentos que constituyen a las antenas más allá del escapo y pedicelo y los segundos son los segmentos visibles dorsalmente en los que se encuentra dividido el metasoma. Los machos casi siempre presentan 11 flagelómeros y siete tergos del metasoma expuestos o visibles, mientras que en la mayoría de las especies las hembras sólo tienen diez y seis, respectivamente (Michener, 2007; Wilson y Messinger, 2016).

Existe diferenciación entre la alimentación de los individuos adultos y la de los estadios inmaduros, pues aunque ambos consumen néctar, las larvas también ingieren polen que les es proporcionado por las hembras al aprovisionar los nidos (Michener, 2007). El alimento de las larvas puede estar enriquecido con aceites florales, una característica que se ha observado en la familia Melittidae y dentro de algunas tribus de la familia Apidae, además de que estos aceites pueden ser utilizados para recubrir las celdas larvales a manera de protección contra el agua e incluso como alimento para los adultos (Buchmann, 2003).

La mayoría de las abejas son solitarias, pues la socialidad se presenta en cuatro tribus de Apidae: Apini, Meliponini, Bombini y Ceratinini. La familia Halictidae contiene géneros representantes de la conducta comunal y cuasisocial y junto con las familias Megachilidae y Apidae incluyen a un número considerable de especies cleptoparásitas (Michener, 1974; Ayala *et al.*, 1996).

Las abejas presentan piezas bucales modificadas que les permiten succionar el néctar, así como diversas estructuras en sus extremidades y abdomen para acarrear el polen, pues aparte de las sedas plumosas, las tribus Meliponini, Bombini, Euglossini y Apini, de la familia Apidae, presentan una canastilla de polen en sus tibias posteriores, llamada corbícula (Noll, 2002). El tamaño de estos insectos oscila entre 2 y 39 mm de longitud, presentan gran variación de formas y colores (Michener, 2007) y una biomasa que va desde 1 mg hasta más de 1 g (Ayala *et al.*, 1996). Su historia de vida está estrechamente relacionada con sus hábitos de anidamiento (Noll, 2002), así como con la

cantidad de descendientes que dejan. Las abejas solitarias tienden a tener de 15 a 20 descendientes por hembra adulta en condiciones óptimas (Tepedino, 1979), cantidad baja comparada con otros invertebrados. La mayor parte de las especies solitarias excavan sus nidos en el suelo, mientras que el resto, principalmente las abejas sociales, anidan dentro de troncos, en oquedades, nidos abandonados de roedores, dentro de termiteros o en sitios expuestos (Michener, 1974; Finnamore y Michener, 1993).

1.2.2. Importancia, diversidad y estacionalidad

La polinización biótica es responsable de la producción de 35% de los alimentos humanos a nivel mundial (Klein *et al.*, 2007), proceso en el cual destacan las abejas debido a que al tener su cuerpo cubierto con sedas ramificadas que recogen los granos de polen (Michener, 2007), son exitosos polinizadores de cultivos (Tepedino, 1997; Kremen *et al.*, 2004; Klein *et al.*, 2007; Michener, 2007; Gallai *et al.*, 2009). Además de lo anterior, las abejas conforman un grupo importante para las sociedades humanas debido a que algunas especies son productoras de miel, propóleo, jalea real y cera (Ayala *et al.*, 1996; Quezada-Euán y Ayala, 2010).

El papel de las abejas en sistemas naturales es menos conocido. Aunque las zonas con vegetación tropical seca presentan una fauna rica en abejas (Ayala, 1988; Ayala *et al.*, 1996), la mayor diversidad se presenta en las zonas áridas y semiáridas del mundo, destacando Arizona y California, en Estados Unidos, donde se ha registrado el mayor número de especies (Messinger y Griswold, 2002; Minckley y Ascher, 2012). Contrario a lo observado para las plantas, las zonas tropicales húmedas son las que presentan menor riqueza específica de estos insectos (Buchmann y Nabhan, 1997; Michener, 2007).

La conjugación de las regiones Neotropical y Neártica en la república mexicana hace posible que existan cerca de 2,000 especies de abejas distribuidas en 153 géneros y seis familias, que ordenadas de mayor a menor según su número de especies en el país, son: Apidae, Andrenidae, Megachilidae, Halictidae, Colletidae y Melittidae (Ayala *et al.*, 1996, 1998). En las zonas áridas de América destacan por su abundancia la subfamilia Panurginae (Andrenidae), muy bien representada en zonas xéricas por el género *Perdita* (Michener *et al.*, 1994; Michener, 2007), además de las subfamilias Rophitinae (Halictidae), Osmiinae (Megachilidae) y la tribu Exomalopsini (Apidae: Apinae) (Ayala *et al.*, 1998).

Para el estado de Querétaro se tienen registradas 109 especies de abejas, contenidas en cinco

familias y 50 géneros; según la base de datos Discover Life (Ascher y Pickering, 2016).

La fenología de estos insectos esta estrechamente relacionada con la disponibilidad del recurso floral (Chiawo *et al.*, 2017) y de los espacios para anidar y completar su ciclo de vida (Potts *et al.*, 2005; Wojcik *et al.*, 2008). Se ha registrado una tendencia clara de máxima riqueza de especies de abejas en los meses con mayor precipitación y flores disponibles, principalmente de Apidae y Halictidae, mientras que en los meses más fríos o secos, el número de especies y su abundancia disminuye (Williams *et al.*, 2010; Kamke *et al.*, 2011; Munguia-Soto, 2016). Lo anterior implica una alta variación temporal y espacial en la estructura de las comunidades de estos insectos pertinente a considerar como parte de su monitoreo (Minckley *et al.*, 1999; Williams *et al.*, 2001). La variación en la temperatura también es un factor que afecta la abundancia de abejas a lo largo de las estaciones y los años (Bartomeus *et al.*, 2011), por lo que en sistemas altamente estacionales, como las zonas áridas, es común el alto recambio de especies entre la temporada lluviosa y la seca (Munguia-Soto, 2016).

1.3. El disturbio en ecología

En una comunidad biológica existen cuatro factores que afectan directamente su ensamblaje: las interacciones bióticas, las condiciones ambientales, los recursos disponibles y los disturbios (Valverde y Cano-Santana, 2005). Este último factor es relevante debido a que no sólo transforma la estructura de una comunidad, la disponibilidad de los recursos y el ambiente físico, sino también supone la renovación y creación de nuevos espacios para la colonización de individuos, moldeando así la historia de vida de las especies involucradas (Cooper, 1926; Sousa, 1984; Pickett y White, 1985).

Los disturbios se definen como eventos irregulares que causan cambios en la estructura de una comunidad, que funge como una presión selectiva al proveer de heterogeneidad espacio-temporal al medio físico (Sousa, 1984). La distinción entre los cambios producidos por un disturbio y los que no constituye un reto que se puede enfrentar realizando el reconocimiento objetivo de los componentes del disturbio (Pickett *et al.*, 1989). El primer tipo de cambios es denominado perturbación (Rykiel, 1985), cuyas características dependen de disturbios previos (Fukami, 2001), mientras que el segundo

Table 1.2 Características principales de los disturbios de acuerdo con Sousa (1984) y Pickett *et al.* (1985).

Característica	Definición
Disposición	Patrón espacial del área afectada por un disturbio, considerando sus características geográficas
Intensidad	Medida cuantitativa de la fuerza de un disturbio (<i>v. gr.</i> calor liberado por intervalo de tiempo en un incendio)
Severidad	Medida cuantitativa de los daños causados por la fuerza de un disturbio (<i>v. gr.</i> cantidad de biomasa removida)
Frecuencia	Es el número de eventos por unidad de tiempo. Puede expresarse como la probabilidad de ocurrencia en cierto intervalo de tiempo
Intervalo de retorno	Se refiere al tiempo existente entre un evento de disturbio y otro
Previsibilidad	Medida de la variación del tiempo ocurrido entre un disturbio y otro
Tasa de rotación	Tiempo medio necesario para que un disturbio ocurra en toda la zona
Tamaño	Área afectada de un sitio en relación con el área total de la zona

tipo de cambios es producto de otros procesos de regulación que se dan en los ecosistemas, como las cadenas tróficas. Los disturbios presentan características que los diferencian entre sí (ver Tabla 1.2), pues son eventos dinámicos en diferentes escenarios temporales y espaciales.

Con base en su origen, los disturbios pueden ser naturales o antropogénicos (Sousa, 1984), y de acuerdo con su frecuencia, pueden ser agudos o crónicos (Martorell y Peters, 2005). Actúan en todos los niveles de organización biológica, y afectan a sus propiedades emergentes (Rykiel, 1985). En ecología se han enfocado los esfuerzos al estudio de la relación existente entre el disturbio y la estructura de las comunidades, principalmente la diversidad, la abundancia y la riqueza de especies (Mackey y Currie, 2001; Miller *et al.*, 2011).

Grime (1973), Horn (1975), Connell (1978) y Huston (1979) fueron los primeros en señalar las relaciones existentes entre el disturbio, la coexistencia de especies y los patrones de diversidad dentro de las comunidades. Connell (1978) consolidó la *Hipótesis del disturbio intermedio*, al señalar qué

a niveles intermedios de intensidad o de frecuencia de los disturbios, la diversidad biológica alcanza su mayor valor debido a que las especies altamente competitivas pueden coexistir con el resto de las especies presentes. Dicho autor se apoya en los principios de la exclusión competitiva y propone que a niveles bajos de intensidad o frecuencia de disturbio, los competidores fuertes excluirán al resto de las especies de la comunidad, mientras que a niveles altos de disturbio la adecuación de la mayoría de las especies bajará drásticamente. A pesar de que existen otras teorías sobre la relación disturbio-diversidad (Miller *et al.*, 2011), ésta merece mención debido a que fue la primera en concebir a la comunidad como un ente dinámico cuyo equilibrio no es estático, lo que resulta en un continuo cambio de las condiciones que moldean la diversidad. El impacto de esta hipótesis ha sido tal que en la década de 1980 se consideró como la máxima hipótesis para explicar la diversidad en diferentes tipos de comunidades (Mackey y Currie, 2001).

La capacidad que tienen las comunidades de mantener su estructura y función ante los eventos de disturbio se llama resiliencia, una propiedad emergente que proviene de la redundancia funcional de las especies (Peterson *et al.*, 1998). La resiliencia puede modificarse a través de las interacciones que se presentan en la comunidad (Hagen *et al.*, 2012) y puede ayudar a contestar dos de las máximas preguntas en ecología: ¿cómo es que la diversidad biológica está relacionada con la funcionalidad ecológica?, y ¿cómo es que la complejidad de los sistemas biológicos está relacionada con la permanencia de las comunidades? (Peterson *et al.*, 1998). Debido al gran efecto negativo de la extinción de las interacciones mutualistas (Biesmeijer *et al.*, 2006) y a que los regímenes de disturbio se han alterado en los últimos años por el incremento global de temperatura (Emanuel, 2005; Westerling *et al.*, 2006), el estudio de la relación disturbio-interacciones se vuelve importante al proveer de información útil para el manejo y la conservación de las comunidades.

1.3.1. Las comunidades de abejas frente al disturbio

El contexto anterior explica la importancia de evaluar las comunidades de abejas frente a escenarios de disturbio crónico, ya que sus interacciones con las plantas se pueden pensar como herramienta para medir la resiliencia de las comunidades estudiadas (Brosi *et al.*, 2008), y así contribuir a entender el papel del disturbio sobre algunas de sus propiedades emergentes (Williams *et al.*, 2001).

Recientemente, la reducción de las poblaciones de abejas debido al efecto de los diferentes tipos de disturbio antropogénico ha sido documentado (Kearns *et al.*, 1998; Goulson *et al.*, 2008; Potts *et al.*, 2010), y se registra una estrecha relación entre esta crisis y la limitación por polen de la flora con reproducción sexual, que conduce a un efecto secundario en la disminución de diversas especies vegetales (Linder, 1998; Kremen *et al.*, 2004; Winfree *et al.*, 2009). Ejemplo de esto es el registro reciente de la pérdida paralela de especies vegetales y de sus abejas polinizadoras (Biesmeijer *et al.*, 2006).

Los principales disturbios antropogénicos a los que están sujetas las abejas son la intensificación de la agricultura, el pastoreo, los incendios, el uso de pesticidas y herbicidas, el desarrollo urbano, la pérdida y fragmentación del hábitat y la introducción de especies exóticas (Winfree *et al.*, 2007, 2009; Williams *et al.*, 2010). De los anteriores, se ha demostrado que la fragmentación y pérdida del hábitat afectan de forma negativa a la abundancia y riqueza de especies de abejas silvestres en comparación con las abejas domesticadas (Winfree *et al.*, 2009; Carman y Jenkins, 2016). Sin embargo, el efecto del disturbio sobre la estructura de la comunidad de estos insectos parece no mostrar una tendencia clara, pues también existen estudios en los que se ha encontrado mayor riqueza específica, diversidad y abundancia de abejas en los sitios con mayor nivel de disturbio (Liow *et al.*, 2001; Olalde-Estrada, 2015). Lo anterior sugiere que las abejas responden de manera diferencial a la frecuencia, intensidad y tipo del disturbio presente en las comunidades ecológicas y también al tipo de recurso afectado, como las zonas existentes para anidar o la disponibilidad del recurso floral (Williams *et al.*, 2010).

El efecto del disturbio sobre las zonas de anidamiento para las abejas ha mostrado tener una respuesta dependiente del tipo de comunidad donde habitan, ya que en selva tropical las abejas sociales son las más afectadas a la falta de espacios para construir su nido (Ricketts *et al.*, 2008), mientras que en bosques templados son las abejas solitarias las que presentan mayor sensibilidad a este fenómeno (Steffan-Dewenter *et al.*, 2006). Lo anterior puede deberse a que las abejas sociales de zonas tropicales usan árboles maduros para anidar, mientras que las de zonas templadas anidan en el suelo y por lo tanto son menos susceptibles a la pérdida de la cobertura vegetal (Osborne *et al.*, 2008). En cambio, el efecto del disturbio sobre la disponibilidad del recurso floral tiene consecuencias generalizadas sobre la comunidad de abejas, debido a que al modificarse la estructura de la comunidad

vegetal, se afecta la fuente de alimento para estos insectos, sin importar si son sociales o no (Hughes *et al.*, 2007).

1.3.2. El disturbio en el semidesierto queretano-hidalguense

El desierto Chihuahuense presenta una extensión de aproximadamente 507 000 km² (Hernández, 2006), ubicado a ambos lados de la frontera de México con Estados Unidos de América, abarcando desde el sur de Texas, Nuevo México y sureste de Arizona hasta el estado de Hidalgo. El desierto Chihuahuense se caracteriza por su gran riqueza de especies (Hoyt, 2002) y especialmente por ser centro de diversificación de la familia Cactaceae (Hernández y Godínez, 1994; Goettsch *et al.*, 2015), grupo representativo de la diversidad biológica de México (Hernández, 2006). Aproximadamente 35% de las plantas endémicas de esta familia deberían encontrarse bajo algún tipo de protección, pues son especies cuya distribución espacial es restringida a pequeñas porciones espaciales (Hernández y Godínez, 1994). Las amenazas principales para este grupo de plantas son el cambio de uso de suelo, principalmente para agricultura, el comercio ilegal de sus especies vegetales, la minería y el establecimiento de especies invasoras (Goettsch *et al.*, 2015).

De acuerdo con la distribución de las especies endémicas de la familia Cactaceae, el desierto Chihuahuense se divide en tres subregiones (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005): la subregión Principal, que es la más extensa; la subregión Este y la subregión Meridional. Esta última corresponde a la Zona Árida Queretano-Hidalgense (ZAQH) y se ubica separada espacialmente del resto del desierto (Hernández, 2006). La subregión Meridional es de gran importancia ecológica debido a que la mayoría de las especies de cactáceas que se encuentran amenazadas se distribuyen al sur del desierto Chihuahuense (Hernández y Bárcenas, 1996). Gran parte de la riqueza florística de la ZAQH no se encuentra protegida de manera legal, pese a la abundancia de endemismos, muchos de ellos en riesgo (Hernández-Magana *et al.*, 2012) y pese a la alta incidencia de núcleos de concentración de especies con alta restricción espacial en sus distribuciones geográficas (Hernández y Bárcenas, 1995, 1996; Sánchez *et al.*, 2006, 2008). Además, esta subregión presenta serios retos para su conservación (Hernández-Oria *et al.*, 2006) debido a la intensidad de las actividades humanas. El saqueo de las especies vegetales, la extracción de leña, la destrucción de biznagas (*Echinocactus* spp.) para la

Table 1.3 Valores de temperatura (mínimas y máximas) y precipitación observados de agosto de 2015 a julio de 2016 registrados en el Jardín Botánico de Cadereyta de Montes “Ing. Manuel González de Cosío”, Querétaro.

Variable	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul
Temperatura máxima (°C)	26.8	26.8	26.7	25.1	25.2	23.8	27.2	29.6	31.8	33	28.4	28.8
Temperatura mínima (°C)	8.3	6.6	6.4	5.1	2.4	-2.1	-1.9	0	5.8	8.1	9.8	11.3
Precipitación (mm)	22.4	12.7	14.7	1.5	2.5	1	0	14.2	15.5	36.3	57.7	43.7

alimentación de ganado y el cambio de uso de suelo, por ejemplo, para extracción minera, son las actividades humanas con mayor incidencia en la región (Hernández-Oria *et al.*, 2006).

La ZAQH, al igual que el resto de las zonas áridas, presenta una marcada estacionalidad debido a la fuerte variación en la precipitación promedio mensual (Tabla 1.3), de acuerdo con los datos consultados en la estación meteorológica del Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío” (CEA-CONCYTEQ, 2016). Lo anterior permite identificar dos estaciones con características ambientales muy diferentes: la temporada de secas y la temporada de lluvias.

Justificación

Las redes de interacción entre plantas y abejas han sido poco estudiadas en las zonas semidesérticas (Chacoff *et al.*, 2012). En México, el remanente sur del desierto Chihuahuense es particularmente interesante por su diversidad florística principalmente de catáceas. Sin embargo, este sitio enfrenta serios retos de conservación debido a la incidencia de las actividades humanas (Hernández-Oria *et al.*, 2006). A nivel mundial, los estudios señalan que el disturbio antropogénico disminuye tanto la abundancia como la riqueza de abejas silvestres (Winfrey *et al.*, 2009), lo que ocasiona un efecto negativo tras la pérdida de interacciones mutualistas en las comunidades (Biesmeijer *et al.*, 2006; Burkle *et al.*, 2013). El conocimiento de la variación de las redes de interacción abeja-planta en sitios con diferente nivel de disturbio dentro del semidesierto queretano daría elementos para poder entender cómo los factores de disturbio afectan la diversidad funcional.

Objetivos

El objetivo general de este trabajo es conocer la variación espacial y temporal de las redes de interacción abeja-planta en sitios con distinto nivel de disturbio en zonas secas de Querétaro, México. En tanto que los objetivos particulares son los siguientes:

- Conocer la variación espacial y temporal de la diversidad, riqueza y abundancia de abejas que interactúan con flores en esta región
- Determinar las características estructurales de las redes de interacción abeja-planta
- Identificar a las abejas y a las plantas núcleo en cada sitio y temporada bajo estudio

Antecedentes

- Johnson y Steiner (2000) señalan que las interacciones planta-polinizador tienden a ser generalistas en ecosistemas dominados por actividades humanas, mientras que en sistemas naturales el grado de especialización suele ser mayor. Esto se basa en que la redundancia ecológica favorece la permanencia de interacciones generalistas en un sistema sometido a actividades humanas, mientras que las interacciones especialistas presentan mayor probabilidad de desaparecer.
- Bascompte *et al.* (2003) investigaron las implicaciones ecológicas del anidamiento en interacciones de polinización. Este tipo de sistemas suele ser altamente anidado, lo que conduce a una mayor cohesión de las interacciones presentes, lo cual confiere al sistema robustez y resiliencia frente a condiciones adversas o disturbios. Esta característica se mantiene constante en interacciones mutualistas, sin importar el tipo de sistema estudiado.
- Olesen *et al.* (2007) estudiaron la formación de módulos en redes de polinización y su importancia ecológica. Los resultados señalan que las interacciones planta-polinizador pueden volverse modulares debido a la convergencia de características biológicas en las especies interactuantes, por lo que cada módulo puede considerarse una unidad coevolutiva. Además, el papel que desempeña cada especie en su respectivo módulo es diferente, pues existen especies altamente conectadas que crean enlaces entre los diferentes módulos de la red. La identificación de las especies que conectan entre módulos es fundamental para implementar estrategias de conservación efectivas. Esta propiedad se mantiene constante en interacciones mutualistas y tróficas.
- Almeida-Neto *et al.* (2008) propusieron un índice para detectar el anidamiento (*NODF*) en

interacciones ecológicas que reduce la probabilidad de cometer error estadístico tipo I.

- Dormann y Strauss (2013) definieron un algoritmo para la detección de módulos en redes cuantitativas de dos niveles tróficos (*Índice Q*) cuyo uso es ampliamente recomendado para redes de interacción ecológicas debido a que es más específico que los algoritmos existentes para datos cualitativos.
- Burkle *et al.* (2013) realizaron un meta-análisis de las características estructurales de las interacciones planta-polinizador a lo largo de 120 años. La pérdida del 50% de las especies de abejas y los desajustes fenológicos ocasionados por dichas extinciones contribuyeron en gran medida a la degradación de la calidad y la cantidad de los servicios de polinización, pues la carencia de estas abejas se tradujo en la eliminación de casi la mitad del total de interacciones.
- Carman y Jenkins (2016) compararon las interacciones abeja-planta en sitios con diferente grado de remoción de la cobertura vegetal. Encontraron que aunque la riqueza de abejas no decayó en los sitios con mayor disturbio, si hubo un decremento en el número de interacciones por especie de abeja en estos sitios, lo cual sugiere que el disturbio reduce el forrajeo de las abejas en términos de frecuencia de visitas florales.
- Lance *et al.* (2017) evaluaron el impacto de las fluctuaciones ambientales sobre la topología de las redes de interacción planta-insecto en un pastizal árido a través de la comparación de un año seco y un año lluvioso. Los resultados no mostraron cambios en el anidamiento y la modularidad entre ambos años, pero sí una diferencia en la conectividad relativa de la red, característica que fue mayor en el año seco. Además, la resiliencia a la pérdida de nodos de cualquiera de los dos niveles tróficos fue alta en ambos años.
- Chiawo *et al.* (2017) analizaron la relación entre la diversidad de abejas y la disponibilidad del recurso floral a través de los siguientes tipos de hábitats: Bosques naturales, sitios límite entre bosques y zonas perturbadas, campos de cultivo activos y campos de cultivo inactivos. Los resultados señalan que la diversidad de abejas decrece en los sitios con presencia de actividades humanas a medida que la distancia al bosque es mayor.

Hipótesis

En este trabajo se plantearon las siguientes hipótesis:

- De acuerdo con la hipótesis del disturbio intermedio propuesta por Connell (1978), se espera que la diversidad de abejas interactuantes sea mayor a niveles intermedios de disturbio.
- Debido a que el disturbio puede remover la cobertura vegetal (Sousa, 1984) y ésta provee de la principal fuente de alimento para las abejas (Michener, 2007), se espera encontrar redes de interacción con un menor número de interacciones promedio por especie en zonas con alto nivel de disturbio.
- Debido a la marcada estacionalidad en el sitio de estudio, se espera que el recambio taxonómico de las abejas y plantas genere cambios en la topología de la red de interacciones, como una mayor especialización en la temporada seca que en la lluviosa. Sin embargo, se espera que la resiliencia a las extinciones no presente cambios entre ambas estaciones.

Métodos

6.1. Área de estudio

La región del semidesierto queretano pertenece a la Provincia Florística Queretano-Hidalguesa (Rzedowski, 1978), y constituye la distribución extrema del sur del desierto Chihuahuense (Hernández y Bárcenas, 1995). Las formaciones geológicas son del Cretácico, principalmente representadas por rocas calizas sedimentarias (Zamudio *et al.*, 1992). El clima predominante es del subtipo semiseco-templado (BS_1KW) (w), con una precipitación media anual de 400-450 mm y la temperatura media anual de 16-18 ° (Zamudio *et al.*, 1992), mientras que la altitud promedio de las localidades varía entre 1452 y 1970 m.

Se estudiaron cinco comunidades localizadas en la Zona Árida de Querétaro, en el centro de México (Fig. 6.1a); tres de éstas, Las Ánimas, El Banco e Higuierillas, pertenecen al municipio de Cadereyta de Montes, mientras que las dos localidades restantes, Agua del Ángel y La Tinaja, se encuentran en el municipio de Peñamiller (Fig. 6.1b). Estos sitios de estudio se encuentran dentro del Cuadrante Tolimán, un lugar excepcional como núcleo de diversidad y endemismos dentro del desierto Chihuahuense (Hernandez-Oria *et al* 2007). Todas las localidades estudiadas comparten el tipo de vegetación matorral xerófilo con una dominancia fisonómica de *Larrea tridentata* Sessé & Moc. ex DCC. (Zygophyllaceae) y *Fouquieria splendens* Engelman (Fouquieriaceae).



(a) Ubicación del Estado de Querétaro en la República Mexicana.



(b) Ubicación de las localidades estudiadas dentro del municipio de Cadereyta y Peñamiller, Querétaro.

Figure 6.1 Localización de los sitios de estudio

6.2. Muestreo de interacciones abeja-planta

El muestreo de abejas consistió en recorrer un total de 150 m² en cada una de las cinco localidades estudiadas y, con ayuda de redes entomológicas de 30 cm de diámetro, se capturaron a las abejas asociadas a las plantas en floración con una altura máxima de 2 m, registrando la especie vegetal sobre la cual se capturaron. Cuando la identidad taxonómica de la planta se desconocía, se herborizó un ejemplar para su posterior determinación. A cada sitio se destinaron tres colectores y un día de muestreo durante los meses de octubre 2015 y enero de 2016 (correspondiente a la estación de secas) y mayo y julio de 2016 (correspondiente a la estación de lluvias). El horario de muestreo se dividió en tres etapas durante el día sin considerar el horario de verano: matutino (9-11 hrs), medio día (12-14 hrs) y vespertino (16-18 hrs). Lo anterior equivale a 18 horas de esfuerzo de colecta por sitio por mes. Con la finalidad de reducir el sesgo por sobre-colecta hacia plantas con floración abundante, se destinaron 20 min de colecta en cada etapa de muestreo por cada especie vegetal en floración. Una interacción abeja-planta se consideró válida para su registro cuando la abeja tocó partes sexuales de la flor, debido a que esto sugiere una posible actividad como polinizador (Chacoff *et al.*, 2012).

6.3. Medición del disturbio

En cada localidad seleccionada se ubicaron tres parcelas de 50×50 m, separadas al menos 100 m entre sí. En cada una de las parcelas se midió el disturbio crónico de acuerdo con el método de Martorell y Peters (2005). Se trazaron dos transectos de 50×2 m de ancho, perpendiculares entre sí, donde un transecto se diferencia del otro de acuerdo con su posición respecto a la pendiente. Sobre estos transectos se midieron 14 variables; (1) ganadería: (a) densidad de excretas de cabra u oveja (CBR), (b)* densidad de excretas de ganado mayor (GAN), (c) fracción de plantas ramoneadas (RAMO), (d) caminos ganaderos (CGAN), y (e) compactación de suelo por ganado (COMP), (2) actividades humanas: (a) fracción de plantas macheteadas (MC), (b) evidencia de incendio (INCE), (c)* cobertura de caminos humanos (CCHU), (d) cercanía a poblaciones (POBL), (e) adyacencia a núcleos de actividad (ADYA), y (f) cambio de uso del suelo (USOS) y (3) deterioro del hábitat: (a) erosión (EROS), (b) islas de vegetación (ISLA), y (C) superficie totalmente modificada (STOM). Las variables marcadas con un asterisco son aquellas que se midieron en el transecto paralelo a la pendiente del lugar. El valor obtenido para cada variable medida se integró en la siguiente fórmula propuesta por Hernández-Oria *et al.* (2006) para la zona del semidesierto queretano:

$$\begin{aligned} &3.41CABR - 1.31GAN + 27.62RAMO + 49.20CGAN - 1.03COMP \\ &+ 41.01MC + 0.12CCHU + 24.17POBL + 8.98ADYA + 8.98USOS \\ &- 0.49INCE + 26.94EROS + 17.97ISLA + 26.97STOM + 0.2 \end{aligned} \quad (6.1)$$

Conforme el disturbio es mayor, el índice arroja resultados más altos. Hernández-Oria *et al.* (2006) señalan que los valores de este índice van de cero puntos para sitios con nulo disturbio, hasta 100 para sitios con máximo grado de disturbio. La medición del disturbio crónico se realizó cada tres meses, comenzando en octubre de 2015 y finalizando en julio de 2016, acumulando 60 cruces en total, 12 por localidad estudiada.

6.4. Identificación taxonómica

Las abejas obtenidas se identificaron al nivel taxonómico más fino posible (especie y morfoespecie) con ayuda de las claves para géneros y subgéneros de Michener *et al.* (1994) y Michener (2007) y con la revisión de las claves para especie y separación a morfoespecie de Roberts (1973), McGinley (1986), Ayala (1988) y Coelho (2004). Además, se consultó al Dr. Ismael Hinojosa, especialista adscrito al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y al M. en C. Jorge Mérida, estudiante de doctorado del Colegio de la Frontera Sur, sede San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Las plantas herborizadas se determinaron con ayuda de las claves proporcionadas en Arreguín *et al.* (1997) y con la consulta de la Biól. María Fernanda Martínez, estudiante de maestría en el Herbario Nacional de México del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU).

Todos los análisis descritos a continuación se realizaron en la paquetería estadística R versión 3.3.1 (R Development Core Team, 2015), excepto cuando se indique.

6.5. Estructura de la comunidad de abejas interactuantes

Se obtuvo la abundancia y riqueza específica total de abejas, por localidad de estudio y por temporada de muestreo (secas y lluvias). Con ayuda del paquete **BiodiversityR**, se midió la diversidad total por sitio a través de la ordenación de las muestras en perfiles de Rényi (Tóthmérész, 1995), donde los valores de diversidad (H_α) fueron calculados basándose en la frecuencia de cada especie muestreada (p_i) y en una escala (α) que varía desde cero hasta ∞ , donde los valores 0, 1, 2 e ∞ de α están relacionados con los valores de riqueza de especies (S), del índice de Shannon-Wiener (H'), el inverso de Simpson (D^{-1}) y de Berger-Parker (d^{-1}), respectivamente. La fórmula utilizada para el cálculo de los perfiles de Rényi es la siguiente:

$$H_\alpha = \frac{\ln(\sum P_i^\alpha)}{1 - \alpha} \quad (6.2)$$

Este método se interpreta de manera jerárquica respecto a la posición de cada perfil en el gráfico obtenido, aceptándose que las comunidades cuyos perfiles se interceptan no pueden ser diferenciadas entre sí en cuanto a su diversidad (Tóthmérész, 1995).

6.6. Análisis de las interacciones abeja-planta

El análisis de las interacciones se llevó a cabo bajo el enfoque de la teoría de redes mutualistas (Bascompte y Jordano, 2014). Los datos obtenidos se analizaron en tres diferentes bloques: (1) se consideró el total de interacciones abeja-planta registradas durante todo el muestreo, (2) se separó el total de interacciones abeja-planta registradas por temporada de muestreo (secas o lluvias) y (3) se separó el total de interacciones abeja-planta registradas por nivel de disturbio estudiado (cinco localidades).

Se empleó el paquete **igraph** para graficar la red global de interacciones obtenida (Bloque 1) y el paquete **bipartite** (Dormann *et al.*, 2008) con el objetivo de comparar las redes obtenidas para cada temporada de muestreo (Bloque 2) y para cada nivel de disturbio estudiado (Bloque 3). Para cada bloque de datos se obtuvieron los siguientes índices: Número de interacciones por especie de abeja y planta (*Grado*), Especies Núcleo y Periféricas (*Gc*), Especialización total de la red ($H2'$), Solape de nicho para ambos niveles tróficos (*SN*), Conectividad (*C*), Modularidad (*DIRTLPAwb+*) y Anidamiento (*NODF*). El Grado de los nodos es un primer indicio de la generalización o especialización de las especies (Jordano *et al.*, 2009). Las especies núcleo y periféricas se determinaron de acuerdo con la fórmula propuesta en Dáttilo *et al.* (2013), basada en la estandarización de los valores del *Grado* de cada especie en la red. Una especie es considerada núcleo cuando el valor obtenido en el índice *Gc* es > 1 , mientras que las especies que obtienen valores menores a la unidad son consideradas periféricas. El coeficiente de especialización $H2'$ es un índice cuantitativo que no es afectado por el esfuerzo de muestreo ni por el tamaño total de la red analizada (Blüthgen *et al.*, 2008) y se acota de cero a uno, donde cero indica un bajo grado de especialización en comparación con valores cercanos a la unidad que hablan de una red altamente especialista (Blüthgen *et al.*, 2008). El índice de solape de nicho *SN* es una medida de similitud en el patrón de forrajeo (desde la perspectiva de las abejas) o una medida

de los visitantes florales compartidos (desde la perspectiva de las plantas). El índice de similitud utilizado fue el de Horn (1966), donde valores de 0 indican nulo solape de nicho entre especies del mismo nivel trófico y valores de 1 señalan el escenario contrario. La modularidad fue determinada con el índice cuantitativo $DIRTLPAwb+$ que se acota de cero a uno, donde mientras mayor sea el valor obtenido mayor es la modularidad presente en la red (Beckett, 2016). La significancia de este índice se probó estandarizando a puntajes de z el valor obtenido contra 100 modelos nulos r^2d , tal y como sugiere Dormann y Strauss (2014). Debido a que la distribución de valores de z sigue un patrón normal, la modularidad se considera significativa cuando se obtienen puntajes de z mayores a dos desviaciones estándar. El patrón anidado de las interacciones implica un núcleo de especies generalistas que interactúan no solo dentro de dicho núcleo, sino también con las especies especialistas (Bascompte y Jordano, 2014). Se empleó el programa ANINHADO (Guimarães y Guimarães, 2006) para medir el anidamiento $NODF$ y evaluar su significancia contra 1000 modelos nulos tipo II, cuyos valores oscilan entre 0 y 100, donde el patrón de anidamiento máximo de las interacciones alcanza 100 puntos. La significancia de la especialización y solape de nicho para ambos niveles tróficos se evaluó al simular 1000 veces cada índice con ayuda de modelos nulos tipo *swap* (Dormann *et al.*, 2009) para crear una función de densidad y determinar así la probabilidad de que el valor observado perteneciera a la distribución aleatoria creada. Se eligió dicho tipo de modelo nulo debido a que las matrices aleatorias que genera preservan los totales marginales de la red observada al mismo tiempo que mantienen el valor de conectividad observado y por lo tanto son consistentes con propiedades ecológicas tales como la existencia en el sistema de especies raras, comunes y enlaces prohibidos ya sea por desajustes fenológicos o barreras anatómicas (Dormann *et al.*, 2009). Para conocer la significancia de la conectividad se utilizaron 1000 modelos nulos basados en el algoritmo de Patefield (1981), a partir de los cuales se construyó la función de densidad.

Se simuló la extinción de las especies núcleo ($Gc > 1$) en la red global de interacciones (Bloque 1) y se recalcularon todos los índices descritos en el párrafo anterior con la finalidad de describir las consecuencias ecológicas que supondría este fenómeno.

Con el objetivo de conocer si la estructura de las interacciones difiere entre temporadas de muestreo (Bloque 2) y entre sitios con distinto grado de disturbio (Bloque 3), se contrastaron las

diferencias de los valores observados en el anidamiento *NODF*, la modularidad y el índice de especialización $H2'$ contra las diferencias esperadas por azar (Inserta fórmula). La significancia de esta diferencia fue evaluada con una prueba de estandarización de los valores de Z .

Para determinar si el número de las interacciones registradas difería de un sitio a otro, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis donde la matriz de interacciones abeja-planta se encontraba en función del sitio de estudio. Para conocer la forma en la que se agrupan los sitios de estudio de acuerdo con las interacciones abeja-planta registradas, se realizó un Análisis de Correspondencia, tal y como sugiere Greenacre (2008) con ayuda del paquete **FactoMineR**.

6.7. Asociación de las interacciones abeja-planta con el nivel de disturbio por localidad

Se realizó un Análisis de Componentes Principales con el total de datos obtenidos con la finalidad de ubicar la contribución de los diferentes agentes de disturbio a cada localidad estudiada.

Con el objetivo de explorar la existencia de una asociación entre el disturbio de cada sitio y las interacciones abeja-planta, se llevó a cabo una prueba de Mantel (Lengendre y Legendre, 1998) entre la matriz de distancia de las interacciones por sitio con distinto nivel de disturbio (Bloque 3) y la matriz de distancia de las variables indicadoras de disturbio por sitio. Para ambas matrices se calculó el índice de disimilitud de Bray-Curtis, utilizando el paquete **vegan** (Oksanen, 2008).

Resultados

7.1. El disturbio

De los cinco sitios estudiados, dos presentaron valores relativamente bajos de disturbio (< 45 puntos), mientras que el resto mostró valores mayores a 79 puntos del índice propuesto por Martorell y Peters (2005). A cada localidad estudiada se le asignó un valor numérico discreto en función del grado de disturbio obtenido, de tal manera que El Banco presenta un grado de disturbio igual a cinco y Las Ánimas igual a uno (Tabla 7.1). Las actividades humanas y ganaderas son los factores que mayor contribución porcentual tuvieron en los sitios con mayor grado de disturbio (Fig. 7.1). Durante todos los meses en los que se midió el disturbio, El Banco fue el sitio con mayor nivel registrado y Las Ánimas el sitio más conservado.

Las localidades estudiadas son estadísticamente diferentes en su nivel de disturbio ($P = 0.002$). El grado de disturbio de las localidades menos afectadas es estadísticamente diferente al grado de

Table 7.1 Nivel de disturbio obtenido con el método de Martorell y Peters (2005) para cada localidad estudiada. El Índice se acota de cero a 100 puntos, donde cero es nulo disturbio y 100 es el valor máximo.

Sitio	Índice de disturbio	Nivel
El Banco	89.13	5
Higuerillas	83.23	4
La Tinaja	79.26	3
Agua del Ángel	40.93	2
Las Ánimas	19.72	1

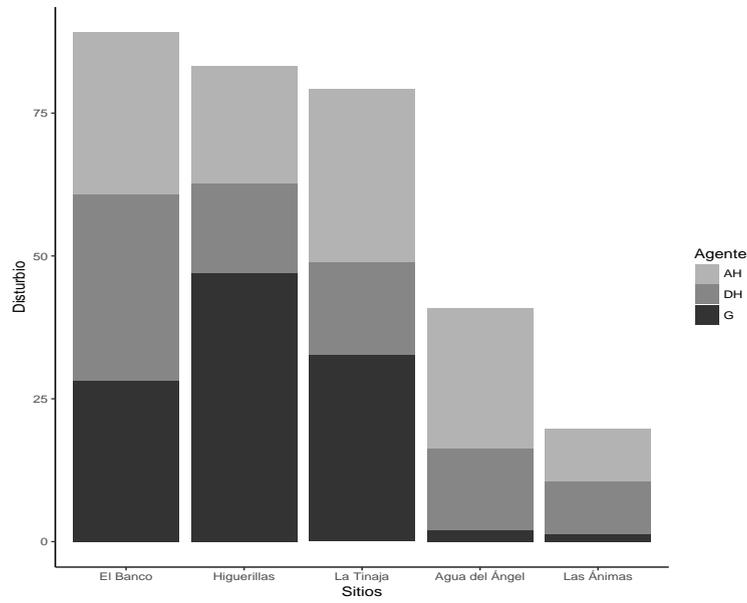


Figure 7.1 Contribución porcentual de los agentes de disturbio a las localidades estudiadas por temporada de muestreo. G = Ganadería, AH = Actividades humanas y DH = Deterioro del hábitat

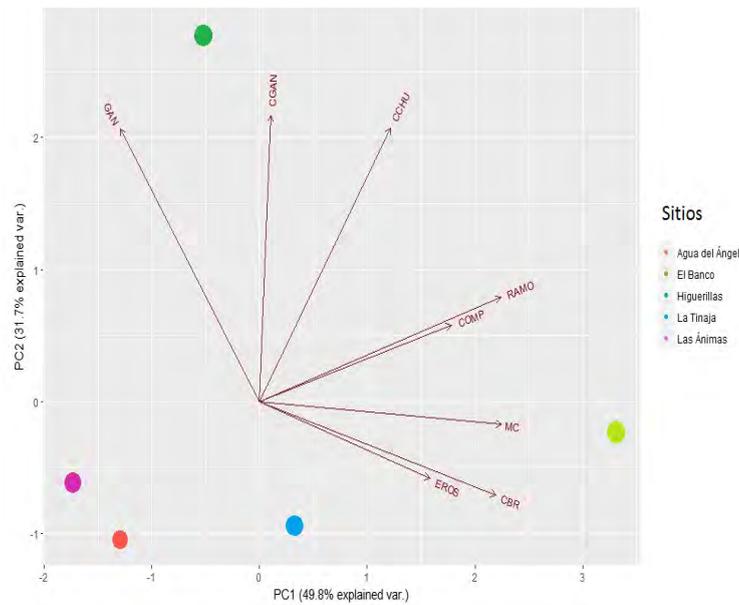


Figure 7.2 Análisis de Componentes Principales con los datos de ocho variables de disturbio por localidad estudiada.

disturbio en las localidades más afectadas. En el análisis de componentes principales (ACP) únicamente se utilizaron las ocho variables que presentaron variación entre sitios (Fig. 7.2), las primeras dos dimensiones explican 81% de la varianza de los datos obtenidos. Las excretas de ganado mayor, los caminos ganaderos y la cobertura de caminos humanos están relacionados con el sitio Higuierillas (Nivel 4), mientras que el macheteo, la erosión y las excretas de cabra se relacionan con los sitios La Tinaja y El Banco (Nivel 3 y 5, respectivamente). Los sitios Las Ánimas y Agua del Ángel (Nivel 1 y 2, respectivamente) no se encuentran relacionados especialmente con ninguna de las variables de disturbio medidas (Fig. 7.2).

7.2. Comunidad de abejas interactuantes con la flora del semidesierto queretano

Se colectaron en total 950 abejas contenidas en cinco familias, 18 géneros y 32 especies (Cuadro 7.2). Estos individuos estuvieron asociados a 22 especies vegetales (Cuadro 7.3). Las abejas más abundantes fueron: *Diadasia rinconis*, *Lasioglossum* sp. 1, *Macrotera* sp. 1 y *Apis mellifera*. La abundancia de éstas cuatro especies constituye 71% de la abundancia total, lo cual señala una clara dominancia en la comunidad de abejas interactuantes con la flora presente. De la riqueza obtenida, 3% de las especies tuvieron un solo registro en el trabajo. Las especies de abejas más abundantes registraron mayor número de interacciones.

En cuanto a la diversidad de abejas, la mayoría de los sitios difirieron entre sí a excepción de La Tinaja y El Banco (Fig. 7.3), ambas localidades con nivel alto de disturbio.

7.2.1. Red de interacciones abeja-planta del semidesierto queretano: Especies núcleo de la comunidad

La red de interacción abeja-planta estuvo compuesta por 32 morfoespecies de abejas y 22 especies de plantas (Fig. 7.4), entre las cuales destacan las cactáceas con nueve especies, seguidas de las formas arbustivas con ocho especies y de las hierbas con seis especies. Dentro de éstas, las plantas núcleo

Table 7.2 Abundancia de abejas registradas como visitantes florales en el semidesierto queretano.

Familia	Especie	Autor	Lluvias	Secas	Total
Andrenidae	<i>Macrotera</i> sp. 1	Smith	142	1	143
Andrenidae	<i>Macrotera</i> sp. 2	Smith	0	3	3
Andrenidae	<i>Perdita</i> sp. 1	Smith	1	8	9
Andrenidae	<i>Perdita</i> sp. 2	Smith	1	0	1
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	Linnaeus	90	12	102
Apidae	<i>Bombus pensylvanicus</i>	Degeer	1	0	1
Apidae	<i>Centris mexicana</i>	Smith	1	0	1
Apidae	<i>Centris atripes</i>	Mocsáry	7	0	7
Apidae	<i>Centris transversa</i>	Pérez	1	0	1
Apidae	<i>Ceratina</i> sp. 1	Latreille	0	1	1
Apidae	<i>Ceratina</i> sp. 2	Latreille	1	0	1
Apidae	<i>Diadasia rinconis</i>	Cockerell	253	1	254
Apidae	<i>Exomalopsis</i> sp. 1	Spinola	2	0	2
Apidae	<i>Exomalopsis</i> sp. 2	Spinola	1	0	1
Apidae	<i>Exomalopsis</i> sp. 3	Spinola	9	0	9
Apidae	<i>Melissodes</i> sp.	Spinola	31	2	33
Colletidae	<i>Colletes</i> sp.	Latreille	6	0	6
Halictidae	<i>Agapostemon texanus</i>	Cresson	2	0	2
Halictidae	<i>Agapostemon tyleri</i>	Cockerell	42	3	45
Halictidae	<i>Augochlorella pomoniella</i>	Cockerell	62	6	68
Halictidae	<i>Augochloropsis metallica</i>	Fabricius	0	2	2
Halictidae	<i>Halictus ligatus</i>	Say	0	1	1
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp. 1	Curtis	178	3	181
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp. 2	Curtis	15	0	15
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp. 3	Curtis	4	0	4
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp. 4	Curtis	15	1	16
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp. 5	Curtis	2	0	2
Halictidae	<i>Nomia</i> sp. 1	Latreille	1	0	1
Halictidae	<i>Nomia</i> sp. 2	Latreille	0	1	1
Megachilidae	<i>Ashmeadiella</i> sp. 1	Cockerell	16	0	16
Megachilidae	<i>Ashmeadiella</i> sp. 2	Cockerell	2	0	2
Megachilidae	<i>Lithurgus littoralis</i>	Cockerell	19	0	19

Table 7.3 Plantas en floración registradas en el semidesierto queretano, número de especies de abejas asociadas y temporada de registro. S = Secas, LL = Lluvias y A = Ambas temporadas.

Familia	Especie	Autor	Abejas asociadas	Registro
Cactaceae	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Link & Otto	17	LL
Cactaceae	<i>Cylindropuntia imbricata</i>	Haworth	11	LL
Cactaceae	<i>Opuntia stenopetala</i>	Engelm	11	LL
Fabaceae	<i>Senna wislizeni</i>	Britton & Rose	11	LL
Cactaceae	<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	Lynch	9	LL
Cactaceae	<i>Opuntia microdasys</i>	Lehmann	8	LL
Cactaceae	<i>Neolloydia conoidea</i>	De Candolle	8	LL
Zygophyllaceae	<i>Larrea tridentata</i>	Moç. & Seseé ex DC.	8	A
Fabaceae	<i>Dalea bicolor</i>	Humb. & Bonpl. ex Willd.	7	S
Cactaceae	<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	De Candolle	6	LL
Asteraceae	<i>Brickellia veronicifolia</i>	Kunth	5	S
Cactaceae	<i>Coryphantha radians</i>	De Candolle	5	LL
Cactaceae	<i>Mimosa galeotii</i>	Bentham	5	LL
Acanthaceae	<i>Ruellia hookeriana</i>	Nees	5	LL
Rhamnaceae	<i>Karwinskia mollis</i>	Schlechtendal	4	LL
Malvaceae	<i>Hibiscus elegans</i>	Standley	4	LL
Rubiaceae	<i>Galium</i> sp.	Linnaeus	3	S
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria splendens</i>	Engelmann	3	S
Cactaceae	<i>Lophophora diffusa</i>	Croizat	2	LL
Asteraceae	<i>Senecio</i> sp.	Linnaeus	2	S
Malvaceae	<i>Ayenia micrantha</i>	Standley	1	S
Euphorbiaceae	<i>Croton morifolius</i>	Willdenow	1	LL

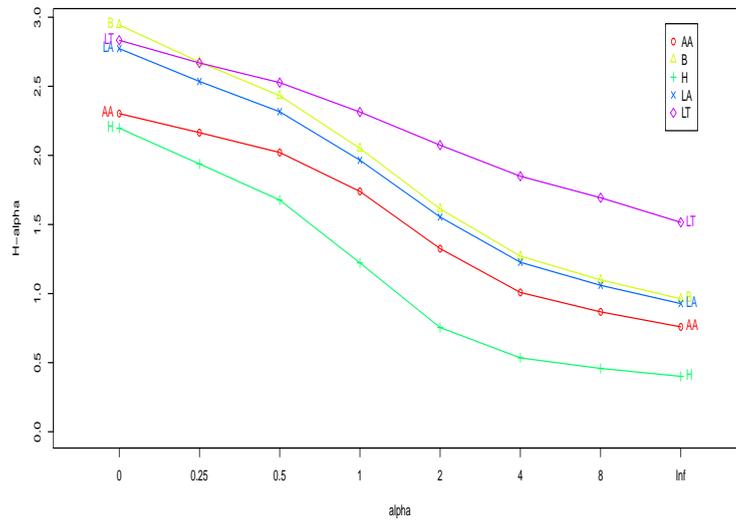


Figure 7.3 Perfiles de diversidad de Rényi para la comunidad de abejas interactuante con la flora presente en las localidades estudiadas. LA = Las Ánimas (Disturbio grado 1), AA = Agua del Ángel (Disturbio grado 2), LT = La Tinaja (Disturbio grado 3), H = Higuerillas (Disturbio grado 4) y B = El Banco (Disturbio grado 5)

de la comunidad son, de manera jerárquica, *Echinocactus platyacanthus*, *Opuntia stenopetala*, *Senna wislizeni* var. *painteri*, y *Cylindropuntia imbricata*. Las abejas núcleo fueron *Lasioglossum* sp. 1, *Apis mellifera*, *Diadasia rinconis* y *Augochlorella pomoniella* (Fig. 7.5).

La red global se compone de 134 interacciones inter-tróficas del total de 704 posibles, lo que representa un nivel de conectividad de 19% (Tabla 7.4). Este valor fue significativamente más bajo a lo esperado por azar (C esperada = 24% $P < 0.05$). El nivel de especialización de la red fue bajo (0.27), lo que indica que si bien el número de enlaces promedio que tiene determinada especie con el otro nivel trófico es igual a dos, existen especies altamente conectadas que contribuyen a hacer más generalista a la red (Fig. 7.5). El anidamiento obtenido es bajo, pero significativamente distinto a lo esperado por azar ($NODF = 23.84$, $P < 0.001$). Existe poca utilización en común de los mismos recursos florales por parte de las abejas y las plantas, lo que podría sugerir que hay poca competencia dentro de estos dos grupos tróficos para obtener alimento, en el caso de las abejas (SN abejas = 0.2), o para obtener potenciales polinizadores en el caso de las plantas (SN plantas = 0.3). Se obtuvo un valor de modularidad bajo pero significativamente diferente a lo esperado por azar ($DIRTLPAwb+$

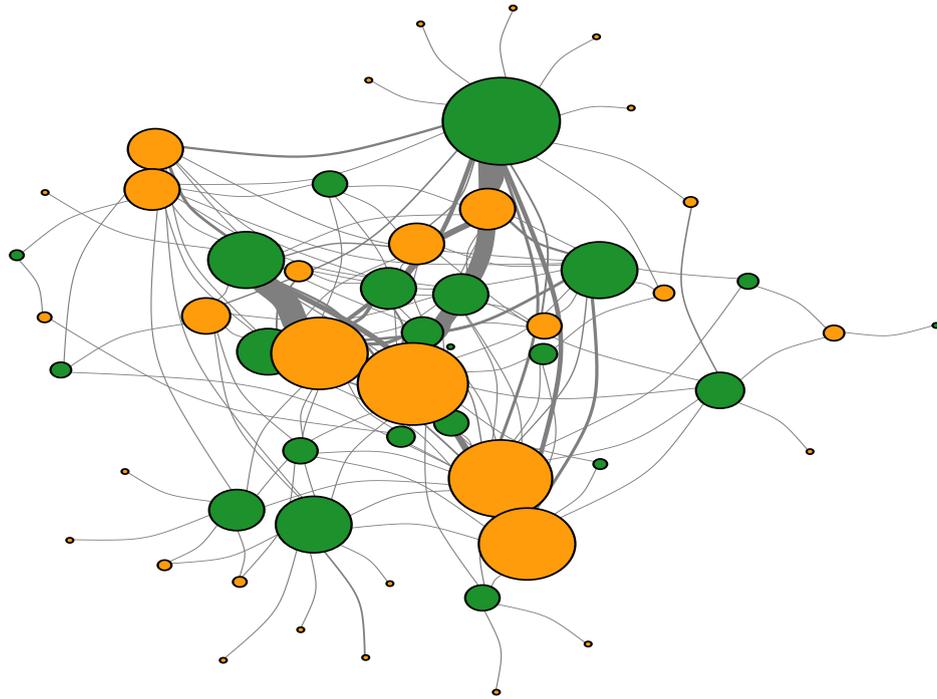


Figure 7.4 Red global de interacciones abeja-planta del semidesierto queretano. Los nodos amarillos representan a las abejas y los nodos verdes a las plantas. El grosor de los enlaces es proporcional a la frecuencia de la interacción, mientras que el grosor de los nodos es proporcional al grado de las especies.

= 0.32, *valor de z* = 29.6).

7.2.2. Temporalidad y estacionalidad de la red de interacciones abeja-planta del semidesierto queretano

En los muestreos correspondientes a la temporada de secas se colectaron 13 morfoespecies de abejas, de las cuales cinco fueron exclusivas de esa temporada. En la estación de lluvias se obtuvieron 28

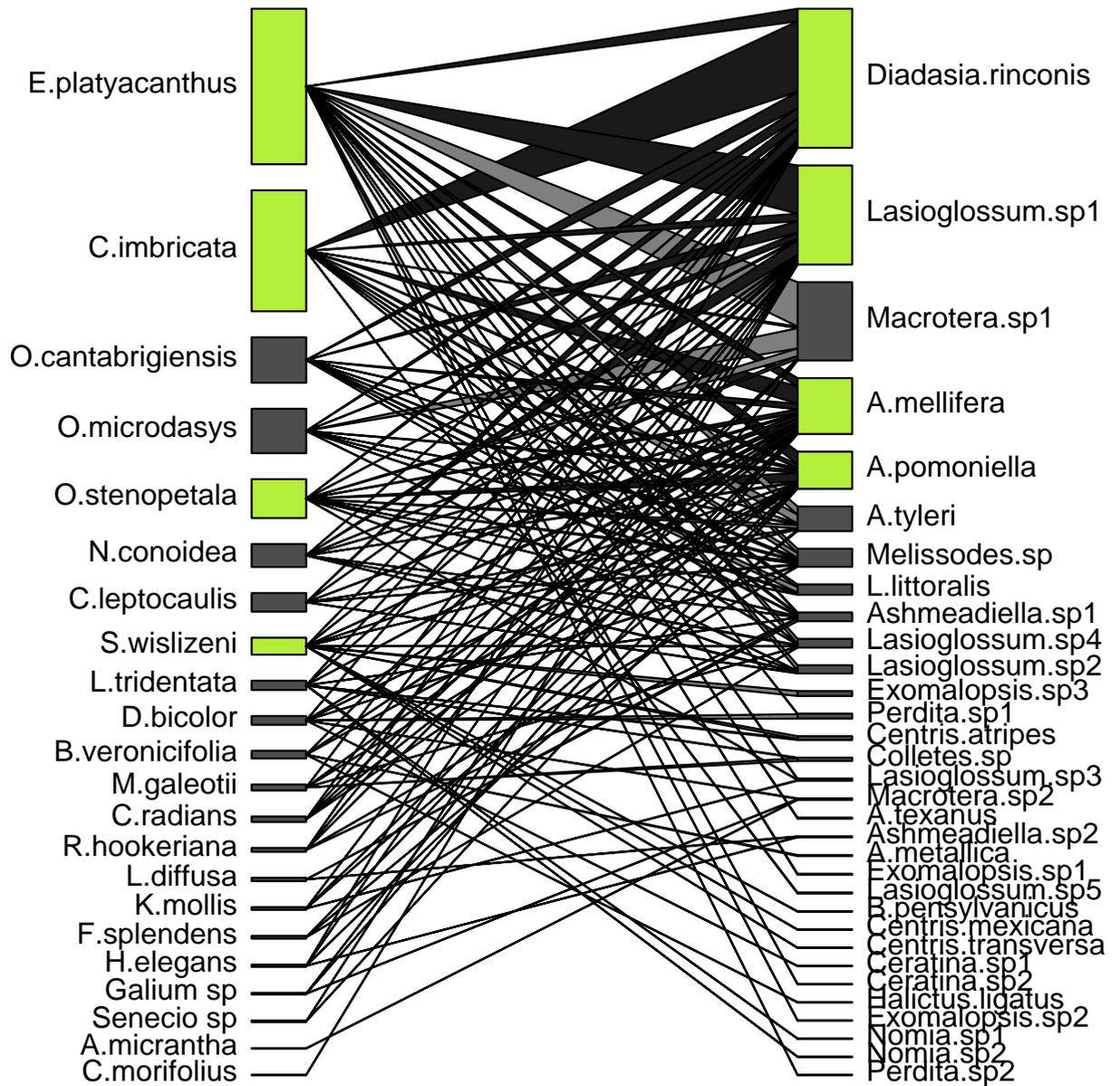


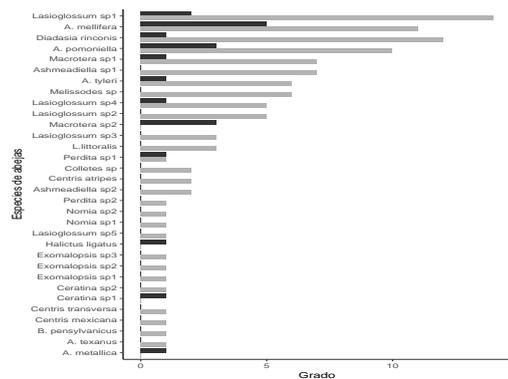
Table 7.4 Índices obtenidos para la red de interacciones abeja-planta por temporada de estudio y por el total de datos obtenidos. La temporada de secas corresponde a muestreos realizados en octubre de 2015 y enero de 2016, mientras que la estación lluviosa corresponde a mayo y julio de 2016. S = Riqueza, SN = Solape de nicho, $H2'$ = Índice de especialización de Blüthgen *et al.* (2008), C = Conectividad, $DIRTLPAwb+$ = Modularidad de Beckett (2016) y $NODF$ = Anidamiento de Almeida-Neto *et al.* (2008). Los valores resaltados en negritas son significativamente diferentes a lo esperado en condiciones aleatorias ($P < 0.05$ en contraste contra 1000 modelos nulos).

Índice	Secas	Lluvias	Todo el año
S plantas	7	16	22
S abejas	13	28	32
$Grado$ plantas	3.14	6.75	6.18
$Grado$ abejas	1.69	3.85	4.25
SN abejas	0.26	0.3	0.2
SN plantas	0.2	0.38	0.3
$H2'$	0.5	0.26	0.27
C	0.24	0.24	0.19
$DIRTLPAwb+$	0.51	0.33	0.32
$NODF$	28.28	29.98	23.84

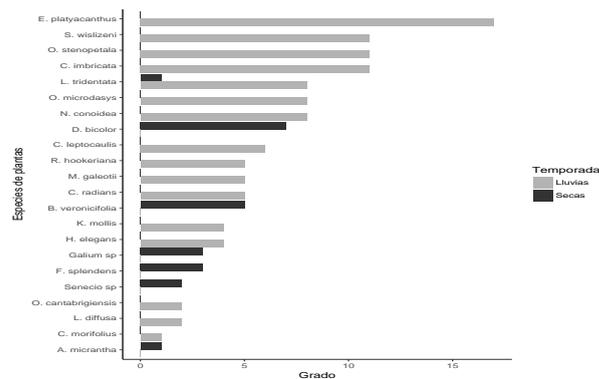
morfoespecies de estos visitantes florales, siendo 18 únicos para esta estación. Lo anterior muestra que casi 72% de las abejas registradas estuvieron presentes en una sola etapa del muestreo (Fig. 7.2). En cuanto a las plantas, se observó una mayor riqueza de especies en floración en la estación de lluvias, con 16 especies y una alta exclusividad, pues sólo una especie (*Larrea tridentata*) estuvo presente en ambas etapas del muestreo. Para la estación de secas se registraron seis especies vegetales exclusivas a esa temporada (Tabla 7.3).

El grado de interacción de las plantas (Fig. 7.6b) y abejas (Fig.7.6a) incrementó en la estación lluviosa. El anidamiento $NODF$ en la estación de secas presenta una diferencia marginalmente significativa a lo esperado por azar ($NODF = 28.28$ $P = 0.06$), mientras que en la estación de lluvias el anidamiento incrementó hasta convertirse en un patrón significativamente distinto a lo obtenido en los modelos nulos ($NODF=29.98$, $P < 0.005$) y cuya diferencia entre secas y lluvias es significativamente mayor a la diferencia esperada por azar ($P < 0.05$). En la estación de secas se registraron 22 interacciones abeja-planta diferentes del total de 91 interacciones posibles, lo que arrojó un nivel de conectividad de 24%, mismo valor obtenido para la estación de lluvias, en donde se observaron 108 interacciones abeja-planta diferentes del total de 448 posibles.

La modularidad resultó significativamente diferente a lo esperado por azar en ambas temporadas,



(a) Grado de conexión de las abejas interactuantes con la flora presente por temporada de muestreo.



(b) Grado de conexión de las plantas interactuantes con las abejas presentes por temporada de muestreo.

Figure 7.6 Grado de conexión de las abejas y plantas interactuantes según temporada de muestreo. La temporada de secas corresponde a los muestreos realizados en octubre de 2015 y enero de 2016, mientras que la temporada de lluvias corresponde a los muestreos hechos en mayo y julio de 2016.

pero fue mayor en la estación de secas ($DIRTLPAwb+ = 0.51$, $valor\ de\ z = 4.78$) que en lluvias ($DIRTLPAwb+ = 0.33$, $valor\ de\ z = 29.4$). Lo anterior sugiere que las interacciones planta-abeja se vuelven ligeramente más especialistas en la temporada seca que en la lluviosa y concuerda con el índice de especialización obtenido, que fue mayor en secas ($H2' = 0.5$) que en lluvias ($H2' = 0.26$). Las plantas comparten más abejas en la temporada lluviosa ($SN\ plantas = 0.38$) que en secas ($SN\ plantas = 0.2$)

Las abejas núcleo de la comunidad estudiada en secas fueron *Apis mellifera*, *Augochlorella pomoniella* y *Macrotera sp. 2*, mientras que *Dalea bicolor* resultó ser la especie vegetal núcleo para tal temporada (Fig. 7.7). En la estación lluviosa, el número de especies núcleo incrementó tanto en abejas como en plantas, *Apis mellifera* y *Augochlorella pomoniella* continuaron siendo abejas núcleo en lluvias, mientras *Lasioglossum sp. 1* y *Diadasia rinconis* se incorporaron a esta categoría. En cuanto a las plantas, fueron *Echinocactus platyacanthus*, *Opuntia stenopetala*, *Senna wislizeni* var. *painteri* y *Cylindropuntia imbricata* las especies núcleo en lluvias (Fig. 7.8).

La abundancia en estación de secas es significativamente diferente a la abundancia registrada en estación de lluvias ($P = 0.0001$, prueba de Kruskal-Wallis). En la primera, se registraron 44 individuos, mientras que en la segunda se obtuvieron 906 abejas. La especie más abundante en secas fue *Apis mellifera* y en lluvias fue *Diadasia rinconis*.

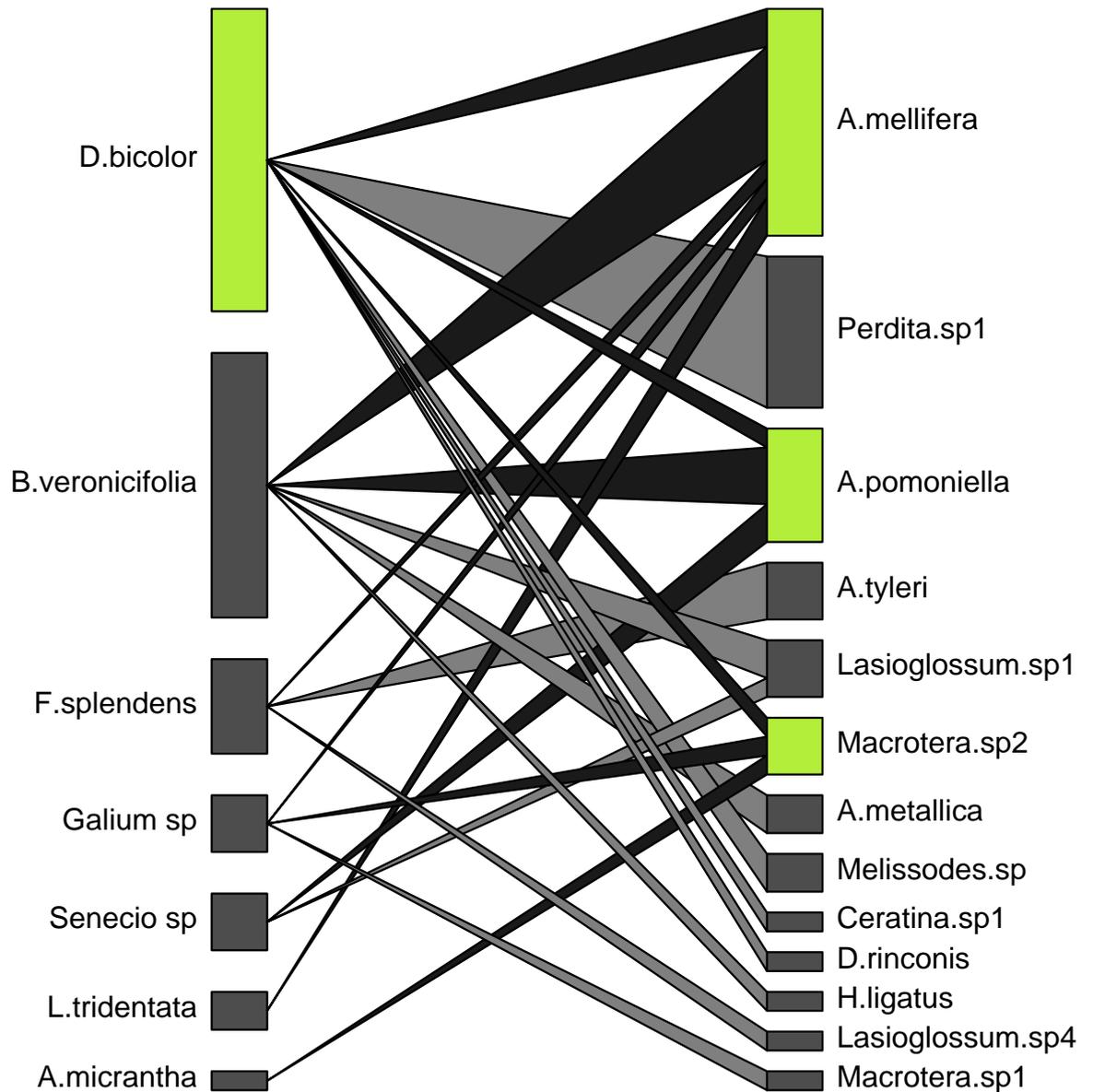


Figure 7.7 Red de interacciones abeja-planta correspondiente a la temporada de secas. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

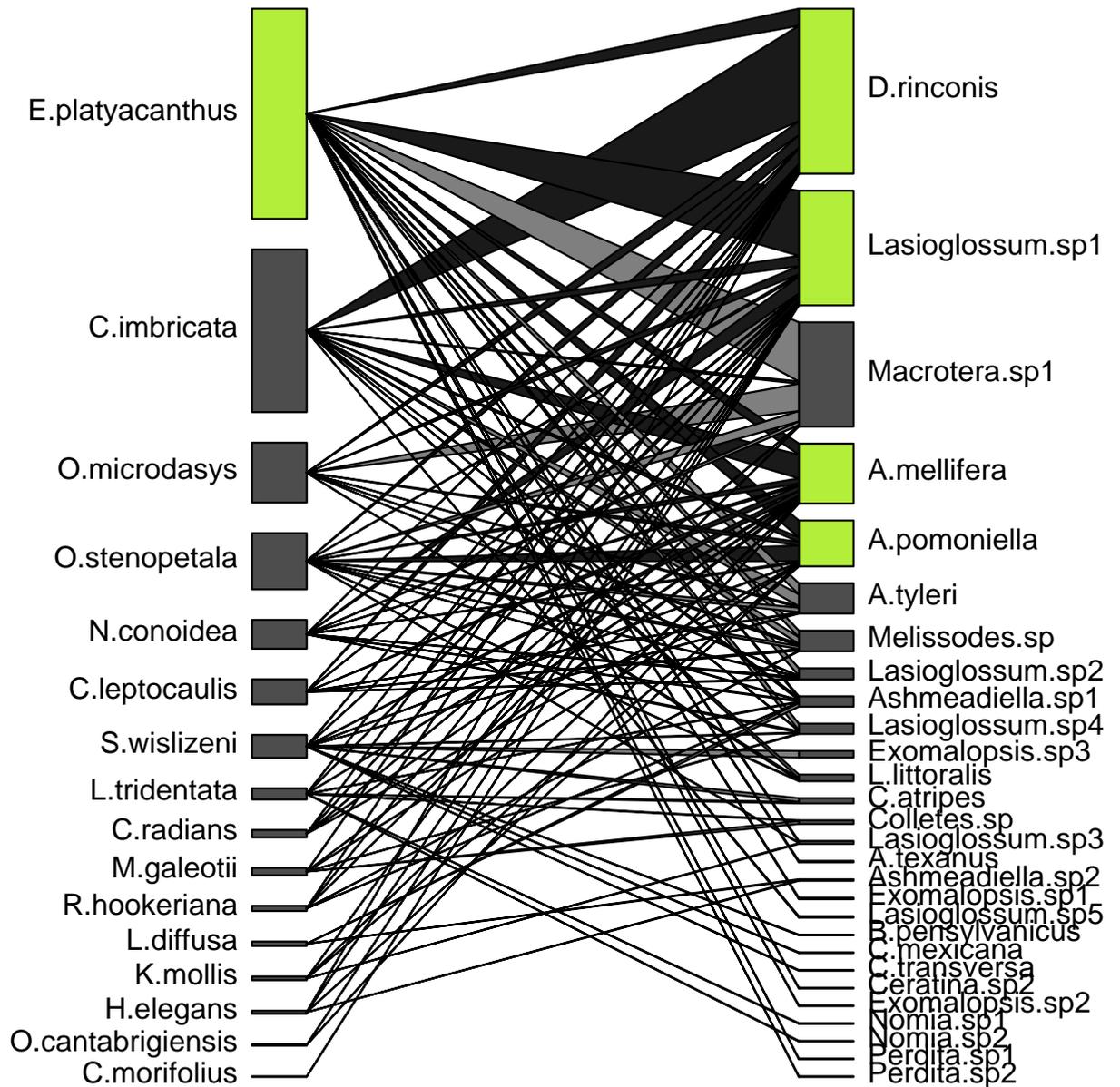


Figure 7.8 Red de interacciones abeja-planta correspondiente a la temporada de lluvias. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

Table 7.5 Registro de interacciones abeja-planta en los sitios estudiados

Sitio	Rango de disturbio	Octubre	Enero	Mayo	Julio
El Banco	5	-	-	X	X
Higuerillas	4	-	-	X	X
La Tinaja	3	-	-	X	X
Agua del Ángel	2	X	-	-	X
Las Ánimas	1	X	-	X	X

La abundancia de abejas mostró diferencias significativas marginales a lo largo del día ($P = 0.09$ en Prueba de Kruskal-Wallis), y la mayor abundancia aparentemente se registró de 12 a 14 PM (449 individuos), mientras que en el horario de 16 a 18 PM se observó el escenario contrario (109 individuos). La riqueza específica y las especies exclusivas de cierto horario siguieron el mismo patrón que la abundancia. El anidamiento en cada una de estas tres etapas del día fue significativamente diferente a lo esperado por azar ($P < 0.05$).

El registro de interacciones abeja-planta no fue homogéneo a través de los meses y localidades muestreadas (Tabla 7.5). A lo largo de los muestreos, el sitio con mayor número de interacciones abeja-planta diferentes fue Las Ánimas (Nivel 1), con 53 (Fig. 7.9). El sitio con mayor riqueza y abundancia de abejas fue el sitio con nivel 5 de disturbio, llamado El Banco (Fig. 7.10), con 314 individuos y 19 morfoespecies recolectadas (Tabla 7.6). Agua del Ángel (Nivel 2) fue el sitio con menos interacciones registradas y con menor abundancia observada (Fig. 7.11). En Higuerillas (Nivel 4) se pudo observar la dominancia de *Diadasia rinconis* y su preferencia por visitar *Cylindropuntia imbricata* (Fig. 7.12), mientras que en La Tinaja (Nivel 3) fue la única localidad donde se registró la floración de *Senna wislizeni* var. *painteri*, una planta núcleo para dicha localidad (Fig. 7.13).

La mitad de las especies de abejas interactuantes obtenidas (16) son especies exclusivas de alguna localidad estudiada (Tabla 7.7). Los sitios con mayor registro de especies exclusivas son El Banco (Nivel 5) y La Tinaja (Nivel 3), con seis especies de abejas únicas para cada uno, seguidos de Las Ánimas (Nivel 1) con tres y Agua del Ángel (Nivel 2) con una. El sitio Higuerillas (Nivel 4) no presentó ninguna especie de abeja única. Las abejas compartidas entre todas las localidades fueron

Table 7.6 Riqueza y abundancia de plantas en floración y abejas por localidad estudiada.

Sitio	Rango de disturbio	S plantas	S abejas	Abundancia de abejas
El Banco	5	6	19	314
Higuerillas	4	6	9	227
La Tinaja	3	8	17	132
Agua del Ángel	2	7	10	47
Las Ánimas	1	13	16	230

las siguientes: *Apis mellifera*, *Augochlorella pomoniella*, *Diadasia rinconis* y *Lasioglossum* sp. 1. *Cylindropuntia imbricata* fue la única especie vegetal que estuvo presente en floración en las cinco localidades estudiadas. Las Ánimas (Nivel 1) fue la localidad que tuvo mayor número de plantas en floración exclusivas (siete), seguida de Agua del Ángel (tres), Higuerillas (una), La Tinaja (una). El Banco no presentó ninguna planta en floración única (Tabla 7.9).

En cuanto a la estructura de las redes de interacción por sitio, el anidamiento $NODF$ sólo fue significativo en las localidades de El Banco (Nivel 5) y Las Ánimas (Nivel 1), lo que sugiere que en estos dos sitios existe mayor redundancia ecológica para hacer frente a los disturbios y variaciones ambientales. Al comparar de manera pareada el anidamiento de estas localidades, no se encontró evidencia estadística suficiente para sugerir que este patrón es diferente de una localidad a otra. La localidad Agua del Ángel (Nivel 2) mostró mayor grado de especialización en su red y también fue el sitio con menor anidamiento $NODF$ registrado (Tabla 7.8), lo cual podría sugerir que es la localidad con menor redundancia ecológica y con menor número de especies en floración registradas. El Banco (Nivel 5) fue la localidad con menor nivel de especialización en su red, mientras que fue también la localidad con mayor solape de nicho en abejas. Las especies núcleo de abejas y de plantas cambiaron a lo largo del gradiente espacial.



Figure 7.9 Red de interacciones abeja-planta para la localidad Las Ánimas, nivel de disturbio igual a 1. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

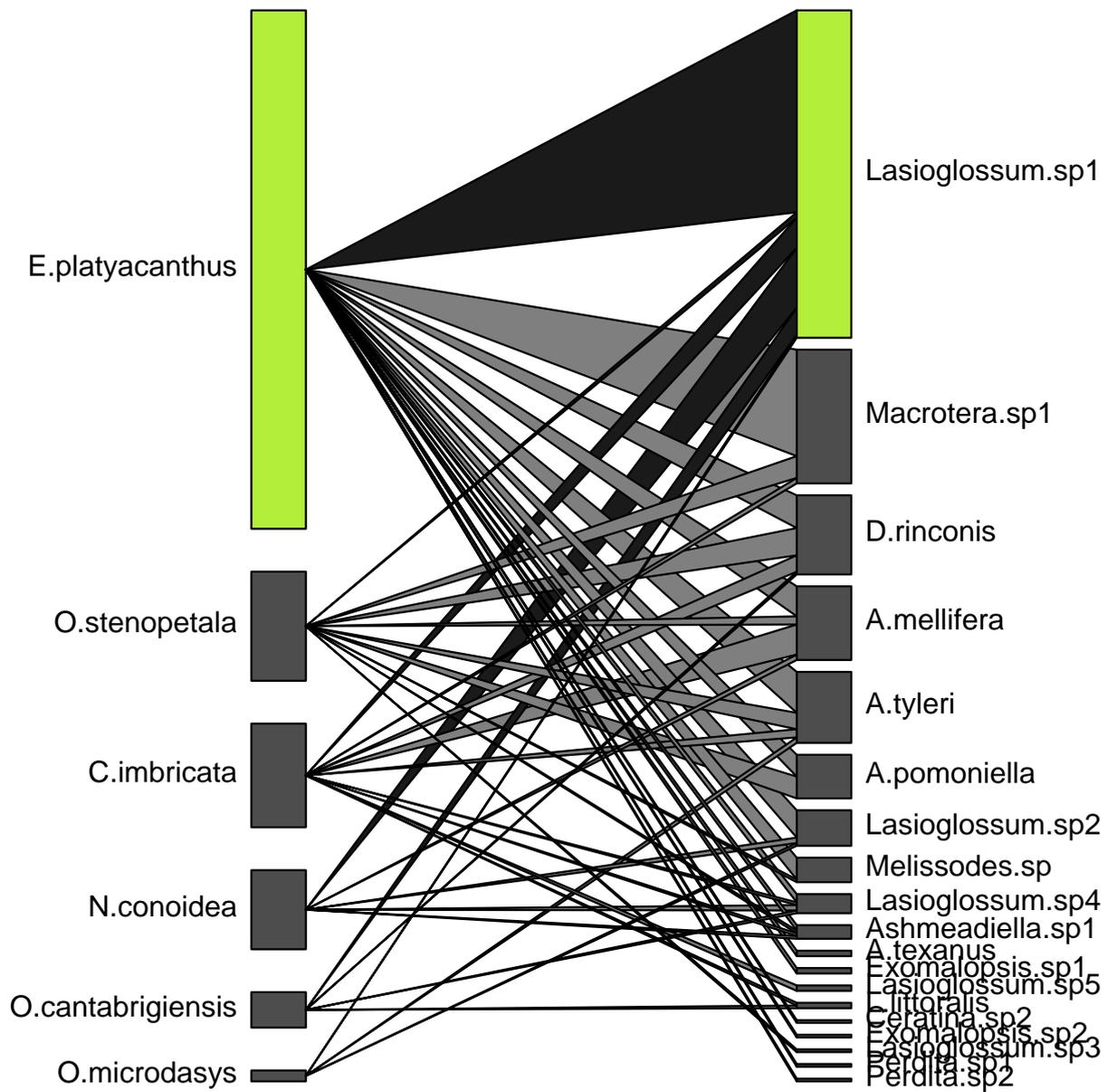


Figure 7.10 Red de interacciones abeja-planta para la localidad El Banco, nivel de disturbio igual a 5. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

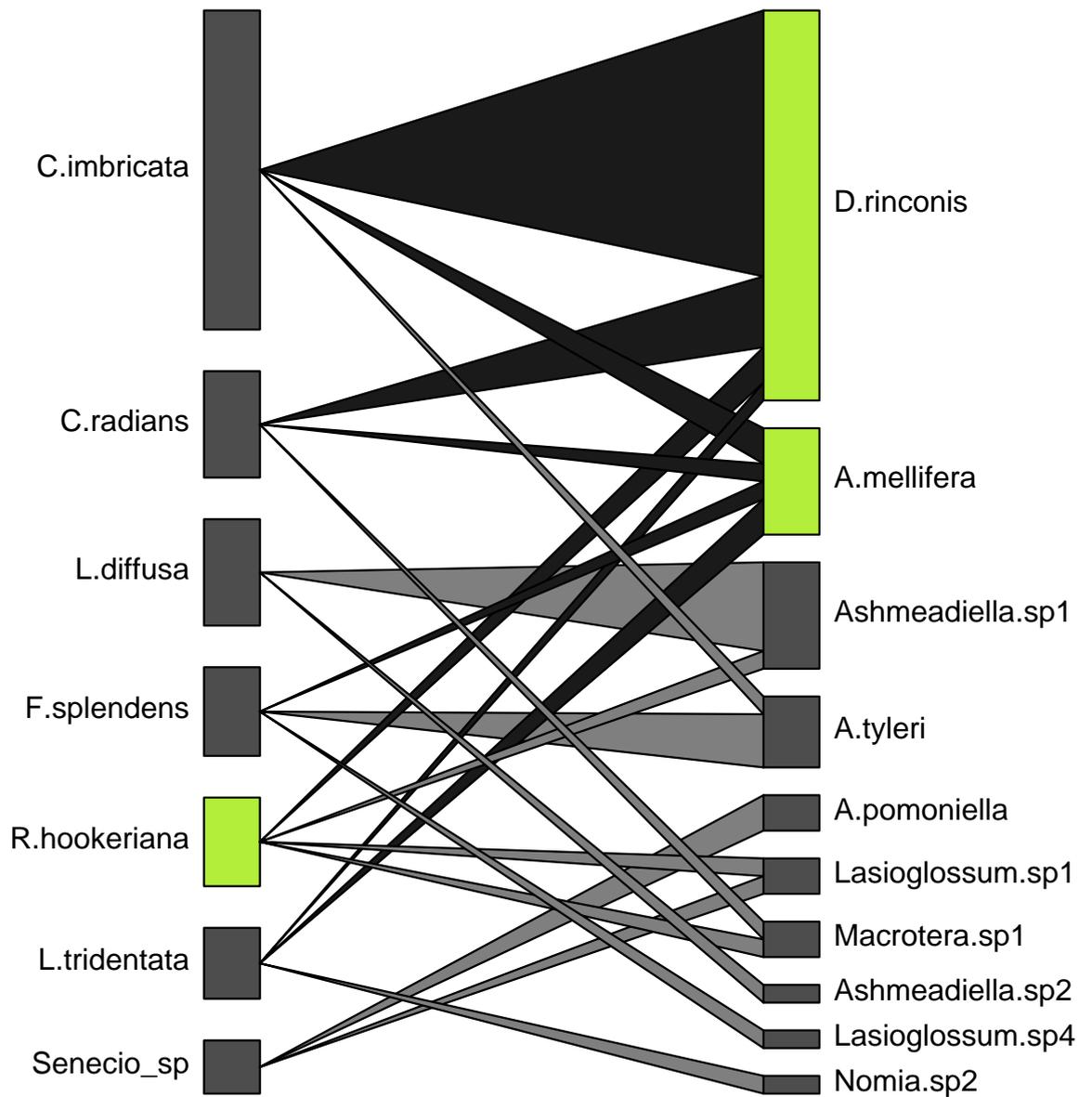


Figure 7.11 Red de interacciones abeja-planta para la localidad Agua del Ángel, nivel de disturbio igual a 2. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

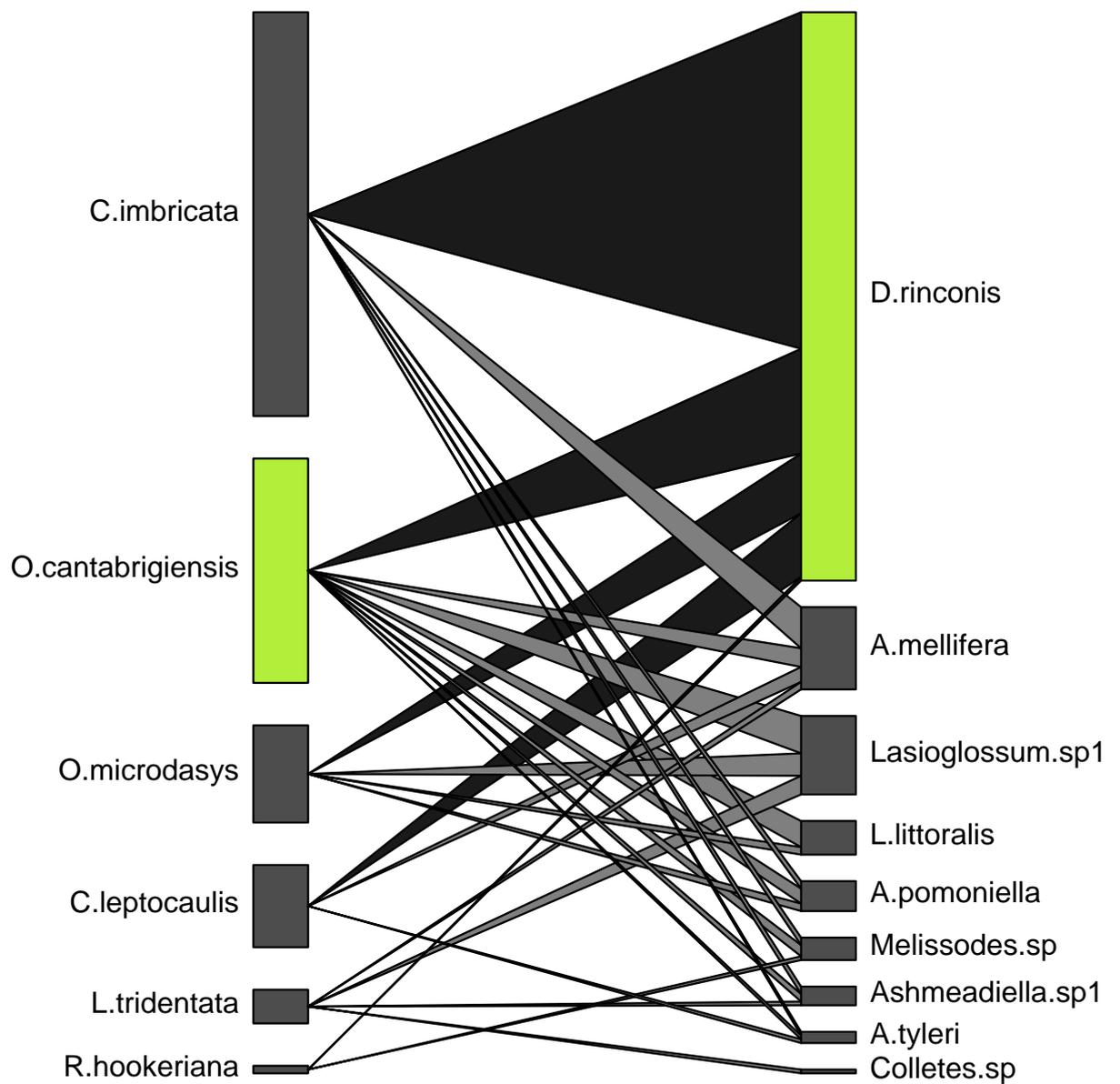


Figure 7.12 Red de interacciones abeja-planta para la localidad Higuierillas, nivel de disturbio igual a 4. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

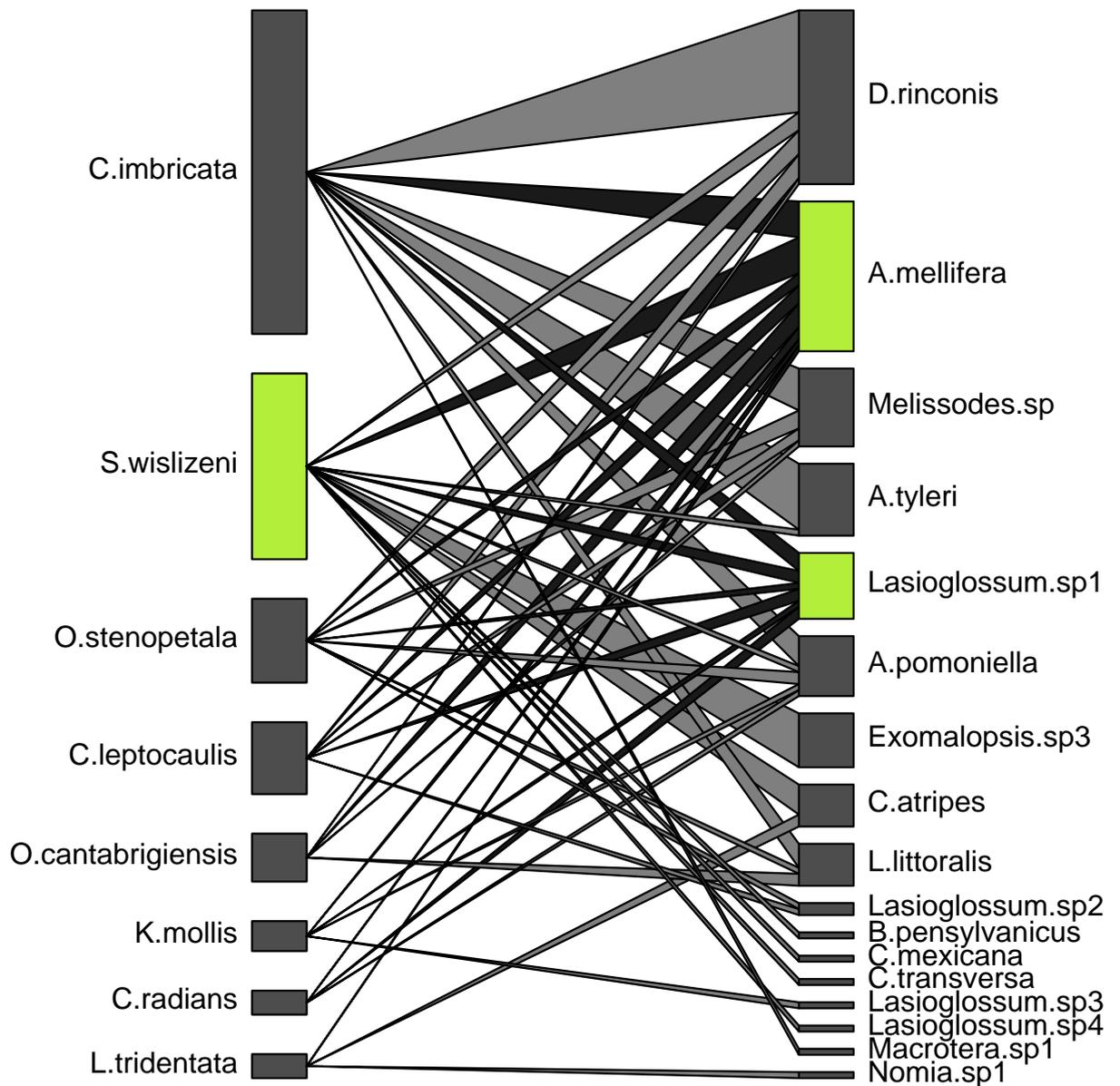


Figure 7.13 Red de interacciones abeja-planta para la localidad La Tinaja, nivel de disturbio igual a 3. En color verde se indican a las especies núcleo identificadas para dicha temporada de estudio. Los enlaces resaltados corresponden a las interacciones en las que las plantas núcleo participan de manera directa.

Table 7.7 Abejas registradas en sitios con diferente nivel de disturbio en el semidesierto queretano. LA = Las Ánimas (Disturbio nivel 1), AA = Agua del Ángel (Disturbio nivel 2), LT = La Tinaja (Disturbio nivel 3), H = Higuerillas (Disturbio nivel 4) y B = El Banco (Disturbio nivel 5).

Especie	B	H	LT	AA	LA
<i>Macrotera</i> sp. 1	49	0	1	2	91
<i>Macrotera</i> sp. 2	0	0	0	0	3
<i>Perdita</i> sp. 1	1	0	0	0	8
<i>Perdita</i> sp. 2	1	0	0	0	0
<i>Apis mellifera</i>	27	22	25	6	22
<i>Bombus pensylvanicus</i>	0	0	1	0	0
<i>Centris mexicana</i>	0	0	1	0	0
<i>Centris atripes</i>	0	0	7	0	0
<i>Centris transversa</i>	0	0	1	0	0
<i>Ceratina</i> sp. 1	0	0	0	0	1
<i>Ceratina</i> sp. 2	1	0	0	0	0
<i>Diadasia rinconis</i>	29	152	29	22	22
<i>Exomalopsis</i> sp. 1	2	0	0	0	0
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	1	0	0	0	0
<i>Exomalopsis</i> sp. 3	0	0	9	0	0
<i>Melissodes</i> sp.	9	6	13	0	5
<i>Colletes</i> sp.	0	1	0	0	5
<i>Agapostemon texanus</i>	2	0	0	0	0
<i>Agapostemon tyleri</i>	26	3	12	4	0

Tabla 7.7: Continuación

<i>Augochlorella pomoniella</i>	16	0	10	2	32
<i>Augochloropsis metallica</i>	0	0	0	0	2
<i>Halictus ligatus</i>	0	0	0	0	1
<i>Lasioglossum</i> sp. 1	120	21	11	2	27
<i>Lasioglossum</i> sp. 2	13	0	2	0	0
<i>Lasioglossum</i> sp. 3	1	0	1	0	2
<i>Lasioglossum</i> sp. 4	7	0	1	1	7
<i>Lasioglossum</i> sp. 5	2	0	0	0	0
<i>Nomia</i> sp. 1	0	0	1	1	0
<i>Nomia</i> sp. 2	0	0	0	0	0
<i>Ashmeadiella</i> sp. 1	5	0	0	6	0
<i>Ashmeadiella</i> sp. 2	0	0	0	1	1
<i>Lithurgus littoralis</i>	2	9	7	0	1
Total	314	227	132	47	230

7.3. El papel del disturbio en las interacciones abeja-planta del semidesierto queretano

El Análisis de Correspondencia (AC) realizado a partir de las interacciones abeja-planta presentes en el semidesierto mostró una distribución espacial diferente a la que mostró el ACP construido con los datos de disturbio. En el AC Las Ánimas mostró cercanía con las interacciones registradas para el sitio con mayor disturbio, El Banco, mientras que Higuierillas y La Tinaja se agruparon en el otro

Table 7.8 Índices descriptivos de las redes de interacción abeja-planta por localidad estudiada en el semidesierto queretano. SN = Solape de nicho, $H2'$ = Índice de especialización de Blüthgen *et al.* (2008), C = Conectividad, $DIRTLPAwb+$ = Modularidad de Beckett (2016) y $NODF$ = Anidamiento de Almeida-Neto *et al.* (2008).

Índice	LA	AA	LT	H	B
Enlaces por especie	1.82	1.2	1.8	1.8	1.8
C	0.25	0.28	0.34	0.42	0.4
$NODF$	28.71	14.14	30.2	29.53	42.52
$H2'$	0.3	0.55	0.3	0.26	0.19
SN abejas	0.21	0.13	0.33	0.56	0.6
SN plantas	0.3	0.22	0.44	0.46	0.51

lado del gradiente espacial, manteniendo mayor cercanía entre sí que con el sitio Agua del Ángel. Lo anterior concuerda con la agrupación obtenida bajo el índice de disimilitud Bray Curtis (Fig. 7.14).

El grado de asociación de las interacciones permitió ubicar la formación de tres grupos de interacciones en el gradiente espacial (Fig. 7.15). El primer grupo esta conformado por las interacciones compartidas entre Las Ánimas y El Banco, mientras que el segundo grupo se forma a partir de las interacciones compartidas entre Higuerillas y La Tinaja. Ambos grupos están estrechamente relacionados con la dimensión 1 del AC (Tabla 7.10). El grupo tres esta conformado por las interacciones de Agua del Ángel y se encuentra asociado a la dimensión 2 del AC (Tabla 7.11).

La comunidad de abejas interactuantes fue marginalmente diferente entre sitios ($P = 0.056$), en tanto que las interacciones abeja-planta fueron significativamente distintas entre localidades ($P < 0.05$). No se encontró evidencia estadística suficiente para asociar estas diferencias a las características de disturbio correspondientes a cada sitio ($P = 0.39$).

7.4. Implicaciones ecológicas de la extinción de las especies núcleo

Los resultados señalan que de 32 especies de abejas registradas y 22 especies de plantas, tan solo ocho conforman el núcleo de generalistas abeja-planta (Fig. 7.5). Resalta la importancia de las

Table 7.9 Plantas en floración registradas en sitios con diferente nivel de disturbio en el semidesierto queretano. LA = Las Ánimas (Disturbio nivel 1), AA = Agua del Ángel (Disturbio nivel 2), LT = La Tinaja (Disturbio nivel 3), H = Higuierillas (Disturbio nivel 4) y B = El Banco (Disturbio nivel 5).

Especie	B	H	LT	AA	LA
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	X	-	-	-	X
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	X	X	X	X	X
<i>Opuntia stenopetala</i>	X	-	X	-	X
<i>Senna wislizeni</i>	-	-	X	-	-
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	X	X	X	-	X
<i>Opuntia microdasys</i>	X	X	-	-	X
<i>Neolloydia conoidea</i>	X	-	-	-	X
<i>Larrea tridentata</i>	-	X	X	X	-
<i>Dalea bicolor</i>	-	-	-	-	X
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	-	X	X	-	-
<i>Brickellia veronicifolia</i>	-	-	-	-	X
<i>Coryphantha radians</i>	-	-	X	X	-
<i>Mimosa galeotii</i>	-	-	-	-	X
<i>Ruellia hookeriana</i>	-	X	-	X	-
<i>Karwinskia mollis</i>	-	-	X	-	-
<i>Hibiscus elegans</i>	-	-	-	-	X
<i>Gallium</i> sp.	-	-	-	-	X
<i>Fouquieria splendens</i>	-	-	-	X	-
<i>Lophophora diffusa</i>	-	-	-	X	-
<i>Senecio</i> sp.	-	-	-	X	-
<i>Ayenia micrantha</i>	-	-	-	-	X
<i>Croton morifolius</i>	-	-	-	-	X

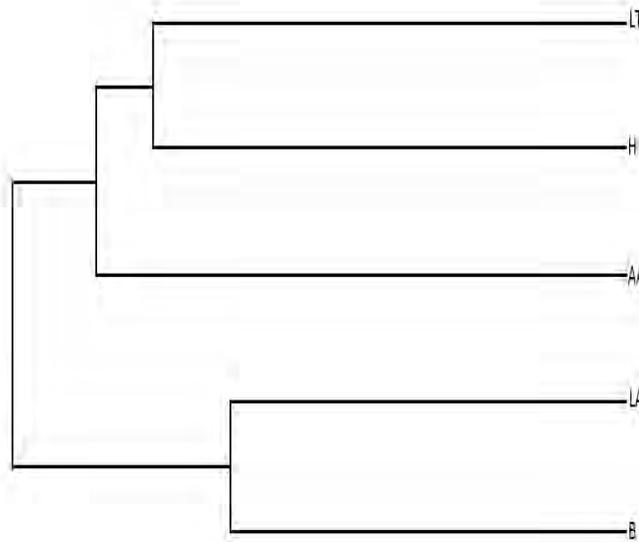


Figure 7.14 Dendrograma de similitud Bray-Curtis de las interacciones abeja-planta por localidad estudiada. LA = Las Ánimas (Disturbio nivel 1), AA = Agua del Ángel (Disturbio nivel 2), LT = La Tinaja (Disturbio nivel 3), H = Higuierillas (Disturbio nivel 4) y B = El Banco (Disturbio nivel 5).

Table 7.10 Asociación entre las interacciones abeja-planta y la dimensión 1 (Dim 1) del Análisis de Correspondencia.

Planta	Abeja	Contribución Dim 1	Grupo
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Macrotera</i> sp. 1	0.95	1
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Augochlorella pomoniella</i>	0.75	1
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	<i>Apis mellifera</i>	0.7	1
<i>Opuntia stenopetala</i>	<i>Augochlorella pomoniella</i>	0.87	1
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	<i>Macrotera</i> sp. 1	0.84	1
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	<i>Diadasia rinconis</i>	0.79	2
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	<i>Apis mellifera</i>	0.65	2
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	<i>Agapostemon tyleri</i>	0.65	2
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	<i>Diadasia rinconis</i>	0.6	2

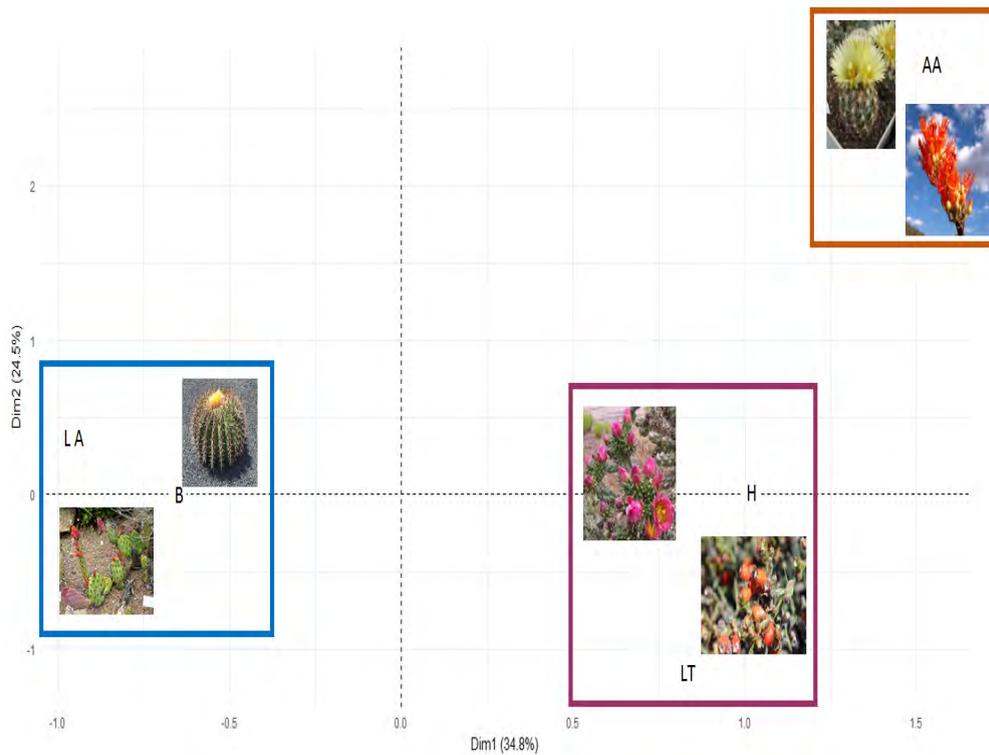


Figure 7.15 Análisis de Correspondencia para las interacciones abeja-planta por localidad de estudio. LA = Las Ánimas (Disturbio nivel 1), AA = Agua del Ángel (Disturbio nivel 2), LT = La Tinaja (Disturbio nivel 3), H = Higuerillas (Disturbio nivel 4) y B = El Banco (Disturbio nivel 5).

Table 7.11 Asociación entre las interacciones abeja-planta y la dimensión 2 (Dim 2) del Análisis de Correspondencia.

Planta	Abeja	Contribución Dim 2	Grupo
<i>Coryphantha radians</i>	<i>Apis mellifera</i>	0.65	3
<i>Coryphantha radians</i>	<i>Diadasia rinconis</i>	0.65	3
<i>Coryphantha radians</i>	<i>Macrotera</i> sp. 1	0.65	3
<i>Fouquieria splendens</i>	<i>Agapostemon tyleri</i>	0.65	3
<i>Fouquieria splendens</i>	<i>Lasioglossum</i> sp. 4	0.65	3
<i>Fouquieria splendens</i>	<i>Apis mellifera</i>	0.65	3
Acanthaceae	<i>Ashmeadiella</i> sp. 1	0.65	3
Acanthaceae	<i>Macrotera</i> sp. 1	0.65	3
<i>Larrea tridentata</i>	<i>Nomia</i> sp. 2	0.65	3
<i>Senecio</i> sp.	<i>Augochlorella pomoniella</i>	0.65	3
<i>Senecio</i> sp.	<i>Lasioglossum</i> sp. 2	0.65	3

Table 7.12 Comparación de las propiedades de la red de interacciones abeja-planta con y sin especies núcleo. S = Riqueza, SN = Solape de nicho, $H2'$ = Índice de especialización de Blüthgen *et al.* (2008), C = Conectividad, $DIRTLPAwb+$ = Modularidad de Beckett (2016) y $NODF$ = Anidamiento de Almeida-Neto *et al.* (2008). Los valores resaltados en negritas son significativamente diferentes a lo esperado en condiciones aleatorias ($P < 0.05$ en contraste contra 1000 modelos nulos).

Índice	Con Núcleo	Sin Núcleo
S plantas	22	16
S abejas	32	18
Enlaces por especie	2.51	1.26
SN abejas	0.2	0.1
SN plantas	0.29	0.1
$H2'$	0.27	0.6
C	0.19	0.14
$DIRTLPAwb+$	0.32	0.55
$NODF$	23.83	3

cactáceas en el sistema estudiado, principalmente de *Echinocactus platyacanthus*, endémico del país y bajo “Protección especial” en la NOM-059. Al simular la extinción de las especies núcleo ($Gc > 1$) la topología de la red de interacciones cambió de forma drástica (Tabla 7.12). El anidamiento disminuyó casi a cero y dejó de ser significativamente diferente a lo esperado por azar. La modularidad continuó presente e incrementó su valor, lo que indica que las interacciones se volvieron más especialistas. Lo anterior concuerda con los bajos niveles de solape de nicho obtenidos para ambos niveles tróficos, donde la similitud en el patrón de forrajeo de las abejas y en el patrón de polinizadores compartidos entre las plantas fue casi nula, lo cual sugiere una red menos conectada.

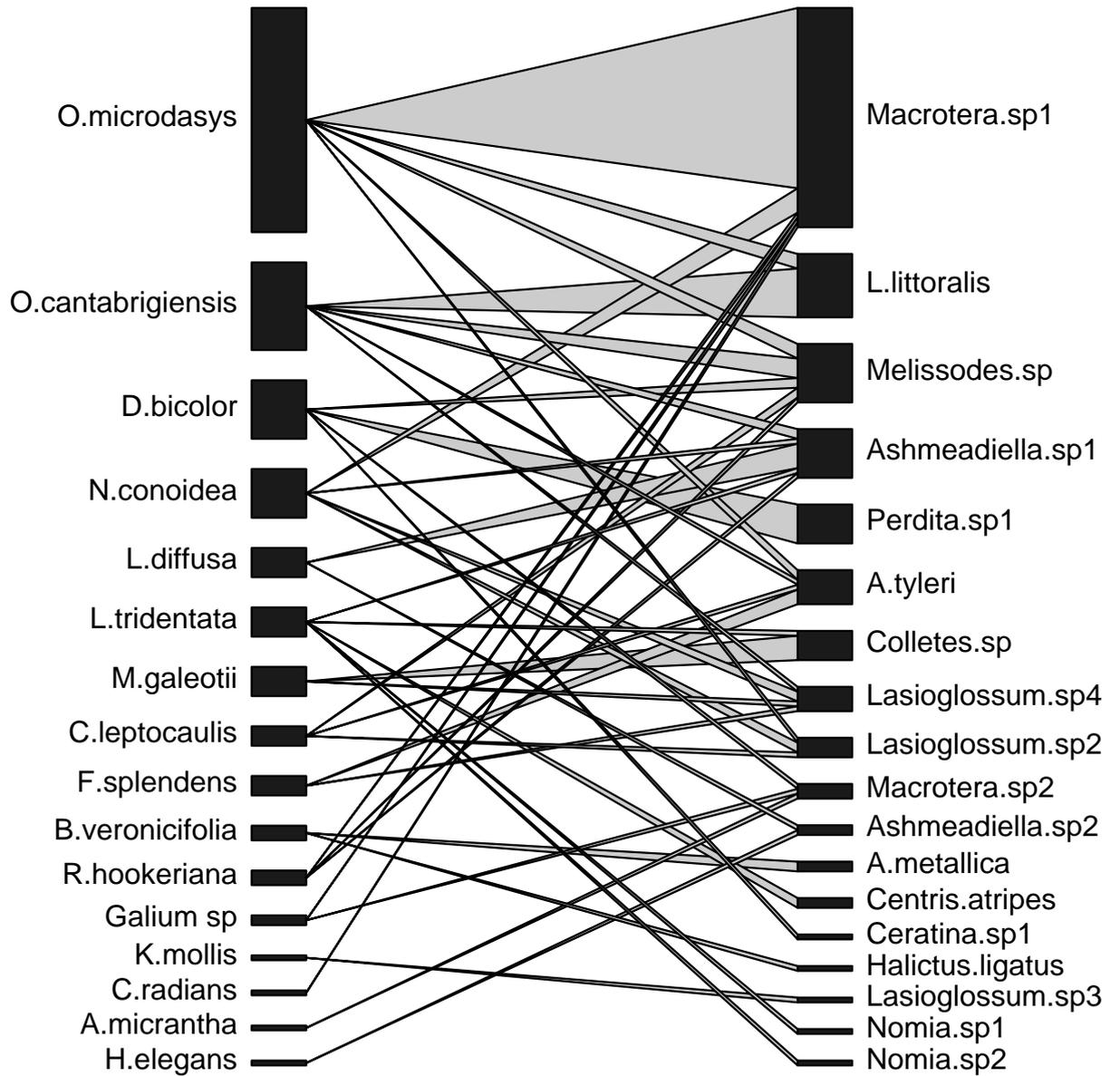


Figure 7.16 Red de interacciones abeja-planta del semidesierto queretano sin las especies de plantas y abejas núcleo detectadas.

Discusión

La abundancia total de la comunidad de abejas se compone principalmente del grupo formado por *Diadasia rinconis*, *Lasioglossum* sp. 1, *Macrotera* sp. y *A. mellifera*. Una alta abundancia de *Lasioglossum* sp. 1 y *A. mellifera* ha sido reportada en estudios previos (Tommasi *et al.*, 2004; Westphal *et al.*, 2008), pues la primer especie pertenece a un género con distribución cosmopolita (Danforth *et al.*, 2003) y *A. mellifera* ha sido reportada como un abeja exótica con alta frecuencia en todo el país (Guzmán-Novoa *et al.*, 2011) y generalmente asociada a sitios con presencia de actividades humanas (Brosi *et al.*, 2008; González-Varo *et al.*, 2013), lo que concuerda con su mayor abundancia en El Banco, el sitio estudiado con más disturbio. El género *Macrotera* es común en las zonas áridas del país (Michener, 2007). Las familias que aportaron mayor riqueza en este trabajo fueron Apidae ($S = 12$) y Halictidae ($S = 12$), resultados que concuerdan con otros estudios realizados en zonas semiáridas del país (Vergara y Ayala, 2002; Ramírez-Freire *et al.*, 2014) y especialmente con lo reportado en Munguía-Soto (2016) para las abejas visitantes de cactáceas del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro. La base de datos Discover Life (Ascher y Pickering, 2016) señala la presencia de 109 especies de abejas para el Estado de Querétaro, a las cuales deben añadirse por lo menos los siguientes 13 registros encontrados en la presente tesis: dos especies del género *Macrotera*, dos del género *Perdita* (Andrenidae), dos de *Nomia* (Halictidae) y dos especies del género *Ashmeadiella* (Megachilidae), así como las especies *Lithurgus littoralis* (Megachilidae), *Agapostemon texanus* (Halictidae), *Centris mexicana*, *Centris atripes* y *C. transversa*. En ese mismo listado, sólo se contempla a una especie del género *Exomalopsis* (Apidae), mientras que en este trabajo se registraron tres morfoespecies de ese taxón.

Aunque la riqueza obtenida en este trabajo representa 30 % de las especies de abejas reportadas

para el estado de Querétaro, este número puede considerarse bajo en comparación con estudios realizados en otras zonas áridas donde el objetivo principal fue registrar la composición específica de la comunidad (Minckley y Ascher, 2012). Por lo anterior, es necesario considerar que esta tesis se enfocó en el subconjunto de abejas que interactúan con las flores presentes en las localidades de trabajo, por lo que el muestreo no fue dirigido a capturar la mayor riqueza de abejas, sino a registrar de forma sistemática las interacciones entre éstas y las plantas en floración. Se ha señalado que para lograr encontrar la mayor riqueza de especies es necesario utilizar más de un método de colecta (Olalde-Estrada, 2015) y que las trampas jabonosas en combinación con los nidos trampa son la combinación más efectiva para estos fines (Westphal *et al.*, 2008). En esta investigación únicamente se utilizó el método de colecta directa con redes y además, el tiempo entre un muestreo y otro fue muy amplio, por lo que nuestros resultados no reflejan de manera robusta la riqueza total de las localidades estudiadas. En cuanto a los componentes funcionales de las interacciones estudiadas, el sesgo por el corto tiempo de muestreo puede descartarse, ya que la estructura de las interacciones es robusta a bajas intensidades de muestreo (Hegland *et al.*, 2010).

8.1. El gradiente de disturbio en el semidesierto queretano

Los datos de disturbio obtenidos para las localidades estudiadas señalan el riesgo de perturbación que esta región enfrenta (Hernández-Oria *et al.*, 2007). El Banco, Higuierillas y La Tinaja resultaron ser los sitios con mayor disturbio en comparación con Las Ánimas y Agua del Ángel. Nuestros resultados aportan evidencia acerca de que la presencia de ganado mayor, la cobertura de caminos humanos, la erosión, el macheteo y el pastoreo de cabras son las causas con mayor relevancia para los sitios amenazados, tal y como lo encontraron Hernández-Oria *et al.* (2006). Lo anterior sugiere que dichos factores de disturbio se han mantenido constantes en los últimos años y plantea la necesidad de evaluar la perturbación provocada por el desempeño crónico de estas actividades en la región. Las localidades estudiadas presentan una ordenación espacial diferencial de acuerdo con las variables de disturbio que más se relacionan con ellas. Esto permite corroborar que las causas de disturbio no son homogéneas en toda la región (Hernández-Oria *et al.*, 2007), tal y como se observó en campo. El

sitio Higuierillas se encuentra estrechamente relacionado con los caminos ganaderos, la cobertura de caminos humanos y la presencia de pastillas fecales de ganado mayor, mientras que La Tinaja y El Banco son sitios con alta frecuencia de pastillas fecales de cabras. Estas tres localidades presentan mayor cercanía a asentamientos humanos en comparación con los sitios conservados.

La zona semiárida de los alrededores de Cadereyta, Querétaro, ha sido señalada como un área de gran diversidad de cactáceas con áreas de distribución restringidas (Sánchez *et al.*, 2008; Hernández-Magana *et al.*, 2012) y se han hecho algunos esfuerzos en la región para reevaluar las categorías de riesgo que éstas poblaciones tienen en la Norma Oficial Mexicana 059 (Sánchez *et al.*, 2006). *Echinocactus platyacanthus* es una especie con amplia distribución en la región (Sánchez *et al.*, 2006), por lo que no es raro encontrarla bien representada en la mayoría de las localidades estudiadas. Sin embargo, sus poblaciones enfrentan una alta presión por actividades humanas ya que es destruida para alimentar al ganado (Hernández-Oria *et al.*, 2006). La categoría actual de este cactus endémico de México en la NOM-059 es “protección especial”, pero recientemente se sugirió transferirla a la categoría de especie “amenazada” debido a su condición ecológica y a las características de su hábitat (Sánchez *et al.*, 2006). En la presente tesis se identificaron a *E. platyacanthus* y a *Senna wislizeni* var. *painteri* como plantas que contribuyen fuertemente a la robustez de las interacciones planta-abeja, argumento ecológico que debe considerarse en el futuro para la protección de ambas especies.

8.2. Estructura de las interacciones abeja-planta y su relación con el disturbio

La red de interacciones abeja-planta obtenida para la región de Cadereyta, Qro. presenta las características típicas de una red mutualista. Su patrón de anidamiento indica que esta red presenta un núcleo de generalistas que le confiere estabilidad frente a los disturbios. Además, la ausencia de módulos señala que las interacciones estudiadas no presentan subconjuntos de interacciones especializadas (Bascompte y Jordano, 2014).

De acuerdo con la primera hipótesis, se esperaba encontrar la mayor diversidad de abejas asociadas a la flora en el sitio con nivel intermedio de disturbio (Agua del Ángel); sin embargo, este patrón no

se observó en este estudio. Connell (1978) propone que en un sitio con bajo nivel de disturbio los competidores fuertes excluirán al resto de las especies de la comunidad, mientras que a niveles altos de disturbio la adecuación de la mayoría de las especies bajará drásticamente. Ambos escenarios producirían una diversidad menor a lo esperado en un sitio con un nivel intermedio de disturbio. La ausencia de este patrón puede deberse a que en el sistema estudiado las abejas presentaron un bajo solape de nicho en todos los sitios muestreados, incluyendo la localidad con un nivel de disturbio bajo (Las Ánimas), lo que sugiere que la exclusión competitiva entre estos insectos es una fuerza con menor peso para la estructura de la comunidad en comparación con el cambio de nicho que permite la complementariedad funcional de las abejas, ya que se ha señalado que a mayor riqueza de estos insectos el solape de nicho interespecífico se reduce (Fründ *et al.*, 2013). En los sitios con alto nivel de disturbio, como El Banco y La Tinaja, la diversidad también fue mayor que en el sitio con nivel intermedio. Esto puede deberse a la composición floral presente en ambos sitios, pues en El Banco se registró la presencia de *Echinocactus platyacanthus* y en La Tinaja de *Senna wislizeni*, especies vegetales definidas como núcleo para el mantenimiento de las interacciones planta-abeja. En el sitio con nivel intermedio de disturbio (Agua del Ángel), estas plantas no estuvieron presentes. Se sugiere que existe una relación positiva entre la presencia de especies núcleo vegetales y la diversidad, riqueza y abundancia de abejas interactuantes. Cabe considerar también que algunas abejas se ven atraídas a zonas con disturbio (Liow *et al.*, 2001; Winfree *et al.*, 2007; Yoshihara *et al.*, 2008; Olalde-Estrada, 2015; Carman y Jenkins, 2016), debido a que la remoción de la cobertura vegetal implica nuevos espacios disponibles para el anidamientos de estos insectos, específicamente de las abejas solitarias. La dominancia observada en el sitio Higuierillas se debe a la abundancia desproporcional de los ejemplares de *Diadasia rinconis* comparada con el resto de las especies registradas. Higuierillas es un sitio con alta presencia de actividades ganaderas y con una dominancia fisionómica de *Cylindropuntia imbricata* y *C. leptocaulis*, plantas a las que *Diadasia rinconis* se encuentra estrechamente relacionada (Tabla 7.10), pues no sólo son fuente de alimento para esta especie, sino también un lugar de descanso nocturno para los machos (Wilson y Messinger, 2016), conducta observada en este muestreo y en agregaciones de machos de algunos Eucerini (Mahlmann *et al.*, 2014).

En un estudio reciente realizado en la misma región semiárida de Querétaro, Munguia-Soto (2016)

reportó 15 especies de abejas asociadas a seis especies de cactáceas en muestreos mensuales a lo largo de un año. Esto señala la importancia de incluir el estrato arbustivo y herbáceo dentro del muestreo de interacciones abeja-planta en la región de estudio, ya que se registraron abejas presentes únicamente en estos tipos de vegetación ($S = 12$), pese a que el esfuerzo de muestreo fue menor en esta tesis. Las cactáceas fueron las plantas que recibieron mayor cantidad de especies de abejas ($S = 20$), principalmente *Echinocactus platyacanthus*, *Cylindropuntia imbricata*, *Opuntia cantabrigiensis*, *O. microdasys* y *O. stenopetala*. Dentro de las cactáceas, el género *Opuntia* es el más diverso de esta familia en México (Mandujano *et al.*, 2013) y los resultados obtenidos aportan evidencia de la importancia ecológica que tiene en los sistemas semiáridos (Mandujano *et al.*, 2002), además de su relevancia cultural, económica y social (Mondragón-Jacobo y Pérez-González, 2003; Scheinvar *et al.*, 2011). La preferencia hacia las cactáceas por parte de estos insectos polinizadores puede atribuirse a que las flores de estas plantas presentan colores más atractivos en comparación con las otras especies vegetales (Gordón *et al.*, 2002), sin embargo, esta característica no es la única determinante para concretar la visita floral (Dötterl y Vereecken, 2010). Recientemente se ha señalado que las características físicas y estructurales del polen juegan un papel principal en los hábitos de forrajeo de las abejas (McIntosh, 2001; Vanderplanck *et al.*, 2017). Por otra parte, se ha comprobado que las proteínas del polen están relacionadas con el tamaño de las larvas de abejas y su supervivencia (Regali y Rasmont, 1995; Roulston y Cane, 2000), se ha sugerido que el porcentaje relativo de lípidos esteroides en el polen también es una variable que determina el tipo de planta que prefieren las abejas, pues estas moléculas son esenciales para el desarrollo de su progenie (Svoboda *et al.*, 1982) y no son producidas en su metabolismo (Hobson, 1935). Este tipo de lípidos varía significativamente entre las especies vegetales (Vanderplanck *et al.*, 2017), al menos dos especies del género *Opuntia* producen polen con un alto valor de dichos esteroides (Lusby *et al.*, 1993). Lo anterior sugiere que la preferencia de las abejas hacia las cactáceas es mediada no sólo por características fenotípicas de la flor, sino por la composición de su polen.

Una abeja especialista es aquella cuyos hábitos de forrajeo están limitados a la visita de una familia vegetal (Müller y Kuhlmann, 2008). Se registraron 10 especies de abejas que realizaron una sola visita floral. Lo anterior debe analizarse con cautela antes de sugerirlas como abejas especialistas.

La rareza de las especies en una red de interacciones no necesariamente implica la especialización ecológica (Blüthgen *et al.*, 2008). Los registros únicos y dobles pueden deberse a la baja probabilidad del registro de interacciones de las abejas raras, un artefacto del muestreo directo que puede verificarse al colocar trampas nido en los sitios de estudio (Dorado *et al.*, 2011). La presencia de especies raras a escala local y de paisaje parece ser común (Barbola y Laroca, 1993; Williams *et al.*, 2001; Potts *et al.*, 2003) y puede deberse a una baja densidad en las poblaciones de estos insectos o a que sean especies asociadas a zonas con disturbio (Rundel *et al.*, 1998). Las abejas con uno o dos registros fueron halladas tanto en sitios con alto disturbio, como en la localidad más conservada, por lo que se sugiere que su rareza se debe a la baja densidad de sus poblaciones al momento de su colecta, probablemente por pertenecer a poblaciones distantes sin nidos dentro de las localidades estudiadas (Potts *et al.*, 2003). En esta tesis no se tiene evidencia ecológica suficiente para considerar a las abejas raras como especialistas de las plantas visitadas. Munguia-Soto (2016) reporta a *Lithurgus littoralis* como una abeja especialista de *Opuntia streptacantha* en la región de Cadereyta; sin embargo, en este trabajo se registró a *L. littoralis* como visitante floral de *Cylindropuntia imbricata*, *Opuntia cantabrigiensis*, *O. microdasys* y *O. stenopetala*, lo cual apoya la hipótesis de que los artefactos del muestreo de interacciones ecológicas puede sobre estimar el grado de especialización de los visitantes florales (Dorado *et al.*, 2011).

Contrario a lo esperado en la segunda hipótesis, las interacciones abeja-planta y el número de enlaces por especie no mostraron respuesta ante el disturbio presente en las zonas. Esto puede deberse a dos hechos: 1) todos los sitios estudiados se encuentran rodeados de áreas con vegetación conservada, y 2) en el sitio con máximo nivel de disturbio (El Banco) la composición vegetal es similar al sitio más conservado (Las Ánimas), incluso con la presencia de las mismas plantas núcleo. Se ha señalado que las áreas que rodean a los sitios con presencia de actividades humanas funcionan como reservorio natural de abejas y otros insectos, siempre y cuando estas áreas no se encuentren bajo presiones humanas (Steffan-Dewenter *et al.*, 2006; Kremen *et al.*, 2004; Greenleaf y Kremen, 2006; Carvalheiro *et al.*, 2010; Bailey *et al.*, 2014; Chiawo *et al.*, 2017). Las abejas salen de los sitios conservados aledaños en búsqueda de polen y néctar, para posteriormente regresar a ellos para anidar y reproducirse (Westrich, 1996). Las localidades estudiadas se encuentran rodeadas por

matorral xerófilo conservado, y pese a que El Banco se encuentra sujeto a una alta incidencia de actividades humanas y ganaderas, éstas no han removido a las plantas núcleo para la permanencia de las interacciones abeja-planta. Por ejemplo, Las Ánimas y El Banco comparten la presencia de *Opuntia stenopetala* y *Echinocactus platyacanthus*, lo que permite que sus interacciones abeja-planta sean similares entre sí (Fig. 7.14) independientemente de su nivel de disturbio. Lo anterior refleja la importancia de la conservación de las plantas núcleo en las zonas con alto nivel de disturbio ya que recientemente se ha señalado que las especies que más contribuyen al anidamiento de una red de interacciones son más vulnerables a la extinción (Saavedra *et al.*, 2011). En este trabajo se sugiere que los remanentes de la vegetación original en los sitios con alto nivel de disturbio han permitido que la red de interacciones abeja-planta se mantenga robusta a pesar de las actividades humanas que se llevan a cabo y que modifican las abundancias relativas de las especies vegetales, principalmente pastoreo de cabras, ganado mayor y macheteo (Vázquez y Simberloff, 2003; Yoshihara *et al.*, 2008; Kearns y Oliveras, 2009). Es relevante subrayar que aunado a lo anterior, las respuestas de las abejas ante la heterogeneidad de los sitios estudiados obedece también a características particulares de cada taxa, como su nivel de socialidad, su amplitud de dieta o preferencia floral, sus restricciones morfológicas y su sitio de anidamiento (Brosi *et al.*, 2008; Winfree *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2010; Banaszak-Cibicka y Zmihorski, 2012; Hagen *et al.*, 2012).

El papel de *Apis mellifera* en la red de interacciones resalta debido a que es una especie exótica invasora que se detectó como integrante del núcleo de abejas generalistas que contribuyen al anidamiento de la red. Al respecto, se sugiere una interpretación con cautela de este índice debido a que la red de interacciones obtenida en esta tesis se basa en visitas florales y no garantiza que la polinización sea efectiva. Se ha señalado que el impacto de *A. mellifera* en los sistemas de polinización es negativo para plantas nativas, positivo para plantas invasoras pero tanto positivos como negativos para cultivos (Garibaldi *et al.*, 2013; Morales *et al.*, 2017), por lo que son necesarios más estudios para evaluar el impacto real de esta especie exótica en las redes abeja-planta.

8.3. La estacionalidad y las interacciones planta-abeja

En las zonas áridas el incremento del recurso floral es característico de la estación lluviosa (Hernández, 2006) y podría conducir a una mayor abundancia y riqueza de especies de abejas (Vergara y Ayala, 2002; Munguia-Soto, 2016), ya que estos insectos prefieren temporadas con mayor cantidad de flores (Potts *et al.*, 2003; Olesen *et al.*, 2008), lo que explica las diferencias significativas en su abundancia entre la temporada de secas y lluvias. La estacionalidad no sólo tuvo impacto en la abundancia y riqueza de estos insectos, también provocó un alto recambio taxonómico en los integrantes de ambos niveles tróficos de las redes de interacción correspondientes a secas y lluvias. Lo anterior modificó las características estructurales de las interacciones abeja-planta a través de estas dos temporadas estacionales (Santos *et al.*, 2014), que corresponde a lo esperado en la tercera hipótesis planteada. Esta alteración fue a tal grado que la red de interacciones se volvió mucho más robusta en la estación lluviosa, debido al surgimiento de un patrón de anidamiento no presente en secas. Este patrón de interacciones implica la presencia de un núcleo de plantas y abejas generalistas que interactúan entre sí y cuya existencia es importante para la permanencia del sistema frente a los disturbios debido a que confiere de redundancia ecológica a las interacciones entre especies (Vázquez y Aizen, 2004; Aizen *et al.*, 2012; Bascompte y Jordano, 2014) y ha ayudado a explicar como la complejidad de un sistema biológico está relacionada con la resiliencia, una pregunta principal en ecología (Peterson *et al.*, 1998). Debido a que el recambio taxonómico fue mucho mayor en las plantas que en las abejas, ya que únicamente la floración de *Larrea tridentata* se compartió entre temporadas, y a que las plantas son casi exclusivamente el único recurso alimenticio para las abejas (Sipes y Tepedino, 2005), se sugiere que fue la floración de las cactáceas y de *Senna wislizeni* (Fabaceae) en la estación lluviosa lo que propició una mayor complejidad en la estructura de la red de interacciones de esta temporada. Esto indica la importancia de este tipo de plantas para los sistemas semiáridos y prioriza la identificación de las amenazas y riesgos para su conservación (Hernández y Bárcenas, 1996; Hernández-Oria *et al.*, 2007; Goettsch *et al.*, 2015). El recambio taxonómico entre estaciones condujo también a una diferenciación en las especies núcleo de cada temporada, resultados que pueden aunarse al valor ecológico considerado en los análisis de riesgo de la NOM-059 para el caso de las plantas.

Las interacciones ecológicas, al igual que las especies, están restringidas a una escala temporal y espacial particular. Aunque la descripción de las características topológicas de la red de interacciones es estática, estas características pueden compararse en diferentes escenarios espacio-temporales (Carnicer *et al.*, 2009). En este trabajo se identificó la variación de la redundancia ecológica en un sistema altamente estacional. Lo anterior es importante debido a que se conocen pocos estudios de la robustez de las interacciones sujetas a variaciones estacionales (Alarcón *et al.*, 2008; Jordano *et al.*, 2009). Al contemplar la escala temporal como una variable ecológica se pueden visualizar patrones de ensamblaje de interacciones en la comunidad, donde las especies nuevas que entran a la red tienden a interactuar con las especies bien conectadas, considerando las respectivas limitaciones morfológicas y desajustes fenológicos (Olesen *et al.*, 2008). Esto corresponde a las especies de abejas y plantas que se incorporaron de secas a lluvias en este trabajo donde incluso se registraron como parte del núcleo de generalistas. Si bien se ha registrado estabilidad en diferentes índices de la estructura de las redes de interacción mutualistas de una estación del año a otra (Olesen *et al.*, 2008; Bascompte y Jordano, 2014), se ha encontrado que las especies que componen a las redes de interacción presentan un alto recambio y que éste es aún mayor en las interacciones observadas entre diferentes temporadas (Petanidou y Potts, 2006; Olesen *et al.*, 2008). En cuanto al recambio de especies, se ha observado que las especies núcleo de la red se mantienen presentes en sistemas altamente estacionales para interacciones tróficas entre hormigas y plantas, siendo las especies periféricas de la red las que sufren mayor recambio (Santos *et al.*, 2014), contrario a lo registrado en este trabajo de interacciones mutualistas abeja-planta. Alarcón *et al.* (2008) señalan que las redes de polinización sufren alto recambio taxonómico, incluso en las abejas que integran el núcleo de generalistas, pero que conservan el anidamiento de sus interacciones. En la presente tesis se atribuye a la incorporación de la floración de cactáceas, sujeta a la estacionalidad, el cambio en el patrón de anidamiento presente en lluvias pero no en secas, y por lo tanto el recambio en las especies núcleo de una temporada a otra.

Conclusiones

La región estudiada es afectada de manera heterogénea por las variables de disturbio medidas, por lo que la ganadería, el deterioro del hábitat y las actividades humanas ejercen presión de manera diferencial entre una localidad y otra. La presencia en similar proporción de estos tres factores produce altos niveles de disturbio. No se identificó una tendencia clara de relación disturbio-diversidad de abejas en las localidades estudiadas ni un impacto negativo en las interacciones de estos insectos con las plantas. Lo anterior puede deberse a la presencia de vegetación no perturbada alrededor de todas las localidades estudiadas, a que existen especies de abejas atraídas a zonas con presencia de disturbio y a que en dichas zonas el solape de nicho entre las especies de estos polinizadores es bajo. Se sugiere continuar el estudio del papel ecológico de *Apis mellifera*, especie de abeja invasora en México, en la red de interacciones con los datos obtenidos.

Las interacciones estudiadas conforman un sistema generalista que es altamente dinámico entre una temporada estacional y otra. Este trabajo permitió comprobar que el recambio taxonómico producto de la estacionalidad genera patrones de interacción diferentes con propiedades ecológicas distintas. De esta manera, las interacciones presentan mayor estabilidad y robustez en la estación lluviosa en comparación con la estación seca, lo cual debe considerarse para la continuidad de su estudio en la región, una zona con presencia de plantas cuya distribución es restringida y altamente amenazada por las actividades humanas. Dentro de las plantas presentes en la zona, destacaron *Echinocactus platyacanthus* y *Senna wislizenni* var. *painteri* como recurso preferido por las abejas. Se sugiere la incorporación del papel ecológico de estas especies como criterio para la asignación de categorías de protección en la NOM-059.

Bibliografía

- Aizen, M. A., Sabatino, M., y Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualistic networks. *Science*, 335:1486–1489.
- Alarcón, R., Waser, N. M., y Ollerton, J. (2008). Year-to-year variation in the topology of a plant–pollinator interaction network. *Oikos*, 117:1796–1807.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, J. P. R., Loyola, R. D., y Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117:1227–1239.
- Arreguín, S. M. L., Cabrera, L. G., Fernández, N. R., Orozco, L. C., Rodríguez, C. B., y M, Y. B. (1997). *Introducción a la flora del Estado de Querétaro*. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro.
- Ascher, J. y Pickering, J. (2016). Discover life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila).
- Ayala, R. (1988). Abejas de Chamela. *Folia Entomológica Mexicana*, (77):395–493.
- Ayala, R., Griswold, T. L., y Bullock, S. (1998). *Las abejas nativas de México*.
- Ayala, R., Griswold, T. L., y Yanega, D. (1996). *Apoidea (Hymenoptera)*.
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S. P. M., Potts, S. G., y Bouget, C. (2014). Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, 4(4):370–380.

- Banaszak-Cibicka, W. y Zmihorski, M. (2012). Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation*, 16:331–343.
- Barbola, I. F. y Laroca, S. (1993). A comunidade apoidea (hymenoptera) da reserva passa dois (lapa, paran, brasil): I diversidade, abundancia relativa e atividade sazonal. *Acta Biolgica Paran*, 22:91–113.
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., Kornbluth, S., y Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51):20645–20649.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:567–593.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2014). *Mutualistic networks*.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melin, C. J., y Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16):9383–9387.
- Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society open science*, 3(140536):1–18.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., CD, C. D. T., Settele, J., y Kunin, W. E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785):351–354.
- Blthgen, N., Menzel, F., y Blthgen, N. (2008). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(9):1–12.
- Boer, P. J. D. (1980). Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Netherlands Journal of Zoology*, 30:278–306.

- Borgatti, S. P. y Everett, M. (1997). Network analysis of 2-mode data. *Social Networks*, (19):243–269.
- Brosi, B. J., Daily, G. C., Shih, T. M., Oviedo, F., y Durán, G. (2008). The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, 45:773–783.
- Buchmann, S. (2003). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1):343–369.
- Buchmann, S. L. y Nabhan, G. P. (1997). *The forgotten pollinators*. Island Press.
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., y Knight, T. M. (2013). Plant-pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence and function. *Science*, 6127(339):1611–1615.
- Carman, K. y Jenkins, D. (2016). Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. *Biological Conservation*, 202:110–118.
- Carnicer, J., Jordano, P., y Melián, C. J. (2009). The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*, 90(7):1958–1970.
- Carvalho, L. G., Seymour, C. L., Veldtman, R., y Nicolson, S. W. (2010). Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology*, 47:810–820.
- CEA-CONCYTEQ, W. E. (2016). Forecast for Cadereyta, Querétaro.
- Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J., y Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81:190–200.
- Chiawo, D. O., Ogol, C. K. P. O., Kioko, E. N., Otiende, V. A., y Gikungu, M. W. (2017). Bee diversity and floral resources along a disturbance gradient in Kaya Muhaka forest and surrounding farmlands of Coastal Kenya. *Journal of Pollination Ecology*, 20(6):51–59.
- Coelho, B. W. T. (2004). A review of the bee genus *Augochlorella* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini). *Systematic Entomology*, 29:282–323.

- Connell, J. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1302–1310.
- Cooper, W. S. (1926). The fundamentals of vegetational change. *Ecology*, 7:391–413.
- Crepet, W., Nixon, K., y Gandolf, M. A. (2004). Fossil evidence and phylogeny: The age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany*, 91(10):1666–1682.
- Danforth, B. N., Conway, L., y Ji, S. (2003). Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (hymenoptera: Halictidae). *Systematic Biology*, 52(1):23–36.
- Dáttilo, W., Jr., P. R. G., e Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122:1643–1648.
- Dorado, J., Vázquez, D. P., Stevani, E. L., y Chacoff, N. P. (2011). Rareness and specialization in plant–pollinator networks. *Ecology*, 92:19–25.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., y Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1):7–24.
- Dormann, C. F., Gruber, B., y Fründ, J. (2008). Introducing the Bipartite Package: Analysing ecological networks. *R News*, 8:8–11.
- Dormann, C. F. y Strauss, R. (2013). Detecting modules in quantitative bipartite networks: the quabimo algorithm. *Methods in Ecology and Evolution*, 5:90–98.
- Dormann, C. F. y Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1):90–98.
- Dötterl, S. y Vereecken, J. N. (2010). The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. *Canadian Journal Zoology*, 88:668–697.
- Doyle, J. A. (2012). Molecular and fossil evidence on the Origin of Angiosperms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40:301–326.

- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. The Macmillan Company.
- Emanuel, K. (2005). Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature*, 436:686–688.
- Finnamore, A. T. y Michener, C. D. (1993). *Superfamily Apoidea*.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global ecology and biogeography*, pp. 265–280.
- Fründ, J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., y Tscharrntke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 94(9):2042–2054.
- Fukami, T. (2001). Sequence effects of disturbance on community structure. *Oikos*, 92(2):215–224.
- Gallai, N., Jean-Michel, Settele, J., y Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68:810–821.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S. K., Kennedy, C. M., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B. A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S. G., Rader, R., Ricketts, T. H., Rundlöf, M., Seymour, C. L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C. H., Viana, B. F., Wanger, T. C., Westphal, C., Williams, N., y Klein, A. M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339:1608–1611.
- Gause, G. F. (1932). Experimental studies on the struggle for existence: 1. mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology*, 9:389–402.
- Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Pinón, G., Duffy, J. P., Frances, A., Hernández, H. M., Inger, R., Pollock, C., Schipper, J., Superina, M., Taylor, N. P., Tognelli, M., Abba, A. M., Arias, S.,

- Arreola-Nava, H. J., Baker, M. A., Bárcenas, R. T., Barrios, D., Braun, P., Butterworth, C. A., Búrquez, A., Caceres, F., Chazaro-Basanez, M., Corral-Díaz, R., del Valle Perea, M., Demaio, P. H., de Barros, W. A. D., Durán, R., Yancas, L. F., Felger, R. S., Fitz-Maurice, B., Fitz-Maurice, W. A., Gann, G., Gómez-Hinostrosa, C., Gonzales-Torres, L. R., Griffith, M. P., Guerrero, P. C., Hammel, B., Heil, K. D., Hernández-Oria, J. G., Hoffmann, M., Ishihara, M. I., Kiesling, R., Larocca, J., de la Luz, J. L. L., S., C. R. L., Lowry, M., Machado, M. C., Majure, L. C., Ávalos, J. G. M., Martorell, C., Maschinski, J., Méndez, E., Mittermeier, R. A., Nassar, J. M., Negrón-Ortiz, V., Oakley, L. J., Ortega-Baes, P., Ferreira, A. B. P., Pinkava, D. J., Porter, J. M., Puente-Martinez, R., Gamarra, J. R., Pérez, P. S., Martínez, E. S., Smith, M., del C., J. M. S. M., Stuart, S. N., Muñoz, J. L. T., Terrazas, T., Terry, M., Trevisson, M., Valverde, T., Devender, T. R. V., Véliz-Pérez, M. E., Walter, H. E., Wyatt, S. A., Zappi, D., Zavala-Hurtado, J. A., y Gaston, K. J. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature*, (15142):1–7.
- González-Varo, J. P., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Potts, S. G., Schweiger, O., Smith, H. G., Steffan-Dewenter, I., Szentgyorgyi, H., Woyciechowski, M., y Vilá, M. (2013). Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trend in Ecology and Evolution*, 28(9):524–530.
- Gordón, M. A. R., Atlántico, J. B., y Ornos, C. (2002). *Polinizadores y biodiversidad*. Asociación Española de Entomología, Jardín Botánico Atlántico y Centro Iberoamericano de las Biodiversidad.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379–391.
- Goulson, D., Lye, G. C., y Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 53:191–208.
- Greenacre, M. (2008). *La práctica del análisis de correspondencia*. Fundación BBVA.
- Greenleaf, S. S. y Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(37):13890–13895.

- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242:344–347.
- Guimarães, P. J. y Guimarães, P. (2006). The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Environmental Modelling & Software*, 21(21):1512–1513.
- Guzmán-Novoa, E., Benítez, A. C., Montano, L. G. E., y Novoa, G. G. (2011). Colonización, impacto y control de las abejas melíferas africanizadas en México. *Veterinaria México*, 42(2):149–178.
- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., Aguilar, M. A. M. D., Brown, L. E., Carstensen, D. W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., Edwards, F. K., Genini, J., Guimarães, P. R., Jenkins, G. B., Jordano, P., Kaiser-Bunbury, C. N., Ledger, M. E., Maia, K. P., Darce, F. M., Mclaughlin, O., morellato, L. P. C., O’Gorman, E. J., Trojelsgaard, K., Tylianakis, J. M., Vidal, M., Woodward, G., y Olesen, J. M. (2012). Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research*, 46:89–210.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409):1292–1297.
- Hegland, S. J., Dunne, J., Nielsen, A., y Memmott, J. (2010). How to monitor ecological communities cost-efficiently: The example of plant-pollinator networks. *Biological Conservation*, 143:2092–2101.
- Hernández, H. M. (2006). *La vida en los desiertos mexicanos*. La Ciencia para Todos. Fondo de Cultura Económica.
- Hernández, H. M. y Bárcenas, R. T. (1995). Endangered cacti in the chihuahuan desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology*, 9:1176–1188.
- Hernández, H. M. y Bárcenas, R. T. (1996). Endangered cacti in the chihuahuan desert. II. biogeography and conservation. *Conservation Biology*, 10:1200–1209.
- Hernández, H. M. y Godínez, H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26:33–52.
- Hernández, H. M. y Gómez-Hinostrosa, C. (2005). *Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert region*. Oxford University Press.

- Hernández-Magana, R., Hernández-Oria, J. G., y Chávez, R. (2012). Datos para la conservación florística en función de la amplitud geográfica de las especies en el semidesierto queretano, México. *Acta Botánica Mexicana*, 99:105–140.
- Hernández-Oria, J. G., Chávez, R., y Sánchez, E. (2006). Estado de conservación de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N. P. Taylor en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 51:68–95.
- Hernández-Oria, J. G., Chávez, R., y Sánchez, E. (2007). Efecto del disturbio crónico en *Echinocereus schmollii* (Weing.) N. P. Taylor, una cactácea en peligro de extinción en el semidesierto queretano. *Zonas Áridas*, 10:59–67.
- Hobson, R. P. (1935). On a fat-soluble growth factor required by blow-fly larvae. II. Identity of the growth factor with cholesterol. *Biochemistry Journal*, 29(9):2023–2026.
- Horn, H. S. (1966). Measurement of overlap in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, 100(914):419–424.
- Horn, H. S. (1975). *Markovian properties of forest succession*. Belknap Press.
- Hoyt, C. A. (2002). The Chihuahuan Desert: Diversity at risk. *Endangered Species Bulletin*, 27:16–17.
- Hughes, A. R., Byrnes, J. E., Kimbro, D. L., y Stachowicz, J. J. (2007). Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance. *Ecology Letters*, 10(9):849–864.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113:81–101.
- Johnson, S. D. y Steiner, K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(4).
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129:657–677.
- Jordano, P., Vázquez, D., y Bascompte, J. (2009). *Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal*.

- Kamke, R., Zillikens, A., y Steiner, J. (2011). Species richness and seasonality of bees (Hymenoptera: Apoidea) in a restinga area in Santa Catarina, southern Brazil. *46:35–48*.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., y Waser, N. M. (1998). Endangered mutualism: The conservation of plant-pollinator interaction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29:83–112.
- Kearns, C. A. y Oliveras, D. M. (2009). Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in boulder, colorado. *Journal of Insect Conservation*, 13:655–665.
- Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., y Tscharrntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society*, 274:303–313.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., y Thorp, R. W. (2004). The area requirements of an ecosystem service: Crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, 7:1109–1119.
- Krishna, A., Jr, P. R. G., Jordano, P., y Bascompte, J. (2008). A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*.
- Lance, R. F., Bailey, P., Lindsay, D. L., y Cobb, N. S. (2017). Precipitation and the robustness of a plant and flower-visiting insect network in a xeric ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 144:48–59.
- Lengendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Elsevier Science.
- Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dinamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4):399–417.
- Linder, H. P. (1998). *Morphology and the evolution of wind pollination*, pp. 123–135. Royal Bbotanic Gardens.
- Liow, L. H., Sodhi, N. S., y Elmqvist, T. (2001). Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology*, 38:180–192.

- Lusby, W. R., Buchmann, S. L., y Feldlaufer, M. F. (1993). Pollen sterols from three species of sonoran cacti. *Lipids*, 28(5):469–470.
- Mackey, R. L. y Currie, D. J. (2001). The diversity-disturbance relationship: Is generally strong and peaked? *Ecology*, 82(12):3479–3492.
- Mahlmann, T., Hipólito, J., y de Oliveira, F. F. (2014). Male sleeping aggregation of multiple Eucerini bee genera (Hymenoptera: Apidae) in Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biodiversity Data Journal*, 2:1–6.
- Mandujano, M. C., Golubov, J., y Huenneke, L. (2013). Reproductive ecology of *Opuntia macrocentra* (cactaceae) in the northern chihuahuan desert. *The American Midland Naturalist*, 169(2):274–285.
- Mandujano, M. C., Golubov, J., y Reyes, J. (2002). Lo que usted siempre quiso saber sobre las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. *Biodiversitas*, 6:4–7.
- Martorell, C. y Peters, E. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124:199–207.
- McGinley, R. J. (1986). *Studies of Halictinae (Apoidea, Halictidae), I: revision of New World Lasio-glossum Curtis/Ronald J. McGinley*. Smithsonian Institution Press.
- McIntosh, M. E. (2001). *Interactions between cactus-specialist solitary bees and their host cacti*. Tesis doctoral, The University of Arizona.
- Messinger, O. y Griswold, T. (2002). A pinnacle of bees. *Fremontia*, 30:32–40.
- Michener, C. D. (1974). *The social behavior of the Bees: A comparative study*. Harvard University Press.
- Michener, C. D. (2007). *The Bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, second edition edición.
- Michener, C. D., McGinley, R. J., y Danforth, B. N. (1994). *The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)*. Smithsonian Institution Press.

- Miller, A. D., Roxburgh, S. H., y Shea, K. (2011). How frequency and intensity shape diversity–disturbance relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14).
- Minckley, R. L. y Ascher, J. S. (2012). *Preliminary survey of Bee (Hymenoptera: Anthophila)*, pp. 138–143. Proceedings.
- Minckley, R. L., Cane, J. H., Kervin, L., y Roulston, T. H. (1999). Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(1):119–147.
- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P. B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R. G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A. J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., Blanke, A., Berger, S., Böhm, A., Buckley, T. R., Calcott, B., Chen, J., Friedrich, F., Fukui, M., Fujita, M., Greve, C., Grobe, P., Gu, S., Huang, Y., Jermini, L. S., Kawahara, A. Y., Krogmann, L., Kubiak, M., Lanfear, R., Letsch, H., Li, Y., , Li, Z., Li, J., Lu, H., Machida, R., Mashimo, Y., Kapli, P., , McKenna, D. D., Meng, G., Nakagaki, Y., Navarrete-Heredia, J. L., Ott, M., Ou, Y., Pass, G., Podsiadlowski, L., Pohl, H., von Reumont, B. M., Schütte, K., Sekiya, K., Shimizu, S., Slipinski, A., Stamatakis, A., Song, W., Su, X., Szucsich, N. U., Tan, M., Tan, X., Tang, M., Tang, J., Timelthaler, G., Tomizuka, S., Trautwein, M., Tong, X., Uchifune, T., Walz, M. G., Wiegmann, B. M., Wilbrandt, J., Wipfler, B., Wong, T. K. F., Wu, Q., Wu, G., Xie, Y., Yang, S., Yang, Q., Yeates, D. K., Yoshizawa, K., Zhang, Q., Zhang, R., , Zhang, W., Zhang, Y., Zhao, J., Zhou, C., Zhou, L., Ziesmann, T., Zou, S., Li, Y., Xu, X., Zhang, Y., Yang, H., Wang, J., Wang, J., Kjer, K. M., y Zhou, X. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346:763–767.
- Moll, J. D. y Brown, J. S. (2008). Competition and coexistence with multiple life-history stages. *American Naturalist*, 171:839–843.
- Mondragón-Jacobo, C. y Pérez-González, S. (2003). *El nopal (Opuntia spp.) como forraje*. Estudio FAO producción y protección vegetal.

- Morales, C. L., Sáez, A., Garibaldi, L. A., y Aizen, M. A. (2017). *Disruption of pollination services by invasive pollinator species*, pp. 203–220. Springer.
- Müller, A. y Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palearctic bees of the genus *Colletes* (hymenoptera: Colletidae): the asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4):719–733.
- Munguia-Soto, E. O. (2016). Facilitación de la polinización por abejas generalistas de cactáceas del semidesierto de querétaro. Tesis de maestría, Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa.
- Newman, M. E. J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the United States of America*, 103(23):8577–8582.
- Noll, F. (2002). Behavioral phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera: Apinae), with special reference to social behavior. *Cladistics*, 18:137–153.
- Odum, H. T. (1956). Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography*, 1(2):102–117.
- Oksanen, J. (2008). *Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial*.
- Olalde-Estrada, I. (2015). Ecología de abejas en sitios de selva baja caducifolia sujetos a disturbio del Ejido San José Tilapa, Coxcatlán, Puebla (México).
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., y Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50):19891–19896.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., y Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89:1573–1582.
- Osborne, J. L., Martin, A. P., Shortall, C. R., Todd, A. D., Goulson, D., Knight, M. E., Hale, R. J., y Sanderson, R. A. (2008). Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology*, 45:784–792.

- Patefield, W. M. (1981). Algorithm as159. An efficient method of generating $r \times c$ tables with given row & column totals. *Applied Statistics*, 30(1):91–97.
- Petanidou, T. y Potts, S. G. (2006). *Mutual use of resources in Mediterranean plant–pollinator communities, how specialized are pollination webs?* University of Chicago Press.
- Peterson, G., Allen, C. R., y Holling, C. S. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1:6–18.
- Pickett, S. T., Kolasa, J., Armesto, J. J., y Collins, S. L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54:129–136.
- Pickett, S. T. y White, P. S. (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.
- Poinar, G. O. y Danforth, B. N. (2006). A fossil bee from Early Cretaceous Burmese Amber. *Science*, 314:614.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., y Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6):345–353.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne’eman, G., y Pat Willmer (2003). Linking bees and flowers: How do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, 84(10):2628–2642.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., O’Toole, C., Dafni, A., Neeman, G., y Willmer, P. (2005). Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a mediterranean landscape. *Ecology Entomology*, 30:78–85.
- Quezada-Euán, J. J. G. y Ayala, R. (2010). Abejas nativas de México. la importancia de su conservación. *Ciencia y Desarrollo*, 36(247):8–13.
- R Development Core Team (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

- Ramírez-Freire, L., Alanís, G., Ayala, R., Velazco, C., y Favela, S. (2014). El uso de platos trampa y red entomológica en la captura de abejas nativas en el estado de Nuevo León, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 30(3):508–538.
- Regali, A. y Rasmont, P. (1995). Nouvelles méthodes de test pour l'évaluation du régime alimentaire chez des colonies orphelines de *Bombus terrestris* l. (hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 26:273–281.
- Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S. S., Klein, A. M., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Ochieng, A., y Viana, B. F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology Letters*, 11:499–515.
- Roberts, R. B. (1973). *Bees of Northwestern America: Halictus (Hymenoptera: Halictidae)*, volumen 126. Technical Bulletin of Agricultural Experiment Station.
- Roughgarden, J. (1893). Competition and theory in community ecology. *American Naturalist*, 122(5):583–601.
- Roulston, T. H. y Cane, J. H. (2000). *Pollen nutritional content and digestibility for animals*.
- Rundel, P. W., Montenegro, G., y Jaksic, F. M. (1998). *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*, pp. 3–22. Springer-Verlag.
- Rykiel, E. J. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10:361–365.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa.
- Saavedra, S., Stouffer, D. B., Uzzi, B., y Bascompte, J. (2011). Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature*, 478:233–236.
- Sánchez, E., Chávez, R., Hernández-Oria, J. G., y Hernández, M. (2006). *Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida Queretano-Hidalguense*. Consejo de Ciencia y Tecnología del estado de Querétaro.

- Sánchez, E., Hernández, M., Hernández-Oria, J. G., y Torres, L. (2008). *Mammillaria herrerae* werderm., en el vórtice de la extinción. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 53:123–127.
- Santos, G. M. M., Dáttilo, W., y Presley, S. J. (2014). The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecological Entomology*, 39:674–683.
- Scheinvar, L., Gallegos, C., Olalde, G., Sánchez, V., Linaje, M., Gaytán, A., Matías, H., Mena, M., y Rivera, B. (2011). Estado del conocimiento de las especies del nopal (*Opuntia* spp.) productoras de xoconostles silvestres y cultivadas. Informe final de proyecto, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sipes, S. D. y Tepedino, V. J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: Diadasia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86:487–505.
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15:353–391.
- Spiesman, B. J. e Inouye, B. D. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant-pollinator interaction networks. *Ecology*, 94(12):2688–2696.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, A. M., Gaebele, V., Alfert, T., y Tschardtke, T. (2006). *Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes*, pp. 387–407.
- Svoboda, J. A., Thompson, M. J., Herbert, E. W., Shortino, T. J., y Szczepanik-VanLeeuwen, P. A. (1982). Utilization and metabolism of dietary sterols in the honey bee and the yellow fever mosquito. *Lipids*, 17(3):220–225.
- Tepedino, V. J. (1979). The importance of bees and other insect pollinators in maintaining floral species composition. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 3:139–150.
- Tepedino, V. J. (1997). Wild bees and floral jewels. *Wings*, 20(1):8–11.

- Tommasi, D., Miro, A., Higo, H. A., y Winston, M. K. (2004). Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist*, 136(6):851–869.
- Tóthmérész, B. (1995). Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*, 6:283–290.
- Valverde, T. y Cano-Santana, Z. (2005). *Ecología y medio ambiente*. Pearson Educación.
- Vanderplanck, M., Vereecken, N. J., Grumiau, L., Esposito, F., Lognay, G., Wattiez, R., y Michez, D. (2017). The importance of pollen chemistry in evolutionary host shifts of bees. *Nature*, pp. 1–10.
- Vázquez, D. P. y Aizen, M. A. (2004). Assymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85:1251–1257.
- Vázquez, D. P. y Simberloff, D. (2003). Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters*, 6:1077–1083.
- Vergara, C. H. y Ayala, R. (2002). Diversity, phenology and biogeography of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Mexico. *Journal of Kansas Entomological Society*, 75(1):16–30.
- Westerling, A. L., Hidalgo, H. G., Cayan, D. R., y Swetnam, T. W. (2006). Warming and earlier spring increase western u.s. forest wildfire activity. *Science*, 313:940–943.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B. E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J. C., Kunin, W. E., Settele, J., y Steffan-Dewenter, I. (2008). Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 8:653–671.
- Westrich, P. (1996). *Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats*, pp. 1–16. Linnean Society of London and the International Bee Research Association by Academic Press.

- Williams, N. M., Crone, E. E., Roulstone, T. H., Minckley, R. L., Packer, L., y Potts, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143:2280–2291.
- Williams, N. M., Minckley, R. L., y Silveira, F. A. (2001). Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology*, 5:57–89.
- Wilson, J. S. y Messinger, O. J. (2016). *The bees in your backyard: A guide to North America's Bees*. Princeton University Press.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G., y Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8):2068–2076.
- Winfree, R., Griswold, T., y Kremen, C. (2007). Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, 90:2068–2076.
- Wojcik, V. A., Frankie, G. W., Thorp, R. W., y Hernández, J. L. (2008). Seasonality in bees and their floral resource plants at a constructed urban bee habitat in Berkeley, California. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 81(1):15–28.
- Yoshihara, Y., Chimeddorj, B., Buuveibaatar, B., Lhaguasuren, B., y Takatsuki, S. (2008). Effects of livestock grazing on pollination on a steppe in Eastern Mongolia. *Biological Conservation*, 141:2376–2386.
- Zamudio, S., Rzedowski, J., Carranza, E., y Calderón, G. (1992). *La vegetación del estado de Querétaro*. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro.