



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Visitantes florales y disponibilidad de
recursos en *Beiselia mexicana***

TESIS

Que para obtener el título de

BIÓLOGO

PRESENTA

José Juan Nolasco-González

Directora de tesis: Dra. María Felix Ramos Ordoñez

Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2022





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria

A mis padres, José Nolasco y Juana González, que me dieron la vida
y me enseñaron como vivirla.

Agradecimientos

A mi familia, que siempre han apoyado todos mis proyectos y me han aconsejado con sus experiencias. A mis padres, que nunca dudaron de mí y gracias a su sabiduría me han guiado por el camino que hoy recorro con su bendición. Siempre han sido mis referentes de la persona que quiero ser en la vida. A mis hermanas, Angeles y Noemi, que siempre me entusiasmaron y dieron alas desde que era un niño, ninguna meta parece imposible cuando se las comparto primero. ¡Los amo!

A la Dra. María Félix Ramos Ordoñez, por su invaluable mentoría, por el tiempo y energía invertidos, por todas las oportunidades que me ha brindado y por su gran vocación como educadora y científica con la que guio a este entusiasta biólogo en su formación. ¡Muchas gracias!

A la comunidad de Santa María Ostula, por abrimos las puertas de su hogar y permitirnos conocer su increíble biodiversidad, especialmente a los biólogos Carlos Verdía y Dilonso Villalobos, así como a las familias Verdía Guzmán, Balbino Francisco y Cortez Mata, por su cálida hospitalidad y su sincera amistad.

Al equipo del Grupo de Investigación en Ecología de Ambientes Contrastantes, especialmente a Daniela López, por su gran ayuda durante el muestreo en campo.

A la Dra. Laura Edith Núñez Rosas, la Dra. Leticia Ríos Casanova y la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por sus observaciones y sugerencias para la mejora de este proyecto.

A mis grandes amigos de la carrera, Christian, Jesús y Gabriel, por todas las aventuras en el campo y el laboratorio, el apoyo incondicional, los ánimos exagerados y su inigualable amistad.

Contenido

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Visitantes florales y grupos funcionales	3
Visitantes florales en Burseraceae	6
<i>Beiselia mexicana</i>	8
OBJETIVO	9
MATERIAL Y MÉTODOS	10
Especie de estudio	10
Área de estudio	12
Fenología de la floración, flores producidas y proporción sexual	15
Visitantes florales	17
Diversidad	19
Grupos funcionales	20
Tasas de visita	20
RESULTADOS	21
Fenología de la floración, flores producidas y proporción sexual	21
Visitantes florales	24
Diversidad	27
Grupos funcionales	28
Tasas de visita	29
DISCUSIÓN	33
Fenología floral, producción de flores y proporción sexual	33
Visitantes florales	35
Grupos funcionales	38
Tasas de visita	41
Conclusiones	42
Literatura citada	43

Índice de Figuras

	Pág.
Figura 1. Precipitación promedio mensual en Santa María Ostula, Municipio de Aquila, Michoacán. Datos históricos de 1960 a 2008, tomados de CLICOM-CICESE (2017).	13
Figura 2. Ubicación de los sitios de estudio en el territorio de la comunidad de Santa María Ostula, Municipio de Aquila, Michoacán.	14
Figura 3. Árboles de <i>B. mexicana</i> presentes en Palmita durante la temporada de lluvias (a), y árboles talados de <i>B. mexicana</i> presentes en Arroyo, durante la temporada lluviosa (b) y durante la temporada seca (c y d).	15
Figura 4. Fenología del desarrollo de las flores masculinas (azul) y femeninas (rosa) de <i>B. mexicana</i> durante la temporada de lluvias de 2021 en Palmita, territorio de Santa María Ostula.	22
Figura 5. Inflorescencias de <i>B. mexicana</i> . Inflorescencia femenina (a) y masculina (b) en etapa temprana de desarrollo, con flores en diferente etapa de maduración; inflorescencia femenina e infrutescencia al final de la floración (c).	23
Figura 6. Artrópodos que interactuaron con las flores de <i>B. mexicana</i> . Abeja (a) y dípteros (b) polinizadores; díptero robando néctar (c); coleóptero alimentándose de polen (d); araña cangrejo sobre las inflorescencias (e); y hormiga transportando una flor masculina tras su caída (f).	25
Figura 7. Número de morfoespecies de visitantes florales de <i>B. mexicana</i> por Orden en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula.	26
Figura 8. Número de registros de visitantes florales de <i>B. mexicana</i> por Orden en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula. Los asteriscos representan el valor residual, significativo con $\alpha = 0.05$.	27
Figura 9. Perfiles de diversidad verdadera ($q = 0$, $q = 1$ y $q = 2$) de visitantes florales de <i>B. mexicana</i> en un sitio conservado (Palmita) y un sitio perturbado (Arroyo), en Santa María Ostula.	28

Figura 10. Composición de grupos funcionales de los visitantes florales de <i>B. mexicana</i> en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula. Los asteriscos representan el valor residual, significativo con $\alpha = 0.05$.	29
Figura 11. Tasa de visita promedio ($\pm ee$) de los visitantes florales de <i>B. mexicana</i> en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula.	30
Figura 12. Tasas de visita promedio ($\pm ee$) de los visitantes florales de <i>B. mexicana</i> por Orden y grupo funcional en un sitio conservado (Palmita, arriba) y un sitio perturbado (Arroyo, abajo), en Santa María Ostula.	31
Figura 13. Tasas de visita (barras) y número de registros (triángulos) de los principales Ordenes de polinizadores de <i>B. mexicana</i> en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula. Los asteriscos representan el valor residual, significativo con $\alpha = 0.05$.	32

Índice de Tablas

	Pág.
Tabla 1. Reportes de visitantes florales en la familia Burseraceae.	7

RESUMEN

La interacción entre una planta y sus visitantes florales depende de las características propias de la planta y del ambiente. *Beiselia mexicana* (Burseraceae) es una especie en peligro de extinción, microendémica del municipio de Aquila, Michoacán. Actualmente no existe información sobre su ecología floral o sus interacciones ecológicas. El objetivo de este trabajo fue analizar la proporción sexual y disponibilidad de recursos florales de *B. mexicana* y su relación con la diversidad de visitantes florales en un sitio conservado y uno perturbado en Santa María Ostula. Se obtuvo la fenología de la floración y se calculó la producción de flores en el sitio conservado. En ambos sitios se calculó la proporción sexual y se registraron los visitantes florales y la actividad que realizaban. Se comparó la riqueza, abundancia, diversidad y grupos funcionales entre sitios. Se obtuvieron y compararon las tasas de visita. La floración duró 21 días, las flores de ambos sexos coincidieron solo 10 días. La producción de flores masculinas fue mayor que la de femeninas. La proporción sexual estuvo sesgada a los árboles estaminados en el sitio conservado y a los pistilados en el perturbado. Los árboles no se reproducen todos los años de modo continuo. Los visitantes florales en ambos sitios pertenecen a Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera y Araneae. El sitio conservado presentó la mayor riqueza, abundancia y diversidad. En el sitio perturbado disminuyó la presencia de Diptera y aumentó la de Coleoptera y Araneae. La diversidad de visitantes florales no difirió entre sitios, mientras que la tasa de visita no difirió entre sitios ni entre sexos. Se registraron cuatro grupos funcionales: polinizadores, ladrones de néctar, florívoros y depredadores de visitantes florales. En el sitio perturbado disminuyen los polinizadores y aumentan los depredadores. Las diferencias obtenidas podrían estar dadas por el cambio de uso de suelo en el sitio impactado, lo que modifica la cantidad de recursos y altera la comunidad de visitantes florales. Tomando en cuenta el corto periodo de floración, su variación interanual (vecería) y que *B. mexicana* es una especie dioica, podemos concluir que la conservación del hábitat es primordial para mantener su dinámica poblacional, ya que los polinizadores están directamente relacionados con el éxito reproductivo de la especie.

ABSTRACT

The interaction between a plant and its floral visitors depends on the characteristics of the plant and the environment. *Beiselia mexicana* (Burseraceae) is an endangered species, microendemic to the municipality of Aquila, Michoacán. Currently, there is no information on its floral ecology or ecological interactions. The objective of this work was to analyze the sex ratio and availability of floral resources of *B. mexicana* and its relationship with the diversity of floral visitors in a conserved and a disturbed site in Santa María Ostula. Flowering phenology was obtained, and flower production was calculated at the conserved site. At both sites, sex ratio was calculated, floral visitors and their activity were recorded. Richness, abundance, diversity, and functional groups were compared between sites. Visitation rates were obtained and compared. Flowering lasted 21 days, flowers of both sexes coincided only 10 days. Male flower production was higher than female flower production. Sex ratio was biased to staminate trees at the conserved site and pistillate trees at the disturbed site. Trees do not reproduce continuously every year. Floral visitors at both sites belonged to Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera and Araneae. The conserved site presented the highest richness, abundance, and diversity. In the disturbed site, Diptera decreased, while Coleoptera and Araneae increased. The diversity of floral visitors didn't differ between sites, while the rate of visitation didn't differ between sites or between sexes. Four functional groups were recorded: pollinators, nectar robbers, florivores and predators of floral visitors. At the disturbed site, pollinators decreased, and predators increased. The differences obtained could be due to the land use change at the disturbed site, which modifies the number of resources and alters the community of floral visitors. Considering the short flowering period, its inter-annual variation (masting behavior) and the fact that *B. mexicana* is a dioecious species, we can conclude that habitat conservation is essential to maintain its population dynamics, since pollinators are directly related to its reproductive success.

INTRODUCCIÓN

Visitantes florales y grupos funcionales

Las flores son elementos reproductivos costosos que tienen la finalidad de favorecer la reproducción (Islas–Barrios *et al.*, 2021). Se consideran como visitantes florales a aquellos animales que acuden a las flores en busca de un recurso, como puede ser alimento (néctar, polen), refugio, sitios de reproducción y sitios de caza (Wardhaugh, 2015). Estos visitantes pueden ser esporádicos, frecuentes, oportunistas, saqueadores, generalistas o especialistas (Alves–dos–Santos *et al.*, 2016). Las interacciones ecológicas que establecen los animales con las plantas pueden ser positivas, negativas o neutrales, para alguno de los interactuantes (Teixido y Valladares, 2012). La importancia de estas interacciones es tal que se piensa, por ejemplo, que la polinización realizada por insectos (entomofilia) ha impulsado la radiación y el dominio de las angiospermas, y que la diversidad de plantas es un importante impulsor de la diversidad de insectos herbívoros (Wardhaugh, 2015).

Los grupos funcionales son conjuntos discretos de especies que comparten similitudes en sus características biológicas y ecológicas. Para delimitar estos grupos se requiere definir criterios para clasificarlos, por ejemplo, de acuerdo con el aprovechamiento y/o servicios que ejercen los artrópodos sobre las flores, limitar la comunidad biológica a estudiar (la comunidad de visitantes florales), y entender las funciones y rasgos funcionales que mejor las describan (la movilidad y comportamiento de un organismo para aprovechar el recurso floral). Algunas ventajas de esta clasificación son asumir que la similitud taxonómica no es necesaria para una similitud funcional, de modo que el efecto que tienen los grupos funcionales sobre los procesos ecosistémicos es mayor que el de la riqueza de especies, a la

vez que permite encontrar equivalencias funcionales entre diferentes especies (Córdoba–Tapia y Zambrano, 2015).

Los visitantes florales se pueden clasificar en diferentes grupos funcionales según su actividad sobre las flores. Llamamos polinizadores a aquellos visitantes que mientras visitan las flores (usualmente para alimentarse de néctar o polen), transportan el polen de las anteras al estigma de otra flor de la misma especie. Un polinizador es más eficiente si es más frecuente, fiel a la planta y si desarrolla una trayectoria de vuelo favorable entre flores de la misma especie (Alves–dos–Santos *et al.*, 2016).

Además de polinizadores, las flores atraen herbívoros que pueden consumirlas o dañar partes de estas, como las brácteas, sépalos, pétalos, estambres, pistilos u óvulos; este grupo de herbívoros son conocidos como florívoros (McCall e Irwin, 2006; Del Val, 2012), y ocasionan efectos negativos sobre la producción de las flores, frutos y/o semillas, comprometen la atracción de polinizadores y, por ende, afectan el éxito reproductivo y supervivencia de las plantas (Câmara *et al.*, 2020).

También existen ladrones de néctar, que son aquellos visitantes que extraen el néctar de las flores a través de un agujero perforado o mordido en la base de la corola, por lo que consiguen las recompensas de la planta sin transportar el polen, como los picaflores (*Diglossa spp.*) y los abejorros (*Bombus spp.*), que pueden robar el néctar de un gran porcentaje de flores de diferentes especies (Maloof e Inouye, 2000).

Por otro lado, encontramos a los depredadores, organismos que utilizan las flores para esconderse y emboscar a otros insectos visitantes de las flores, como es común en insectos del Orden Mantodea y Hemiptera, así como en las arañas lince (Oxyopidae) y arañas

cangrejo (Thomisidae), estas últimas con colores crípticos para pasar desapercibidas (Wardhaugh, 2015).

Las fluctuaciones espacio-temporales en la composición y abundancia de la comunidad de visitantes florales están sujetas a diversos factores intrínsecos y extrínsecos de las plantas (Valverde *et al.*, 2014). Ejemplos de factores intrínsecos son el tamaño de las flores o la fenología de la floración, que juegan un papel importante en la atracción de visitantes, así como en el éxito reproductivo de la planta (Dao *et al.*, 2014). Un factor extrínseco es la perturbación antropogénica, esto disminuye la presencia de los visitantes florales, ya que modifica las condiciones microclimáticas, como la temperatura, la velocidad del viento y la exposición solar, a lo cual los insectos son muy sensibles (Torres-Díaz *et al.*, 2007; Jiménez, 2021). Además, los eventos de perturbación alteran la distribución espacial y temporal de los recursos florales, lo que afecta negativamente la dinámica poblacional de los visitantes florales (Rivas-Arancibia *et al.*, 2015). Se sabe que en sitios conservados la disponibilidad de recursos florales y la cantidad de visitantes es mayor, en comparación con los sitios que han sido impactados por factores naturales o antropogénicos (Kremen *et al.*, 2007), donde también pueden verse modificadas características poblacionales como la proporción sexual (Barradas y Correia, 1999) que, en condiciones naturales, suele tener una mayor representación del sexo masculino en especies arbóreas dioicas (Liu *et al.*, 2021). Finalmente, es importante comprender los factores que pueden afectar la distribución y reproducción de las especies dioicas en los bosques tropicales, pues esto tiene implicaciones en la partición de recursos por parte de los animales y también para los mecanismos de coexistencia de especies (Queenborough *et al.*, 2007).

Visitantes florales en Burseraceae

Comúnmente, las interacciones flor-insecto son estudiadas desde la perspectiva de la polinización (Wardhaugh, 2015), esto no es una excepción en la familia Burseraceae, donde se suele resaltar la mayor importancia de aquellas especies polinizadoras (Farwig *et al.*, 2004; Voigt *et al.*, 2005; Lippi *et al.*, 2011; Misiewicz *et al.*, 2020). Sin embargo, como se mencionó antes, los visitantes florales pueden desempeñar diferentes actividades y el análisis de estas diferencias ayudará a mejorar la comprensión de las interacciones dentro de la comunidad (Wardhaugh, 2015).

Existen varios estudios sobre visitantes florales en la familia Burseraceae de manera directa o indirecta (Tabla 1). En *Bursera aloexylon*, *B. bicolor*, *B. bipinnata*, *B. copallifera*, *B. grandifolia*, *B. lancifolia*, *B. linanoe* y *B. schlechtendalii* se analizaron los Ordenes de artrópodos visitantes (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015; Gutiérrez, 2016; Hernández, 2016; Jiménez, 2021). La biología reproductiva se ha estudiado en *Boswellia ovalifoliolata*, *Bursera glabrifolia*, *B. copallifera*, *Protium spruceanum*, *P. subserratum* y *P. tovarense* (Flores *et al.*, 2005; Vieira *et al.*, 2010; Velázquez, 2011; Raju *et al.*, 2012; Misiewicz *et al.*, 2020). Finalmente, en *Boswellia sacra*, *Commiphora guillauminii* y *C. harveyi* (Farwig *et al.*, 2004; Voigt *et al.*, 2005; Lippi *et al.*, 2011) se ha analizado la ecología de la polinización.

Tabla 1. Reportes de visitantes florales en la familia Burseraceae.

Especie	Tipo de vegetación	Hymenoptera	Coleoptera	Diptera	Lepidoptera	Hemiptera	Orthoptera	Heteroptera	Aves	Referencia
<i>Bursera linanoe</i>	Bosque tropical caducifolio	x	x	x	x	x				Jiménez, 2021
<i>Protium subserratum</i>	Bosque húmedo	x	x		x					Misiewicz <i>et al.</i> , 2020
<i>Bursera schlechtendalii</i>	Matorral crasicaule	x	x	x	x	x				Gutiérrez, 2016
<i>Bursera aloexylon</i> B. <i>bicolor</i> , B. <i>bipinnata</i> , B. <i>copallifera</i> , B. <i>grandifolia</i> y B. <i>lancifolia</i>	Bosque tropical caducifolio	x	x	x	x		x			Hernández, 2016
<i>Bursera copallifera</i>	Bosque tropical caducifolio	x	x	x	x	x				Rivas–Arancibia <i>et al.</i> , 2015
<i>Boswellia ovalifoliolata</i>	Bosque tropical caducifolio	x		x	x				Nectariniidae (2 spp) Passeriformes (8 spp) Piciformes (1 sp)	Raju <i>et al.</i> , 2012
<i>Boswellia sacra</i>	Desierto	x	x		x					Lippi <i>et al.</i> , 2011
<i>Bursera glabrifolia</i> y B. <i>copallifera</i>	Bosque tropical caducifolio	x	x							Velázquez, 2011
<i>Protium spruceanum</i>	Bosque atlántico secundario (templado)	x		x						Vieira <i>et al.</i> , 2010
<i>Protium towarensense</i>	Bosque de niebla	x	x	x						Flores <i>et al.</i> , 2005
<i>Commiphora harveyi</i>	Bosque escarpado costero	x	x	x	x					Voigt <i>et al.</i> , 2005
<i>Commiphora guillauminii</i>	Bosque tropical caducifolio	x		x	x			x	Nectariniidae (1 sp) Passeriformes (1 sp)	Farwig <i>et al.</i> , 2004

Beiselia mexicana

Beiselia es un género monotípico perteneciente a la Familia Burseraceae, cuya distribución se restringe al municipio de Aquila en Michoacán, (Forman *et al.*, 1989; Cué Bär *et al.*, 2006; Cházaro–Basáñez y Mostul, 2019). *Beiselia mexicana* es una especie microendémica del bosque tropical caducifolio situada en una región prioritaria para la conservación (Sosa y De–Nova, 2012). Es un taxon primitivo que data del paleoceno (Weeks *et al.*, 2005; De–Nova *et al.*, 2012), se ha mantenido gracias la expansión del bosque tropical caducifolio (Dick y Wright, 2005) y se encuentra en una posición basal dentro de la familia Burseraceae (Weeks *et al.*, 2005; Thulin *et al.*, 2008). *B. mexicana* crece sobre crestas de roca caliza, peñascos y grandes laderas (Forman *et al.*, 1989; Villalobos, 2021). En la comunidad de Aquila, dentro del municipio del mismo nombre, se han reportado poblaciones pequeñas de alrededor de 20 individuos (Martínez, 2016). En la comunidad de Santa María Ostula se tiene el registro de nueve rodales distribuidos a lo largo de los cerros Mancira y El Chino, con una altitud entre 272 y 800 m, además de un individuo localizado en el límite altitudinal de Mancira (1059 m); en general, los rodales presentan una amplia cobertura vegetal sin actividades antropogénicas, excepto por el sitio llamado “Arroyo”, ubicado en la ladera sur de Mancira (Ramos–Ordoñez MF, datos no publicados). Sin embargo, en ambas comunidades se ha reportado mayor proporción de individuos adultos y la ausencia de juveniles (Martínez, 2016; Villalobos, 2021), lo que pone en riesgo la regeneración natural.

La especie es de interés comercial por parte de coleccionistas nacionales y extranjeros, sin embargo, no existe un aprovechamiento en México (Martínez, 2016; Villalobos, 2021;

López, 2022). De acuerdo con la NOM-059 SEMARNAT-2010 está catalogada como una especie en peligro de extinción (SEMARNAT, 2019).

En *Beiselia mexicana*, no existen trabajos sobre la ecología floral o sus interacciones ecológicas, particularmente aquellas asociadas a su biología reproductiva. En primera instancia, este trabajo responde a las siguientes preguntas ¿cuándo ocurre la floración?, ¿la disponibilidad de recursos florales es igual en ambos sexos? Por otro lado, la presencia de *B. mexicana* en sitios conservados y uno alterado, permite analizar si existen diferencias en la comunidad de visitantes florales.

Las hipótesis de este trabajo fueron: (i) en el sitio conservado, la proporción sexual se encontrará en equilibrio o estará sesgada hacia el sexo masculino; (ii) la composición, riqueza, abundancia, diversidad y cantidad de grupos funcionales de los visitantes florales disminuirá en el sitio perturbado; (iii) las tasas de visita serán mayores en el sitio conservado y en el sexo más abundante.

OBJETIVO

Analizar la proporción sexual y disponibilidad de recursos florales de *Beiselia mexicana* y su relación con la diversidad de visitantes florales en dos sitios con diferente grado de perturbación en Santa María Ostula, municipio de Aquila, Michoacán.

Objetivos particulares

- Determinar la fenología de la floración y estimar la cantidad de flores producidas por *B. mexicana* en un sitio conservado.
- Estimar la proporción sexual de *B. mexicana* en un sitio conservado y uno perturbado.

- Analizar la composición, riqueza, abundancia y diversidad de las comunidades de visitantes florales de *B. mexicana*, en un sitio conservado y uno perturbado.
- Analizar las diferencias en la composición de grupos funcionales de la comunidad de visitantes florales de *B. mexicana* en un sitio conservado y uno perturbado.
- Analizar las tasas de visitas de los visitantes florales de *B. mexicana* en un sitio conservado y uno perturbado, considerando la proporción sexual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie de estudio

Beiselia mexicana es un árbol resinífero, caducifolio, conocido comúnmente como “copal de piedra”, “pecueca”, “tecomaca” y “alacrana” (referido a la inflorescencia). Llega a medir entre 8 y 10 m de altura y su tronco, de corteza coriácea y coloración rojiza a marrón oscuro, llega a medir hasta 1 m de diámetro. Posee numerosas protuberancias cónicas y puntiagudas de 7 mm, formadas por la base de los peciolo tras la caída de las hojas. Al paso del tiempo, la corteza se vuelve gris y dichas protuberancias se vuelven menos evidentes, mientras que, en las ramas jóvenes, que son delgadas y frágiles, son más notorias. Las hojas son compuestas, estipuladas, imparipinnadas y deciduas; el foliolo terminal presenta un peciolo que es más extendido dorsoventralmente en la base, mientras que los laterales son sésiles y con márgenes dentados. La superficie de la hoja es poco pubescente y es delgadamente papirácea. El peciolo (arriba de la base) es largo y con la base extendida dorsiventralmente, oblicua y ampliamente subtriangular en la vista lateral. La planta es dioica y presenta inflorescencias axilares pseudorracemosas, masculinas de 6 a 10 cm y femeninas de 9 a 11 cm, con brácteas subuladas de 3 mm de largo. Las flores masculinas, cimosas, se agrupan de 1 a 3 fascículos, mientras que las femeninas son

solitarias dispuestas a lo largo del eje de la inflorescencia, y se ubican sobre pedicelos de 0.8 y 2 mm de largo respectivamente (Forman *et al.*, 1989).

En cuanto a las flores, morfológicamente se pueden considerar formas masculinas y hermafroditas, sin embargo, estas últimas son funcionalmente femeninas. El perianto es muy similar entre ambas flores, el cual consiste en un cáliz verde de 2 mm de largo y lóbulos estrechamente triangulares unidos en la base, agudos, de 1.5 mm de largo y extremadamente puberulosos; y una corola con pétalos blancos y agudos, de 3.7 mm de largo. Ambos verticilos presentan tricomas glandulares. En las flores masculinas el androceo es pentámero con estambres dispuestos en dos verticilos, los estambres son glabros, ligeramente desiguales y las anteras miden 0.8 mm de largo. En las flores femeninas el gineceo es sincárpico y presenta surcos longitudinales entre los 10 a 12 capelos, con un ovario de 2 mm de largo, un estilo poco diferenciado y un estigma plano. Además, persisten unos estambres reducidos o estaminodios de 1 mm de largo (Bachelier y Endress, 2009; Forman *et al.*, 1989).

En ambas flores, las estructuras reproductivas se encuentran completamente expuestas durante la antesis. Las flores también presentan un disco nectario intraestaminal de superficie lisa y con poros de néctar, que se encuentra rodeando la base del gineceo en las flores femeninas, mientras que en las masculinas cubre una protuberancia cónica en el centro (Bachelier y Endress, 2009). El fruto es seco de forma cilíndrica-ovoide de 5–6 mm, pubescente, con el estigma apical persistente y exocarpo delgado, dividido desde la base por líneas de dehiscencia. El pireno es aplanado, estrechamente elíptico-oblongo en vista lateral, con una ala apical membranosa y semillas elípticas de 3.5–4 mm de largo (Forman *et al.*, 1989).

La información publicada sugiere que la floración da inicio en junio, junto con la temporada de lluvias, mientras que los frutos, de maduración asincrónica, maduran entre octubre y noviembre, cuando los árboles pierden el follaje, durante la temporada seca (Forman *et al.*, 1989; Villalobos, 2021).

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en el territorio de la comunidad náhuatl de Santa María Ostula, en la costa norte del municipio de Aquila, Michoacán. Específicamente en el volcán Mancira, ubicado en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur y parte de la cuenca del Río Balsas. El territorio de la comunidad es atravesado por el río Ostula y presenta varias elevaciones, entre las que se encuentran los cerros Parotilla Seca (592 msnm), La Palma del Loro (667 msnm), El Zapotito (731 msnm), El Chino (886 msnm) y el volcán Mancira (1102 msnm), el pico más alto del territorio (Mapcarta, s.f.).

El lugar se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad, con una temporada de lluvias entre los meses de junio a octubre y una época seca de noviembre a mayo. La precipitación media anual es de 974 mm, con una ocurrencia de 883 mm en los meses de lluvias (Fig. 1). La temperatura promedio anual es de 25 °C, con mínimos de 15.5 °C en los meses de febrero y marzo y máximos de 32°C de mayo a octubre (CLICOM-CICESE, 2017). El clima corresponde al tipo tropical con lluvias en verano (Aw) según el sistema de Köppen. El tipo de vegetación es Bosque Tropical Caducifolio (BTC) con abundancia de *Bursera grandifolia*, *B. roseana*, *B. denticulata*, *Amphipterygium adstringens*, *Pseudosmodium perniciosum*, y los géneros *Tillandsia*, *Agave*, *Cephalocereus*, *Caesalpinia*, *Pithecellobium* y *Sebastiania*. En los sitios con mayor cobertura vegetal abundan los géneros *Adiantum*, *Polypodium* y *Selaginella*.

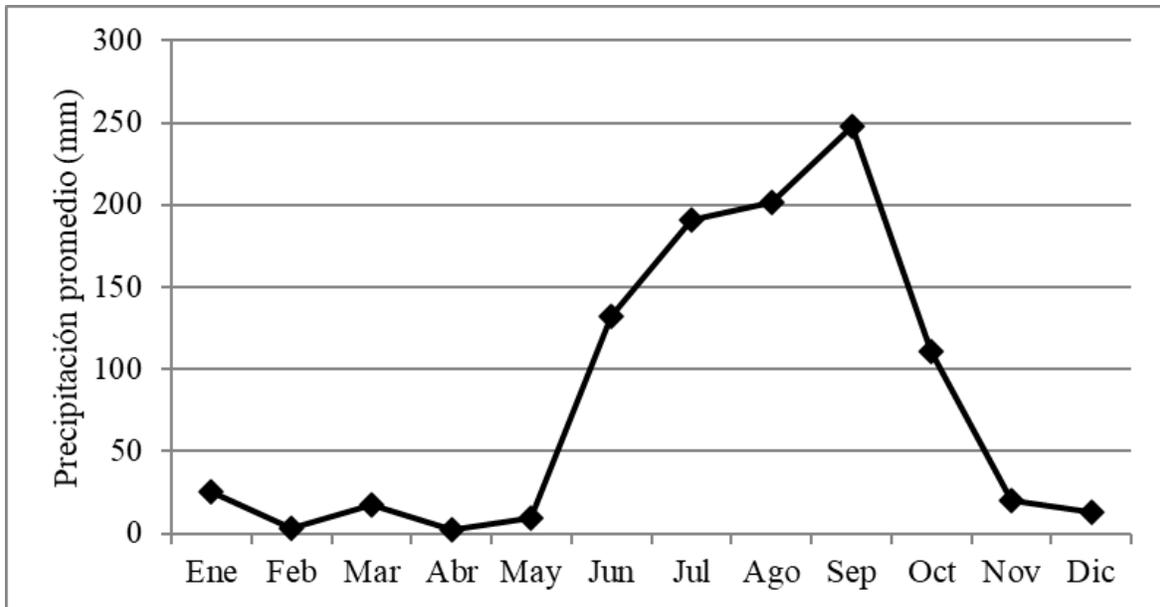


Figura 1. Precipitación promedio mensual en Santa María Ostula, Municipio de Aquila, Michoacán. Datos históricos de 1960 a 2008 del CLICOM a través de su plataforma web del CICESE (<http://clicom-mex.cicese.mx/malla/>).

La mayor parte del trabajo se realizó en “Palmita”, que corresponde a un sitio conservado ($18^{\circ}31'N$, $103^{\circ}29'O$), con una altitud de 681 a 791 msnm, en la ladera oeste de Mancira (Fig.2).

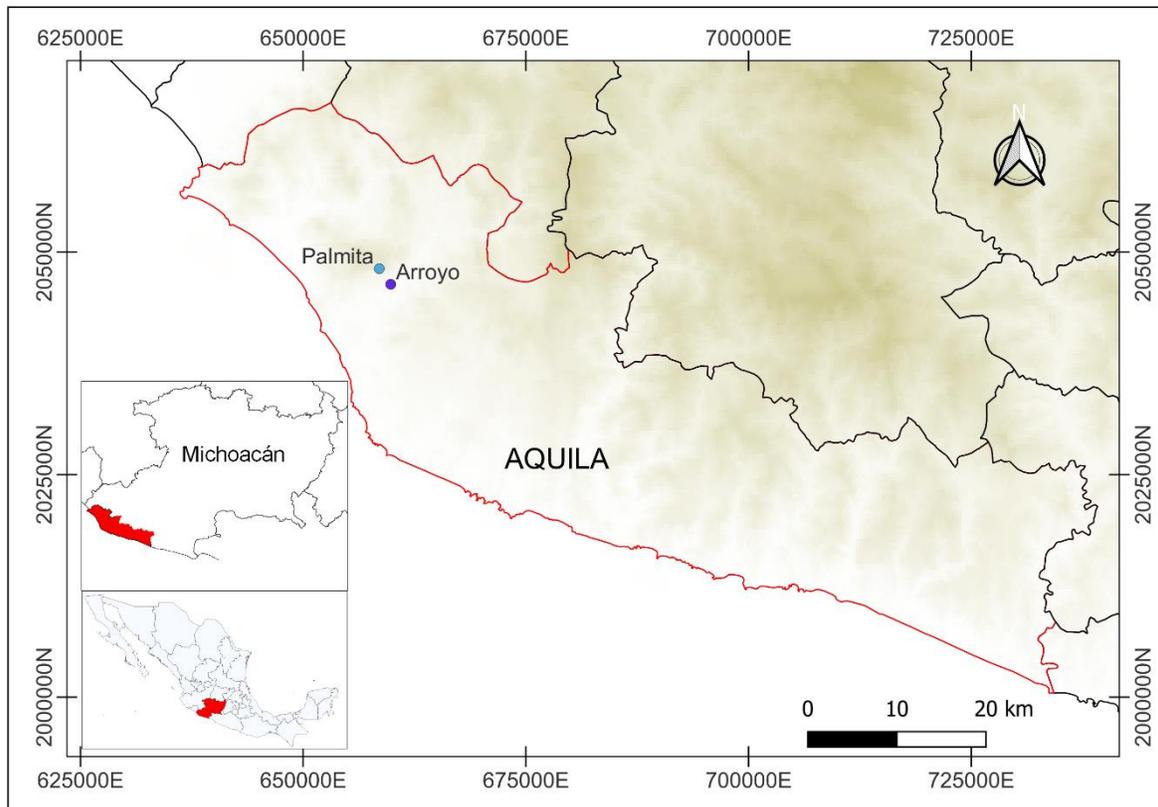


Figura 2. Ubicación de los sitios de estudio en el territorio de la comunidad de Santa María Ostula, Municipio de Aquila, Michoacán.

El segundo sitio de estudio fue “Arroyo del Bartolo y el Hule” (en adelante “Arroyo”; $18^{\circ}30'N$, $103^{\circ}29'O$; 341–443 msnm), correspondiente a un sitio perturbado (Fig. 2), donde la vegetación original era bosque tropical caducifolio. No hay estrato arbustivo o arbóreo, de acuerdo con el dueño del sitio, el desmonte tuvo como objetivo colocar cultivos de temporada, que varían entre maíz (*Zea mays*), jamaica (*Hibiscus sabdariffa*), ajonjolí (*Sesamum indicum*), sorgo (*Sorghum spp*) y frijol (*Phaseolus spp*). Únicamente se conservan tocones de *B. mexicana* que producen follaje durante las lluvias, las especies arbóreas y arbustivas típicas del BTC forman un cerco alrededor del sitio (Fig. 3).

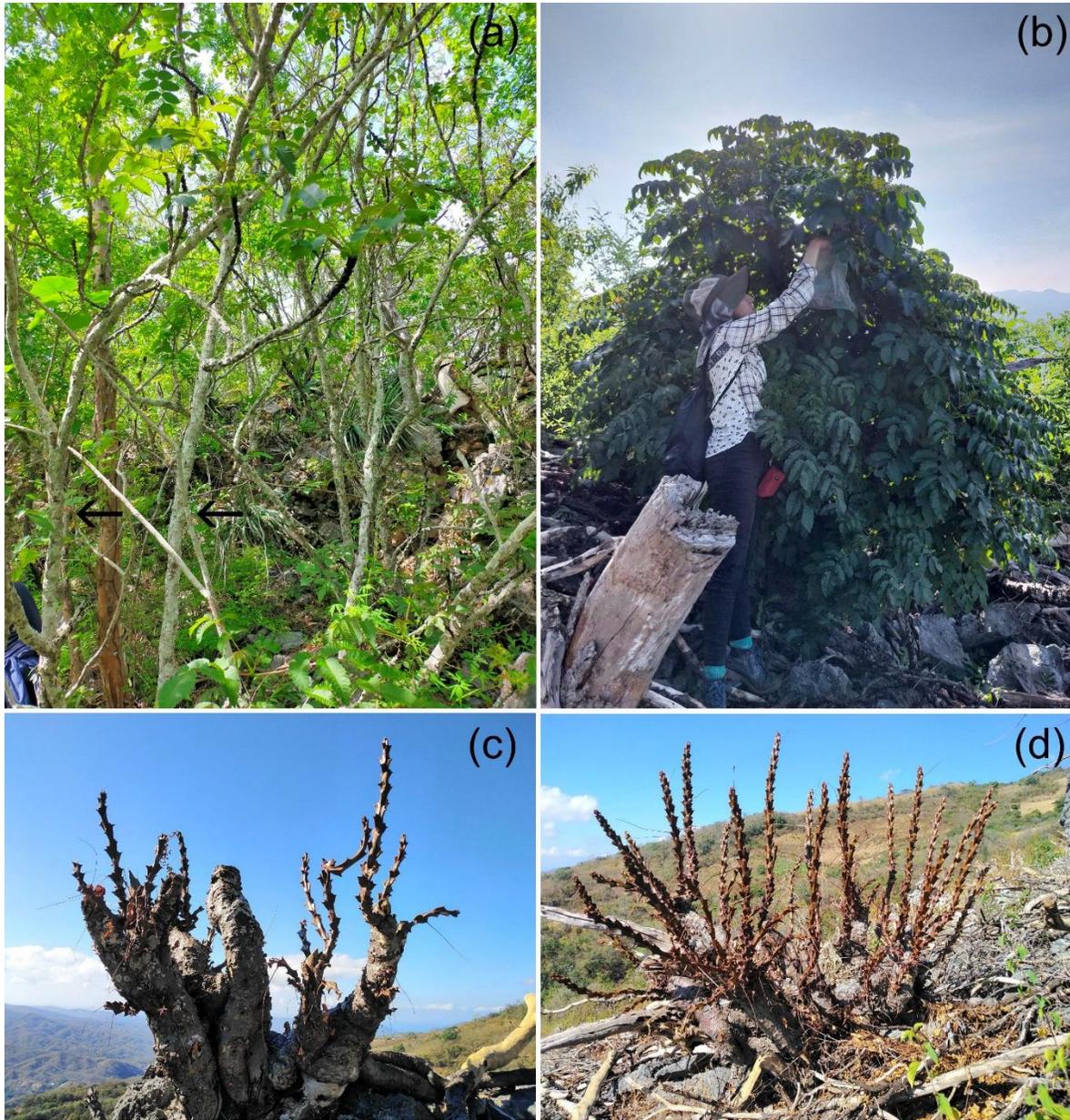


Figura 3. Árboles de *B. mexicana* presentes en Palmita durante la temporada de lluvias (a), y árboles talados de *B. mexicana* presentes en Arroyo, durante la temporada lluviosa (b) y durante la temporada seca (c y d).

Fenología de la floración, flores producidas y proporción sexual

Para analizar la fenología de la floración y producción de flores se utilizaron 77 individuos marcados con placas metálicas en el sitio conservado de Palmita, la estimación no se

realizó en el sitio perturbado ya que no se conoce como la tala pudo interferir con la fenología y la producción de órganos reproductivos. Las observaciones previas (Fig. 3), sugieren que el crecimiento de los individuos cambió de una forma arbórea a una arbustiva, también se observaron infrutescencias del año anterior producidas en meristemos laterales de las ramas y no en la zona apical como ocurre en el resto de las poblaciones conocidas.

Se hicieron recorridos diarios desde el 06 de julio de 2021 en los cuales se registraron inflorescencias en desarrollo y concluyeron el 27 del mismo mes, fecha en que ya no se observaron flores nuevas. La presencia de primordios florales (yemas), botones recién formados (botones esféricos de tamaño muy pequeño), botones verdes, botones preantéticos (con el ápice teñido en tonos rosados), flores en antesis y flores post-antesis (con el perianto senescente), se registró mediante fotografías. Una vez que los botones crecieron se realizaron disecciones para conocer el sexo, se identificaron como masculinos (o estaminados) aquellos que desarrollaban androceo y como femeninos (o pistilados) a los que desarrollaban gineceo. El sexo se corroboró una vez que las flores comenzaron la antesis.

Para estimar la cantidad de flores producidas (promedio \pm desviación estándar), se utilizaron tres árboles femeninos y tres masculinos, en cada uno se seleccionaron al azar cinco inflorescencias que iniciaban el desarrollo, con no más de 5 cm de longitud y solo con primordios florales. En la base de cada inflorescencia se colocó una marca para identificarla y realizar el seguimiento de su crecimiento y de la cantidad de flores producidas. Se midió la longitud inicial de la inflorescencia y se dividió en tres partes (basal, media y apical), en cada sección se registró el número de primordios o botones y el número de flores en antesis. El muestreo se repitió cada tercer día, finalmente se calculó el

número máximo de flores producidas por inflorescencia. Durante estos registros se anotó la secuencia de la antesis a lo largo de la inflorescencia, es decir, si la antesis ocurría de la base al ápice o viceversa, o era indistinta en cualquier zona de la inflorescencia. Así mismo, se estimó la cantidad de inflorescencias producidas por rama, en los mismos árboles se seleccionaron 5 ramas y se contabilizó la cantidad de inflorescencias producidas. En cuanto al conteo de las ramas, fue difícil establecer su cantidad ya que los individuos más grandes presentaban ramas muertas dañadas por termitas y en general, en los individuos que crecen sobre el barranco era difícil contabilizar e incluso observar los extremos, además las ramas de diferentes individuos se entrelazan entre ellas y por la distancia era difícil realizar una correcta identificación.

Para estimar la proporción sexual se revisó el sexo de las flores y/o la presencia de frutos del año anterior en 75 individuos del sitio conservado y 72 en el perturbado. Las observaciones se realizaron de julio a noviembre de 2021, disminuyendo la probabilidad de omitir los individuos que tuvieran un probable retraso en la floración. Los árboles sin estructuras reproductivas se marcaron con número y sexo indefinido y no se consideraron en la estimación. La proporción sexual se obtuvo dividiendo la cantidad de individuos femeninos y masculinos entre la cantidad de individuos femeninos.

Visitantes florales

Los árboles para el registro de visitantes florales se seleccionaron de acuerdo con la accesibilidad de los sitios. Particularmente en el sitio conservado, *B. mexicana* se encuentra sobre un afloramiento de roca caliza con una caída de aproximadamente 5 m de altura, lo que impedía la observación equitativa de ambos sexos. Por otro lado, en el sitio perturbado, la población se encuentra sobre una plataforma rocosa con poca pendiente, lo que hizo

posible una selección más equitativa de los sexos. Se censó un total de 44 árboles, con un total de 31.8 horas de observación, para el sitio conservado se utilizaron seis individuos femeninos y 17 masculinos durante 16.3 h, mientras que en el sitio perturbado se observaron 10 femeninos y 11 masculinos con un total de 15.5 h. Los censos se realizaron entre las 08:00 y 19:00 horas, durante 10 días, del 16 al 26 de julio de 2021, se evitaron los días y horarios con lluvia. Cada censo tuvo 10 min de duración, haciendo una rotación entre los diferentes individuos para disminuir la probabilidad de registrar al mismo visitante floral. El observador se colocó en un sitio desde donde fue posible observar detenidamente y a detalle varias ramas, se abarcaron como máximo seis ramas y hasta 16 inflorescencias de manera simultánea. En cada observación se priorizó determinar el Orden taxonómico de los visitantes, así como el registro de la actividad realizada sobre las flores. Para determinar las morfoespecies dentro de cada Orden se registraron caracteres particulares como la forma, el patrón de coloración y el tamaño. Se realizó un registro fotográfico o de video y/o colecta. La colecta y almacenaje se realizó utilizando alcohol al 70 %. En algunos casos no fue posible diferenciar morfoespecies, ya que los visitantes permanecieron pocos segundos sobre las flores.

Para determinar la composición de las comunidades de visitantes florales, se realizó el listado de individuos hasta nivel de Orden y se obtuvo el número de morfoespecies. Se comparó la riqueza total y promedio de morfoespecies mediante los índices de similitud de Jaccard ($I_J = a/[b+c-a]$) y Sorensen ($I_S = 2a/[b+c]$), en donde a es el número de morfoespecies presentes en ambas comunidades, b es el número de morfoespecies en la comunidad A y c es el número de morfoespecies en la comunidad B (McCune *et al.*, 2002). Los valores varían entre 0 y 1 y se expresan en proporción. Para calcular la completitud del

muestreo se utilizó el estimador de Chao1 ($Chao1 = S + [f_1^2/2f_2]$), en donde S es la riqueza observada, f_1 es el número de especies que registraron solo un individuo (*singletons*) y f_2 es el número de especies que registraron solo dos individuos (*doubletons*) (McCune *et al.*, 2002).

Se comparó la abundancia de visitantes florales por Orden, a partir de la cantidad de registros en función del tiempo de observación en cada sitio, se aplicó una prueba de chi cuadrada y análisis de residuales estandarizados ($R = O - E/\sqrt{E}$, en donde O es el dato observado y E es el dato esperado), un residual $\geq |1.96|$ se considera significativamente diferente con un error α igual a 0.05 (Sheskin, 2011; Rangel–Landa *et al.*, 2015). En este análisis se omitieron los Ordenes Hemiptera y Lepidoptera, ya que presentaron una baja cantidad de registros (cinco y dos registros totales, respectivamente).

Diversidad

Para conocer la magnitud de diferencia en la diversidad de las dos comunidades de visitantes florales, se calculó la diversidad expresada como número de especies efectivas o diversidad verdadera (qD), donde q indica la sensibilidad del índice a las abundancias relativas y a la rareza de las especies (Moreno *et al.*, 2011; Jost y González–Oreja, 2012; Jost, 2018). Se utilizaron tres órdenes de diversidad o valores de q (0D , 1D y 2D). La diversidad de orden cero ($q = 0$) es insensible a la abundancia relativa, por lo que es equivalente a la riqueza de especies; la diversidad de orden uno ($q = 1$) contempla todas las especies con su abundancia, equivalente al exponencial del índice de entropía de Shannon; mientras que la diversidad de orden dos ($q = 2$) solo toma en cuenta a las especies comunes y excluye a las raras, en equivalencia con el inverso del índice de Simpson (Moreno *et al.*,

2011; Jost y González–Oreja, 2012). Para estos análisis se utilizó el programa iNEXT en su versión online (Chao *et al.*, 2014; Chao *et al.*, 2016).

Grupos funcionales

Para determinar el grupo funcional se identificaron distintas actividades de acuerdo con el comportamiento del visitante floral. Las categorías fueron i) polinizador, cuando el organismo transportaba polen al posarse sobre las flores; ii) ladrón de néctar, cuando el organismo aprovechaba las recompensas florales sin transportar el polen; iii) florívoro, cuando el organismo se alimentaba de alguna parte de la flor (androceo, gineceo o perianto); iv) depredador, cuando el individuo se posaba sobre la flor o entre las flores para cazar a otros visitantes; y finalmente, también se contemplaron los individuos sin actividad aparente, cuando el organismo se posaba sobre las flores sin realizar alguna de las actividades anteriores. Esta última categoría no se considera un grupo funcional, sin embargo, también se incluyeron en el análisis por la posibilidad de que sí pudieran pertenecer a un grupo funcional a pesar de no haber concretado su actividad. Se comparó la composición de grupos funcionales con base en el número de registros y se realizó una prueba de chi cuadrada y análisis de residuales estandarizados para determinar si existen diferencias significativas entre sitios.

Tasas de visita

La tasa de visita se obtuvo dividiendo la cantidad de registros de visitantes florales entre el tiempo de observación, posteriormente se calculó el promedio \pm error estándar (SE). Se compararon las tasas de visita para cada sexo de árboles en ambos sitios mediante una prueba de chi cuadrada y un análisis de residuales estandarizados. Por otro lado, se calcularon las tasas de visita por grupo funcional, considerando la abundancia por Orden y

el sitio. En este análisis solo se contemplaron los polinizadores, ladrones de néctar y florívoros, por ser los grupos funcionales que pueden afectar directamente a la reproducción de la planta. Para los polinizadores (por ser el grupo con la mayor cantidad de registros), se comparó la tasa de visita entre sitios mediante una prueba de chi cuadrada y análisis de residuales estandarizados. No se tomaron en cuenta las tasas de visita promedio de los Ordenes con un número de registros menor a cinco, por considerarse un promedio poco confiable.

RESULTADOS

Fenología de la floración, flores producidas y proporción sexual

La floración fue asincrónica e inició el 6 de julio con las flores estaminadas, dos semanas después del inicio de la temporada de lluvias, mientras que las pistiladas tardaron una semana más. Las flores masculinas en anthesis se encontraron dentro de un periodo de 17 días, mientras que las femeninas solo durante 10 días, por tanto, la coincidencia temporal entre ambos sexos es muy reducida (Fig. 4). Las inflorescencias se desarrollan en el extremo apical de las ramas, protegidas por las hojas ya que surgen en las zonas axilares de la base de los peciolo ensanchados típicos de la especie. No se observaron inflorescencias en el resto de las ramas, aunque si se presentaran hojas.

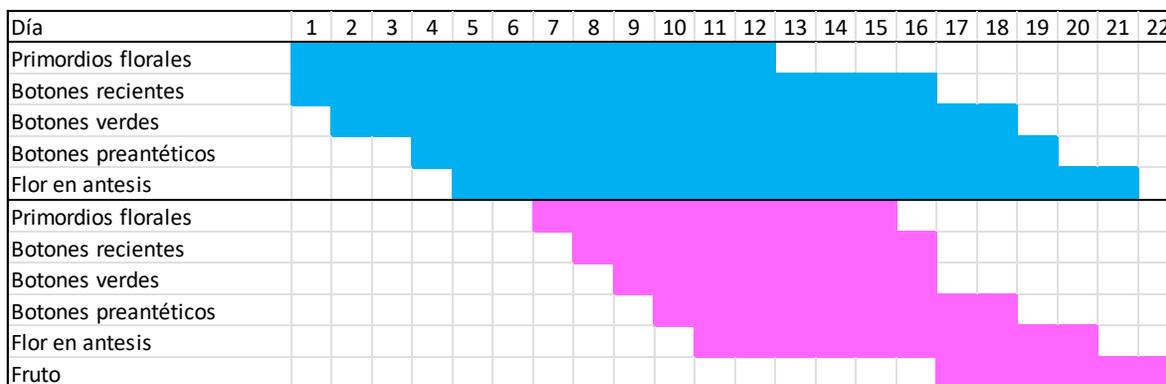


Figura 4. Fenología del desarrollo de las flores masculinas (azul) y femeninas (rosa) de *B. mexicana* durante la temporada de lluvias de 2021 en Palmita, territorio de Santa María Ostula. El día uno corresponde al 6 de julio.

Los árboles presentaron un patrón asincrónico en el desarrollo de estructuras reproductivas. Así mismo, en la inflorescencia, el desarrollo de las flores no presentó un patrón, ya que cualquiera de los estadios se puede encontrar en la parte basal, media o apical de la inflorescencia (Fig. 5). Cuando se realizó el seguimiento diario, se observó que la disponibilidad de flores en antesis no era simultánea en la población o en el árbol o incluso en la inflorescencia, sino que la maduración era gradual.

La antesis de ambos sexos puede iniciar incluso cuando la inflorescencia se encuentra en crecimiento y continúa produciendo botones, esta fase se identifica porque las inflorescencias son curvas (crecimiento circinado) y no se distinguen los entrenudos (Figura 5a y 5b). Una vez que la inflorescencia ha alcanzado el tamaño final (14.28 ± 5 cm en inflorescencias masculinas y 11.22 ± 2.4 cm en inflorescencias femeninas), pierde la curvatura y los entrenudos son claramente visibles. En el caso de las infrutescencias el tallo continúa alargándose, espaciando los nudos, lo que presumiblemente favorece el crecimiento y maduración de los frutos (Figura 5c).



Figura 5. Inflorescencias de *B. mexicana*. Inflorescencia femenina (a) y masculina (b) en etapa temprana de desarrollo, con flores en diferente etapa de maduración; inflorescencia femenina e infrutescencia al final de la floración (c).

La producción de flores claramente fue mayor en los organismos masculinos que en los femeninos. En cada nudo de la inflorescencia masculina se desarrollaron tres flores, aunque en algunos casos raros se observó el desarrollo de hasta nueve botones, mientras que en la inflorescencia femenina en cada nudo solo se desarrolla un botón. La cantidad de flores producidas por inflorescencia fue de 82.2 ± 39.5 en las masculinas y 20.5 ± 2.4 en las femeninas. Así mismo, la cantidad de inflorescencias por rama fue de 4.5 ± 2.2 (máximo 13, mínimo 1) en los individuos masculinos y 2.78 ± 1.6 (máximo 7, mínimo 1) en los árboles femeninos. Se observó que la cantidad de ramas por árbol es variable. Por otro lado, se registró la caída de las flores masculinas antes de la senescencia del perianto. Durante la anthesis los pétalos de las flores estaminadas son color verde amarillento claro y contrastan con el amarillo encendido de las anteras. Cuando el polen se libera, las anteras pierden color y se tornan pálidas, la unión del filamento y la antera se torna color marrón rojizo, el perianto mantiene el mismo aspecto y la flor se desprende del pedicelo.

La proporción sexual de adultos femeninos vs masculinos en el sitio conservado fue de 1: 1.17 (n = 77), muy cercana al equilibrio, mientras que en el sitio perturbado se encontró cerca del doble de individuos femeninos con respecto a los masculinos (1: 0.58, n = 72). Se observó que *B. mexicana* no produce estructuras reproductivas de manera continua, sino que los individuos adultos pueden no desarrollar flores al menos en un año, ya que en el sitio conservado en el 33 % de los individuos no se registró floración ni frutos de años anteriores, y en el sitio perturbado el 20.8 % presentó el mismo fenómeno.

Visitantes florales

Se obtuvieron un total de 720 registros de visitantes florales, 454 en el sitio conservado y 266 en el perturbado. En ambos sitios se registraron dos clases (Insecta y Arachnida) con seis Ordenes. Dentro de Insecta se encontraron los Ordenes Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera y Lepidoptera, dentro de Arachnida solo se registró el orden Araneae (Fig. 6). Se registraron un total de 83 morfoespecies, 50 en el sitio conservado y 36 en el perturbado. Según el estimador de Chao1, se tuvo una completitud de muestreo del 58.14 % para el sitio conservado y 40.37 % para el perturbado.



Figura 6. Artrópodos que interactuaron con las flores de *B. mexicana*. Abeja (a) y dípteros (b) polinizadores; díptero ladrón de néctar (c); coleóptero alimentándose de polen (d); araña cangrejo sobre las inflorescencias (e) y; hormiga transportando una flor masculina tras su caída (f).

Ambas comunidades son muy distintas entre sí, compartiendo apenas el 3.5 % de la riqueza total ($I_T = 0.035$) y el 6.7 % de la riqueza promedio ($I_S = 0.067$). El alto grado de disimilitud entre sitios está dado en primera instancia por Diptera y Araneae. En el sitio conservado destacó Diptera con el 36 % de las morfoespecies, Hymenoptera representa el 26 %, mientras que en Araneae solo el 6 %. Araneae destacó por un aumento importante en el sitio perturbado, con el 47.2 % de morfoespecies, mientras que Diptera e Hymenoptera representaron el 8.3 % cada uno. Coleoptera tuvo una riqueza similar en ambos sitios (24 % en el conservado y 30.5 % en el perturbado). Hemiptera y Lepidoptera representaron el 5.5 % en el sitio conservado y 8 % en el perturbado (Fig. 7).

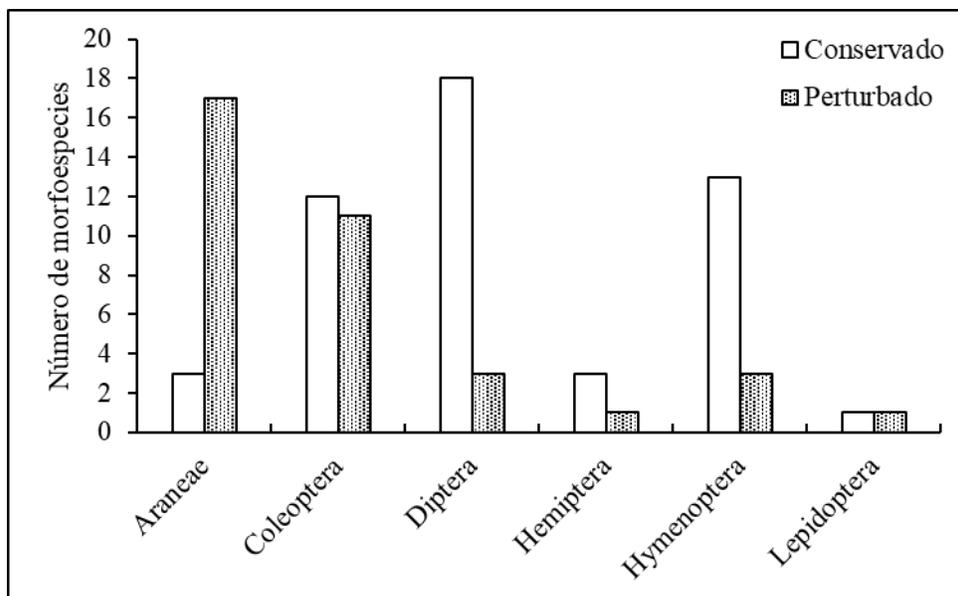


Figura 7. Número de morfoespecies de visitantes florales de *B. mexicana* por Orden en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula.

La abundancia de visitantes florales fue distinta entre sitios ($\chi^2 = 19.86$, $gl = 3$, $P = 0.0002$), en el sitio conservado los valores de abundancia se encontraron dentro de lo esperado ($R < |1.96|$), mientras que en el sitio perturbado se observó un aumento significativo en Coleoptera ($R = 2.48$) y una disminución en Diptera ($R = -2$) (Fig. 8). En el sitio conservado destacó la presencia de Hymenoptera (46.9 % registros) y Diptera (44 %), en menor proporción se registró Coleoptera (6.8 %), Araneae (1.3 %), Hemiptera (0.7 %) y Lepidoptera (0.2 %). En el sitio perturbado la mayor abundancia se registró en Coleoptera (39.8 % registros) e Hymenoptera (38.3 %), Araneae presentó una proporción similar a Diptera (10.5 % y 10.1 % respectivamente) y en menor proporción Hemiptera (0.7 %) y Lepidoptera (0.3 %).

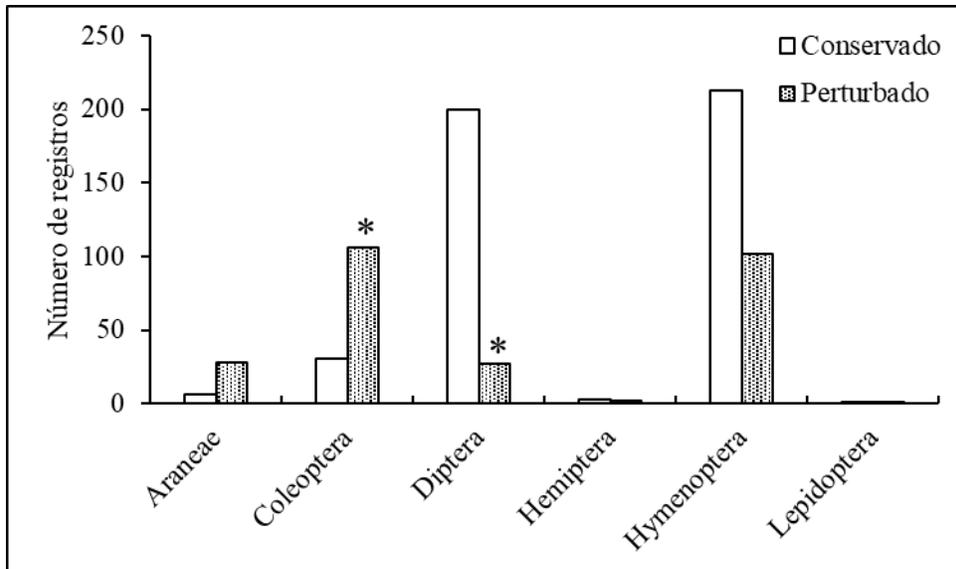


Figura 8. Número de registros de visitantes florales de *B. mexicana* por Orden en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula. Los asteriscos representan el valor residual, significativo con $\alpha = 0.05$.

Diversidad

El sitio conservado tuvo una mayor diversidad de visitantes florales. La diversidad de orden cero ($q = 0$) presentó diferencias significativas entre el sitio conservado (50 morfoespecies) y el perturbado (39 morfoespecies), ya que los intervalos de confianza al 95% no se traslapan. Tomando en cuenta la riqueza y la abundancia de las morfoespecies de la comunidad ($q = 1$), se obtuvo un 15.7 % más morfoespecies efectivas en el sitio conservado (13.48) con respecto al perturbado (11.65), mientras que considerando solo a las morfoespecies comunes ($q = 2$) el sitio conservado tiene un 25 % más morfoespecies efectivas que el perturbado (6.79 y 5.43, respectivamente), pero sin diferencias significativas en ambos casos (Fig. 9).

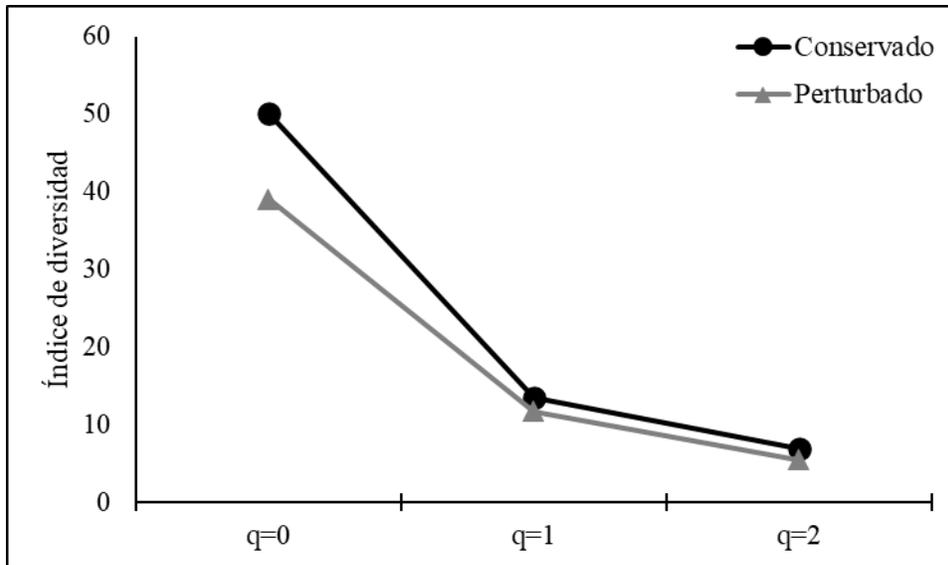


Figura 9. Perfiles de diversidad verdadera ($q = 0$, $q = 1$ y $q = 2$) de visitantes florales de *B. mexicana* en un sitio conservado (Palmita) y un sitio perturbado (Arroyo), en Santa María Ostula.

Grupos funcionales

En ambos sitios el grupo de los polinizadores fue el más abundante con el 69.3 % de registros, seguido de los ladrones de néctar (6 %), depredadores (4.7 %) y florívoros (4.6 %), mientras que el restante 15.4 % no concretaron una actividad sobre las flores. En el sitio conservado, los polinizadores constituyeron la mayoría de los registros (75.6 %), seguido por los ladrones de néctar (7.5 %), los florívoros (3.3 %) y los depredadores (1.3 %); el 12.3 % lo conformaron visitantes sin actividad aparente. En el sitio perturbado destacaron los polinizadores con 58.6 % de registros y los visitantes sin actividad aparente con 20.6 %, en menor medida se encontraron los depredadores (10.5%), los florívoros (6.8%) y los ladrones de néctar (3.4%). Estas diferencias fueron significativas ($\chi^2 = 55.85$, $gl = 4$, $P < 0.0001$; Fig. 10), ya que en el sitio conservado las visitas de depredadores fueron menos de las esperadas ($R = -3.4$), mientras que en el sitio perturbado se presentaron menos

registros de polinizadores ($R = -2.1$) en función de lo esperado, pero se observaron más depredadores ($R = 4.4$) y visitantes sin actividad aparente ($R = 2.2$).

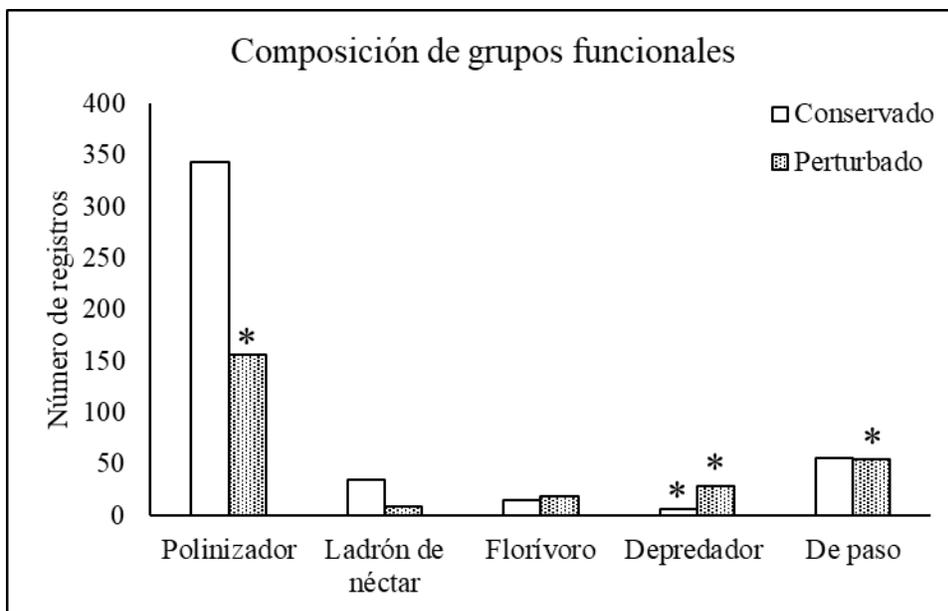


Figura 10. Composición de grupos funcionales de los visitantes florales de *B. mexicana* en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula. Los asteriscos representan el valor residual, significativo con $\alpha = 0.05$.

Tasas de visita

La tasa de visita promedio observada en el sitio conservado (0.46 ± 0.09 visitas/min) fue mayor que en el perturbado (0.29 ± 0.03) (Fig. 11). En el sitio conservado las flores masculinas recibieron en más visitas (0.5 ± 0.1 visitas/min) que las flores femeninas (0.22 ± 0.05 visitas/min). En el sitio perturbado se observó el mismo patrón, las flores masculinas recibieron más visitas (0.4 ± 0.05 visitas/min) respecto a las femeninas (0.11 ± 0.02 visitas/min). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ($\chi^2 = 1.04$, $gl = 1$, $P = 0.31$).

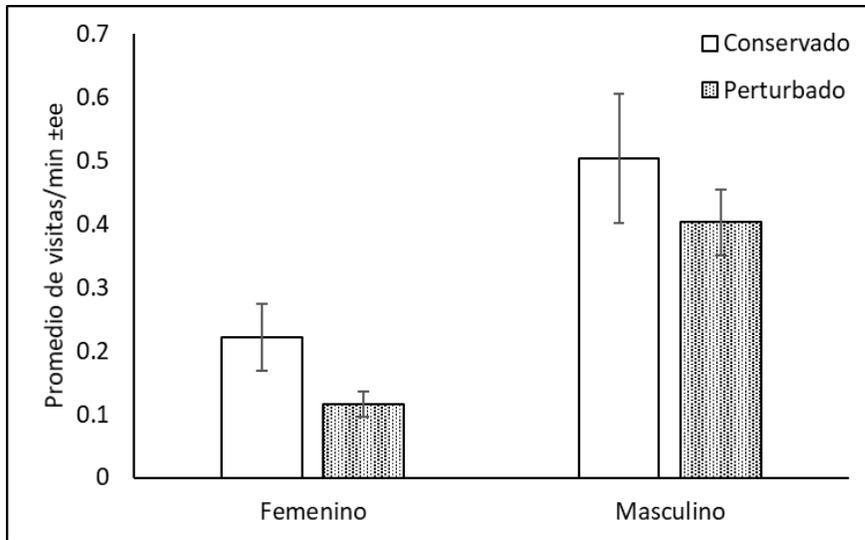


Figura 11. Tasa de visita promedio (\pm ee) de los visitantes florales de *B. mexicana* en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula.

Por otro lado, en el sitio conservado la tasa promedio de visita fue mayor para el grupo funcional de los polinizadores y florívoros (0.36 y 0.3 visitas/min, respectivamente) con respecto al perturbado (0.28 y 0.12 visitas/min). En contraste, los ladrones de néctar del sitio perturbado (0.18 visitas/min) presentaron una mayor tasas promedio que el conservado (0.16 visitas/min; Fig. 12).

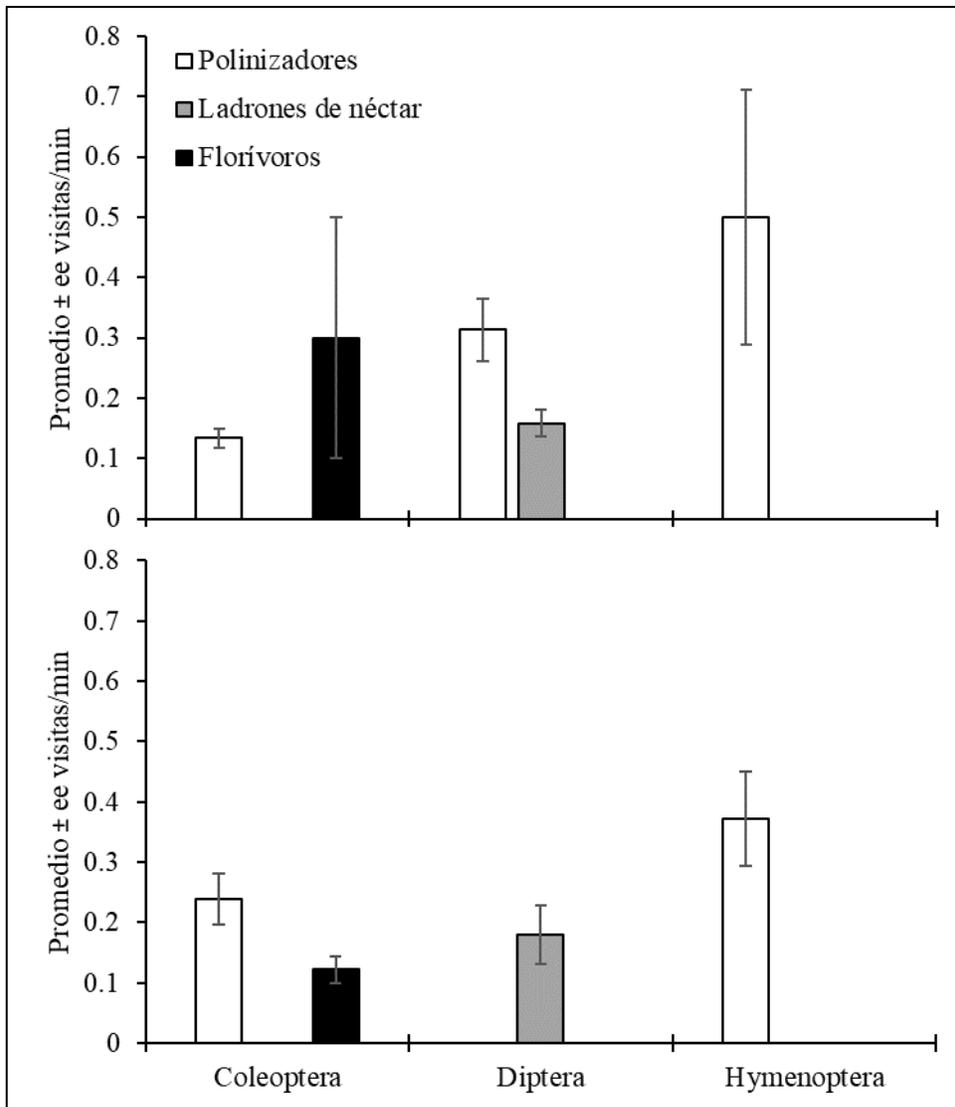


Figura 12. Tasas de visita promedio (\pm ee) de los visitantes florales de *B. mexicana* por Orden y grupo funcional en un sitio conservado (Palmita, arriba) y un sitio perturbado (Arroyo, abajo), en Santa María Ostula.

En el caso de los polinizadores, en el sitio conservado Diptera e Hymenoptera presentaron un número de registros similar, sin embargo, la tasa de visitas de Diptera (0.31 visitas/min) fue menor que la de Hymenoptera (0.5 visitas/min). Los visitantes menos frecuentes y con menor tasa de visitas fueron coleópteros (0.13 visitas/min). Por otro lado, en el sitio

perturbado, Coleoptera e Hymenoptera fueron los Ordenes con mayor número de registros, mientras que en Diptera solo hubo cuatro registros. En este sitio la tasa de visita de Diptera disminuyó con su abundancia (0.1 visitas/min), mientras Coleoptera aumentó casi el doble (0.24 visitas/min), cercana a la de Hymenoptera (0.37 visitas/min). Estas diferencias resultaron significativas entre sitios ($\chi^2 = 128.9$, $gl = 2$, $P < 0.0001$), sin embargo, el análisis de residuales mostró que todas las tasas de visita se encontraban dentro de lo esperado, excepto para Coleoptera en el sitio perturbado ($R = 1.98$) (Fig. 13).

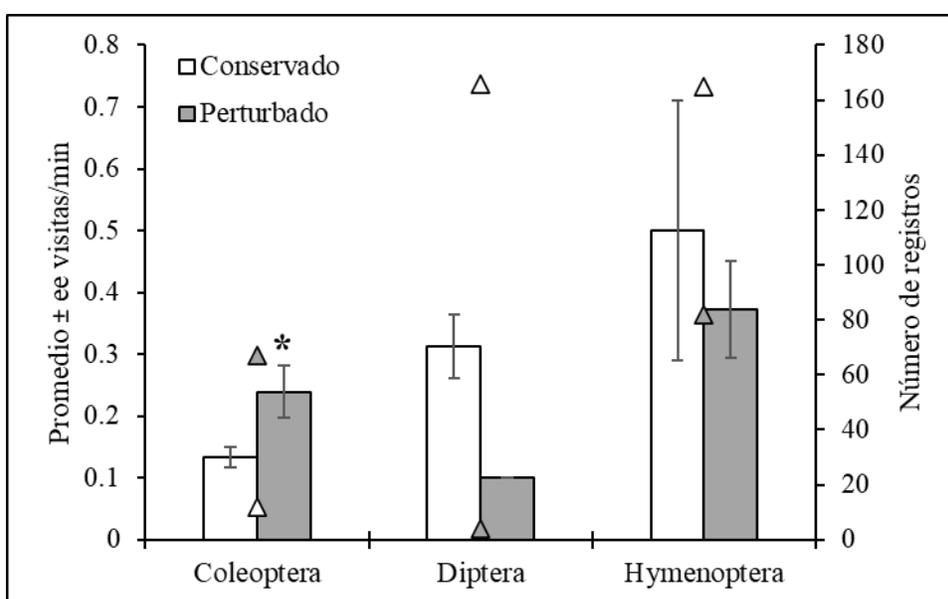


Figura 13. Tasas de visita (barras) y número de registros (triángulos) de los principales Ordenes de polinizadores de *B. mexicana* en un sitio conservado (Palmita) y uno perturbado (Arroyo) en Santa María Ostula. Los asteriscos representan el valor residual, significativo con $\alpha = 0.05$.

La tasa de los ladrones de néctar se encuentra representada por Diptera en ambos sitios, pero en el sitio conservado también se reportó el resto de los Ordenes con un solo registro en cada caso, por lo que dichos registros podrían ser ocasionales. Este grupo funcional

presentó una mayor tasa en el sitio perturbado, a pesar de la baja en la riqueza y abundancia de Diptera. Los florívoros se encontraron representados en su totalidad por Coleoptera, este grupo tuvo la mayor tasa en el sitio conservado a pesar de la diferencia en las abundancias de este Orden, que aumentó en el sitio perturbado.

DISCUSIÓN

Fenología floral, producción de flores y proporción sexual

La floración de *Beiselia mexicana* comenzó dos semanas después del inicio de las lluvias y duró 21 días, similar a *Bursera simaruba*, *B. tomentosa*, *B. morelensis* y otras 12 especies del mismo género (Ramos–Ordoñez *et al.*, 2008; Ramos–Ordoñez *et al.*, 2012; Hernández–Rodríguez *et al.*, 2021), donde el periodo de floración coincide con el inicio de la temporada de lluvias en sitios estacionalmente secos como el BTC de Aquila (Martí *et al.*, 2004). Por otro lado, la mayor amplitud del periodo de floración de los árboles masculinos con respecto a los femeninos también se ha observado en *B. morelensis* (Ramos–Ordoñez *et al.*, 2008), no obstante, en *B. mexicana* el periodo de floración duró una semana más que la de *B. morelensis*, y la coincidencia temporal de las flores de ambos sexos duró seis días más en *B. mexicana*.

La mayor producción de flores masculinas de *B. mexicana*, así como el desarrollo temprano de éstas, es común en especies dioicas arbóreas (Eguiarte *et al.*, 1992; Obeso, 2002). Una floración masculina temprana podría asegurar la fecundación de los primeros óvulos maduros en la población (Eguiarte *et al.*, 1992), mientras que las diferencias en la producción de flores pueden ser resultado del costo reproductivo implicado en cada sexo, ya que los individuos masculinos realizan una inversión de recursos en la floración, mientras que los femeninos la realizan en la producción de flores, frutos y semillas, y por

ende es mayor (Obeso, 2002; Liu *et al.*, 2021). Esto también podría explicar porque se observaron inflorescencias masculinas con más de tres flores por nudo (contrastando con la descripción de Forman *et al.*, 1989), en distintas etapas de desarrollo a lo largo de la inflorescencia, y porque las flores caen una vez que las anteras maduran, de manera que se maximiza la disponibilidad de polen en espera de que ocurra la madurez femenina; ambos fenómenos pueden relacionarse con el uso óptimo de recursos disponibles en el organismo (Obeso, 2002; Ramos–Ordoñez, 2009).

La proporción sexual de *B. mexicana* a nivel de individuo estuvo sesgada al sexo masculino en el sitio conservado y al sexo femenino en el sitio perturbado, como ocurre en *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae; Barradas y Correia, 1999). Este comportamiento podría deberse a una supervivencia diferencial de sexos relacionada con el ambiente, ya que los individuos masculinos pueden ser más competitivos en ambientes menos perturbados, con una mayor cobertura vegetal y altura del dosel, mientras que los femeninos pueden sobrevivir mejor en áreas agrícolas debido a mejores condiciones de suelo (Barradas y Correia, 1999). Además, los individuos femeninos también tienden a aumentar la adquisición de agua y la ganancia de carbono fotosintético debido a una mayor demanda durante la fructificación y la formación de semillas (Liu *et al.*, 2021), lo que podría facilitar la supervivencia en el sitio perturbado. Por otro lado, el sesgo masculino es más común en especies dioicas, arbóreas y con dispersión biótica del polen (Field *et al.*, 2013; Munné–Bosch, 2015; Liu *et al.*, 2021), características que presenta *B. mexicana*. Mientras que el sesgo femenino se asocia con especies clonales y frutos no carnosos (Field *et al.*, 2013). Esto último también podría relacionarse con el sesgo femenino en el sitio perturbado, ya que *B. mexicana* tiene frutos secos y en este sitio los árboles talados presentaron una alta capacidad de rebrote (Fig. 3),

en donde los brotes son reproductivos, y con características idénticas a las estacas propagadas en el Jardín Botánico de la FES Iztacala (López, 2022). Gracias a esta particularidad, en la comunidad es utilizada como cerca viva de acuerdo con las observaciones realizadas durante este trabajo.

Beiselia mexicana tiene la habilidad de realizar diferentes ciclos interanuales con años de gran producción de flores, frutos o semillas, y años de poca o nula cosecha, fenómeno conocido como vecería o “masting behavior” (Martí *et al.*, 2004; Mallo *et al.*, 2020), reportado en *Bursera morelensis* (Ramos–Ordoñez *et al.*, 2010), *Bursera linanoe* (Jasso–Mata *et al.*, 2016) y otras especies tropicales (Queenborough *et al.*, 2007; Pesendorfer *et al.*, 2020). Debido a esto, la proporción sexual de árboles en floración no será la misma en todos los años. Este comportamiento puede estar relacionado con las fluctuaciones de las condiciones ambientales (Ramos–Ordoñez *et al.*, 2010) y aumenta con la edad de los individuos (Pesendorfer *et al.*, 2020), quienes disminuyen su capacidad reproductiva a medida que envejecen (Komarov *et al.*, 2003; Pesendorfer *et al.*, 2020).

Visitantes florales

La composición de visitantes florales a nivel de Orden fue la misma en el sitio conservado y el perturbado, contrario a lo que se esperaba; no obstante, la riqueza de morfoespecies si fue mayor en el sitio conservado. Estos resultados contrastan con otras especies de la familia Burseraceae, tales como *Boswellia sacra* (Lippi *et al.*, 2011), *Bursera copallifera* (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015), *B. schlechtendalii* (Gutiérrez, 2016), *Commiphora harveyi* (Farwig *et al.*, 2004), *C. guillauminii* (Voigt *et al.*, 2005), *Protium spruceanum* (Vieira *et al.*, 2010) y *P. subserratum* (Misiewicz *et al.*, 2020), en donde se ha observado una menor composición y riqueza de visitantes florales en sitios conservados.

El Orden Araneae no se había registrado en alguna especie de Burseraceae, no obstante, Wardhaugh (2015) destaca la importancia de Araneae como visitantes florales, ya que pueden alimentarse o disuadir tanto a polinizadores como herbívoros e incluso pueden provocar una mayor producción de semillas viables al proteger las flores, además de que son polinizadores potenciales en flores de corta duración, como las de *B. mexicana*.

Adicionalmente, las arañas cangrejo (familia Thomisidae) observadas, seleccionan activamente las flores como sitios de caza por sus características visuales, olfativas y/o táctiles para atraer insectos visitantes (Bhaskara *et al.*, 2009; Wardhaugh, 2015), por lo que suelen ser abundantes en plantas con inflorescencias densas, donde encuentran sitios de reproducción y caza (Rocha-Filho y Rinaldi, 2011).

Por otro lado, en *Boswellia ovalifoliolata* y *Commiphora guillauminii* se han reportado algunas especies de aves además de insectos (Farwig *et al.*, 2004; Raju *et al.*, 2012). En este trabajo el método de muestreo no contempló la presencia de colibríes, sin embargo, por las características florales de *B. mexicana*, similares a las de estas dos especies, no es posible descartar su presencia.

Por otra parte, la mayor riqueza registrada en el sitio conservado con respecto al perturbado ya se ha observado en varias especies de *Bursera* y se sugiere que una mayor riqueza aumenta la probabilidad de una polinización efectiva (Hernández, 2016; Rivas-Arancibia *et al.*, 2015). Este patrón se atribuye principalmente a que la falta de vegetación reduce la riqueza y diversidad de animales, dependientes de este recurso (Kremen *et al.*, 2007), como algunos dípteros que evitan sitios abiertos debido a su incapacidad de termorregular (Inouye *et al.*, 2015).

La abundancia de visitantes florales registradas en este trabajo fue mayor en el sitio conservado con respecto al perturbado, con mayor representación de Diptera e Hymenoptera. Además, la abundancia es mayor a la reportada en *Bursera copallifera* (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015), *B. linanoe* (Jiménez, 2021) y *Protium spruceanum* (Vieira *et al.*, 2010). Esto puede deberse a que el cambio de uso de suelo disminuye los recursos disponibles (alimento, anidación e hibernación) para insectos como las abejas, lo que afecta su abundancia, particularmente en especies pequeñas debido a su baja movilidad (Kremen *et al.*, 2007; Lázaro y Tur, 2018). Por otro lado, Coleoptera es más abundante en sitios perturbados (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015; Hernández, 2016), en *B. copallifera* se discute que los coleópteros tienen intervalos amplios de requerimientos ambientales, lo que conllevaría cierta tolerancia a la perturbación (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015).

Por otro lado, la riqueza y abundancia de arañas cangrejo en el sitio conservado puede explicarse por las características florales de *B. mexicana*, tales como antesis diurna, color blanquecino y secreción de aceites esenciales (Daly *et al.*, 2011; Hanuš, 2019), para atraer presas potenciales (Rocha–Filho y Rinaldi, 2011), además de la gran cantidad de flores disponibles. En el sitio perturbado, el aumento de Araneae puede deberse a la ausencia de otras especies en floración (debido al desmonte).

La baja representatividad de Hemiptera y Lepidoptera podría deberse a registros ocasionales (4 y 2 registros totales, respectivamente), ya que las características florales de *B. mexicana* no se ajustan al síndrome de polinización por lepidópteros (Pérez–Tejada y Pérez, 2016), mientras que los hemípteros no suelen ser visitantes florales debido a sus hábitos alimenticios (Wardhaugh, 2015).

La diversidad de orden cero ($q = 0$) coincide con el análisis de riqueza discutido anteriormente. Por otro lado, la diversidad ($q = 1$ y $q = 2$) de visitantes florales de *B. mexicana* fue mayor en el sitio conservado que en el perturbado, pero contrario a lo que se esperaba, no existieron diferencias entre sitios, lo que sugiere que la perturbación no impacta sobre la diversidad total de visitantes. Sin embargo, este patrón podría ser diferente si en el sitio perturbado crecieran otras especies con floración simultánea a *B. mexicana*, donde la comunidad de visitantes se concentra al ser la única especie con flores disponibles. En *Bursera copallifera* se registró menor riqueza de especies y menor abundancia con un tiempo de observación mucho mayor a lo utilizado en este trabajo, además de una diversidad significativamente menor en su sitio perturbado (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015), esta discrepancia podría estar asociada a los fuertes niveles de perturbación en los sitios de *B. copallifera*, lo que puede indicar un mayor estado de conservación tanto en el ambiente como en la interacción misma en el caso de *B. mexicana*.

Grupos funcionales

Los polinizadores presentaron mayor abundancia y tasa de visita en el sitio conservado, esto podría estar asociado a una mayor densidad floral (Grindeland *et al.*, 2005; Torres–Díaz *et al.*, 2007), relacionada con el estado de conservación y la mayor cantidad de individuos masculinos. Mientras que en el sitio perturbado los polinizadores disminuirían en respuesta al cambio de uso de suelo y la aplicación de herbicidas, tal disminución provoca el aislamiento espacial de los árboles (Quesada *et al.*, 2004; Kremen *et al.*, 2007; Lázaro y Tur, 2018). Otro motivo de su disminución puede ser el aumento de los depredadores en respuesta a la perturbación (Kremen *et al.*, 2007; Islas *et al.*, 2021). Se encontró que la interacción entre *B. mexicana* y sus polinizadores se ajusta a la hipótesis de

Bawa (1994), quien postula que las características florales de especies dioicas (como las de *B. mexicana*), atraen a polinizadores generalistas y pequeños, un patrón común en bosques tropicales (Murray *et al.*, 2014).

El principal Orden de polinizadores fue Hymenoptera (Fig. 6a), como ocurre en *B. ovalifoliolata* (Raju *et al.*, 2012), *C. guillauminii* (Farwig *et al.*, 2004) *C. harveyi* (Voigt *et al.*, 2005) y *P. spruceanum* (Vieira *et al.*, 2010). En cambio, la presencia de Diptera (Fig. 6b) en el sitio conservado contrasta con lo reportado en otras especies tropicales de la familia Burseraceae, en donde ha tenido una baja frecuencia (Farwig *et al.*, 2004; Velásquez, 2011; Raju *et al.*, 2012; Rivas–Arancibia *et al.*, 2015; Gutiérrez, 2016). Algunos autores mencionan que Diptera llega a ser ignorado en estudios de polinización por su tamaño, pero podrían ser más importantes de lo que se suele reportar (Ollerton, 1999; Wardhaugh, 2015), ya que suelen asociarse con flores de carácter generalista (Murray *et al.*, 2014), como las de *B. mexicana*. Los coleópteros fueron más importantes como polinizadores en el sitio perturbado, similar a lo observado en algunas especies de *Bursera* (Velásquez, 2011; Rivas–Arancibia *et al.*, 2015; Gutiérrez, 2016).

Los ladrones de néctar pertenecieron al Orden Diptera. A diferencia de otros ladrones, que perforan la base de una corola tubular para extraer este recurso (Maloof e Inouye, 2000; Rojas-Nossa, 2007), en este estudio se observó que los dípteros usan los espacios presentes entre la base de los pétalos (Fig. 6c), e incluso se paran sobre la corola sin tocar las anteras, empleando su aparato bucal alargado y adaptado para alimentarse de fluidos (Ollerton, 1999; Wardhaugh, 2015). Sin embargo, se ha reportado que la búsqueda de néctar por dípteros generalistas puede provocar ocasionalmente la polinización (Inouye *et al.*, 2005), mientras que, en otros casos, al disminuir la cantidad de néctar promueven que los

polinizadores realicen más visitas a otras flores en busca del recurso, lo que podría aumentar la probabilidad de una polinización efectiva (Maloof e Inouye, 2000; Alves–dos–Santos, 2016).

Los florívoros estuvieron representados por Coleoptera (Fig. 6d), con una mayor tasa de visita en el sitio conservado. En las flores de *B. schlechtendalii* también se han reportado escarabajos fitófagos (Gutiérrez, 2016), mientras que en el género *Bursera* existe una estrecha relación con coleópteros herbívoros del género *Blepharida* (Chrysomelidae) (Becerra, 1994). En esta familia, así como en más de 40 familias de escarabajos, existen visitantes florales que también son florívoros que se alimentan principalmente de polen (Wardhaugh, 2015), como observamos en este estudio. Además, se han observado coleópteros ovipositando en las flores de algunas especies de *Bursera*, las larvas se desarrollan dentro de los frutos e impiden el desarrollo de la semilla, este fenómeno ocurre gracias a que el fruto tiene un desarrollo muy rápido, mientras que el óvulo permanece latente (Ramos–Ordoñez *et al.*, 2012). En *B. mexicana* el crecimiento del fruto también ocurre rápidamente pero no se sabe si los coleópteros lo parasitan.

Con respecto al Orden Araneae, se observaron más arañas depredadoras de visitantes florales (Fig. 6e) en el sitio perturbado que en el conservado. En *Boswellia ovalifoliolata* se ha reportado la depredación de los visitantes por un lagarto (*Calotes versicolor*; Raju *et al.*, 2012). La cacería indiscriminada de polinizadores y fitófagos, por parte de las arañas, podría promover la defensa de la planta, por tanto, su papel ecológico puede ser más complejo que solo una relación antagonista (Rocha–Filho y Rinaldi, 2011; Wardhaugh, 2015). Además, se ha reportado que las arañas cangrejo prefieren alimentarse de

polinizadores deficientes (pequeños, con baja movilidad), lo que mejoraría el flujo de polen a través de los polinizadores más efectivos (Marrero *et al.*, 2013).

La cantidad de visitantes que no concretaron ninguna actividad sobre las flores, principalmente en el sitio perturbado, podría explicarse por la presencia de depredadores, la cantidad de ocupantes, la exposición a la luz solar y las corrientes de aire (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015). Dentro de este grupo se encontraron las hormigas (familia Formicidae), que caminaban sobre las inflorescencias y con menor frecuencia arribaban a las flores. Durante el trabajo de campo se observó que las flores caídas eran recolectadas por hormigas (Fig. 6f), pero no se observó que las cortaran de la inflorescencia, esto sugiere que las flores constituyen un recurso para este grupo, que podría ser el néctar como fuente alternativa de energía (Wardhaugh, 2015) o el uso de los tejidos de la flor como sustrato en el hormiguero. A pesar de su baja capacidad como polinizadores, las hormigas también han sido consideradas como tales en *B. schlechtendalii* (Gutiérrez, 2016) y *B. copallifera* (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015).

Tasas de visita

Contrario a lo que se esperaba, no hubo diferencias en las tasas de visita entre sitios, aunque el sitio conservado presentó una mayor tasa que el perturbado. Esto podría explicarse por las características florales generalistas de *B. mexicana*, ya que se sabe que los sistemas de polinización generalistas son más resistentes a las perturbaciones, por la gran abundancia de especies y su capacidad de utilizar un amplio rango de hábitats y recursos (Aguilar *et al.*, 2009; Lázaro y Tur, 2018). Por otra parte, a pesar del desmonte en Arroyo, existen cultivos que facilitan el acceso a *B. mexicana*, lo que facilitaría la frecuencia en las tasas de visita, contrario a lo observado en otras especies (Rivas–Arancibia *et al.*, 2015).

De manera similar, no se encontraron diferencias en las tasas de visita entre sexos, como ocurre en *Commiphora harveyi* (Voigt *et al.*, 2005), lo que podría estar determinado por una combinación entre la abundancia de flores de un sexo (mayor recompensa), y las señales olfativas de las flores del sexo no abundante (Gavini y Farji–Brener, 2015). En primera instancia, los árboles masculinos de *B. mexicana* actuarían como parches ricos en recursos, como en *C. guillauminii* (Farwig *et al.*, 2004). En segundo término, se sabe que las flores y corteza de *B. mexicana* secretan terpenos (Daly *et al.*, 2011; Rivera, 2018; Hanuš, 2019), principales compuestos volátiles que sirven como atrayentes de los polinizadores (García–Rodríguez *et al.*, 2012), y que los individuos femeninos de especies dioicas suelen producir una mayor cantidad de metabolitos secundarios en comparación con los masculinos (Liu *et al.*, 2021), llevando entonces a un equilibrio.

Conclusiones

La floración de *Beiselia mexicana* inicia dos semanas después del comienzo de la temporada de lluvias, es efímera (21 días) y asincrónica, con apenas 10 días de coincidencia entre sexos. Los individuos masculinos producen una mayor cantidad de flores y no existe un patrón definido en la antesis floral, lo que permite una disponibilidad constante de polen y óvulos durante la floración.

La floración de *B. mexicana* tiene un comportamiento vecero, por lo que la proporción sexual será variable en diferentes tiempos, pero casi equitativa. Esto se ve afectado bajo condiciones de perturbación, probablemente debido a una mayor supervivencia de individuos femeninos.

La interacción entre *B. mexicana* y sus visitantes florales es generalista, por tanto, la especie representa un importante recurso para la comunidad de artrópodos. La diversidad

fue similar en ambos sitios, pero se observó que la dominancia de Diptera disminuye con la perturbación, mientras que Coleoptera y Araneae aumentan e Hymenoptera se mantiene.

La interacción de *B. mexicana* con sus visitantes florales en general no es afectada por la perturbación o el sexo de los árboles. Sin embargo, la interacción con los polinizadores si disminuye en el sitio perturbado, por tanto, la conservación del hábitat es primordial para mantener la dinámica poblacional de *B. mexicana* ya que los polinizadores están directamente relacionados con el éxito reproductivo de la especie.

Literatura citada

- Aguilar, R., Ashworth, L., Cagnolo, L., Jausoro, M., Quesada, M., & Galetto, L. (2009). Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados en Medel, R., Aizen, M. A. & Zamora, R. (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 199–232). Editorial Universitaria.
- Alves–dos–Santos, I., Silva, C. I. D., Pinheiro, M., & Kleinert, A. D. M. P. (2016). Quando um visitante floral é um polinizador?. *Rodriguésia*, 67, 295–307.
- Bachelier, J., & Endress, P. (2009). Comparative floral morphology and anatomy of Anacardiaceae and Burseraceae (Sapindales), with a special focus on gynoecium structure and evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159, 499–571.
- Barradas, M. C. D., & Correia, O. (1999). Sexual dimorphism, sex ratio and spatial distribution of male and female shrubs in the dioecious species *Pistacia lentiscus* L. *Folia Geobotanica*, 34(1), 163–174.
- Bawa, K. S. (1994). Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *American Journal of Botany*, 81(4), 456–460.

Becerra, J. X. (1994). Squirt-gun defense in *Bursera* and the chrysomelid counterploy. *Ecology*, 75(7), 1991–1996.

Bhaskara, R. M., Brijesh, C. M., Ahmed, S., & Borges, R. M. (2009). Perception of ultraviolet light by crab spiders and its role in selection of hunting sites. *Journal of Comparative Physiology A*, 195(4), 409–417.

Câmara, T., Arnan, X., Barbosa, V. S., Wirth, R., Iannuzzi, L., & Leal, I. R. (2020). Disentangling the effects of foliar vs. floral herbivory of leaf-cutting ants on the plant reproductive success of *Miconia nervosa* (Smith) Triana (Family Melastomataceae). *Bulletin of entomological research*, 110(1), 77–83.

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.

Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/.

Chazaro–Basañez, M. & Mostul, B. (2019). *Beiselia mexicana* (Burseraceae): Una extraña y desapercibida planta suculenta. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, México. 7p.

CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada) (s.f.). Compuestos diarios en malla del CLICOM. Recuperado en noviembre del 2017 de <http://clicom-mex.cicese.mx/malla/>

- Córdova–Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78–87.
- Cué–Bär, E., Villaseñor, J., Arredondo–Amezcu, L., Cornejo–Tenorio, G., & Ibarra–Manríquez, G. (2006). La flora arbórea de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 78, 47–81.
- Daly, D. C., Harley, M. M., Martínez–Habibe, M. C., & Weeks, A. (2010). Burseraceae en Kubitzki (Ed.), *Flowering Plants. Eudicots* (Vol. X, pp. 76–104). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Dao, M., Diallo, B. & Kabore–Zoungrana, C. (2014). Flowering phenology and floral visitors of *Piliostigma reticulatum* in a tropical dry forest, Burkina Faso. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, 8(1), 237–248.
- De-Nova, J. A., Medina, R., Montero, J. C., Weeks, A., Rosell, J. A., Olson, M. E., Euguiarte, L. E., & Magallón, S. (2012). Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist*, 193(1), 276–287.
- Del–Val, E. (2012). Herbivoría en Del–Val, E. & Boege, K. (Ed.), *Ecología y evolución de las interacciones ecológicas* (pp. 43–74). Fondo de Cultura Económica.
- Dick, C., & Wright, S. (2005). Tropical mountain cradles of dry forest diversity. *PNAS.*, 102(31), 10757–10758.
- Eguiarte, L. E., Cordero, C., Domínguez, C., & Núñez–Farfán, J. (1992). Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias*, (006), 69–85.

- Farwig, N., Randrianirina, E. F., Voigt, F. A., Kraemer, M., & Böhning-Gaese, K. (2004). Pollination ecology of the dioecious tree *Commiphora guillauminii* in Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*, 20(3), 307–316.
- Field, D. L., Pickup, M., & Barrett, S. C. (2013). Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 67(3), 661–672.
- Flores, S., Nassar, J. M., & Quicke, D. L. (2005). Reproductive phenology and pre-dispersal seed-feeding in *Protium tovarense* (Burseraceae), with a description of the first known phytophagous “Bracon” species (Hymenoptera: Braconidae: Braconinae). *Journal of Natural History*, 39(42), 3663–3685.
- Forman, L., Brandham, P., Harley, M. & Lawrence, T. (1989). *Beiselia mexicana* (Burseraceae) and Its Affinities. *Kew Bulletin*, 44(1), 1–31.
- García-Rodríguez, Y. M., Bravo-Monzón, A., Martínez-Díaz, Y., Torres-Gurrola, G., Espinosa-García, F. J., Rojas, J. C., & Malo, E. A. (2012). Variación fitoquímica defensiva en ecosistemas terrestres en J. C. Rojas & E. A. Malo (Eds.), *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos* (pp. 217–252). *El Colegio de la Frontera Sur*.
- Gavini, S. S., & Farji-Brener, A. G. (2015). La importancia del color: morfos florales, tasas de visita y éxito reproductivo en el arbusto *Sarothamnus scoparius*. *Ecología austral*, 25(3), 204–211.
- Grindeland, J. M., Sletvold, N., & Ims, R. A. (2005). Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 19, 383–390.

- Gutiérrez, D. (2016). *Los visitantes florales de Bursera schlechtendalii Engl.* [Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla]. Repositorio Institucional BUAP.
- Hanuš, L. O. (2019). Chemical analysis of *Beiselia mexicana* tree samples. *Current Topics in Phytochemistry*, 15, 35–41.
- Hernández, M. (2016). *Fenología floral, expresión sexual de árboles y visitantes florales en sitios de restauración ecológica experimental en Sierra de Huautla, Morelos.* [Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla]. Repositorio Institucional BUAP.
- Hernández-Rodríguez, Z. G., Castro-Moreno, M., González-Esquinca, A. R., & de-la-Cruz-Chacón, I. (2021). Fenología de *Bursera simaruba* y *Bursera tomentosa* en un bosque tropical seco de Chiapas, México. *Madera y bosques*, 27(3), 1–15.
- Inouye, D. W., Larson, B. M., Ssymank, A., & Kevan, P. G. (2015). Flies and flowers III: ecology of foraging and pollination. *Journal of Pollination Ecology*, 16, 115–133.
- Islas-Barrios, Y., Serrato-Díaz, A., Zavala-Hurtado, J. A., Octavio-Aguilar, P., Callejas-Chavero, A., & Cornejo-Romero, A. (2021). Las flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae): morfología y artrópodos visitantes en un gradiente geográfico. *Botanical Sciences*, 99(1), 28–42.
- Jasso-Mata, J., Gutiérrez-Santiago, J., Queenborough, S.A., Soto-Hernández, M., Rzedowski, J., Jiménez-Casas, M. & Castillo-Martínez, C.R. (2016). Clasificación sexual de Linaloe (*Bursera linanoe*, Burseraceae) e implicaciones productivas de aceite esencial, en tres poblaciones naturales de Guerrero, México. *Agro Productividad*, 9(3), 66–72.

Jiménez Quiñones, M. (2021). *Visitadores florales asociados a flores masculinas y femeninas de Bursera linanoe en la UMA rancho El Salado en Jolalpan, Puebla*. [Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla]. Repositorio Institucional BUAP.

Jost, L. (2018). ¿Qué entendemos por diversidad? El camino hacia la cuantificación.

Mètode Science Studies Journal, 98, 39–45.

Jost, L., & González–Oreja, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 56 (1-2), 3–14.

Komarov, A. S., Palenova, M. M., & Smirnova, O. V. (2003). The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations.

Ecological Modelling, 170(2–3), 427–439.

Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan–Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J., & Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, 10(4), 299–314.

Lázaro, A., & Tur, C. (2018). Los cambios de uso del suelo como responsables del declive de polinizadores. *Ecosistemas*, 27(2), 23–33.

Lippi, M. M., Giuliani, C., Gonnelli, T., & Bini, L. M. (2011). Floral color changes in *Boswellia sacra* Flueck. (Burseraceae): a dialogue between plant and pollinator. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(9), 821–826.

- Liu, M., Korpelainen, H., & Li, C. (2021). Sexual differences and sex ratios of dioecious plants under stressful environments. *Journal of Plant Ecology*, 14(5), 920–933.
- López, D. (2022). *Fenología foliar de Beiselia mexicana en etapa vegetativa bajo condiciones ex situ*. [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio Institucional de la UNAM.
- Mallo, N., Arregui, R. Z., & Rodríguez, A. (2020). El viaje de la vecería. Efectos transgeneracionales en la progenie de *Pinus pinaster*. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (46), 245–260.
- Maloof, J. E., & Inouye, D. W. (2000). Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology*, 81(10), 2651–2661.
- Mapcarta. (s.f.). Cerro Mancira. Recuperado el 28 de septiembre de 2021 de <https://mapcarta.com/es/31371060>
- Marrero, H. J., Torretta, J. P., & Pompozzi, G. (2013). Triple interaction network among flowers, flower visitors and crab spiders in a grassland ecosystem. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48(3), 153–164.
- Martí, M. G., Palacio, S., & Milla, R. (2004). Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas en Valladares, F. (Ed), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 129–162). *Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF*.
- Martínez, P. (2016). *Respuesta germinativa ex situ de Beiselia mexicana (Copal de piedra)*. [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio Institucional de la UNAM.

- McCall, A. & Irwin, R. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9, 1351–1365.
- McCune, B., Grace, J. B., & Urban, D. L. (2002). Analysis of ecological communities (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM software design.
- Misiewicz, T. M., Simmons, T. S., & Fine, P. V. (2020). The contribution of multiple barriers to reproduction between edaphically divergent lineages in the Amazonian tree *Protium subserratum* (Burseraceae). *Ecology and evolution*, 10(13), 6646–6663.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., & Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1249–1261.
- Munné-Bosch, S. (2015). Sex ratios in dioecious plants in the framework of global change. *Environmental and experimental botany*, 109, 99–102.
- Murray, K. G., Kinsman, S., & Bronstein, J. L. (2014). Interacciones planta-animal en Wheelwright, N. T., & Nadkarni, N. M. (Eds.), *Monteverde: ecología y conservación de un bosque nuboso tropical* (pp. 376–470). *Bowdoin's Scholars' Bookshelf*.
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New phytologist*, 155(3), 321–348.
- Ollerton, J. (1999). La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26, 741–758.
- Pérez-Tejada, C. D., & Pérez, J. R. (2016). La biología de la polinización en Márquez, J., Collazo, M., Martínez, M., Orozco, A., & Vázquez, S. (Eds.), *Biología de Angiospermas* (pp. 96–102). *Universidad Nacional Autónoma de México*.

- Pesendorfer, M. B., Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., Borowski, Z., Kantorowicz, W., Espelta, J. M., & Fernández-Martínez, M. (2020). Investigating the relationship between climate, stand age, and temporal trends in masting behavior of European forest trees. *Global Change Biology*, 26(3), 1654–1667.
- Queenborough, S. A., Burslem, D. F., Garwood, N. C., & Valencia, R. (2007). Determinants of biased sex ratios and inter-sex costs of reproduction in dioecious tropical forest trees. *American journal of botany*, 94(1), 67–78.
- Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Herrerias–Diego, Y., Palacios–Guevara, C., Munguía–Rosas, M. A., O. –Salazar, K. A., & Rosas–Guerrero, V. (2004). Effects of Forest Fragmentation on Pollinator Activity and Consequences for Plant Reproductive Success and Mating Patterns in Bat-pollinated Bombacaceous Trees. *Biotropica*, 36(2), 131–138.
- Raju, A. J. S., Lakshmi, P. V., Ramana, K. V., & Chandra, P. H. (2012). Entomophily, ornithophily and anemochory in the self-incompatible *Boswellia ovalifoliolata* Bal. & Henry (Burseraceae), an endemic and endangered medicinally important tree species. *Journal of Threatened Taxa*, 4(7), 2673–2684.
- Ramos–Ordoñez, M. F. (2009). *Dispersión biótica de semillas y caracterización de los frutos de Bursera morelensis en el Valle de Tehuacán, Puebla* [Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio Institucional de la UNAM.
- Ramos–Ordoñez, M. F., Arizmendi, M., & Márquez–Guzmán, J. (2012). The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB Plants*, 2012, 1–16.

Ramos–Ordoñez, M. F., Márquez–Guzmán, J., & Arizmendi, C. (2010). Parthenocarpy and seed production in Burseraceae en Ramawat, K. G. (Ed.), *Desert plants* (pp. 231–239).

Springer, Berlin, Heidelberg.

Ramos–Ordoñez, M. F., Márquez–Guzmán, J., & Del Coro Arizmendi, M. (2008).

Parthenocarpy and seed predation by insects in *Bursera morelensis*. *Annals of botany*, 102(5), 713–722.

Rangel–Landa, S., Casas, A., & Dávila, P. (2015). Facilitation of *Agave potatorum*: An ecological approach for assisted population recovery. *Forest Ecology and Management*, 347, 57–74.

Rivas–Arancibia, S. P., Bello–Cervantes, E., Carrillo–Ruiz, H., Andrés–Hernández, A. R., Figueroa–Castro, D. M., y Guzmán–Jiménez, S. (2015). Variaciones de la comunidad de visitantes florales de *Bursera copallifera* (Burseraceae) a lo largo de un gradiente de perturbación antropogénica. *Revista mexicana de biodiversidad*, 86(1), 78–187.

Rivera, G. (2018). *Variación temporal de la actividad antimicrobiana de Beiselia mexicana (Forman) (Burseraceae)*. [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio Institucional de la UNAM.

Rocha–Filho, L. C., & Rinaldi, I. M. P. (2011). Crab spiders (Araneae: Thomisidae) in flowering plants in a Brazilian "Cerrado" ecosystem. *Brazilian journal of biology*, 71, 359–364.

Rojas–Nossa, S. V. (2007). Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana*, 5, 21–39.

- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2019.
- MODIFICACIÓN del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México: *Diario Oficial de la Federación*. 30 de diciembre de 2010.
- Sheskin, D. J. (2011). Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures. New York: CRC Press.
- Sosa, V. & De-Nova, J. (2012). Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 293–315.
- Teixido, A. & Valladares, F. (2012). Florivoría frente a polinización. *Quercus*, 313, 34–39.
- Thulin, M., Beier, B., Razafimandimbison, S., & Banks, H., (2008). *Ambilobea*, a new genus from Madagascar, the position of *Aucoumea*, and comments on the tribal classification of the frankincense and myrrh family (Burseraceae). *Nordic Journal of Botany*, 26, 218–229.
- Torres-Díaz, C., Cavieres, L. A., Muñoz-Ramírez, C., & Arroyo, K. (2007). Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de *Chaetanthera* (Asteraceae) en los Andes de Chile central. *Revista chilena de historia natural*, 80(4), 455–468.
- Valverde, J., Calatayud, J., Gómez, J. M., & Perfectti, F. (2014). Variación intraestacional en los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* en Sierra Nevada. *Ecosistemas*, 23(3), 83–92.

Velázquez, J. (2011). *Biología reproductiva de dos especies del género Bursera*. [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio Institucional de la UNAM.

Vieira, F. D. A., Appolinário, V., Fajardo, C. G., & Carvalho, D. D. (2010). Reproductive biology of *Protium spruceanum* (Burseraceae), a dominant dioecious tree in vegetation corridors in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 33, 711–715.

Villalobos, D. (2021). *Germinación in situ de Beiselia mexicana (Burseraceae)*. [Tesis de Licenciatura no publicada]. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Voigt, F. A., Jung, S., Farwig, N., & Böhning-Gaese, K. (2005). Low fruit set in a dioecious tree: pollination ecology of *Commiphora harveyi* in South Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 21(2), 179–188.

Wardhaugh, C. W. (2015). How many species of arthropods visit flowers?. *Arthropod-Plant Interactions*, 9(6), 547–565.

Weeks, A., Daly, D. C., & Simpson, B. B. (2005). The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 35(1), 85–101.