



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Diversidad de abejas
(Apoidea) a lo largo de una cronosecuencia
sucesional en un bosque tropical
caducifolio del sur de México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

Melbi Alejandro Ramos Fabiel



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Eduardo Alberto Pérez García**

2012



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del Jurado

1. Datos del alumno Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta	1. Datos del alumno Ramos Fabiél Melbi Alejandro (55) 33192274 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 3-03231479
2. Datos del tutor Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	2. Datos del tutor Dr. Eduardo Alberto Pérez García
3. Datos del sinodal 1 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	3. Datos del sinodal 1 Dr. Jorge Arturo Meave Del Castillo
4. Datos del sinodal 2 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	4. Datos del sinodal 2 Dra. Olivia Yáñez Ordoñez
5. Datos del sinodal 3 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	5. Datos del sinodal 3 M. en C. Armando Luis Martínez
6. Datos del sinodal 3 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	6. Datos del sinodal 4 Dra. Paula Sosenski Correa
7. Datos del trabajo escrito. Título Número de páginas Año	7. Datos del trabajo escrito. Diversidad de abejas (Apoidea) a lo largo de una cronosecuencia sucesional en un bosque tropical caducifolio del sur de México. 55 2012

“Wenn die Biene einmal von der Erde verschwindet, Wenn die Biene einmal von der Erde verschwindet, hat der Mensch nur noch vier Jahre zu leben. Keine Bienen mehr, keine Bestäubung mehr, keine Pflanzen mehr, keine Tiere mehr, keine Menschen mehr.”

“Si la abeja desaparece de la superficie del planeta entonces el hombre sólo tendrá cuatro años de vida. No más abejas, no más polinización, no más plantas, ni más animales, no más hombre”

Albert Einstein (1949)

Para quienes han hecho todo por mí, hasta mal educarme.

Que no dejan que se me olvide porque estoy aquí.

Dicen que es porque me apasiona.

Yo les doy la razón papás.

Y para usted doña Nea,
que con sus 90 años supo como quitarme lo mal educado.

AGRADECIMIENTOS

A mis papás, que a su manera están siempre conmigo. A mi mamá que es la mujer más fuerte que he conocido, que me enseñó eso, a resistir, a no doblarme. A mi papá que me mostró la otra parte, la humildad, la paciencia, a aprender de hasta las cosas que parecen insignificantes.

A mis hermanas, quienes me recuerdan todo el tiempo lo bonito que es la vida. A ti Lez por crecer conmigo y por mostrarme lo bonito que es compartir, y lo feo que es no hacerlo. A ti Yeremi por ser tan auténtica y no dejar de impresionarme. Las quiero más de lo que puedo expresarles aquí.

A mi tutor, el Dr. Pérez-García, por confiar tanto en mí como pocas personas lo han hecho, por dejarme hacer lo que más me apasiona. Gracias por arriesgarte con este proyecto, con algo diferente a lo que venías haciendo. No puedo dejar de agradecerte también por todo el apoyo personal que me brindaste, en fin que son tantos los gracias que te debo que espero por lo menos haber cumplido con tus expectativas.

Al Dr. Meave, quien con su extrema manera de decir las cosas siempre logra que las personas vean su propio potencial. Gracias Jorge por todos tus consejos, gracias por tenerme paciencia de manera extraordinaria. Me da gusto decir que en este tiempo he logrado no sólo una buena ortografía (creo), hablar más lento (creo) y lo que más me alegra es haber conseguido que nos llamáramos amigos.

A todos los del grupo de Ecología y Diversidad Vegetal así como a los del grupo de Ecología de Ambientes Limitantes, gracias por haberme escuchado en el seminario y haberme dado ideas, todas buenas. Gracias Edgar por ayudarme con los análisis de los datos, por ayudarme con cosas que no entendía (ahora ya las entiendo, en su mayoría), por tu paciencia y por haberlo hecho de la mejor manera. A Marco Romero, por haberme ayudado en la organización de los datos y de la tesis, pero en especial por su buena vibra. Al Dr. Carlos Martorell quien me habló del análisis RLQ, el cual fue parte esencial de esta tesis.

A los revisores de mi tesis. A la Dra. Olivia Yáñez, quien en un principio me enseñó a identificar abejas, pero después me contagió de su pasión por ellas. A la Dra. Paula Sosenski, con quien cursé Ecología de la Polinización, y que después de esa materia me aferré a estos temas y aquí está el resultado. Al Maestro Armando Luis, por haberme prestado el material necesario para la recolecta de abejas, y por supuesto por sus buenas observaciones.

A los profesores del taller. A la Dra. Consuelo Bonfil, a la Dra. Tere Valverde y al Dr. Jaime Zúñiga, quienes en cada avance de la tesis hicieron que mejorará no solamente el proyecto, sino también mi particular forma de hablar. Gracias por ser tan atentos con sus comentarios.

Al Dr. Frans Bongers, por haber canalizado recursos de la Universidad de Wageningen para el mantenimiento de las parcelas permanentes que conforman la cronosecuencia sucesional en Nizanda.

Al Dr. Alexander Correa, por su ayuda en los análisis estadísticos, pero sobre todo por su apoyo y comprensión.

A Manuel, que no has dejado de echarme porras desde que empecé con “la tesis”. Gracias Manu por estar en todo momento, por ser no sólo el mejor amigo sino todo lo mejor.

A mis amigos, pero entre ellos a Giovani. Gracias Giov por acompañarme cuatro veces a Nizanda, eres a parte del mejor recolector de abejas (después de mí, claro) el mejor amigo. Gracia por todo Giov, de verdad gracias. A Adriana y a Katy, que si bien Adri no me acompañaste a Nizanda, y tú Katy que no aguantaste toda la salida, sí han sido dos de las personas más lindas que he conocido en la carrera. A Luis por mostrarme que hay más cosas, más ideas de las que creo posibles, gracias por escucharme y confiar en mí. A Gerardo, por los buenos momentos que pasamos como compañeros de carrera, de casa y como amigos. A Pedro, por ampliar mi panorama, por ser tan atrevido y transmitirme de sus pocos años.

A toda la gente de Nizanda, pero en especial a Clau Manuel y a Don Malaquías Reyes. A ella por siempre recibirnos con calidez en cada salida y con comida caliente y sabrosa después de cada día de trabajo. A él por su ayuda en campo, por su amabilidad y su ejemplo de trabajo duro. Gracias también a los niños de Nizanda: Aldo, Baudelito y Bryan Aranjó, que con todas sus ocurrencias nos hicieron reír y disfrutar más de cada salida al campo.

Al CONACyT por la beca brindada y el financiamiento del trabajo de campo, ambos a través del proyecto “Perspectiva Paisajística de la Diversidad, Dinámica y Regeneración de la Vegetación en Trópico Estacionalmente seco”, con la clave CB-2009-01-128136.

Resumen

Los efectos del disturbio humano sobre los bosques tropicales han sido bien documentados, pero la respuesta de la comunidad de abejas aún permanece poco clara. Esto es particularmente cierto para los bosques tropicales caducifolios, donde cerca del 80% de las plantas depende de las abejas como sus principales polinizadores. La vegetación es la principal responsable de los cambios que sufre la comunidad de abejas en el proceso sucesional, ya que modifica su estructura y diversidad, así como los patrones de uso de los recursos y del hábitat. Este estudio analiza la relación entre los atributos de la comunidad de abejas (riqueza, diversidad y composición), así como algunas de sus características de historia de vida, con el proceso de regeneración de un bosque tropical caducifolio del sur de México. Se tomaron muestras bimensuales a lo largo de un año, tres en la época de lluvias y tres en la época seca. El muestreo se realizó en nueve parcelas de una cronosecuencia sucesional (de 2 a 65 años de edad) con tres sitios para cada una de las tres categorías sucesionales estudiadas (joven, intermedia y tardía). Se recolectaron a las abejas que se posaron sobre las flores de una planta por especie (la planta con más flores). La recolecta se realizó en tres periodos a lo largo del día: matutino, vespertino y crepuscular. En total se recolectaron 483 abejas, pertenecientes a cinco familias, 36 géneros y 69 (morfo-)especies. Más de 50% de los ejemplares capturados pertenecieron a seis especies: *Apis mellifera*, *Ceratina nautlana*, *Heriades* sp.1, *Paratrigona guatemalensis*, *Trigona acapulconis* y *T. fulviventris*. No se encontró una relación significativa entre la edad de los sitios y la riqueza, la abundancia ó la equitatividad de abejas, pero sí una relación negativa significativa con la diversidad. La categoría intermedia presentó mayor abundancia de abejas, mientras que la categoría joven tuvo el mayor número de especies. Sólo 15 especies se compartieron entre las tres categorías sucesionales y 40 especies son exclusivas de alguna de ellas. No hubo un efecto significativo de las categorías sucesionales sobre el número de individuos y el número de especies de abejas, pero sí de los meses de muestreo. Se usó un análisis RLQ para correlacionar las características de las especies de abejas y su abundancia con los atributos estructurales y algunas características funcionales de las plantas sobre las que forrajearon. El primer eje del análisis RLQ absorbió el 76.7% de la variación y se relacionó con la complejidad de la vegetación, la edad de abandono y al hábito eusocial. En cambio, este eje se relacionó negativamente con la diversidad de plantas con flores, particularmente las forbias, así como con los hábitos solitario y parasocial. El segundo eje (16.2% de la varianza) se relacionó negativamente con el hábito de anidamiento en el suelo y con la frecuencia de uso de arbustos, pero tuvo un relación positiva con el hábito de anidamiento aéreo, el tamaño de las abejas y el forrajeo sobre árboles. Los sitios más jóvenes presentaron la mayor riqueza y diversidad, principalmente de abejas solitarias y parasociales. Las abejas de mayor tamaño y las eusociales prefirieron los sitios de vegetación tardía, lo cual sugiere una dependencia fuerte de los árboles del bosque maduro.

Palabras clave: estratos de la vegetación, eusocial, formas de vida, gremios, hábito de anidamiento, parasocial, polinización, solitario, sucesión secundaria.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	iv
RESUMEN	vi
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Interacción planta-polinizador	1
1.2 El bosque tropical caducifolio	2
1.3 Sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio	3
1.4 Las abejas	4
1.5 Características ecológicas y atributos funcionales de las abejas	5
1.6 Comportamiento de la comunidad de abejas durante el proceso sucesional	7
1.7 Planteamiento del problema	8
1.8 Hipótesis y predicciones	8
1.9 Objetivos	9
2. SITIO DE ESTUDIO	10
2.1 Ubicación y descripción	10
2.2 La vegetación secundaria	11
3. MÉTODO	12
3.1 Clasificación y características de los sitios permanentes de la cronosecuencia	12
3.2 Trabajo de campo	12
3.2.1 Recolecta de abejas	13

3.3 Agrupación de las abejas en gremios	14
3.4 Diversidad y equitatividad de abejas	14
3.5 Obtención de las medidas de las variables estructurales de la vegetación	15
3.6 Análisis de datos	15
3.6.1 Riqueza y composición de la comunidad de abejas	15
3.6.2 Análisis de regresión lineal	15
3.6.3 Análisis de varianza	16
3.6.4 Similitud entre categorías sucesionales	16
3.6.5 Análisis RLQ	16
4. RESULTADOS	18
4.1 Descripción general de la comunidad de abejas de la vegetación secundaria	18
4.2 Caracterización de la comunidad de abejas por categoría sucesional	20
4.2.1 Comparación de la comunidad de abejas entre categorías y meses de muestreo	22
4.3 Gremios de abejas	23
4.3.1 Presencia de gremios de abejas a lo largo del proceso sucesional	23
4.3.2 Formas de crecimiento y estrato de las plantas con flor	24
4.4 Relación entre características de los sitios y los atributos de las abejas en el proceso sucesional	25
5. DISCUSIÓN	30
5.1 Riqueza y diversidad de la comunidad de abejas en la vegetación secundaria del BTC	30
5.2 La comunidad de abejas en las etapas sucesionales	32
5.2.1 Similitud entre categorías sucesionales	33
5.3 Gremios de abejas en la sucesión secundaria	33

5.3.1 Hábito social	34
5.3.2 Hábito de anidamiento	35
5.3.3 Forma de crecimiento de las plantas y tamaño de las abejas	35
6. CONCLUSIONES	37
7. LITERATURA CITADA	38
APÉNDICE 1	47
APÉNDICE 2	50
APÉNDICE 3	53

1 INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales están siendo sometidos a una serie de factores de disturbio, de los cuales la tala de la vegetación para la creación de campos agrícolas tiene un papel importante (Wright 2005). La vegetación original es reemplazada por campos de cultivo que después de cierto tiempo son abandonados; es entonces cuando inicia un proceso natural de regeneración que tiene como resultado un paisaje complejo en el coexisten campos agrícolas y parches de bosque tropical en distinto estado de regeneración (Murphy y Lugo 1986; Miles *et al.* 2006).

En los bosques tropicales, los animales son los principales vectores de polinización (Bawa 1990), es decir, la mayoría de las especies de plantas necesitan un animal que transporte el polen de la antera de una flor al estigma de otra (Bawa 1990; Roubik 1993; Michener 2006). A pesar de que la interacción planta-abeja es claramente susceptible al disturbio antropogénico (Winfrey *et al.* 2009), se sabe muy poco de su comportamiento en el proceso sucesional.

1.1 Interacción Planta-Polinizador

La interacción planta-polinizador se basa en principio en el intercambio de beneficios: las plantas aseguran su reproducción y los animales obtienen alimento (principalmente polen y néctar) u otra recompensa. Se estima que 90% de las plantas con flor requieren de animales que actúen como polinizadores, especialmente de insectos (Buchmann y Nabhan 1996). Otros estudios también han reconocido la importancia de los polinizadores en la diversidad de plantas, tanto en el mantenimiento de la riqueza de especies como en su variación genética (Costanza *et al.* 1997; Allen-Wardell *et al.* 1998; Díaz *et al.* 2007a; Fontaine *et al.* 2006). Esta interacción es considerada como un servicio ecosistémico del que dependen tanto plantas silvestres como cultivadas (Balvanera *et al.* 2002)

Se ha encontrado que hay una relación positiva entre el éxito reproductivo de las plantas y la tasa de visitas (Olesen y Warncke 1989; Brunet 2009). De hecho, la dependencia es tan estrecha que incluso algunas especies de plantas silvestres no producen semillas en ausencia de polinizadores (Otout 2000; Méndez-Ramírez *et al.* 2004). Algunas plantas cultivadas aumentan su productividad conforme la riqueza y la diversidad de polinizadores lo hacen (Klein *et al.* 2003; Hoehn *et al.* 2008). Por otro lado, la polinización mediada por animales favorece la polinización cruzada, impidiendo la autopolinización y favoreciendo el intercambio genético, y por lo tanto reduciendo la endogamia (Glover 2007). Sin embargo, algunos estudios señalan que esta interacción se ve afectada por disturbios antropogénicos (Linhart *et al.* 1987; Potts *et al.* 2003; Winfrey *et al.* 2007; Winfrey *et al.* 2009), particularmente por la pérdida de hábitats naturales y semi-naturales (Aizen y Feinsinger 1994; Kearns *et al.* 1998).

1.2 El bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio (BTC) es una comunidad arbórea de baja estatura (<15m) propia de climas cálidos y sub-húmedos, donde la principal restricción para su crecimiento y funcionamiento es la fuerte estacionalidad de la precipitación (Murphy y Lugo 1986). Una de las principales características de esta comunidad es que la mayoría de las especies arbóreas y arbustivas pierden las hojas en la época seca del año (Rzedowski 1978). Otros factores, como las características edáficas y topográficas del terreno, también afectan la composición y la estructura de la comunidad vegetal (Pérez-García *et al.* 2001).

Se considera que en el mundo el 42% de la vegetación intratropical corresponde a los BTC (Murphy y Lugo 1986), los cuales ocupan una superficie de 1,048,700 km², distribuidos principalmente en tres regiones: América del Sur (54.2%), África (13%) y Mesoamérica (12.5%; Miles *et al.* 2006). En México, se desarrolla desde el nivel del mar hasta los 1,900 m de altitud; la temperatura media anual varía de 20 a 29°C y la precipitación se concentra en una temporada que dura entre cuatro y siete meses (Rzedowski 1978). Su distribución más extensa y continua en la vertiente del Pacífico que en la del Atlántico, donde ocupa áreas relativamente aisladas (Trejo y Dirzo 2000; Miles *et al.* 2006).

El BTC también se caracteriza por la sincronía de la época reproductiva, la cual es frecuente entre poblaciones de la misma especie aun en diferentes bosques (Bullock *et al.* 1995). La sincronía es más pronunciada entre especies que florecen en la época seca en respuesta a eventos de precipitación aislada (Frankie *et al.* 1976; Opler *et al.* 1980). Se ha observado que 12% de los árboles muestran una floración prolongada que puede durar más de 24 semanas. Mientras que la temporada promedio para el resto de las especies es de 5.6 semanas (Frankie *et al.* 1976).

El BTC está sujeto a numerosas presiones que actúan simultáneamente (factores políticos, económicos, sociales y ecológicos), trayendo consigo severos disturbios y una disminución considerable en su distribución (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005; Wright 2005; Miles *et al.* 2006). Se han calculado distintas cifras sobre el deterioro actual; así como la pérdida del bosque tropical caducifolio; por ejemplo, un estudio de 1986 calculó que sólo permanecía intacta el 2% de la cobertura original en América, haciendo al BTC uno de los tipos de bosque más amenazados (Janzen 1988). A principios de la década de 1990 sólo 27% del área original de esta comunidad se mantenía como bosque intacto (Trejo y Dirzo 2000). Mientras que un estudio más reciente realizado con imágenes satelitales MODIS de la cobertura de la vegetación (Miles *et al.* 2006) mostro al BTC de América con los porcentajes más altos de riesgo por cambio climático, fragmentación, incidencia de fuego y aumento de la población humana. El mismo estudio indica que sólo 3.3% de los bosques tropicales caducifolios del mundo no están actualmente en más de una de las categorías de riesgo que analizaron.

Una de cada siete hectáreas deforestadas en la década de 1990 se ha transformado en un bosque secundario (Wright 2005). La tasa de conversión de los bosques tropicales ha aumentado en las últimas décadas y con ello el bosque tropical secundario. Se estima que en las próximas décadas se deforestarán 77 millones de hectáreas de bosque tropical en América Latina (FAO 2007).

1.3 Sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio

La sucesión secundaria consiste en cambios graduales y direccionales en la composición de especies y en la estructura de la vegetación, los cuales son originados después de una alteración en la comunidad original (Kennard 2002; Lebrija-Trejos *et al.* 2008). Es importante señalar que la sucesión secundaria es un proceso que comienza una vez que el factor de disturbio ha concluido. El disturbio se define como un evento relativamente discreto en tiempo y espacio que altera la estructura de la comunidad (Luken 1990).

La conversión del BTC en campos agrícolas representa uno de los disturbios de mayor impacto, cambia por completo la estructura de la vegetación y genera una pérdida considerable de la biodiversidad (Kennard 2002). Generalmente, los campos agrícolas, al no poseer una gran diversidad vegetal, ni los procesos que mantienen la fertilidad del suelo, pierden su capacidad de producción y son abandonados, dando inicio la sucesión secundaria.

A lo largo del proceso de regeneración se pueden identificar etapas de desarrollo, en las que hay diferentes asociaciones de especies y una estructura de vegetación distinta (Finegan 1996). En un estudio realizado en un BTC del sur de México se encontró que hay dos fases sucesionales: la primera dominada por especies pioneras, principalmente leguminosas espinosas, y la segunda constituida por especies propias del bosque primario y especies pioneras que sobreviven, aunque en menor número (Lebrija-Trejos *et al.* 2008). La variación estacional en la precipitación en el BTC genera un patrón de sucesión que difiere del de los bosques tropicales húmedos (Finegan 1996) entre otras cosas porque durante la época seca el proceso de sucesión se detiene parcialmente (Kennard 2002).

Se han propuesto distintas aproximaciones para el estudio de la sucesión secundaria: recuentos históricos, registro fotográfico, estudios de largo plazo y cronosecuencias. Debido al tiempo que se requiere para poder observar cambios sucesionales en la vegetación en un mismo sitio (estudios de largo plazo), los estudios de la sucesión secundaria tienden a utilizar más el método de sustitución del tiempo por el espacio, conocido como cronosecuencia. Las cronosecuencias representan una aproximación estática, es decir, un instante del proceso de regeneración observado en una serie de parcelas de distinta edad. El supuesto principal de este método es que cada sitio difiere únicamente en la edad y cada uno posee la misma historia tanto en los componentes bióticos y abióticos (Johnson y Miyanishi 2008).

Este método ha sido objeto de críticas severas, la mayoría de las cuales han estado centradas en la dificultad para comprobar el principal supuesto de las cronosecuencias. Se ha recomendado que las inferencias obtenidas de cronosecuencias sean validadas con el uso de otros métodos (estratigrafía, palinología) e incluso repensar el uso de las cronosecuencias en el estudio de la dinámica de la vegetación (Johnson y Miyanishi 2008). Sin embargo, se han desarrollado técnicas que han intentado validar las inferencias obtenidas de cronosecuencias, como el uso de los anillos de crecimiento de los árboles en el proceso de regeneración de un bosque seco para comprobar la edad de los sitios de estudio (Brienen *et al.* 2009).

1.4 Las abejas

El orden Hymenoptera comprende la sección Aculeata, un grupo monofilético del suborden Apocrita, cuya principal característica es presentar un aparato ovopositor modificado en forma de aguijón. La sección Aculeata incluye a las hormigas, a las avispas esfecoideas y a las abejas (Michener 2006). Estos dos últimos grupos constituyen la superfamilia Apoidea (Michener 2006). Los caracteres más conspicuos con los que se reconoce a los miembros de la superfamilia Apoidea son dos: (1) el lóbulo posterior pronotal es distinto al resto de la sección Aculeata y por lo regular más pequeño, separado y debajo de la tégula y (2) el pronoto se extiende ventralmente como un par de prolongaciones, una de cada lado, rodeando el tórax.

A diferencia de las avispas esfecoideas, las abejas presentan sedas plumosas o ramificadas con diminutos ganchos continuos, así como patas con un batitarso más engrosado que el resto de los artejos, que en algunas especies llega a formar una estructura llamada escopa (utilizada para la recolección de polen; Roubik 1989; Michener 2006). Las abejas dependen exclusivamente del polen como única fuente de proteínas para el desarrollo de las larvas, y del néctar para obtener la energía necesaria (Roubik 1989).

Las primeras abejas aparecieron muy probablemente en la primera mitad del Cretácico, en correspondencia con el inicio de la diversificación de las angiospermas (Michener 2006). Actualmente se estima que existen en el mundo cerca de 20,000 especies de abejas, pertenecientes a 480 géneros. A partir de análisis filogenéticos (Alexander y Michener 1995) se reconocen siete familias de abejas, de las cuales seis se presentan en México: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae y Apidae (Michener 2006). Hasta ahora se han registrado 1,888 especies y 144 géneros de abejas (Ayala *et al.* 1996), de las cuales 916 especies son consideradas como tropicales (Moure *et al.* 2007).

Las abejas son el taxón más importante de polinizadores en el mundo (Roubik 1995) y son esenciales para la polinización no sólo de plantas silvestres sino también cultivadas, lo cual las convierte en un componente ambiental y económico esencial. Se calcula que el valor global del servicio de polinización brindado por las abejas es de entre 37 y 97 mil millones de dólares estadounidenses anuales (UNEP 2010).

Las abejas están consideradas como el principal vector de polinización tanto en las regiones desérticas como en las tropicales (Bawa 1990; Frankie *et al.* 1990; Renner y Feil 1993; Roubik 1993; Wcislo y Cane 1996, Michener 2006). En los bosques tropicales las abejas polinizan a la mayoría de las especies; por ejemplo, al 41.5% las especies de árboles tropicales son polinizados por abejas (Bawa 1990, Bawa *et al.* 1990). No sólo las abejas interactúan con un gran número y con una alta diversidad de plantas tropicales, sino que también puede ser al revés; es decir, una determinada planta puede recibir la visita de más de 70 especies de abejas en un bosque tropical húmedo (Frankie *et al.* 1976), y hasta 26 ó 35 especies de abejas en bosques tropicales caducifolios de Costa Rica y México (Perry y Starrett 1980; Bullock *et al.* 1989).

Debido a las limitaciones que impone la temporada de secas en el BTC, la comunidad de abejas presenta cambios a lo largo del año. Por ejemplo, se ha reportado que las especies de abejas eusociales (definidas en la siguiente sección) no muestran estacionalidad (Heithaus 1979), mientras que las familias que poseen un comportamiento predominantemente solitario tienden a ser más estacionales. De hecho, el porcentaje de especies solitarias es mayor en la época de secas (Heithaus 1979).

1.5 Características ecológicas y atributos funcionales de las abejas

Las características individuales de las especies de abejas se pueden usar para predecir las respuestas funcionales de la comunidad de abejas a los cambios ambientales (Moretti *et al.* 2009). Sin embargo, poco se sabe acerca de los cambios en la composición de la comunidad de abejas en respuesta al disturbio, y particularmente se desconoce cuáles cambios están asociados a un determinado atributo funcional.

Hay distintas formas de cuantificar la respuesta funcional de las comunidades bióticas a los cambios ambientales (Kevan *et al.* 1997; Moretti *et al.* 2009). Una de ellas consiste en agrupar a las especies en gremios, los cuales están basados en las características morfológicas, ecológicas o fisiológicas de las especies (Fontaine *et al.* 2006; Hoenh *et al.* 2008). Las abejas pueden ser clasificadas en gremios relacionados con:

- (a) hábito social (Fægri y van der Pijil 1979; Meneses-Calvillo *et al.* 2010)

(b) estrategia de anidamiento (Wcislo y Cane 1996; Potts *et al.* 2005).

(c) hábito alimentario (Fægri y van der Pijil 1979; Westrich 1996)

(d) tamaño del cuerpo (Greenleaf *et al.* 2007; Hoehn *et al.* 2008)

(a) *Hábito social*: las abejas se pueden clasificar en tres grupos de acuerdo con sus hábitos sociales (solitarias, parasociales y eusociales). Cerca del 70% de las especies de abejas son solitarias (más de 14000 especies; Neff 2008), es decir, sin separación de castas y sin traslape de generaciones en un mismo nido. Las hembras son las encargadas de las actividades de forrajeo y de la construcción del nido. Estas especies suelen vivir desde varias semanas hasta dos años (Ayala *et al.* 1996). Las abejas parasociales muestran estados intermedios entre el comportamiento eusocial y el solitario en distintas etapas de su desarrollo (Michener 2006), por ejemplo, un tipo de abejas parasociales consiste en que diferentes hembras comparten un nido, pero cada una alimenta sólo a sus crías. Este hábito ocurre dentro de las subfamilias Halictinae, Xylocopinae y Apinae (Gilliot 2005; Michener 2006). El hábito eusocial es exclusivo de la subfamilia Apinae (Gilliot 2005; Michener 2006), el cual consiste en una división del trabajo (obreras y reina) y un traslape de generaciones en el mismo nido (Michener 2006).

(b) *Estrategia de anidamiento*: se reconocen gremios de abejas definidos a partir de sus hábitos de anidamiento (O'Toole y Raw 1991). La mayoría de las especies excavan nidos en el suelo, en grietas entre rocas, o pueden ocupar cavidades preexistentes hechas por otros animales, pero otras especies lo hacen en troncos o ramas de plantas vivas o muertas. Otras más construyen nidos aéreos con plantas u otros materiales, y también suelen (Michener 1964; Roubik 1989; O'Toole y Raw 1991)

(c) *Hábito alimentario*: se pueden identificar tres gremios alimentarios: oligoléctico, monoléctico y poliléctico (Eickwort y Ginsberg 1980; Michener 2006). Las especies oligolécticas son aquellas en las que se observa un comportamiento persistente, y posiblemente heredable, en el que las abejas se limitan a recolectar polen de un conjunto limitado de géneros de plantas relacionados (Robertson 1925; Michener 2006), o en el caso de las abejas monolécticas, sólo se alimentan de una especie de planta, por lo que son consideradas como especialistas. En cambio, las especies polilécticas o generalistas colectan polen de más de una familia de especies de plantas. No obstante, algunas especies generalistas pueden ser constantes en sus visitas a una especie particular por lapsos de tiempo corto (constancia floral), pero su preferencia puede cambiar en respuesta a experiencias pasadas o a su percepción de la recompensa (Robertson 1925; Wcislo y Cane 1996; Michener 2006).

(d) *Tamaño del cuerpo*: este atributo morfológico está fuertemente correlacionado con la capacidad de recorrer distancias para la búsqueda de alimento (forrajeo; Peters 1983; Gathmann y Tscharntke 2002; Greenleaf *et al.* 2007). La distancia de forrajeo puede ir desde 50 m para especies muy pequeñas hasta varios kilómetros para especies de gran tamaño (Greenleaf *et al.* 2007). Las abejas pequeñas, al tener una capacidad limitada de vuelo, con frecuencia anidan en sitios cercanos a los sitios en los que forrajean (Gathmann y Tscharntke 2002). En cambio, la abejas de mayor tamaño pueden forrajear a más de dos km de distancia de su sitio de anidamiento (Greenleaf *et al.* 2007). Así mismo, el tamaño del cuerpo ha sido correlacionado con algunas características importantes de los organismos, como la eficiencia metabólica y digestiva (Peters 1983), el grado de especialización de la dieta (Stang *et al.* 2006) y los requerimientos energéticos (Gilbert y Jervis 1998; Stang *et al.* 2006).

1.6 Comportamiento de la comunidad de abejas durante el proceso sucesional

Los cambios de la comunidad de abejas durante la sucesión secundaria han sido poco estudiados (Corbet 1995; Liow *et al.* 2001; Potts *et al.* 2003; Cairns *et al.* 2005). Sin embargo, se reconoce que la comunidad de abejas responde de manera rápida y evidente a las variaciones de los atributos de la vegetación durante el proceso sucesional (Corbet 1995; Kang y Bawa 2003). Los atributos estructurales de la vegetación tienen una correlación positiva con el transcurso de la edad de abandono (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Lebrija-Trejos *et al.* 2010).

Los recursos que las plantas ofrecen también se modifican: durante la sucesión: hay cambios en la disponibilidad de polen y néctar (Potts *et al.* 2003), en la abundancia floral (Steffan-Dewenter y Tscharntke 2001) y en los recursos para el anidamiento (Potts *et al.* 2005; Reyes-Novelo *et al.* 2009). De esta manera, si el hábitat se modifica por el aumento de la edad sucesional la manera en que las abejas usan los recursos tendrá que cambiar (Liow *et al.* 2001; Potts *et al.* 2003; Kang y Bawa 2003; Krauss *et al.* 2009). Sin embargo, no se ha encontrado una tendencia clara en la forma en que la apifauna se comporta en el proceso sucesional (Quesada *et al.* 2009), ya que se han registrado tres tipos posibles de relaciones entre la edad sucesional y la comunidad de abejas: positiva (Gathmann *et al.* 1994; Steffan-Dewenter y Tscharntke 2001), negativa (Liow *et al.* 2001; Potts *et al.* 2003; Moretti *et al.* 2009) o sin relación (Krauss *et al.* 2009).

Una aproximación alternativa para el estudio de los cambios de la comunidad de abejas en el proceso sucesional es el uso o la evaluación de los atributos funcionales (Moretti *et al.* 2009). Los atributos funcionales han sido definidos como los características de un organismo que han demostrado

tener una relación directa con su desempeño o función (Díaz *et al.* 2007b). La manera más común de evaluar estas características es usando la diversidad funcional; es decir, agrupando a las especies en gremios.

1.7 Planteamiento del problema

A lo largo de la sucesión secundaria ocurren cambios en la composición y la estructura de la comunidad de plantas. Estos cambios tienen la capacidad de modificar los patrones de diversidad de la comunidad de abejas y las formas en las que usan los recursos y el hábitat. Sin embargo, poco se sabe de esta interacción ecológica en los bosques tropicales caducifolios. En este sistema las abejas son consideradas como el principal vector de polen (Bawa 1990; Renner y Feil 1993; Roubik 1993). Este estudio analiza la relación que hay entre los atributos de la comunidad de abejas (riqueza, diversidad y composición), así como algunas de sus características de historia de vida con el proceso de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México. Las preguntas que plantea este trabajo son: ¿cómo es la relación entre la vegetación y la comunidad de abejas a lo largo de una cronosecuencia sucesional en un bosque tropical caducifolio?, ¿cómo varía la diversidad y la composición de abejas entre las categorías sucesionales?, y ¿hay gremios de abejas capaces de usar diferencialmente los recursos en cada edad sucesional?

1.8 Hipótesis y predicciones

La hipótesis principal de este trabajo surge de los resultados encontrados en diferentes estudios sobre el proceso sucesional: la riqueza de especies y la complejidad estructural de la vegetación tienden a aumentar conforme la edad sucesional avanza (Luken 1990; Kennard 2002; Lebrija-Trejos *et al.* 2008). Por lo tanto, se espera que el comportamiento de la comunidad de abejas siga un patrón muy parecido al que sigue la vegetación con el aumento de la edad, es decir, la mayor riqueza de especies de abejas se encontrará en los sitios de edad más avanzada, ya que estos sitios poseen la estructura de la vegetación más compleja y potencialmente mayor cantidad de recursos.

La segunda hipótesis se desprende de los resultados obtenidos del proceso de regeneración de un bosque tropical caducifolio en el sur de México, que muestran que hay tres fases en la sucesión secundaria: una fase arbustiva que va de 0 a 3 años, seguida por una fase dominada por árboles espinosos, y una fase dominada por árboles del bosque maduro (Lebrija-Trejos 2008), donde las características ecológicas y de historia de vida de la vegetación se modifican. Así como hay grupos de especies de plantas con características bien definidas en cada fase sucesional, se espera que haya grupos

de especies de abejas que utilicen los recursos de manera similar en cada etapa; es decir, gremios de abejas definidos por el estatus social, el tamaño corporal y el tipo de anidamiento.

1.9 Objetivos

El objetivo general de este estudio fue analizar las variaciones en la comunidad de abejas a lo largo de un gradiente sucesional en un bosque tropical caducifolio.

Objetivos particulares:

- i. Analizar los cambios en la riqueza de especies y en la composición de la comunidad de abejas en una cronosecuencia sucesional.
- ii. Comparar la composición y la riqueza de especies de abejas presentes en cada categoría sucesional
- iii. Analizar si las características ecológicas y de historia de vida de las especies de abejas y plantas presentes en el proceso de regeneración explican la respuesta de la comunidad de abejas a la edad sucesional

2. SITIO DE ESTUDIO

2.1 Ubicación y descripción

El estudio se llevó a cabo en los alrededores del poblado de Nizanda, perteneciente al municipio de Asunción Ixtaltepec (Distrito de Juchitán, Oaxaca), y localizado en las coordenadas 16°39'40" N y 95°00'40" O , en el sur del Istmo de Tehuantepec (Figura 1).

Nizanda está rodeada de pequeños cerros y lomeríos que van de 100 a 700 m s.n.m. El clima de la región es el menos húmedo de los cálidos subhúmedos ($Aw_0(w) igw$; Pérez-García *et al.* 2001), con una temperatura promedio anual de 26°C, y una precipitación media anual de 900 mm (Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Las lluvias tienen una marcada estacionalidad, con una época seca de prácticamente siete meses (de finales de octubre a mayo) y una de lluvias de casi cinco meses (de junio a mediados de octubre), cuando se concentra 90% de la precipitación. La vegetación predominante en la zona es el BTC, aunque también están presentes otros siete tipos de vegetación primaria, como la sabana, el bosque de galería y el matorral xerófilo.

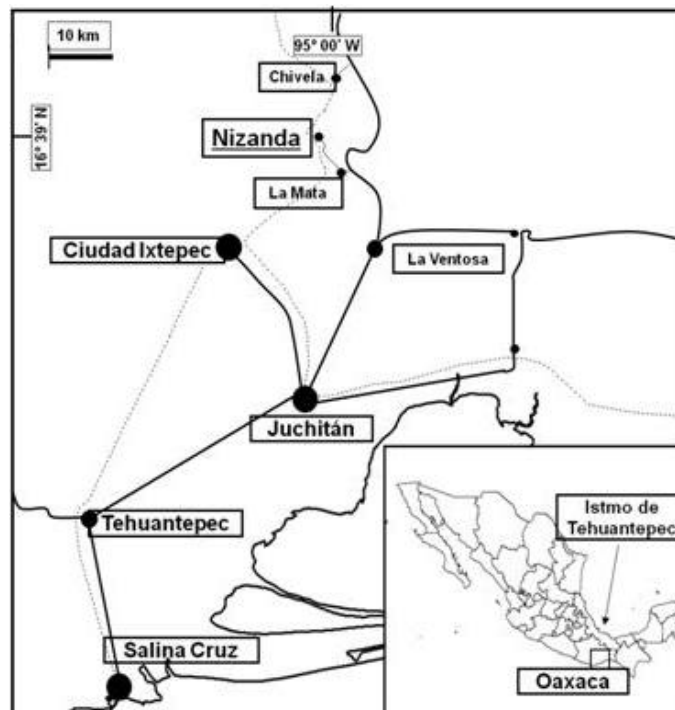


Figura 1. Ubicación del poblado de Nizanda, en el Istmo de Tehuantepec Oaxaca, México.

2.2 La vegetación secundaria

Estudios realizados previamente en la vegetación secundaria de la región de Nizanda indican que en el proceso sucesional se pueden distinguir tres fases. La primera etapa está dominada por arbustos, la cual va de 0 a 3 años y está caracterizada por la presencia de *Waltheria indica* y *Chamaecrista nictitans* var *jaliscencis* (82% de las formas de vida presentes). La segunda etapa está dominada casi exclusivamente por las pioneras *Mimosa acantholoba* var *eurycarpa* y *Mimosa tenuiflora*, y en menor medida por *Acacia farnesiana* y *Acacia cochliacantha*, dando lugar a comunidades pobres en términos de diversidad. La tercera etapa se caracteriza por el reemplazo en el dosel de las especies pioneras por parte de los árboles del bosque maduro, lo cual se hace evidente a partir de los 40 años de desarrollo sucesional (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; 2010).

3. MÉTODO

3.1 Clasificación y características de los sitios permanentes de la cronosecuencia

El muestreo se llevó a cabo en una cronosecuencia establecida entre los años 2003 y 2005 en los alrededores del poblado de Nizanda. La cronosecuencia estaba conformada por 16 parcelas que cubrían un intervalo de edades de 0 a 65 años de abandono (Lebrija-Trejos *et al.* 2008). Las edades de los acahuales fueron verificadas mediante un análisis de los anillos de crecimiento de los árboles del dosel (Brienen *et al.* 2009).

Después de 7 años de haber sido establecida esa cronosecuencia, ya no se contaba con una parcela muy joven; por lo cual, en el 2010 se añadió un parcela adicional de dos años, cubriendo con ello un intervalo de edades de los dos a los 65 años de abandono.

Las parcelas permanentes tienen un área aproximada de 900 m² (30 x 30 m) y se encuentran cercadas para impedir la entrada del ganado. En la elección de los sitios se procuró que éstos tuvieran un grado de inclinación semejante, estuvieran restringidos a un intervalo altitudinal de 100 a 250 m s.n.m. y todos estuvieran sobre filitas siliciclásticas (Tabla 1). Sin embargo, no fue posible controlar la vegetación que rodea a los sitios, por lo que éstos se encuentran rodeados de vegetación secundaria, o por campos agrícolas, potreros o cercanos a caminos (Lebrija-Trejos *et al.* 2008).

Debido a la naturaleza del proceso sucesional y a los resultados encontrados en estudios previos (Lebrija-Trejos *et al.* 2008) se eligieron nueve parcelas que representaran los cambios que ocurren a lo largo del proceso de regeneración, estas parcelas tenían 2, 7, 12, 17, 23, 30, 47, 61 y 65 años de abandono. Esta selección de parcelas permitió su análisis a través de dos formas diferentes pero complementarias. La primera fue utilizando regresiones lineales para evaluar las tendencias de cambio a lo largo de la sucesión. La segunda forma de análisis fue mediante el agrupamiento de parcelas, siguiendo un modelo de análisis de de varianza (ANDEVA), para ver si la comunidad de abejas se comporta conforme las tres etapas de desarrollo sucesional seguido por la vegetación (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; 2010) y que presentan atributos comunitarios que permiten agruparlas en función de su altura, densidad, cobertura, riqueza, diversidad y del área basal (Heredia-Morales 2009). Para este último análisis, las parcelas fueron clasificadas en tres categorías: joven (2, 7 y 12 años), intermedia (17, 23 y 30 años) y tardía (47, 61 y 65 años).

3.2 Trabajo de campo

La comunidad de abejas se muestreó bimensualmente durante un año. De esta manera quedó cubierta la época de lluvias en los meses de julio, septiembre y principios de noviembre de 2010, y la época de

secas en los meses de enero, marzo y mayo de 2011. Noviembre fue considerado parte de la época de lluvias debido a las precipitaciones ocasionales de la temporada de nortes. Con esta calendarización se pretendió cubrir la máxima floración, ya que la comunidad de abejas presenta estacionalidad marcada en sus hábitos y una correlación con la fenología floral, la cual está determinada por la precipitación (Heithaus 1979; Bullock *et al.* 1995). En cada salida se dedicó un día para la toma de muestras de cada parcela, se evitó coleccionar en días muy lluviosos. Los horarios de captura de abejas fueron tres: matutino (de 8:00 a 11:00 hrs), vespertino (12:00 - 15:00 hrs), y crepuscular (16:00 - 19:00 hrs).

Tabla 1. Características de las parcelas de la cronosecuencia que fueron seleccionadas para el estudio de la comunidad de abejas.

Categoría sucesional	Edad (años)	Orientación	Altitud (m s.n.m.)	Pendiente (°)
	2	-	-	-
Joven	7	E	145	14
	12	SE	160	25
	17	SE	100	28.5
Intermedia	23	NO	80	8
	30	S	80	28.5
	47	-	-	-
Tardía	62	E	-	30
	65	O	-	30

- Dato faltante

3.2.1 Recolecta de abejas

Debido al tamaño de las parcelas de estudio, el método más adecuado para la captura de abejas fue la colecta manual usando redes entomológicas aéreas y sobre plantas con flor o sobre parches de plantas con flor. Cuando hubo más de una planta con flores por especie se escogió a la planta con mayor número de flores. Este método es el más utilizado en los estudios faunísticos (Ayala 1988), y tiene como ventajas el poder identificar tanto a las plantas visitadas, a los horarios de vuelo, así como a los horarios de visita (Reyes-Novelo *et al.* 2009). Las abejas sólo se capturaron cuando se posaron sobre las flores, asegurando así el uso del recurso y la estandarización el método de recolección. Las abejas fueron sacrificadas en cámaras letales de acetato de etilo, y se registró la fecha, la hora y la especie de planta sobre las que fueron capturadas (Fig. 2).



Figura 2. Muestreo del dosel (izquierda) y del sotobosque (derecha) con redes entomológicas aéreas.

Los ejemplares recolectados fueron montados en alfileres entomológicos de acuerdo con las técnicas curatoriales convencionales y fueron identificados a nivel de género, o especie cuando esto fue posible, usando la clave de Michener *et al.* (1994). Los ejemplares recolectados fueron depositados en la Colección Himenopterológica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma México.

3.3 Agrupación de las abejas en gremios

Las abejas fueron clasificadas según su hábito social y de anidamiento. El hábito social fue dividido en tres gremios: abejas eusociales, abejas solitarias y abejas parasociales. Se consideraron dos formas de anidamiento: subterráneo (abejas excavadoras) y aéreo (abejas cortadoras de hojas, albañiles y carpinteras). La forma de vida de cada especie de abeja fue determinada principalmente con la revisión de “The Bee Genera of North and Central America” (Michener *et al.* 1994), “The Bees of the World” (Michener 2006) y con revisiones de algunos géneros de distintas familias (Michener *et al.* 1955; Michener y Lange 1958; Eickwort 1969; Brothers y Michener 1973; Daly 1973; Michener 1978; Roberts 1978; Eickwort y Sakagami 1979; Rozen 1984; Frankie *et al.* 1993; Neff 2008). De cada individuo se obtuvo la medida inter-tegular, considerada como el mejor indicador del tamaño de la abeja (Moretti *et al.* 2009).

3.4 Diversidad y equitatividad de abejas

La diversidad de cada parcela de estudio fue descrita con el índice de diversidad de Shannon, el cual se calculó con la formula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

donde S es el número total de especies y p_i es la proporción de individuos de la i-ésima especie (Magurran 2004). Además, se calculó el índice de equitatividad de Shannon con la fórmula:

$$J' = H' / H'_{\text{máx}} \quad \text{donde: } H'_{\text{máx}} = \ln S$$

Los índices fueron calculados en el programa estadístico EstimateS (Colwell 2009).

3.5 Obtención de las medidas de las variables estructurales de la vegetación

Romero-Pérez (2011) sintetizó los cambios ocurridos en los primeros cinco años (2003-2008) del desarrollo de la vegetación en la cronosecuencia estudiada y calculó las tasas de cambio sucesional, esto con la finalidad de modelar los cambios de la diversidad y de la estructura de la vegetación en el transcurso de la edad sucesional. Para estimar los datos de estructura (altura, cobertura del dosel, área basal,) y de diversidad (índice de Shannon [H']) y equitatividad de Shannon (J') para cada una de las parcelas del estudio se ocuparon los modelos obtenidos por Romero-Pérez (2011).

3.6 Análisis de los datos

3.6.1 Riqueza y composición de la comunidad de abejas

Se construyeron curvas suavizadas de acumulación de especies, usando para ello el procedimiento de estimación de la riqueza teórica no paramétrico Mao Tao (S_{obs}), el cual estima el número de especies esperado en las Q muestras con un intervalo de confianza del 95%. El límite superior de este intervalo se utilizó como el estimador de la riqueza. La gráfica fue generada con el paquete de cómputo EstimateS (Colwell 2009).

3.6.2 Análisis de regresión lineal

Se hicieron regresiones lineales (mediante STATISTICA; Statsoft Inc. 2007) entre la edad sucesional con la riqueza de especies (S), el número de individuos, el índice de diversidad de Shannon (H') y con el índice de equitatividad de Shannon (J'). Los datos de riqueza y número de individuos fueron corregidos (log).

3.6.3 Análisis de varianza

Para evaluar el efecto de las categorías sucesionales y de la variación intraanual sobre el número de especies y de individuos de abejas capturadas se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas con el programa STATISTICA (Statsoft Inc., 2007).

3.6.4 Similitud entre categorías sucesionales

Se comparó la similitud de las categorías con base en la abundancia de las especies capturadas en cada una por medio del índice de similitud de Sørensen cuantitativo, también conocido como índice de Bray-Curtis (Magurran 2004)

$$C_N = 2jN / (N_a + N_b)$$

donde N_a es el número total de abejas en el sitio A, N_b es el número total de abejas en el sitio B, y $2jN$ es la suma de la menor de las dos abundancias para las especies encontradas en ambos sitios (Magurran 2004). El cálculo de este índice se realizó en el paquete estadístico EstimateS (Colwell 2009).

3.6.5 Análisis RLQ

Para analizar las relaciones entre las características ecológicas de las especies de abejas y las de los sitios se realizó un análisis RLQ basado en el análisis de correspondencia de la tabla L. La tabla L representa la unión entre la tabla R que contiene las medidas de p variables ambientales en I sitios, y la tabla Q que comprenden los valores q de las características de las J especies. El análisis RLQ permite el estudio en conjunto de la estructura de las tres tablas de datos, sin importar si los datos son cualitativos o cuantitativos.

El objetivo del análisis RLQ es la maximización de la covarianza, la cual es la mejor combinación conjunta de la ordenación de los sitios por sus características ambientales (optimización del resultado de variabilidad de los sitios), la ordenación de las especies por sus características (optimización del resultado de variabilidad de las especies) y la ordenación simultánea de sitios y especies (optimización de la correlación entre los resultados de los sitios y los resultados de las especies; Ribera *et al.* 2001).

Del análisis RLQ se obtienen dos ejes (el eje de las variables ecológicas de las especies y el eje de los sitios) de la descomposición de los valores propios de las tablas, en estos ejes los sitios y las especies son proyectados y el resultado es un nuevo conjunto de valores para los sitios y las especies respectivamente.

Para la realización de este análisis sólo se tomaron en cuenta las especies que estuvieran representadas por cinco individuos o más, para así reducir el efecto de las especies raras. El efecto

exagerado de las especies abundantes se evito transformado los valores de la abundancia usando logaritmo. Un total de 412 individuos pertenecientes a 22 especies fueron utilizados en este análisis.

Se analizaron por separado las tres tablas que conforman el análisis RLQ, para así poder comparar los resultados de éstas con el análisis de las tres tablas juntas.

La tabla **L** de abundancia de especies contenía el número de individuos de cada especie, en los renglones, y los sitios en las que éstas fueron encontradas, en las columnas (Apéndice 1). La matriz **L** fue analizada por medio de un análisis de correspondencia (AC). La tabla **R** contenía en los renglones los nueve sitios de muestreo, y en las columnas sus características ambientales (Apéndice 1). Las características ambientales estaban agrupadas en las variables estructurales de la vegetación (área basal, cobertura, altura, diversidad, equitatividad y riqueza), disponibilidad de recursos, la forma de crecimiento de las plantas con flor (árbol, arbusto, forbias y trepadoras) y el estrato al que pertenecían las plantas con flor (sotobosque ó dosel). Se probó la normalidad de cada una de las variables usando la prueba de Shapiro-Wilks. La matriz **R** fue examinada usando un análisis de componentes principales (ACP), debido a que todas las variables eran cuantitativas.

La tabla **Q** estaba arreglada por las especies en los renglones y sus características en las columnas (Apéndice 1). Las características de las especies corresponden a su hábito social (eusociales, parasociales y solitarias), su hábito de anidamiento (aquellas que anidan en el suelo o en la parte aérea) y su tamaño (promedio del número de individuos por especie transformado con logaritmo natural). Esta matriz, al contener variables cuantitativas y cualitativas, fue analizada por el método de Hill y Smith (1976). El componente principal de este método está basado en vectores que maximizan la suma de cuadrados de los coeficientes de correlación de las variables cuantitativas, así como los coeficientes de correlación de las variables cualitativas (Ribera *et al.* 2001).

En el análisis RLQ se usaron los pesos obtenidos del análisis de correspondencia de la tabla de abundancia de especies (**L**) para los renglones de las tablas **R** y **Q**. De esta manera, se logró tener la máxima covarianza entre los sitios y las especies (Dolédec *et al.* 1996; ver Ribera *et al.* 2001 para demostración y ejemplo), y de la ordenación simultánea de los sitios y las especies (optimización de la correlación entre los resultados de los sitios y los resultados de las especies). Todos los cálculos y gráficas fueron hechos con el paquete ADE-4 (Chessel y Dufour, 2011) en el programa estadístico R (R Development Core Team 2010).

4. RESULTADOS

4.1 Descripción general de la comunidad de abejas de la vegetación secundaria

Se recolectaron 483 ejemplares de abejas agrupados en cinco familias, 35 géneros y 69 especies (Apéndice 1). La familia mejor representada, con respecto a las demás familias, tanto a nivel de género como de especie fue Apidae, la cual aportó 21 géneros (60%) y 39 especies (56.5%). Halictidae fue la familia con el segundo mayor número de géneros, con 5 (14.3%), mientras que la segunda familia en número de especies fue Megachilidae, con 14 especies (20.3%). Las otras familias (Colletidae y Andrenidae) contribuyeron en menor medida tanto al número de géneros como de especies. (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza de abejas en una cronosecuencia sucesional en Nizanda, Oaxaca.

Familia	Individuos	(%)	Géneros	(%)	Especies	(%)
Apidae	349	72.3	21	60.0	39	56.5
Megachilidae	76	15.7	5	14.3	14	20.3
Halictidae	48	9.9	6	17.1	13	18.8
Colletidae	6	1.2	2	5.7	2	2.9
Andrenidae	4	0.8	1	2.9	1	1.4
TOTAL	483	100	35	100	69	100

El número de individuos por familia tuvo un patrón muy parecido al número de especies y géneros, ya que Apidae fue la familia con la mayor abundancia, con 349 individuos (72.3%). El 54% de los individuos pertenecieron a seis especies: *Apis mellifera*, *Ceratina nautlana*, *Heriades* sp. 1, *Paratrigona guatemalensis*, *Trigona acapulconis* y *T. fulviventris*. Cuarenta y ocho especies estuvieron representadas por cinco individuos o menos (69.5%), y 31 especies sólo por un individuo (44.92%; Apéndice 2).

La curva suavizada de acumulación de especies de abejas no parece tener un comportamiento asintótico, es decir, de acuerdo al modelo no se logró registrar la riqueza total de especies de abejas propia de la vegetación secundaria. El número estimado de especies de abejas utilizando el intervalo superior de clase Mao Tao fue de 79.98, lo cual significa que faltaron por adicionarse a la lista 11 especies. La eficiencia del muestreo de la comunidad de abejas en la vegetación secundaria fue de 82.6% (riqueza observada por cien entre la riqueza estimada del intervalo superior de clase Mao Tao; Fig. 3).

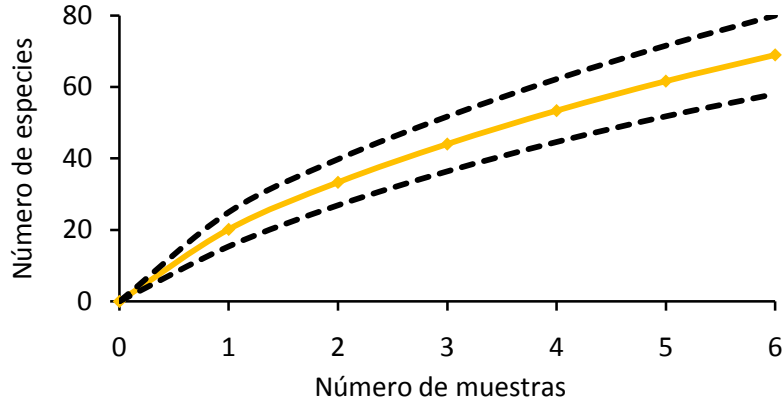


Figura 3. Curva suavizada de acumulación de especies durante las seis muestras bimensuales con sus intervalos de confianza del 95%.

La regresión lineal entre la edad sucesional y el logaritmo de la riqueza de abejas no fue significativa ($P = 0.073$; $R^2 = 0.387$). Tampoco se encontró una relación significativa entre la edad sucesional y los valores de J' ($P = 0.091$; $R^2 = 0.353$; Fig. 4). La edad de abandono se relacionó significativamente y negativamente con el valor transformado de H' ($P = 0.034$; $R^2 = 0.492$; Fig. 4).

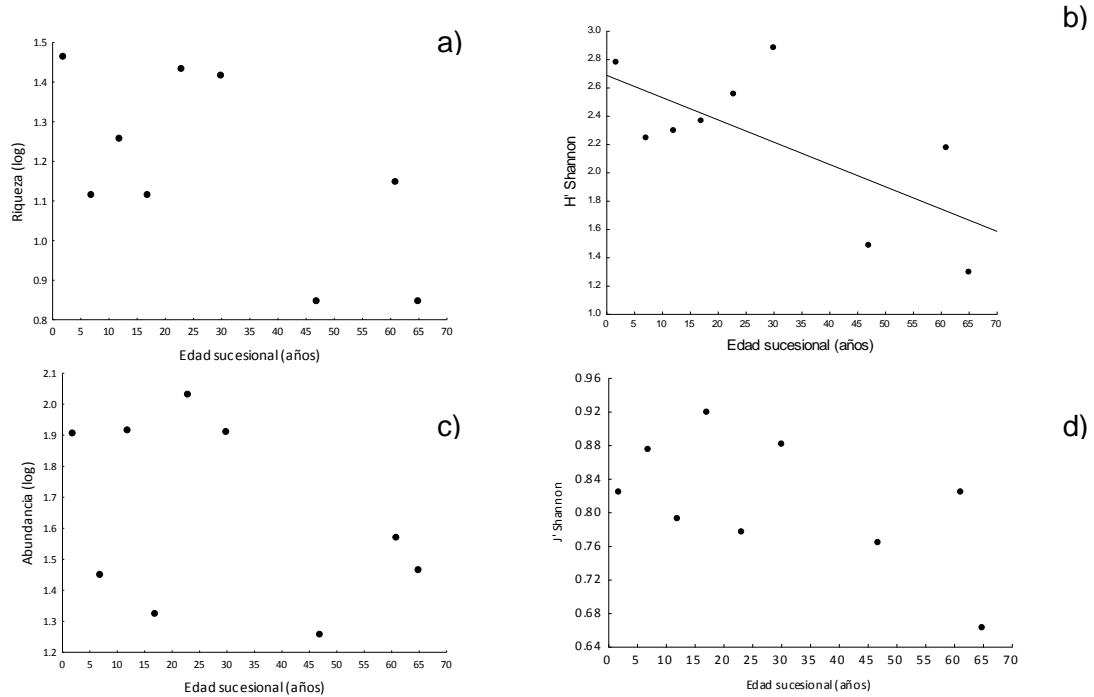


Figura 4. Relaciones entre la edad sucesional (años) y (a) el logaritmo de la riqueza de abejas, (b) los valores de H' , (c) el logaritmo de la abundancia, y (d) los valores de J' de cada parcela de estudio.

4.2 Caracterización de la comunidad de abejas por categoría sucesional

La categoría intermedia tuvo el mayor número de individuos (209; 43.3%), seguida por la categoría joven (190; 39.3%) y finalmente la tardía (84; 17.4%). En cuanto a la riqueza, en la categoría joven se registró el mayor número de especies (45; 41.1%), seguida de la categoría intermedia (43; 39.4%), mientras la menor riqueza se encontró en la categoría tardía (21; 19.2%).

La familia Apidae fue la más abundante en los acahuales de las tres categorías sucesionales, con más de 65% del total de individuos en cada una, seguida por Megachilidae en la categoría más joven (23.6%) y por Halictidae en la categoría tardía (19%). En la categoría intermedia ambas familias tuvieron prácticamente el mismo porcentaje de individuos (12.9 y 10.5%, respectivamente). Las familias con el menor número de individuos en las tres categorías fueron Colletidae y Andrenidae (Fig. 5a).

En cuanto a la riqueza y abundancia, la familia Apidae tuvo el mayor número de especies y ejemplares en cada categoría con más de 55% del total en cada una, seguida por Megachilidae en las categorías joven e intermedia (17.7 y 23.2%, respectivamente) y por Halictidae en la categoría tardía (28.5%; Fig. 5b).

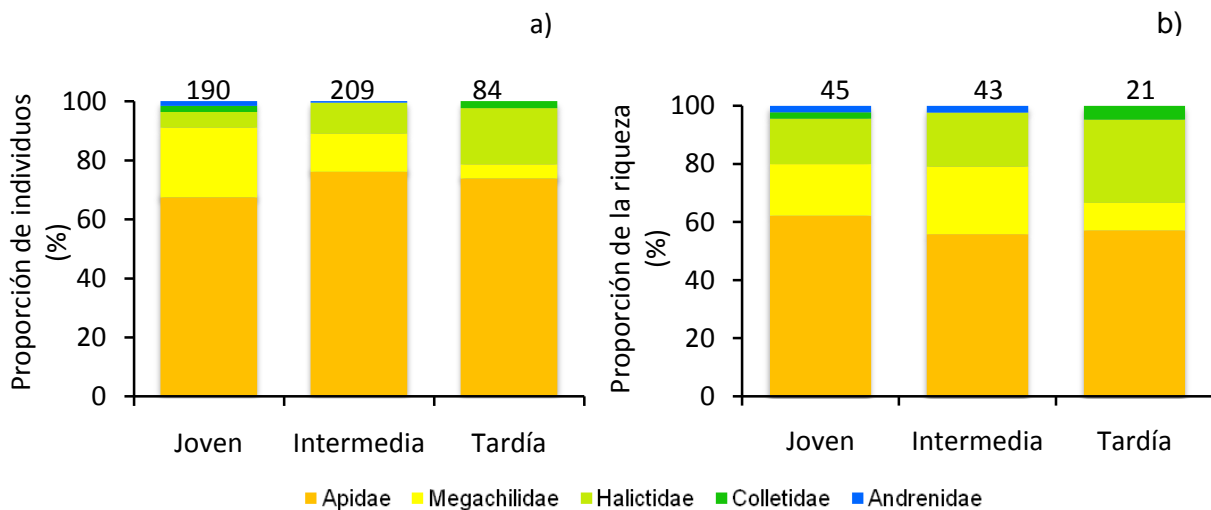


Figura 5. Porcentaje de individuos (a) y especies (b) capturadas por familia presentes en cada categoría sucesional.

Las curvas suavizadas de acumulación para cada categoría sucesional muestran a sus intervalos de confianza del 95% prácticamente superpuestos (Fig. 6a y b). Sin embargo, la eficiencia de muestreo de la categoría joven fue mayor a la de la categoría intermedia (45 por 100/53.7 = 83.7% y 43 por 100/52.8 = 81.3%). La categoría tardía no sólo acumuló menos especies (21; Fig. 6c), también tuvo la menor eficiencia de muestreo (21 por 100/29.3 = 71.5%).

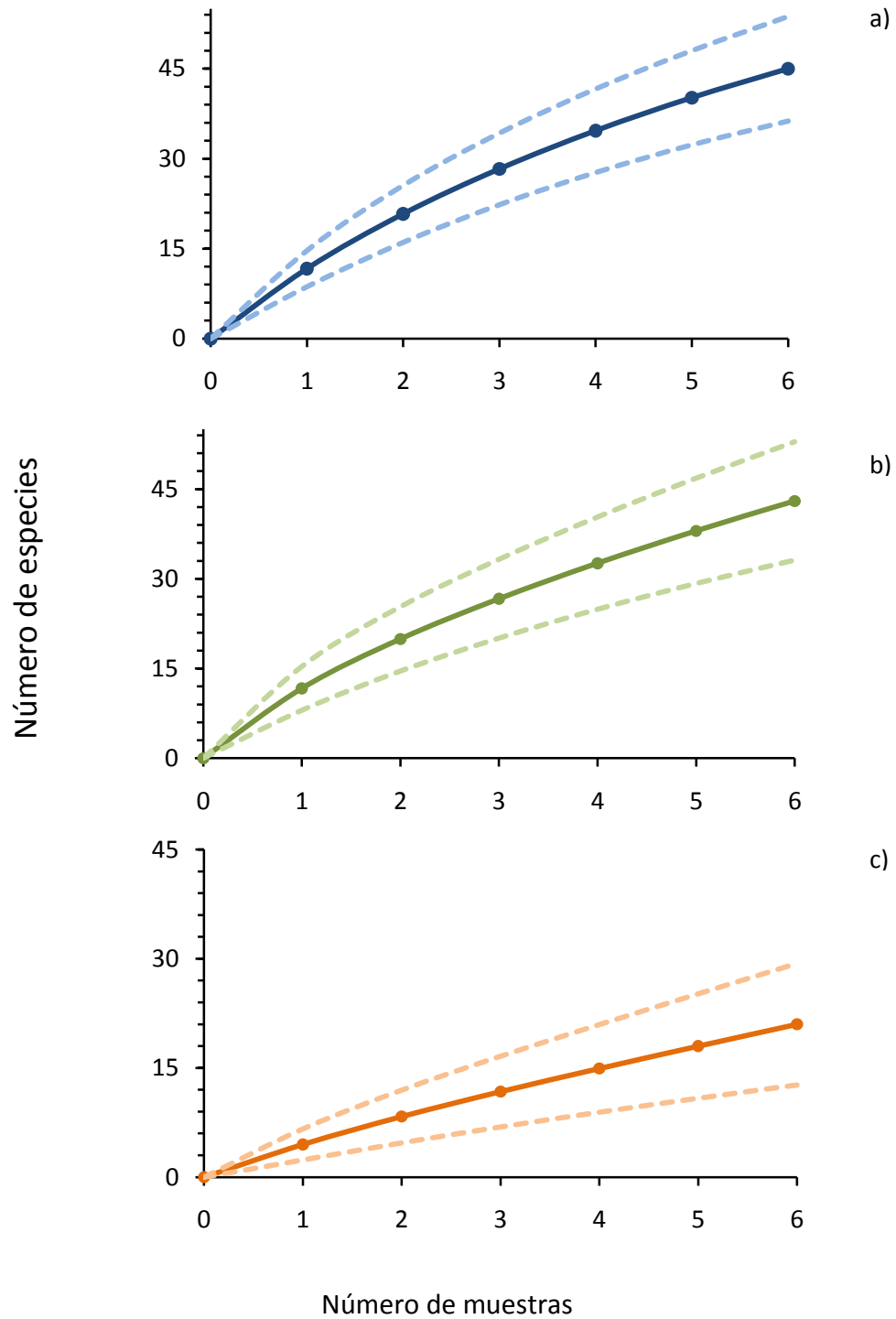


Figura 6. Curvas suavizadas de acumulacion de especies de abejas usando muestras compuestas de los tres sitios por categoría sucesional y aleatorizando el bimestre de colecta (procedimiento Mao Tao) y sus intervalos de confianza de 95%. (a) Categoría joven, (b) categoría intermedia, (c) categoría tardía.

4.2.1 Comparación de la comunidad de abejas entre categorías y meses de muestreo

El análisis de varianza de medidas repetidas no mostró un efecto significativo de las categorías sucesionales sobre la abundancia de abejas, pero sí de los meses de muestreo (Tabla 4). La prueba *post-hoc* HSD de Tukey mostró que la abundancia de abejas fue significativamente mayor sólo en el mes de enero (Fig. 7).

El efecto de las categorías sucesionales sobre el número de especies de abejas tampoco fue significativo; sin embargo, el efecto de la fecha de colecta sí fue significativo sobre la riqueza de abejas (Tabla 4). La prueba *post-hoc* HSD de Tukey mostró que en el mes de noviembre la riqueza de abejas fue diferente significativamente (Fig. 8).

Tabla 4. Análisis de varianza de medidas repetidas para determinar el efecto de las categorías sucesionales y los meses de muestreo sobre el número de individuos recolectados (izquierda) y el número de especies de abejas (derecha). n.s = no significativo.

Fuente	g. l.	Número promedio de individuos			Riqueza promedio		
		CM	F	P	CM	F	P
Categoría de edad sucesional (C)	2	253.16	1.53	n.s	43.40	3.42	n.s
Mes de muestreo (M)	5	259.58	2.97	0.026	33.49	3.41	0.014
C x M	10	112.22	1.28	n.s	9.40	0.95	n.s
Error	30	87.14	-	-	9.81	-	-

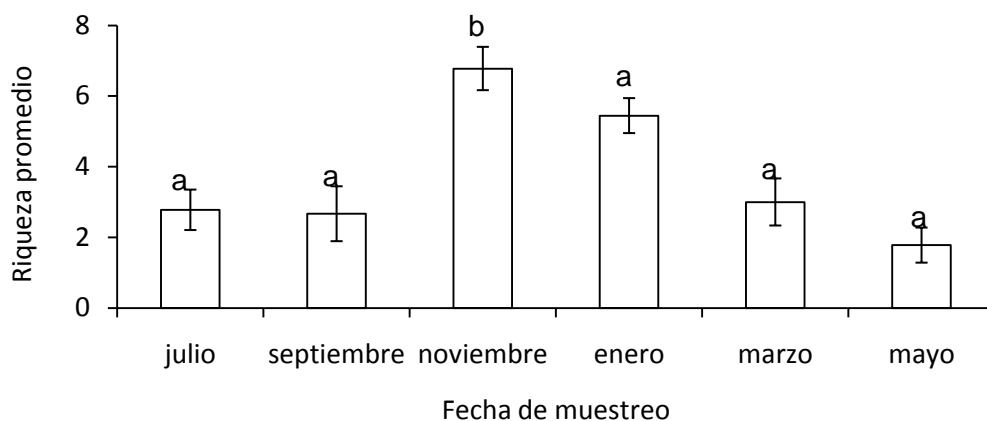


Figura 7. Valores promedio (± 1 E. E.) de la abundancia de abejas en las seis fechas de muestreo. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) de acuerdo con la prueba de HSD de Tukey.

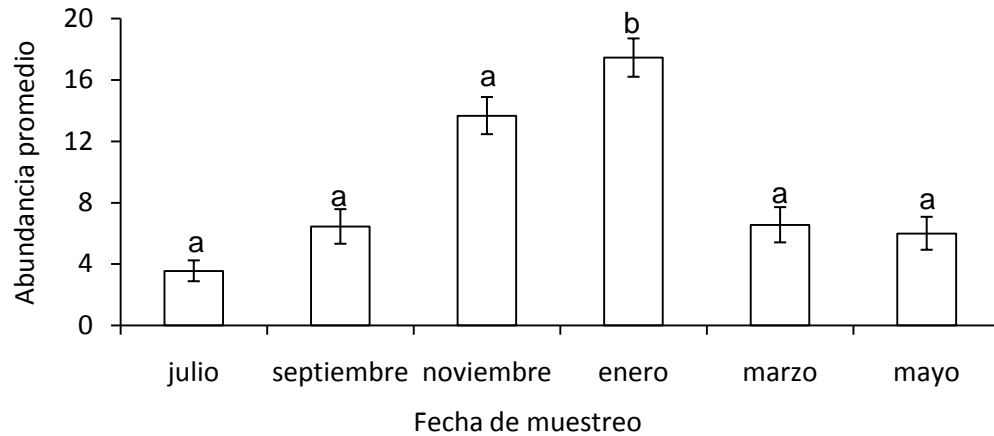


Figura 8. Valores promedio (± 1 E. E.) de la riqueza de abejas en las seis fechas de muestreo. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) de acuerdo con la prueba de HSD de Tukey.

De acuerdo con el índice de similitud cuantitativo de Sørensen (índice de Bray-Curtis) las categorías con mayor similitud fueron la joven e intermedia, con 50.3% de similitud, el cual fue 18 puntos porcentuales mayor que la similitud entre la categoría joven y la tardía.

4.3 Gremios de abejas

4.3.1 Presencia de gremios de abejas a lo largo del proceso sucesional

No se observaron patrones claros para la abundancia relativa por gremio social a lo largo del proceso (Fig. 9a), y tampoco una tendencia clara para la riqueza relativa (Fig. 9b). De igual forma, no hubo una correspondencia clara entre el comportamiento de la riqueza relativa respecto a la abundancia relativa por gremio social. No obstante, se puede observar un cierto patrón sucesional para los gremios sociales, ya que la abundancia relativa de las abejas solitarias tiende a disminuir en las parcelas más viejas.

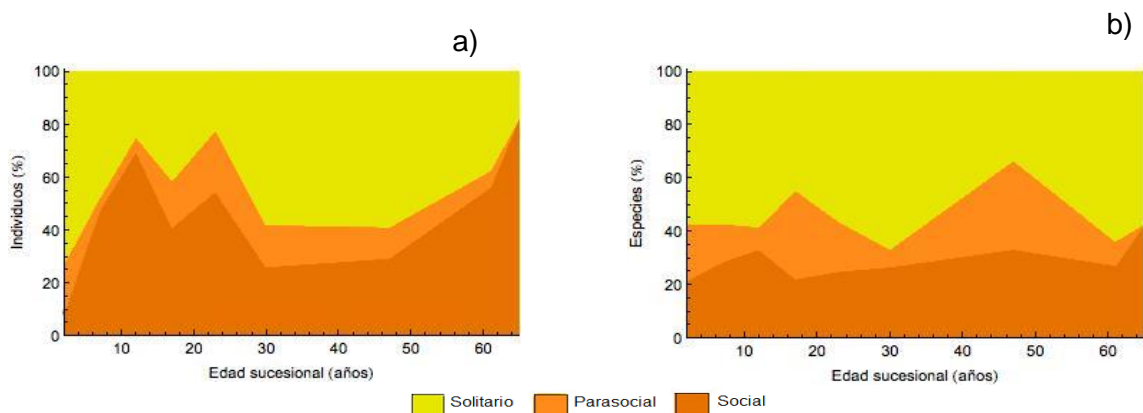


Figura 9. Porcentaje de individuos (a) y de especies (b) pertenecientes a los gremios sociales de abejas presentes a lo largo del proceso sucesional.

El porcentaje de abejas que anidan en el suelo fue siempre menor en comparación con las abejas que anidan en la parte aérea, tanto en el número de individuos como en el número de especies (Fig. 10).

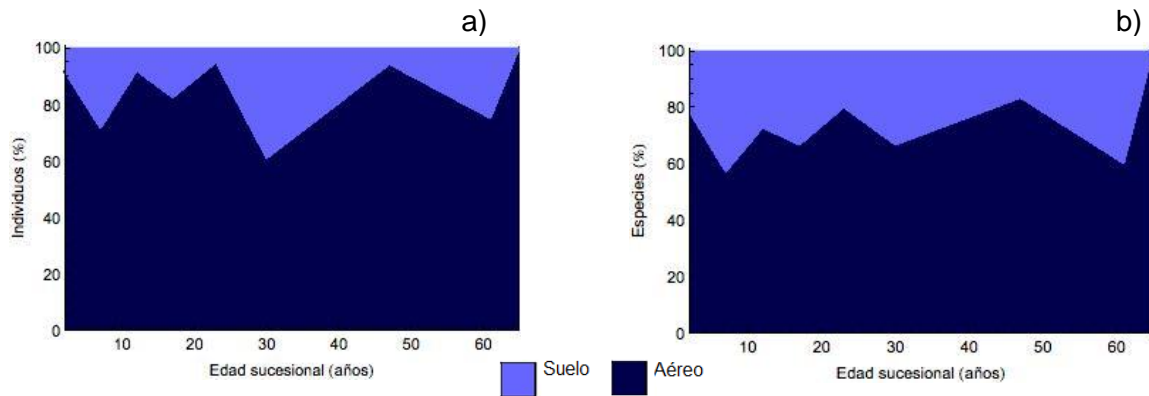


Figura 10. Porcentaje de individuos (a) y de especies (b) de los gremios de anidamiento de abejas presentes a lo largo del proceso sucesional.

4.3.2 Formas de crecimiento y estrato de las plantas visitadas por las abejas

Las forbias fueron la forma de crecimiento con mayor porcentaje de visitas en el proceso sucesional. El porcentaje de visitas a estas plantas varió de 5.8% en la parcela más vieja a 52.3% en la parcela de 12 años (Fig. 11a), pero no se observó una tendencia clara respecto al desarrollo sucesional. Tres especies de forbias estuvieron presentes prácticamente durante todo el proceso sucesional (*Wedelia acapulcensis*, *Melochia tomentosa* y *Brickellia diffusa*), mientras que *Ruellia inundata* sólo estuvo presente en los sitios con edades menores a 30 años. Las plantas trepadoras tuvieron el porcentaje más bajo de visitas (17.2%), y este patrón no se modificó a lo largo del proceso sucesional. Cabe señalar que, las abejas visitaron principalmente a *Nissolia microptera*, *Jacquemontia mexicana*, *Ipomea nil* y *Herissantia crispa*, aun cuando hubiera otras trepadores con flor en la parcela. En cuanto a los árboles visitados por abejas, se presentaron dos picos en las visitas. El primero se encontró en los primeros años de la sucesión, principalmente debido a las visitas a *Mimosa tenuiflora* y *Mimosa acantholoba* var *eurycarpa*, y el segundo pico se ubicó en las parcelas más viejas, donde ya se encuentran en flor a las pioneras tardías y a los árboles propios del bosque maduro, como *Gliricidia sepium* y *Ceiba parviflora*. Se observó una disminución del número de visitas a los árboles pioneros en las parcelas de 12, 17 y 23 años. Finalmente, la riqueza de arbustos fue mayor en las parcelas de edad intermedia (17 a 30 años), y la menor en los sitios más jóvenes. Las especies de arbustos más visitados fueron *Zapoteca formosa* y *Senna holwayana*.

El porcentaje de especies del sotobosque visitadas fue mayor durante todo el proceso sucesional, excepto en la parcela de 7 años (50%) y en la parcela de 65 años (58.8%) donde las plantas del dosel fueron más visitadas. Esto parece coincidir con la dominancia de los árboles pioneros en la sucesión temprana y la de los árboles del bosque maduro en la sucesión tardía (Fig. 11b).

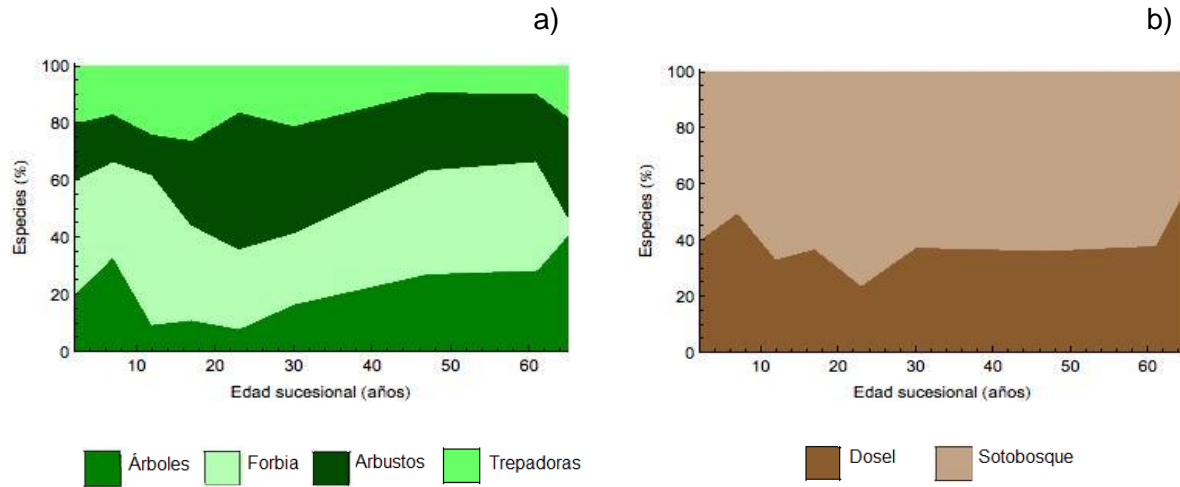


Figura 11. Porcentaje de los gremios de plantas visitadas por las abejas por su forma de crecimiento (a) y por el estrato que ocupaban (b) durante el proceso de regeneración.

4.4 Relación entre las características de los sitios y los atributos de las abejas en el proceso sucesional

Los primeros dos ejes del análisis RLQ extrajeron 79.9 y 14.8%, respectivamente, del total de la varianza (Tabla 5), es decir, en total extrajeron 94.7% de la varianza total.

Tabla 5. Resultados del análisis RLQ

Estadístico	Eje 1	Eje 2
Valores propios	0.28	0.05
Varianza explicada (%)	79.9 %	14.8%
Covarianza	0.84	0.14
Correlación	0.18	0.14
Varianza		
Características del hábitat	7.41	2.94
Atributos de las especies	1.20	0.88

Debido a que el análisis RLQ representa una ordenación parcial de las características de los sitios, la abundancia y los atributos de las especies, la proporción de varianza atribuida a cada matriz fue comparada con los resultados obtenidos en cada análisis por separado (ACP y Hill-Smith). El primer eje del análisis RLQ explicó 83% de la variabilidad potencial del primer eje del ACP de las características ambientales (la proporción entre la varianza de las características del hábitat explicada por el primer eje del RLQ [7.41] y la explicada por el ACP [8.92]; ver tablas 5 y 6). Igualmente, el primer eje del RLQ explicó 73.1% de la variabilidad potencial del primer eje del análisis Hill-Smith para los atributos de las especies ($0.731 = 2.15/2.94$, ver la Tabla 6 para los valores propios de los análisis de ordenación hechos para cada matriz independientemente).

Tabla 6. Resultados de los análisis de ordenación para las tablas R (ACP), L (AC) y Q (Hill-Smith 1976) realizados de forma independiente.

Estadístico	R		L		Q	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Valores propios	8.92	2.15	0.29	0.22	1.49	1.37
Varianza explicada (%)	68.6	16.7	23.6	17.9	37.2	34.4

Estos dos nuevos conjuntos de valores tienen una correlación de 0.18 en el primer eje del RLQ (Tabla 5); este valor fue comparado con el valor de correlación más alto posible entre los sitios y las especies, el cual está dado por la raíz cuadrada del primer valor propio del análisis de correspondencia de la tabla L o de abundancia de especies ($\sqrt{0.29} = 0.54$; Tabla 6).

La covarianza entre los nuevos conjuntos de valores combinados para los sitios y las especies, que está optimizada por el primer eje del análisis RLQ, fue igual a 0.84 para el primer eje (Tabla 6; raíz cuadrada de la varianza del hábitat por la raíz cuadrada de los atributos de las especies por la correlación [$\sqrt{7.41}$ por $\sqrt{2.94}$ por 0.18]). Para el segundo eje el valor fue mucho más bajo, 0.14 (Tabla 6; [$\sqrt{1.20}$ por $\sqrt{0.88}$ por 0.14]).

Los ejes de ordenación obtenidos con el análisis RLQ y los obtenidos con los análisis por separado de las tablas de atributos de especies y las características de los sitios fueron comparados gráficamente (Figura 12). La estructura de la matriz ambiental descrita por el análisis RLQ fue similar a la descrita por el análisis de componentes principales (Fig. 12a), salvo que las variables con mayor peso tuvieron un signo diferente, dando casi una imagen de espejo, y consecuentemente el eje principal del ACP es negativo.

Este eje del ACP no resultó completamente superpuesto al del RLQ, a pesar de que no se observó un gran cambio en la magnitud del peso de las variables, excepto por las plantas del sotobosque y del dosel visitadas por abejas (Tabla 7). Por otro lado, se encontró una mayor similitud entre el primer eje del análisis RLQ con el del Hill-Smith, ya que comparten la misma dirección (signo), y no divergen mucho (Fig. 12b). La variable que resultó más diferente tanto para el eje uno como en el dos entre ambos análisis fue el hábito parasocial (Tabla 8).

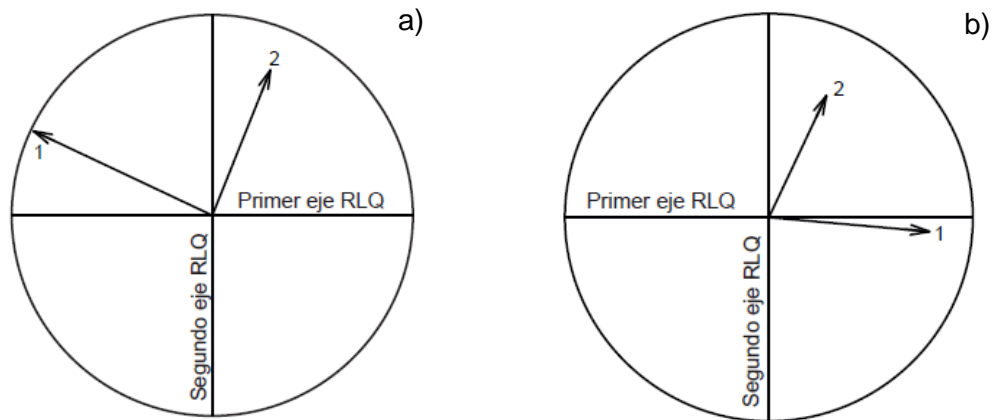


Figura 12. Proyección de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (a) y del análisis Hill y Smith (b) sobre los dos primeros ejes del análisis RLQ.

Tabla 7. Pesos de las variables de los sitios del primer y segundo eje del análisis RLQ (izquierda). Valores de las variables de los sitios sobre el primer y segundo eje del análisis individual (ACP; derecha)

Variables	RLQ		ACP	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Área basal	0.328	-0.121	-0.323	-0.079
Cobertura	0.313	-0.136	-0.323	-0.106
Altura	0.324	-0.119	-0.322	-0.090
<i>H'</i> Shannon	0.308	-0.142	-0.322	-0.111
<i>J'</i> Shannon	0.330	-0.109	-0.320	-0.072
Riqueza	0.297	-0.152	-0.317	-0.113
Riqueza de plantas con flor	-0.261	-0.003	0.284	-0.315
Árbol	0.201	0.495	0.139	0.284
Arbusto	-0.065	-0.481	-0.124	-0.588
Forbia	-0.311	-0.153	0.277	-0.092
Trepadora	-0.286	0.158	0.288	-0.278
Sotobosque	-0.314	-0.461	0.160	-0.577
Dosel	-0.082	0.400	0.283	-0.028

Tabla 8. Pesos de los atributos funcionales de las especies de abejas y del tamaño en el primer y segundo eje del análisis RLQ (izquierda) y en el análisis por separado Hill y Smith (derecha).

Variables	RLQ		Hill y Smith	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Eusocial	1.222	0.251	0.902	0.235
Parasocial	-1.261	0.167	-0.097	-1.717
Solitario	-0.549	-0.237	-0.648	0.323
Anidamiento en tallos	0.091	0.197	0.297	0.258
Anidamiento en el suelo	-0.294	-0.636	-0.960	-0.836
Tamaño	-0.225	0.906	-0.457	0.540

Los dos primeros ejes del análisis RLQ extrajeron 94.7% de la varianza y tuvieron la correlación más alta entre variables (Tabla 5). El primer eje RLQ estuvo correlacionado positivamente con el conjunto completo de las variables de la estructura de la vegetación como la altura, la cobertura, el área basal, la diversidad y la equitatividad de la comunidad completa de plantas en la parcela, variables que tienen una correlación positiva y muy significativa con la edad sucesional (Lebrija-Trejos *et al.* 2008), así como con el hábito eusocial de las abejas. El primer eje estuvo correlacionado negativamente con los hábitos solitario y parasocial de las abejas, así como con la riqueza de recursos florales (Tabla 7 y 8, Fig. 13). En el segundo eje, el forrajeo sobre árboles y el anidamiento aéreo estuvieron correlacionados positivamente, pero los arbustos y el anidamiento en el suelo estuvieron correlacionados negativamente (Tabla 7 y 8, Fig. 13).

Se observaron relaciones entre las características ambientales de los sitios y las características funcionales de las especies de abejas. Entre las más evidentes está la relación entre los hábitos parasocial y solitario de las abejas y la riqueza de plantas con flor, así como el forrajeo sobre forbias y trepadoras (primer eje; Fig 13). En el segundo eje se observó una relación entre el hábito de anidamiento en el suelo y el forrajeo sobre arbustos (Fig. 13).

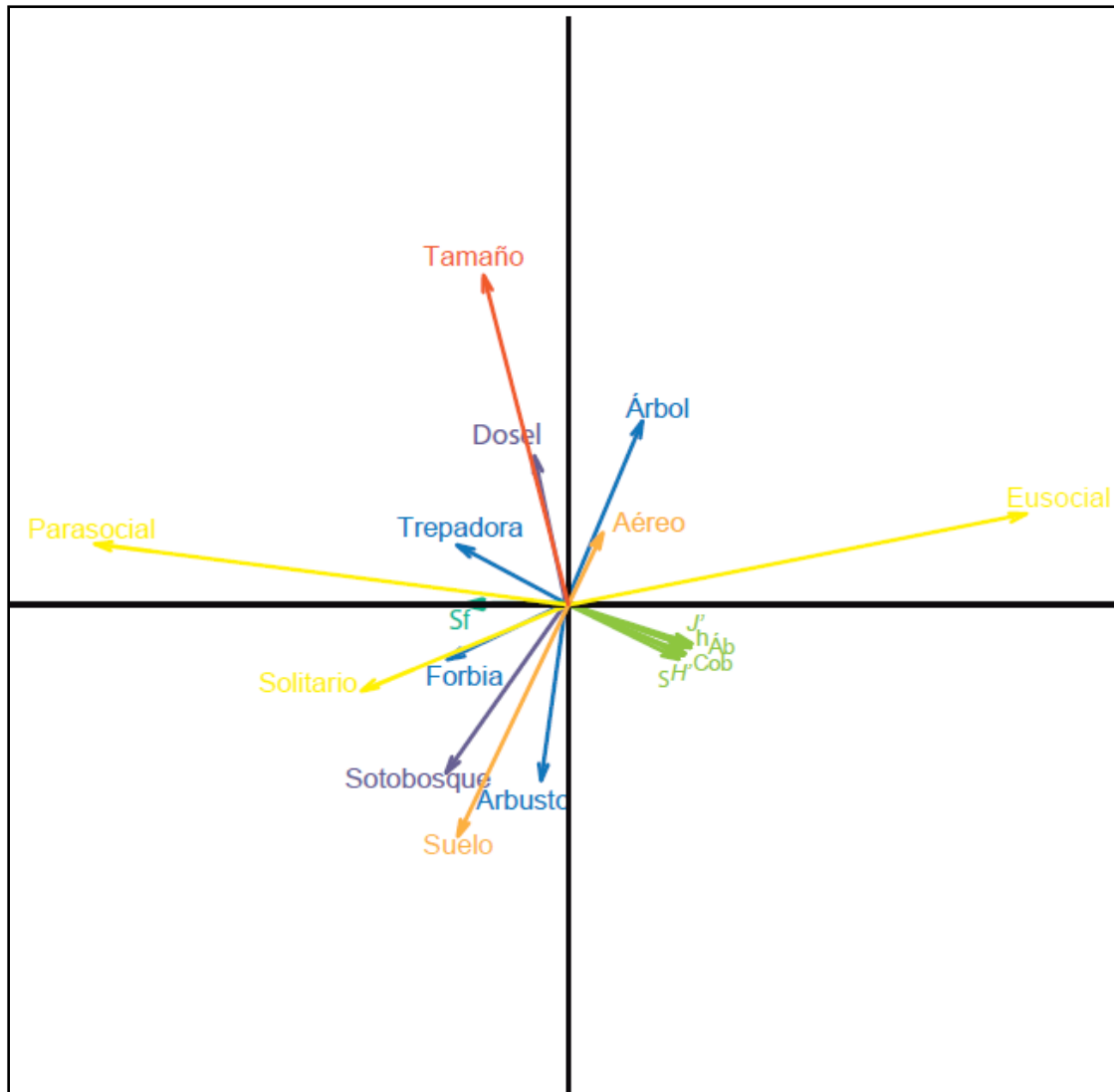


Figura 13. Resultado del análisis RLQ para las variables de los sitios y los atributos de las especies de abejas en los dos primeros ejes de ordenación RLQ. Sf = riqueza de plantas con flor visitadas; Aéreo = anidamiento aéreo; Suelo = anidamiento en el suelo; hábitos sociales = solitario, social y parasocial. Los atributos de la comunidad de plantas leñosas S = riqueza; J' = índice de equitatividad de Shannon; H' = índice de diversidad de Shannon; Ab = área basal; h = altura; Cob = cobertura, se representaron en verde

5. DISCUSIÓN

5.1 Riqueza y diversidad de la comunidad de abejas en la vegetación secundaria del BTC

Las familias más diversas de abejas que se encontraron en este estudio (Apidae, Halictidae, Megachilidae, Colletidae y Andrenidae, en orden decreciente) coinciden con las encontradas en diversos estudios (Heithaus 1979; Liow et al. 2001; Steffan-Dewenter y Tscharrntke 2001; Domínguez-Álvarez 2009; Meneses-Calvillo *et al.* 2010). Este resultado es el reflejo de la composición propia de la súper familia Apoidea; es decir, la familia Apidae posee el mayor número de especies e individuos en el mundo, mientras la familia Andrenidae es la menos diversa y abundante (Michener 2006). Además, tribus de las familias Apidae (Apini, Ceratinini, Euglossini, Tetrapidini, Xylocopini y Meliponini) y Halictidae (Augochlodini) tienen una afinidad por las regiones tropicales (Michener 2006), lo cual explica la riqueza y abundancia de las especies pertenecientes a estas familias en este estudio.

Las curvas suavizadas de acumulación de especies muestran que la riqueza de abejas de la vegetación secundaria es mayor a la reportada. El intervalo superior Mao Tao indicó que aun teniendo una eficiencia de muestreo relativamente alta (82.6%) faltaron por registrar 11 especies de abejas. Esto se puede deber principalmente a las limitaciones del muestreo y a las impuestas por el ambiente:

(a) *Limitaciones del muestreo*: durante el muestreo se observaron abejas de géneros típicos de bosques tropicales (*Aglae*, *Eulaema*, *Euglossa*, *Exarete* y *Peponapis*), las cuales son en su mayoría oligoléticas y vuelan grandes distancias en la búsqueda de alimento (Janzen 1971; Ackerman 1983; Michener 2006). Sin embargo, éstas no fueron capturadas debido al método estricto de inclusión y estandarización, el cual sólo permitía recolectar abejas que se posaran sobre las flores de la parcela. Si bien este método no permitió registrar el mayor número posible de abejas, como con el uso de trampas (Liow *et al.* 2001; Hirsch y Wolters 2003; Domínguez-Álvarez 2009), sí aseguró que las abejas usaban los recursos de la parcela. Por lo cual, la ausencia de estos géneros en los resultados se debe probablemente a la falta de los recursos precisos en los acahuales de estudio.

(b) *Limitantes ambientales*: la marcada estacionalidad del BTC tiene un efecto claro sobre la fenología floral, y esta a su vez sobre la comunidad de abejas. Regularmente los estudios que analizan la correspondencia entre la fenología floral con la de las abejas se hacen en periodos de tiempo grandes y con muestreos más frecuentes (quincenales o mensuales; Heithaus 1979a; Domínguez-Álvarez 2009), que los realizados en este trabajo. Como ya se mencionó, el periodo de muestreo de este estudio fue de sólo un año y con registros bimensuales, por lo que es probable que sólo se cuente con un subconjunto de la comunidad de abejas, formado por las especies que pueden permanecer activas durante largos periodos (eusociales) junto con las especies especialistas de las plantas que tuvieron flores durante los

meses de muestreo. Por lo tanto, la riqueza seguramente aumentaría al realizar un muestreo que permita cubrir un mayor lapso de tiempo y un mayor espectro de la fenología floral

Debido a que no se tiene un inventario de la apifauna de la región de Nizanda, es difícil saber qué porcentaje de las especies locales están utilizando a los acahuales. El sitio más semejante del cual se dispone de un inventario completo, es el del BTC de Chamela, Jalisco. En ese lugar se han recolectado aproximadamente 6000 individuos pertenecientes a 238 especies, 81 géneros y cinco familias inventario de cuatro años de recolecta (Ayala 2004). Si se considera que en Nizanda la riqueza total de especie pudiera estar en esa misma magnitud, alrededor de 28.9% podrían estar usando a la vegetación secundaria.

En contra de lo esperado, la riqueza, la abundancia y la equitatividad de la comunidad de abejas no aumentó a lo largo del proceso sucesional. Sólo se encontró una relación negativa significativa entre la diversidad (índice de Shannon) de abejas con el aumento de la edad sucesional. Estos resultados contradicen la hipótesis planteada en un inicio por este estudio, de que la diversidad de abejas se incrementaría conforme lo hace la edad sucesional, debido a que se encontró un aumento en la riqueza de especies leñosas y suculentas en acahuales más viejos (Lebrija-Trejos et al. 2008). En ese estudio se muestreó la comunidad de plantas leñosas y suculentas con un DAP mayor a un cm. En cambio, en este estudio se muestrearon todas las plantas que estaban en floración, sin importar el DAP o si éstas eran leñosas o no. Por ello, en realidad fueron dos conjuntos diferentes de plantas muestreadas. Esto trajo como consecuencia que en este estudio las parcelas jóvenes tuvieron una mayor riqueza de plantas con flores respecto a las parcelas más viejas. De esta manera, se puede explicar la relación inversa entre la edad sucesional y la riqueza de abejas. Un segundo factor que posiblemente intervino en los resultados obtenidos es la variación en la duración de la floración en los diferentes estadios de la sucesión. Un estudio realizado en un bosque tropical húmedo (Kang *et al.* 2003) mostró una diferencia significativa del tiempo de floración de las especies arbóreas de la sucesión temprana y las especies de la sucesión tardía, donde las especies de la sucesión temprana florecieron por periodos de tiempo largos y continuos en comparación con las especies tardías. Una fuente continua de recursos no sólo es capaz de atraer un gran número de individuos por ser más atractiva, sino también de captar a especies de abejas que están presentes en diferentes épocas del año. Finalmente, la pobreza de los sitios tardíos se puede atribuir a la supra-anualidad de las plantas (capacidad de algunas especies de florecer masivamente en periodos breves y aislados de tiempo en periodos, Bullock 1992). Hay estudios que muestran que la supra-anualidad es más común en los árboles de la sucesión tardía respecto a los de la sucesión temprana (Kang *et al.* 2003). Esto se debe a que las especies que se establecen en los primeros años de la sucesión

son de crecimiento rápido, reproducción temprana y eficiente dispersión (Bazzaz y Pickett 1980), y no tienden a almacenar recursos sino a florecer continuamente. En cambio, las especies de la sucesión tardía necesitan almacenar recursos por largos periodos de tiempo para poder tener un despliegue masivo de flores y poder atraer efectivamente polinizadores y asegurar su reproducción, sobre todo porque muchas de estas especies arbóreas tienden a ser autoincompatibles.

5.2 La comunidad de abejas en las etapas sucesionales

La clasificación de los acahuales en categorías sucesionales de Nizanda realizada por Heredia-Morales (2009) a partir de los datos de estructura y composición del desarrollo de la vegetación (Lebrija-Trejos *et al.* 2008) no tomó en cuenta a las forbias, ni a lianas no leñosas. Estas plantas representaron una fuente de recursos casi constante a lo largo de todo el proceso sucesional; esto posiblemente fue la causa de no haber encontrado un efecto significativo de las categorías sucesionales sobre el número de individuos y de especies de abejas. Este hecho puede indicar que al menos en términos de riqueza y número de individuos de abejas los recursos alimenticios resultaron más atractivos que la estructura y la composición de la vegetación.

A pesar de que el estudio de Lebrija-Trejos *et al.* (2008) indica que *Mimosa* y *Acacia* (en menor medida) empiezan a ser dominantes desde los tres años de abandono, la parcela de dos años ya estaba dominada prácticamente por estas especies. Este predominio se observó claramente hasta la parcela de 12 años de edad, pero disminuyó en la parcela de 17 años. En la parcela de 30 años de abandono se encontraron ya muy pocas plantas de *Mimosa* y. La dominancia de estos géneros en la fase temprana de la sucesión parece explicar en gran medida los resultados encontrados; ya que se ha reportado que las abejas son los principales visitantes florales del género *Acacia*. La continua oferta de recursos para las abejas por parte de estas plantas, puede explicarse como una estrategia para no competir por polinizadores, al separar su floración y variar la calidad y la cantidad tanto de polen como néctar en tiempo y espacio, a través del día, entre meses, y entre épocas de lluvias y de secas (Stone *et al.* 1998; Stone *et al.* 2003; Raine *et al.* 2007). No obstante, algunas especies de *Acacia* exhiben una sincronía interespecífica muy alta al florecer de manera simultánea con otras especies del mismo género; es decir, pueden presentar una floración masiva para resultar más atractivas y garantizan su polinización (Raine *et al.* 2007).

Estas estrategias son importantes debido a que la mayoría de las especies de *Acacia* estudiadas hasta ahora son autoincompatibles (Kenrick 2003), y por lo tanto necesitan obligatoriamente de polinizadores. No obstante, se sabe muy poco sobre las estrategias de *Mimosa* para atraer y no competir

por polinizadores. Los géneros *Mimosa* y *Acacia* subgénero *Acacia* están cercanamente relacionados (Käss y Wink 1996; Luckow *et al.* 2003), con sólo 0.019 de distancia filogenética (Käss y Wink 1996). Dada esta afinidad, el comportamiento fenológico reproductivo de las *Acacia* puede homologarse a las *Mimosa*, que es el predominante en la sucesión temprana, y ayudar a explicar porqué se encontró la mayor riqueza de abejas en la categoría joven. En la categoría intermedia se encontró el mayor número de individuos y la segunda mayor riqueza. Esto se debe posiblemente a que esta categoría conjuga especies pioneras, como *Mimosa* y *Acacia* en las parcelas de 17 y 23 años, y especies propias del bosque maduro que son capaces de reproducirse en estadios juveniles; por ejemplo, *Euphorbia schlechtendalli*, *Gliricidia sepium* y *Senna atomaria* que fueron clasificadas por Lebrija-Trejos *et al.* (2010) como pertenecientes a la sucesión tardía.

5.2.1 Similitud entre categorías sucesionales

La mayor similitud a nivel de especies de abejas fue encontrada entre la categoría joven e intermedia. Esto posiblemente se debe a la floración continua de forbias, *Mimosa* y *Acacia* en ambas categorías, y a la ausencia de estos dos últimos grupos en la categoría tardía. Además, en estas dos primeras categorías la diversidad de megaquílidos (*sensu lato*) fue la mayor, hecho también explicable a la presencia de individuos de *Mimosa* y *Acacia*, ya que se ha encontrado que las abejas de esta familia suelen mostrar un comportamiento especializado sobre plantas de estos grupos (Stone *et al.* 1998). En cambio, la menor similitud la tuvo la categoría tardía, en buena medida porque hubo especies de árboles y arbustos que florecieron exclusivamente en ésta, como *Caesalpinia platyloba*, *Ceiba parviflora*, *Cordia oaxacana*, *Esenbeckia* sp.1 y *Lysiloma divaricatum*. Así mismo, fue en esta categoría donde los halíctidos (*sensu lato*) estuvieron mejor representados, tanto en número de individuos como en número de especies.

5.3 Gremios de abejas en la sucesión secundaria

La alta correlación positiva del primer eje del análisis RLQ con las variables estructurales de la vegetación (79.9%), así como la correlación de estas variables con el aumento de la edad sucesional (Lebrija-Trejos *et al.* 2008) sugieren que este primer eje RLQ representó claramente a la edad de regeneración del BTC. Además, este primer eje tuvo una correlación muy alta con la disminución de la riqueza de los recursos alimentarios, es decir, las especies de plantas con flor fueron disminuyendo conforme la edad aumentaba. En cambio, el segundo eje RLQ (14.8%) representó mejor a las formas de crecimiento y al estrato que ocupan las plantas sobre las que las abejas forrajeaban, así como al tipo de anidamiento de las abejas recolectadas. Es importante no olvidar que estos dos ejes son el resultado de la ordenación de

las variables tanto de la vegetación como de las abejas y es por eso que este análisis permite observar las relaciones entre todas éstas y poder distinguir las que tienen las correlaciones mayores.

El hecho de que el primer eje esté indirectamente, pero estrechamente relacionado con la edad sucesional, sugiere que hay filtros en el proceso de regeneración que están seleccionando los atributos de las abejas en momentos particulares de la sucesión secundaria. Estos filtros pueden estar asociados principalmente a los recursos alimenticios y a la forma en que las abejas los aprovechan (Gathmann *et al.* 1994; Díaz *et al.* 2007b; Moretti y Legg 2009; Moretti *et al.* 2009).

5.3.1 Hábito social

Las abejas eusociales estuvieron relacionadas positivamente con el primer eje RLQ, por lo que éstas están también relacionadas con la vegetación más desarrollada. Particularmente se ha encontrado que las abejas sin aguijón (Meliponinae) son más abundantes y diversas en los sitios con menor grado de disturbio (Liow *et al.* 2001; Cairns *et al.* 2005). De las cinco especies eusociales encontradas en la cronosecuencia de Nizanda, cuatro pertenecieron a la tribu Meliponini (*Paratrigona guatemalensis*, *Scaptotrigona mexicana*, *Trigona acapulconis* y *T. fulviventris*). La quinta especie eusocial encontrada fue *Apis mellifera*, y se ha observado que la forma africanizada de ésta puede tener un papel antagónico respecto a las abejas sin aguijón, al desplazarlas debido a su comportamiento agresivo (Cairns *et al.* 2005). Se desconoce el grado de africanización de los ejemplares de *A. mellifera* recolectados en este estudio, la cual estuvo presente a lo largo de todo el proceso de regeneración y con el mayor número de individuos en los sitios jóvenes e intermedios, con 27 y 30 individuos respectivamente, mientras en la categoría tardía sólo se encontraron cinco ejemplares. Entonces, resultaría interesante conocer si la relación entre la presencia de *A. mellifera* y las abejas sin aguijón se debe a un antagonismo entre estos grupos de abejas, o a la especialización de las abejas sin aguijón en las plantas del bosque maduro.

El comportamiento de las abejas solitarias y en especial las parasociales, fue casi inverso al encontrado en las abejas eusociales, ya que estuvieron más relacionadas con los sitios jóvenes, y en especial con la riqueza de plantas con flor y con el forrajeo sobre forbias. Cabe señalar que el análisis RLQ se realizó sólo con las especies de las que se registraron más de cinco individuos (para reducir el efecto de la rareza), lo cual redujo la riqueza de 69 a 22 especies de abejas y la abundancia de 483 individuos a 412. De las 47 especies que tuvieron menos de cinco individuos, 32 fueron solitarias, 14 parasociales y sólo una especie fue eusocial. La inclusión de estas abejas en el análisis probablemente sólo hubiera intensificado la relación entre las parcelas más jóvenes y los gremios solitario y parasocial,

ya que por ejemplo, estuvieron mejor representadas en sitios tempranos (26 especies) y de edad intermedia (22 especies) que en las parcelas viejas (5 especies).

5.3.2 Hábito de anidamiento

Se ha encontrado que las abejas suelen anidar en lugares cercanos a sus sitios de forrajeo (Gathmann y Tschardt 2002). Lo anterior le da un gran sentido a los resultados hallados en el análisis RLQ, el cual mostró una relación de las abejas que anidan en el suelo con el forrajeo sobre plantas del sotobosque (principalmente forbias), así como una relación entre el anidamiento aéreo y el forrajeo sobre árboles. Los árboles no sólo son una fuente de alimento para las abejas, sino también el soporte para hacer sus nidos, ya sean árboles vivos o muertos. Es importante señalar que tanto las especies arbóreas y arbustivas están durante todo el proceso sucesional; por ejemplo, al inicio de la sucesión hay una gran cantidad *Acacia* y *Mimosa*, aunque no sean de gran tamaño ya producen flores. Este hecho pudo evitar que se viera claramente una relación entre el hábito de anidamiento con el proceso de regeneración. Otros estudios toman en cuenta otros aspectos del hábitat para intentar encontrar una relación entre los hábitos de anidamiento con el proceso sucesional, como el tipo de sustrato, materiales requeridos para la construcción del nido, e inclusive dividen a las abejas en más gremios (Potts *et al.* 2005). A medida que se tenga mayor información sobre las abejas de Nizanda y sus patrones de uso de recursos se podrán explorar estas variables.

5.3.2 Forma de crecimiento de las plantas y tamaño de las abejas

Un estudio hecho en un BTC de Costa Rica encontró que los árboles polinizados por abejas de tamaño grande producían un despliegue de flores masivo en la época seca o pocas flores a lo largo de periodos prolongados en la época de lluvias (Frankie *et al.* 1983). En un experimento realizado también en un BTC de Costa Rica, se encontró que las abejas solitarias de tamaño mediano a grande (principalmente Antophoridae) preferían forrajear sobre los niveles más altos del dosel, a pesar de que se colocaron plantas de la misma especie en el sotobosque (Frankie y Rollin 1979). Estos dos resultados concuerdan parcialmente con lo encontrado en el presente estudio, ya que los polinizadores más importantes de los árboles (como en *Ceiba parviflora* y *Gliricidia sepium*) y lianas fueron las abejas del género *Centris* (Antophoridae), las cuales fueron de las abejas solitarias de mayor tamaño capturadas en este estudio. No obstante, no todas las abejas grandes fueron exclusivas del dosel, ya que se observaron varias especies del género *Xylocopa* visitando plantas del sotobosque y visitando a forbias y arbustos en sitios sin estrato arbóreo.

En el análisis RLQ el tamaño de las abejas estuvo relacionado con el dosel, pero en términos generales las abejas solitarias estuvieron relacionadas con las vistas a las forbias y a los arbustos. Como ya se mencionó, aparentemente existe una división en el uso de los recursos por parte de las abejas nativas, donde las eusociales tienden a forrajear sobre los sitios con árboles, mientras que las solitarias prefieren hacerlo en sitios abiertos con abundantes flores, como los sitios jóvenes dominados por forbias y arbustos. Estas plantas tienden a producir flores durante casi todo el año, y suelen madurar sexualmente más rápido que los árboles, por eso su mayor abundancia en sitios jóvenes. Sin embargo, las abejas solitarias también visitaron las forbias y los arbustos que se encuentran en las parcelas de mayor edad de abandono, donde este tipo de plantas se pueden establecer en el sotobosque o en claros del dosel (Dechnik-Vázquez 2011).

6. Conclusión

La vegetación secundaria de Nizanda puede ser considerada como un mosaico de vegetación de distintas edades, y por lo tanto con diferentes grados de complejidad y diversidad. Este hecho parece llevar a la comunidad de abejas a usar diferencialmente los recursos, desde la mayor variedad de recursos de alimentos en los acahuales jóvenes, hasta los acahuales viejos donde la estructura de la vegetación es más compleja. Esta diferenciación de la vegetación repercute en la comunidad de abejas, ya que los acahuales jóvenes resultan más atractivos para las abejas solitarias y parasociales, mientras que los más viejos atraen en mayor medida a las abejas eusociales, a las de mayor tamaño o a las que anidan en la parte aérea.

Debido a que una condicionante de este estudio era asegurar que las abejas hicieran uso del recurso “parcela”, el método de captura utilizado fue el más adecuado. Sin embargo, en el caso del muestreo de los sitios de vegetación tardía se complicó ya que la mayoría de los árboles tienen más de 6 m de altura. Para evitar este problema en futuros estudios sería recomendable el uso de equipo o estructuras adecuadas para alcanzar dosel y hacer más fácil la captura de abejas. Vale la pena indicar que en este estudio se intentó muestrear de manera complementaria con el uso de trampas de colores con agua jabonosa, pero este método no resultó.

Este estudio mostró que la vegetación secundaria puede sostener una gran diversidad taxonómica de abejas, pero además permitió evaluar algunos de los determinantes que estructuran a esta comunidad, tanto de los atributos propios de las abejas como los de la vegetación. De manera sobresaliente, la evaluación de la diversidad funcional de las abejas permitió conocer algunos atributos que permiten coexistencia en la región de Nizanda de un gran número de especies.

En los estudios sucesionales frecuentemente se espera que los sitios de abandono reciente, o con vegetación pionera, tengan una menor diversidad y un valor menor para su conservación en comparación con los sitios tardíos. Este no fue el caso de la vegetación secundaria de Nizanda y la comunidad de abejas. No obstante, esto hecho no implica que la vegetación primaria no sea capaz de sostener una gran diversidad de abejas, e incluso es posible que sean el único hábitat para algunos grupos de abejas.

7. Literatura citada

- Ackerman J.D.** 1983. Diversity and seasonality of male Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama. *Ecology* **64**: 274-283.
- Aizen M. y Feinsinger P.** 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "chaco serrano." *Ecological Applications* **4**: 378-392.
- Alexander B.A. y Michener C.D.** 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin* **55**: 377-424.
- Allen-Wardell G., Berhardt P., Bitner R., Búrquez A., Buchmann S., Cane J., Allen P., Dalton V., Feinsinger P., Ingram M., Inouye D., Jones E., Kennedy K., Kevan P., Koopowitz H., Medellín R. y Nebhan G.** 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crops yields. *Conservation Biology* **12**: 8-17.
- Ayala R.** 1988. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* **77**: 395-493.
- Ayala R.** 2004. Fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea). En: García A.A. y Ayala R. (eds.), *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 193-220.
- Ayala R., Griswold T., y Yanega D.** 1996. Apoidea (Hymenoptera). En: Llorente-Bousquets J. E., García-Alderete A.N., y González E. (eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., pp. 423-464.
- Balvanera P., Lott E., Segura G., Siebe C. e Islas A.** 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **13**: 145-158.
- Bawa K. S.** 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 399-422.
- Bawa K.S., Ashton P.S. y Salleh M.** 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants: management issues. En: Bawa K.S y Hadley M. (eds.), *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. UNESCO, París y Parthenon Publishing, Carnforth.
- Bazzaz F.A. y Pickett S.T.A.** 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 351-345.

- Brienen R.J. W., Lebrija-Trejos E., Breugel M. van., Pérez-García E.A., Bongers F., Meave J.A. y Martínez-Ramos M.** 2009. The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica* **41**: 186-195.
- Brunet J.** 2009. Pollinators of Rocky Mountain columbine: temporal variation, functional groups and associations with floral traits. *Annals of Botany* **103**: 1567-1578.
- Buchmann S.L. y Nabhan G.P.** 1996. *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washington, D.C.
- Bullock S.H.** 1992. Seasonal differences in nonstructural carbohydrate in two dioecious monsoon-climate trees. *Biotropica* **24**: 140-145.
- Bullock S.H., Martínez del Río C. y Ayala R.** 1989. Bee visitation rates to trees of *Prockia crucis* differing in flower number. *Oecologia* **78**: 389-393.
- Bullock S.H., Mooney H.A. y Medina E.** 1995. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cairns C.E., Villanueva-Gutiérrez R., Koptur S. y Bray D.B.** 2005. Bee populations, forest disturbance, and africanization in Mexico. *Biotropica* **37**: 686-692.
- Chessel D. y Dufour A.** 2011. Ordination of tables mixing quantitative variables and factors. En: Chessel D., Dufour A. y Dray S. (Eds.), *Ecological Data Analysis: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences*. <<http://pbil.univlyon1.fr/ade4/home.php?lang=eng>>
- Colwell R.K.** 2009. EstimateS, Version 8.0 Statistical estimation for species richness and shared species for samples. Freeware for Windows and MacOS. <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>
- Corbet S.** 1995. Insects, plants and succession: advantages of long-term set aside. *Agriculture, Ecosystem and Environment* **53**: 201-217.
- Costanza R., D'arge R., De Groot R., Farber S. y Grasso M.** 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-60.
- Daly H.V.** 1973. *Bees of the genus Ceratina in America north of Mexico (Hymenoptera: Apoidea)*. University of California Press, Berkeley.
- Dechnik-Vázquez Y.A.** 2011. Efectos de la apertura de claros sobre la regeneración de la vegetación de un bosque tropical caducifolio. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Díaz S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K. y Robson T.M.** 2007a. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* **104**: 20684-20689.

- Díaz S., Lavorel S., Chapin S., Tecco P.A., Gurvich D. y Grigulis K.** 2007b. Functional diversity at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. En: Canadell J.G., Pataki G. y Pitelka L.F. (eds), *Terrestrial ecosystem in a changing world*. Springer, Berlin, pp. 81-91.
- Dolédec S., Chessel D., Ter Braak C.J.F. y Champely S.** 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**: 143-166.
- Domínguez-Álvarez L.A.** 2009. Fenología de las abejas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y su relación con la fenología floral. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Eicwort G.C. y Sakagami S.F.** 1979. A classification of nest architecture of bees in tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae; Halictinae), with description of a Brazilian nest of *Rhinocorynura inflaticeps*. *Biotropica* **11**: 28-37.
- Eicwort G.C.** 1969. A comparative morphological study and generic revision of the Augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae). *The University of Kansas Science Bulletin* **43**: 325-524.
- Eickwort G.C. y Ginsberg H.S.** 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* **25**: 421-446.
- Fægri K. y van der Pijl.** 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FAO.** 2007. Comisión Forestal para América Latina y el Caribe de la Organización de Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación. Documento de Trabajo 35. Roma.
- Finegan B.** 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 119-124.
- Fontaine C., Dajoz I., Meriguet J. y Loreau M.** 2006. Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology* **4**.
- Frankie G.W., Haber W.A., Opler P.A. y Bawa K.S.** 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. En: *Handbook of Experimental Pollination Biology*.(eds) Jones C.E. y Little R.J. Scientific and Academic Publishing, Nueva York.
- Frankie G.W., Newstrom L.E., Vinson S.B. y Barthell J.F.** 1993. Nesting-habitat preference of select Centris bee species in Costa Rican dry forest. *Biotropica* **25**: 322-333.
- Frankie G.W., Opler P. y Bawa K.** 1976. Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology* **64**: 1049-1057.
- Frankie G.W., Rollin C.** 1979. An experimental study on the foraging behavior of selected solitary bees species in Costa Rican dry forest. *Journal of the Kansas Entomological Society* **52**: 591-602.

- Frankie G.W., Vinson S.B., Newstrom L.E., Barthell J.F., Haber W.A., y Frankie J.K.** 1990. Plant phenology, pollination ecology, pollinator behavior and conservation of pollinators in neotropical dry forest. En Bawa K.S. y Hadley M. (eds), *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. UNESCO, París, pp. 37-47.
- Gathmann A., Greiler H.J. y Tscharrntke T.** 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* **98**: 8-14.
- Gathmann A. y Tscharrntke T.** 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**: 757-764.
- Gilbert F. y Jervis M.** 1998. Functional, evolutionary and ecological aspects of feeding-related mouthpart specializations in parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society* **63**: 495-535.
- Gillott C.** 2005. *Entomology*. Springer Verlag, Nueva York.
- Glover B.J.** 2007. *Understanding Flowers and Flowering. An Integrated Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Greenleaf S.S., Williams N.M., Winfree R. y Kremen C.** 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**: 589-596.
- Heithaus E.R.** 1979. Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* **60**: 190-202.
- Heredia-Morales, A.C.** 2009. *Diversidad de la avifauna en un gradiente sucesional de la selva baja caducifolia de Nizanda, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Hill M.O. y Smith A.J.** 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multistate discrete characters. *Taxon* **25**: 244-255.
- Hirsch M. y Wolters M.** 2003. Response of aculeate Hymenoptera to spatial features of agricultural landscape. *Journal for Nature Conservation* **11**: 179-185.
- Hoehn P., Tscharrntke T., Tylianakis J. y Steffan-Dewenter I.** 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society Biological Series* **275**: 2283-2291.
- Janzen D.H.** 1971. Bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* **3967**: 203-205.
- Janzen D.H.** 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson E. O. (ed), *Biodiversity*. National Academies Press, Washington, D.C., pp. 130-137.
- Johnson E.A. y Miyanishi K.** 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* **11**: 419-431.

- Kang H. y Bawa K. S.** 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* **90**: 865-876.
- Käss E. y Wink M.** 1996. Molecular evolution of the Leguminosae: phylogeny of the three subfamilies based on rbcL-sequences. *Biochemical, Systematic and Ecology* **24**: 365-378.
- Kearns C., Inouye D. y Waser N.** 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **29**: 83-112.
- Kennard D.** 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 53-66.
- Kenrick J.K.** 2003. Review of pollen-pistil interactions and their relevance to reproductive biology of *Acacia*. *Australian Systematic Botany* **16**: 119-130.
- Kevan P.G., Greco C.F. y Belaoussoff S.** 1997. Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystemic health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. *Journal of Applied Ecology* **34**: 1122-1136.
- Klein M., Steffan-Dewentwe I. y Tschardt T.** 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society Biological* **270**: 955-961.
- Krauss J., Alfert T. y Steffan-Dewenter I.** 2009. Habitat area not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* **46**: 194-202.
- Lebrija-Trejos E., Bongers F., Pérez-García E. y Meave J.A.** 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* **420**: 422-431.
- Lebrija-Trejos E., Meave J.A., Poorter L., Pérez-García E. y Bongers F.** 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolutions and Systematics* **12**: 267-275.
- Linhart B., Feinsinger P., Beach J., Murray G., Busby W., Kinsman S., Guindon C. y Kooiman M.** 1987. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. *Ecology* **68**: 1696-1710.
- Liow L.H., Sodhi N. y Elmqvist T.** 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology* **38**: 180-192.
- Luckow M., Miller T.J., Murphy D.J. y Livshultz T.** 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. En: Klitgaard B.B. y Bruneau A. (eds). *Advances in Legume Systematics*. Higher Level Systematics Press, Kew, pp. 197-220.
- Luken J.O.** 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman and Hall, Londres.
- Magurran A.E.** 2004. *Measuring Biological Diversity*. Malden.

- Méndez-Ramírez V., Magaña-Rueda S., Parra-Tabla V., Ayala R. y Navarro J.** 2004. Diversity of native bee visitors of cucurbit crops (Cucubirtaceae) in Yucatán, Mexico. *Journal of Insect Conservation* **6**: 135-147.
- Meneses-Calvillo L., Meléndez-Ramírez V., Parra-Tabla V. y Navarro J.** 2010. Bee diversity in a fragmented landscape of the Mexican neotropic. *Journal of Insect Conservation* **14**: 323-334.
- Michener C.D.** 1964. Evolution of nests of bees. *American Zoologist* **4**: 227-239.
- Michener C.D.** 1978. The parasitic groups of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* **51**: 291-339.
- Michener C.D.** 2006. *The Bees of the World*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Michener C.D., La Berge W.E. y Moure J.S.** 1955. Some American Eucerini bees. *Dusenja* **6**: 213-230.
- Michener C.D. y Lange R.B.** 1958. Observations on the ethology of Neotropical Anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* **39**: 69-96.
- Michener C.D., McGinley R.J y Danforth B.N.** 1994. *The Bee Genera of North and Central America* (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Miles L., Newton A.C., DeFries R.S., Ravilious C., May I., Blyth S., Kapos V. y Gordon J.** 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* **33**: 491-505.
- Moretti M. y Legg C.** 2009. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* **32**: 299-309.
- Moretti M., de Bello F., Roberts S. y Potts S.G.** 2009. Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology* **78**: 98-108.
- Moure J.M., Urban D. y Melo G.A.R.** 2007. *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia. Curitiba.
- Murphy P. y Lugo A.** 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology Systematics* **17**: 67-88.
- Neff J.L.** 2008. Components of nest provisioning behavior of solitary bees (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie* **39**: 30-45.
- Olesen J.M. y Warncke E.** 1989. Predation and transfer of pollen in a population of *Saxifraga hirculus* L. *Holarctic Ecology* **12**: 87-95.
- Opler P.A., Frankie G.W. y Baker H.G.** 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **68**: 167-188.
- O'Toole C. y Raw A.** 1991. *Bees of the World*. Sterling Publishing, Nueva York.

- Otout C.** 2000. Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie* **31**: 129-139.
- Pérez-García E.A., Meave J.A. y Gallardo C.** 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* **56**: 19-88.
- Perry D.R. y Starrett A.** 1980. The pollination ecology and blooming strategy of a neotropical emergent tree, *Dipteryx panamensis*. *Biotropica* **12**: 307-313.
- Peters R.H.** 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G., O'Toole C., Roberts S. y Willmer P.** 2003. Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* **101**: 103-112.
- Potts S.G., Vulliamy B., Roberts S., O'Toole C., Dafni A., Ne'eman G. y Willmer P.** 2005. Role of nesting resource in organizing diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology* **30**: 78-85.
- Quesada M., Sánchez-Azofeifa G.A., Alvarez-Añorve M., Stoner K., Ávila-Cabadilla L., Calvo-Alvarado J., Castillo A., Espírito-Santo M., Fagundes M., Fernandes G., Gamon J., Lopezaraiza-Mikel M., Lawrence D., Cerdeira L., Powers P., Neves F., Rosas-Guerrero V., Sayago R. y Sánchez-Montoya G.** 2009. Succession and management of tropical dry forest in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* **258**: 1014-1024.
- R Development Core Team.** 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Viena, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Reine E.N., Sharp P.A. y Stone G.N.** 2007. Plant-pollinator interactions in a Mexican *Acacia* community. *Arthropod-Plant Interactions* **1**: 1001-117.
- Renner S. y Feil J.** 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* **80**: 1100-1107.
- Reyes-Novelo E., Meléndez-Ramírez V., Ayala R. y Delfín-González H.** 2009. Bee faunas (Hymenoptera: Apoidea) of six natural protected areas in Yucatan, Mexico. *Entomological News* **120**: 530-544.
- Ribera I., Dolédec S., Downie I.S. y Foster G.** 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* **82**: 1112-1129.
- Roberts R.B.** 1978. The nesting biology, behavior and immature stages of *Lithurge chrysurus*, an adventitious wood-boring bee in New Jersey (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Kansas Entomological Society* **51**: 735-745.
- Robertson C.** 1925. Heterotropic bees. *Ecology* **6**: 412-436.

- Romero-Pérez E.I.** 2011. Sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio: evaluación al quinto año del establecimiento de una cronosecuencia. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Roubik D.W.** 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roubik D.W.** 1993. Direct costs of forest reproduction, bee-cycling and the efficiency of pollination modes. *Journal of Biological Sciences* **18**: 537-552.
- Roubik D.W.** 1995. Pollination of Cultivated Plants in the Tropics. Boletín de Servicios Agrícolas de la FAO 118, Roma.
- Rozen J.G.** 1984. Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates* **2798**: 1-37.
- Rzedowski J.** 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon, and P. Cuevas-Reyes.** 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* **37**: 477-485.
- Stang M., Klinkhamer P. y Van der Meijden E.** 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* **112**: 11-121.
- StatSoft, Inc.** 2007. Statistica for Windows. Tulsa.
- Steffan-Dewenter I. y Tscharrntke T.** 2001. Succession of bee communities on fallows. *Ecography* **24**: 83-93.
- Stone G.N., Raine N.E., Prescott M. y Willmer P.G.** 2003. Pollination ecology of acacias (Fabaceae, Mimosoideae). *Australian Systematic Botany* **16**: 103-118.
- Stone G.N., Willmer P. y Rowe A.** 1998. Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology* **79**: 2808-2827.
- Trejo I. y Dirzo R.** 2000. Deforestation of seasonal dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**: 133-142.
- UNEP (United Nations Environment Programme).** 2010. Global Honey Bee Colony Disorder and Other Threats to Insect Pollinators, Nairobi.
- Wcislo W. y Cane J.** 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* **41**: 257-286.
- Westrich P.** 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. En: Matheson A., Buchmann S.L., O'Toole C., Westrich P. y Williams I.H. (eds), *The Conservation of the Bees*. Academic Press, Londres.

- Winfree R., Aguilar R., Vázquez D., LeBuhn G. y Aizen M.** 2009. A meta-analysis of bees responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* **90**: 2068-2076.
- Winfree R., Griswold T. y Kremen C.** 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* **21**: 213-223.
- Wright J.S.** 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 553-560.

Apéndice 1. Matrices de las variables de los sitios (R; Tabla A1), las abundancias de las especies en los sitios (L; Tabla A2) y los atributos de las especies (Q; Tabla A3) utilizadas en el análisis RLQ.

Tabla A1. Matriz R de las características de los sitios: las variables estructurales de la vegetación (H' = índice de diversidad de Shannon; J' = índice de equitatividad de Shannon; S = riqueza de plantas con un DAP > 5 cm), las formas de crecimiento visitadas por abejas (Árb = árboles; Art. = arbustos; For. = forbias; Tre. = trepadoras), la riqueza de plantas con flor que atrajeron abejas (S_f) y el estrato de las plantas que recibieron visitas de abejas (Sot. = sotobosque; Dosel = dosel).

Edad	Área basal (m ² /h)	Cobertura (m ² /h)	Altura (m)	H'	J'	S	S_f	Árb,	Art.	For.	Tre.	Sot.	Dosel
2	2.07	6955.95	2.03	0.51	0.33	3.36	36	5	7	10	9	18	14
7	6.39	17142.92	4.32	1.30	0.60	9.62	20	6	5	5	3	10	9
12	9.80	22678.30	5.33	1.76	0.70	13.96	27	7	5	6	5	12	12
17	12.56	26155.92	5.89	2.07	0.75	17.14	30	3	9	7	7	17	10
23	15.24	28933.79	6.31	2.31	0.78	19.99	27	5	11	4	6	15	11
30	17.75	31118.72	6.62	2.51	0.81	22.46	24	2	12	4	4	16	6
47	22.07	34186.84	7.03	2.80	0.84	26.32	10	1	5	2	1	7	2
61	24.49	35608.77	7.21	2.93	0.85	28.29	25	6	8	8	3	16	9
65	25.05	35917.40	7.25	2.96	0.85	28.74	19	5	9	1	3	11	8

Apéndice 1. Continuación.

Tabla A2. Matriz L de las abundancias de las especies de abejas con más de cinco individuos presentes en los nueve sitios de estudio.

Especies	Edades los sitios									Total
	2	7	12	17	23	30	47	61	65	
<i>Ancyloscelis</i> sp. 1	0	4	0	0	0	9	0	1	0	14
<i>Antophora</i> sp. 1	0	0	0	1	0	9	0	0	0	10
<i>Apis mellifera</i>	3	8	16	4	17	9	4	1	0	62
<i>Augochlora</i> sp. 1	3	0	0	4	5	2	9	0	1	24
<i>Augochloropsis metallica</i>	0	1	0	0	3	0	1	0	0	5
<i>Centris</i> sp. 2	0	0	1	0	0	1	0	4	0	6
<i>Ceratina (Zadontomerus) nautlana</i>	8	0	0	1	18	11	1	0	0	39
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	1	0	4	1	0	0	0	0	0	6
<i>Heriades</i> sp. 1	23	0	10	1	1	5	0	3	0	43
<i>Lasioglossum</i> sp. 1	2	0	0	1	1	0	0	2	0	6
<i>Lithurge (Lithurgopsis) planifrons</i>	0	0	0	0	7	1	0	0	0	8
<i>Loxoptilus</i> sp. 1	2	4	0	0	1	0	0	0	0	7
<i>Megachile</i> sp. 4	5	0	0	0	1	4	0	1	0	11
<i>Melissoptila (Ptilomelissa) otomita</i>	2	0	1	0	0	3	0	0	0	6
<i>Neolarra</i> sp. 1	0	1	0	0	1	5	0	1	0	8
<i>Paratrigona guatemalensis</i>	1	2	3	3	1	3	1	3	17	34
<i>Scaptotrigona mexicana</i>	0	0	11	0	0	0	0	0	0	11
<i>Trigona acapulconis</i>	1	0	21	0	18	3	0	14	1	58
<i>Trigona fulviventris</i>	0	0	0	0	16	3	0	0	6	25
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) fimbriata</i>	1	0	2	1	0	0	0	0	2	6
<i>Xylocopa (Notoxylocopa) mexicanorum</i>	6	1	2	0	3	0	0	0	1	13
<i>Xylocopa (Notoxylocopa) tabbaniformis</i> <i>tabbaniformis</i>	1	0	2	0	2	1	1	2	1	10

Apéndice 1. Continuación.

Tabla A3. Matriz Q de los atributos de las especies de abejas.

Especie	Hábito social	Anidamiento	Tamaño (ln cm)
<i>Ancylloscelis</i> sp. 1	Solitaria	Suelo	1.8
<i>Antophora</i> sp. 1	Solitaria	Suelo	2.2
<i>Apis mellifera</i>	Eusocial	Aéreo	2.41
<i>Augochlora</i> sp. 1	Solitaria	Aéreo	1.98
<i>Augochloropsis metallica</i>	Parasocial	Suelo	2.12
<i>Centris</i> sp. 2	Solitaria	Suelo	2.72
<i>Ceratina (Zadontomerus) nautlana</i>	Parasocial	Aéreo	1.51
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	Parasocial	Suelo	2.1
<i>Heriades</i> sp. 1	Solitaria	Aéreo	1.71
<i>Lasioglossum</i> sp. 1	Parasocial	Suelo	1.63
<i>Lithurge (Lithurgopsis) planifrons</i>	Solitaria	Aéreo	2.42
<i>Loxoptilus</i> sp. 1	Solitaria	Suelo	2.23
<i>Megachile</i> sp. 4	Solitaria	Aéreo	2
<i>Melissoptila (Ptilomelissa) otomita</i>	Solitaria	Suelo	2.14
<i>Neolarra</i> sp. 1	Solitaria	Suelo	1.7
<i>Paratrigona guatemalensis</i>	Eusocial	Aéreo	1.41
<i>Scaptotrigona mexicana</i>	Eusocial	Aéreo	1.75
<i>Trigona acapulconis</i>	Eusocial	Aéreo	1.72
<i>Trigona fulviventris</i>	Eusocial	Aéreo	1.87
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) fimbriata</i>	Solitaria	Aéreo	3.44
<i>Xylocopa (Notoxylocopa) mexicanorum</i>	Solitaria	Aéreo	3.15
<i>Xylocopa (Notoxylocopa) tabbaniformis tabbaniformis</i>	Solitaria	Aéreo	2.82

Apéndice 2. Lista de las especies de abejas de la vegetación secundaria de Nizanda, Oaxaca.

Familia	Tribu	Especie
Andrenidae	Protandrenini	<i>Pseudopanurgus</i> sp. 1
Apidae	Apini	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758
	Anthophorini	<i>Anthophora</i> sp. 1
	Centridini	<i>Centris</i> sp. 1
		<i>Centris</i> sp. 2
		<i>Centris</i> sp. 3
		<i>Centris</i> sp. 4
		<i>Centris (Hemisiella) nitida</i> Smith, 1874
		<i>Epicharis (Hoplepicharis) lunulata</i> Mocsáry, 1898
	Emphorini	<i>Ancyloscelis</i> sp. 1
		<i>Diadasia</i> sp. 1
		<i>Diadasia</i> sp. 2
	Eucerini	<i>Loxoptilus</i> sp. 1
		<i>Melissodes</i> sp. 1
		<i>Melissodes</i> sp. 2
		<i>Melissoptila</i> sp. 1
		<i>Melissoptila (Ptilomelissa) otomita</i> Cresson, 1878
		<i>Svastra</i> sp. 1
		<i>Svastra (Epimelissodes) albocollaris</i> Cockerell, 1918
		<i>Tetraloniella</i> sp. 1
		<i>Tetraloniella</i> sp. 2
	Euglossini	<i>Euglossa</i> sp. 1
	Exomalopsisini	<i>Exomalopsis</i> sp. 1
<i>Exomalopsis</i> sp. 2		
Hexepeolini	<i>Hexepeolus</i> sp. 1	
Meliponini	<i>Paratrigona guatemalensis</i> Schwars, 1938	
	<i>Scaptotrigona mexicana</i> Guérin, 1844	

Apéndice 2. Continuación.

Familia	Tribu	Especie
	Meliponini	<i>Trigona acapulconis</i> Strand, 1919 <i>Trigona fulviventris</i> Guérin, 1844 <i>Trigonisca pipioli</i> Ayala, 1999
	Neolarrini	<i>Neolarra</i> sp. 1
	Tetrapedini	<i>Tetrapedia</i> sp. 1
	Xylocopini	<i>Ceratina</i> sp. 2 <i>Ceratina</i> sp. 3 <i>Ceratina (Zadontomerus) nautlana</i> Cockerell, 1897 <i>Xylocopa</i> sp. 1 <i>Xylocopa (Neoxylocopa) fimbriata</i> Fabricius, 1804 <i>Xylocopa (Notoxylocopa) mexicanorum</i> Cockerell, 1912 <i>Xylocopa (Notoxylocopa) tabbaniformis tabbaniformis</i> Smith, 1874 <i>Xylocopa (Schonnherria) muscaria</i> Fabricius, 1775
Colletidae	Paracolletini	<i>Eulonchopria</i> sp. 1
	Xeromelissini	<i>Chilicola</i> sp. 1
Halictidae	Augochlorini	<i>Augochlora</i> sp. 1 <i>Augochlora</i> sp. 2 <i>Augochlorella</i> sp. 1 <i>Augochlorella</i> sp. 2 <i>Augochlorella</i> sp. 3 <i>Augochloropsis metallica</i> Fabricius, 1793 <i>Caenaugochlora</i> sp. 1 <i>Pseudaugochlora</i> sp. 1 <i>Pseudaugochlora</i> sp. 2
	Halictini	<i>Lasioglossum</i> sp. 1 <i>Lasioglossum</i> sp. 2

Apéndice 2. Continuación.

Familia	Tribu	Especie
		<i>Lasioglossum</i> sp. 3
		<i>Lasioglossum</i> sp. 4
Megachilidae	Anthidini	<i>Anthidium (Anthidium) rodriguezii</i> Cockerell, 1912
		<i>Hypanthidium mexicanum</i> Cresson, 1878
		<i>Hypanthidium</i> sp. 1
	Lithurgini	<i>Lithurge (Lithurgopsis) planifrons</i> Friese 1908
	Megachilini	<i>Megachile</i> sp. 1
		<i>Megachile</i> sp. 2
		<i>Megachile</i> sp. 3
		<i>Megachile</i> sp. 4
		<i>Megachile</i> sp. 5
		<i>Megachile</i> sp. 6
		<i>Megachile (Chelostomoides) reflexa</i> Snelling, 1990
		<i>Megachile (Pseudocentron) prietana</i> Mitchell, 1930
		<i>Megachile (Sayapis) zaptlana</i> Cresson, 1878
	Osmiini	<i>Heriades</i> sp. 1

Apéndice 3. Número de individuos capturados en las nueve parcelas de vegetación secundaria agrupadas en las tres categorías sucesionales. Los cuadros de color verde son especies que ocurren en sólo una categoría, los de color amarillo especies presentes en dos categorías y los de color azul son las especies presentes en las tres categorías sucesionales.

Familia	Especie	Joven			Intermedia			Tardía			Total
		2	7	12	17	23	30	47	61	65	
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus</i> sp. 1	3			1						4
Colletidae	<i>Chilicola</i> sp. 1							2			2
	<i>Eulonchopria</i> sp. 1	4									4
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp. 1	3			4	5	2	9	1		24
	<i>Augochlora</i> sp. 2						1				1
	<i>Augochlorella</i> sp. 1							1			1
	<i>Augochlorella</i> sp. 2						1				1
	<i>Augochlorella</i> sp. 3	1									1
	<i>Augochloropsis metallica</i>	1			3			1			5
	<i>Caenaugochlora</i> sp. 1	1									1
	<i>Lasioglossum</i> sp. 1	2			1	1		2			6
	<i>Lasioglossum</i> sp. 2							1			1
	<i>Lasioglossum</i> sp. 3	1									1
	<i>Lasioglossum</i> sp. 4		1		1	1					3
	<i>Pseudaugochlora</i> sp. 1				1			1			2
	<i>Pseudaugochlora</i> sp. 2						1				1
	Megachilidae	<i>Anthidium (Anthidium) rodriguezii</i>	1								
<i>Heriades</i> sp. 1		23	10		1	1	5	3			43
<i>Hypanthidium mexicanum</i>						1					1
<i>Hypanthidium</i> sp. 1							1				1
<i>Lithurge (Lithurgopsis) planifrons</i>						7	1				8

Apéndice 3. Continuación.

Familia	Especie	Joven			Intermedia			Tardía			Total
		2	7	12	17	23	30	47	61	65	
	<i>Megachile</i> sp. 1	1									1
	<i>Megachile</i> sp. 2				1						1
	<i>Megachile</i> sp. 3			1	1						2
	<i>Megachile</i> sp. 4	5			1	4		1			11
	<i>Megachile</i> sp. 5			2	1						3
	<i>Megachile</i> sp. 6						1				1
	<i>Megachile (Chelostomoides) reflexa</i>				1						1
	<i>Megachile (Pseudocentron) prietana</i>	1									1
	<i>Megachile (Sayapis) zaptlana</i>	1									1
Apidae	<i>Ancyloscelis</i> sp. 1		4			9		1			14
	<i>Antophora</i> sp. 1				1	9					10
	<i>Apis mellifera</i>	3	8	16	4	17	9	4	1		62
	<i>Centris</i> sp. 1	1		1							2
	<i>Centris</i> sp. 2			1		1		4			6
	<i>Centris</i> sp. 3			1							1
	<i>Centris</i> sp. 4			1							1
	<i>Centris (Hemisiella) nítida</i>					1	2				3
	<i>Ceratina</i> sp. 2				1	1	1				3
	<i>Ceratina</i> sp. 3	1									1
	<i>Ceratina (Zadontomerus) nautlana</i>	8			1	18	11	1			39
	<i>Diadasia</i> sp. 1			1							1
	<i>Diadasia</i> sp. 2						1				1
	<i>Epicharis (Hoplepicharis) lunulata</i>	1									1
	<i>Euglossa</i> sp. 1				1	1					2
	<i>Exomalopsis</i> sp. 1	2									2
	<i>Exomalopsis</i> sp. 2	1		4	1						6
	<i>Hexepeolus</i> sp. 1					1					1

Apéndice 3. Continuación.

Familia	Especie	Joven			Intermedia			Tardía			Total
		2	7	12	17	23	30	47	61	65	
Apidae	<i>Loxoptilus</i> sp. 1	2	4		1						7
	<i>Melissodes</i> sp. 1	1									1
	<i>Melissodes</i> sp. 2				1						1
	<i>Melissoptila</i> sp. 1	1									1
	<i>Melissoptila (Ptilomelissa) otomita</i>	2		1			3				6
	<i>Neolarra</i> sp. 1		1			1	5		1		8
	<i>Paratrigona guatemalensis</i>	1	2	3	3	1	3	1	3	17	34
	<i>Scaptotrigona mexicana</i>			11							11
	<i>Svastra</i> sp. 1						1				1
	<i>Svastra (Epimelissodes) albocollaris</i>						1				1
	<i>Tetraloniella</i> sp. 1	1	1								2
	<i>Tetraloniella</i> sp. 2						1				1
	<i>Tetrapedia</i> sp. 1		1								1
	<i>Trigona acapulconis</i>	1		21		18	3		14	1	58
	<i>Trigona fulviventris</i>					16	3			6	25
	<i>Trigonisca pipioli</i>			2							2
	<i>Xylocopa</i> sp. 1		1						1		2
	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) fimbriata</i>	1		2		1				2	6
	<i>Xylocopa (Notoxylocopa) mexicanorum</i>	6	1	2			3			1	13
	<i>Xylocopa (Notoxylocopa) tabbaniformis tabbaniformis</i>	1		2			2	1	1	2	10
<i>Xylocopa (Schonnherria) muscaria</i>			2							2	
Total por edad		80	28	82	21	107	81	18	37	29	483
Total por categoría		190			209			84			483