



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN  
MATEMÁTICAS APLICADAS Y EN SISTEMAS**

Composición de Comunidades de Abejas de las  
Orquídeas (Tribu Euglossini) Estructuradas por  
Atrayentes Químicos en la Reserva de Los  
Tuxtlas, Veracruz, México: Una Aproximación de  
Análisis Multivariados Basados en Matrices de  
Distancia

**T E S I S I N A**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**Especialista en Estadística Aplicada**

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

**Ana Celeste Martínez Cervantes**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Natalia Ivalú Cacho González  
CIUDAD DE MÉXICO, 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN .....	3
I. TEMAS SELECTOS EN ANÁLISIS DE DISTANCIA: CONCEPTOS Y MÉTODOS....	4
<b>Distancia, Similitud y Disimilitud .....</b>	<b>4</b>
Distancias para datos binarios .....	5
Distancias para datos categóricos .....	5
Distancias para datos numéricos .....	7
Distancias para datos mixtos .....	8
<b>Análisis multivariados que utilizan matrices de distancia .....</b>	<b>9</b>
Escalamiento Multidimensional .....	9
Escalamiento Multidimensional Métrico (MDS) .....	9
Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) .....	12
Análisis de Similitudes (ANOSIM) .....	14
Análisis Permutacional Multivariado de Varianza (PERMANOVA) .....	15
II. MÉTODOS DE DISTANCIA PARA EL ESTUDIO DE COMUNIDADES EN BIOLOGÍA .....	18
Diversidad alfa .....	18
Diversidad beta .....	19
Diversidad gamma .....	19
<b>Ordenaciones en biología .....</b>	<b>20</b>
III. ESTUDIO DE CASO: COMUNIDADES DE ABEJAS (TRIBU EUGLOSSINI) ESTRUCTURADAS CON BASE EN ATRAYENTES QUÍMICOS EN LA RESERVA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO .....	22
<b>La Tribu Euglossini .....</b>	<b>22</b>
<b>Las esencias/atrayentes químicos y las abejas de las orquídeas .....</b>	<b>23</b>
<b>Distribución .....</b>	<b>25</b>
<b>Importancia de los euglosinos .....</b>	<b>26</b>
<b>Objetivos .....</b>	<b>28</b>
Objetivo general .....	28
Objetivos particulares .....	28
<b>Metodología .....</b>	<b>29</b>
Área de estudio .....	29
Colecta en campo .....	30
Análisis estadísticos .....	32

<b>Resultados</b> .....	<b>33</b>
Composición taxonómica.....	33
Estructura de comunidades de abejas con respecto a transecto .....	35
Estructura de comunidades de abejas con respecto al atrayente químico .....	39
Sitios de muestreo como unidad estructuradora de comunidades de abejas euglosinos en la Reserva de Los Tuxtlas.....	43
Preferencia química como agente estructurador de las comunidades de euglosinos en Los Tuxtlas .....	44
Comparación de métodos multivariados e importancia de usar varios estadísticos .....	47
<b>Conclusiones</b> .....	<b>48</b>
Literatura .....	50
ANEXOS.....	55
<b>I. Listado faunístico y cantidad de ejemplares recolectados</b> .....	<b>55</b>
<b>II. Matriz de datos</b> .....	<b>56</b>
<b>III. Matriz de datos por transecto</b> .....	<b>57</b>
<b>IV. Matriz de distancias de los transectos</b> .....	<b>57</b>
<b>V. Fórmulas del análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) de los transectos</b> .....	<b>58</b>
<b>VI. Matriz de datos de los atrayentes químicos</b> .....	<b>59</b>
<b>VII. Matriz de distancias de los atrayentes químicos</b> .....	<b>59</b>
<b>VIII. Fórmulas utilizadas en el análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) de los atrayentes químicos</b> .....	<b>60</b>

## INTRODUCCIÓN

Los métodos de distancia (o disimilitud) se basan en relacionar observaciones con base en sus diferencias, y usan estas distancias entre los objetos o individuos (y no las variables originales) como base para análisis estadísticos. Estos métodos se han convertido en una herramienta importante para el análisis de datos en diferentes campos de investigación en ciencias sociales y exactas, pues son adecuados para trabajar con múltiples variables, ya sean cuantitativas y/o cualitativas, para construir contrastes de hipótesis, estudiar propiedades de estimadores y realizar representaciones geométricas de los datos (Cuadras, 1989).

Existen varios métodos e índices para caracterizar distancias, cada uno con propiedades únicas, y la elección de los mismos está principalmente determinada por el tipo de datos a representar (Demey et al., 2011). Aunado a esto, existe una amplia gama de métodos que utilizan de distancias, entre los cuales se encuentran: escalamientos multidimensionales, análisis de conglomerados, análisis canónico de poblaciones (MANOVA), y análisis de similitudes (ANOSIM), entre otros.

En este trabajo haré: (i) una breve reseña de conceptos y métodos relevantes para el estudio de caso a presentar, (ii) una breve revisión de los métodos de distancia utilizados en el estudio de comunidades en biología, y (iii) mostraré la utilidad de algunos métodos de distancia para analizar datos en biología utilizando un enfoque de comunidades para analizar datos que ya existen sobre preferencia de abejas de las orquídeas hacia ciertos atrayentes químicos en la Reserva de los Tuxtlas, Veracruz, México.

# I. TEMAS SELECTOS EN ANÁLISIS DE DISTANCIA: CONCEPTOS Y MÉTODOS

## Distancia, Similitud y Disimilitud

La palabra distancia puede hacer referencia tanto a una métrica como a una semi-métrica. El concepto de métrica se generó para describir a aquello que pertenece o que guarda relación con el metro, que cumple con los siguientes axiomas (Manuel, 2011):

- |  |  |
|--|--|
| 1. $d_{(i,j)} \geq 0 \quad \forall i, j \in X$ | No son negativas   |
| 2. $d_{(i,j)} = d_{(j,i)}$                     | Propiedad simétrica  |
| 3. $d_{(i,i)} = 0$                             | La distancia entre un mismo punto es cero  |
| 4. $d_{(i,k)} = d_{(i,j)} + d_{(j,k)}$         | Propiedad de la desigualdad triangular, es decir, la longitud de un lado de un triángulo es menor que la suma de las longitudes de los otros dos lados |
| 5. $d_{(i,j)} = 0 \quad \text{si } i = j$      | La distancia es cero; si i es igual a j  |

La distancia será mayor mientras menor sea el valor del parecido entre los objetos o individuos y viceversa (Demey et al., 2011).

Cuando  $d_{(i,j)} = 0$ , no implica  $i=j$ ; o dicho de otra forma, no se cumple la propiedad cinco, se estará haciendo referencia a una semi-métrica.

Si, además, no se cumple la propiedad de la desigualdad triangular (propiedad cuatro), se tratará de una disimilitud o casi-métrica. En el caso de las disimilitudes, cuanto mayor sea el valor de una disimilitud, más diferentes son los objetos. Por el contrario, en las similitudes mientras más grande sea el valor, mayor es la similitud y se encuentran en el intervalo abierto cero a uno (0,1) al igual que las disimilitudes (Demey et al., 2011).

## Propiedades de las similitudes

$$-0 \leq s_{ij} \leq s_{ji} = 1$$

$$-s_{ij} = s_{ji}$$

### **Distancias para datos binarios**

Cuando una matriz de datos  $X$  se obtiene a partir de la observación de  $p$  atributos o caracteres cualitativos, éstos toman el valor 0 si la característica está ausente y el valor 1 si está presente. El grado de asociación ( $s_{ij}$ ) entre cualquier par de individuos  $i$  y  $j$ , puede ser calculado a partir de las frecuencias, siendo:

$a$  = número de variables con respuesta 1 en ambos individuos

$b$  = número de variables con respuesta 0 en el individuo  $i$  y con respuesta 1 en el individuo  $j$

$c$  = número de variables con respuesta 1 en el individuo  $i$  y con respuesta 0 en el individuo  $j$

$d$  = número de variables con respuesta 0 en ambos individuos

Es posible representar la relación entre los individuos con una matriz de similitudes  $S = (s_{ij})_{n \times n}$ , para lo cual es necesario seleccionar una medida de similitud. Se han propuesto diversas medidas de similitud (Demey *et al.*, 2011); entre las más famosas se encuentran Jaccard, Rusell y Rao; y Sørensen y Sokal.

### **Distancias para datos categóricos**

Cuando la matriz  $X$  es de variables categóricas nominales, el grado de asociación entre un par de individuos puede calcularse codificando, para cada variable, multiestados excluyentes  $0, 1, 2 \dots k$ , y posteriormente medirse a través de la expansión del emparejamiento simple (Gower, 1985).

$$C_{ij} = \frac{\text{número de caracteres en que coinciden}}{\text{total de caracteres}}$$

Las variables ordinales pueden considerarse como variables cuantitativas, y dependiendo de si son equidistantes o no, es posible utilizar una asignación numérica que represente la relación entre las categorías (Demey *et al.*, 2011).

## Índice Bray-Curtis

El índice Bray-Curtis es utilizado para cuantificar la diferencia de composición entre dos sitios, según los recuentos en cada sitio (Bray & Curtis, 1957; Herrera Moreno, 2000). En biología, es uno de los índices más utilizados, y básicamente es la diferencia total en la abundancia de especies entre dos sitios, dividido para la abundancia total en cada sitio; y es utilizado frecuentemente para hacer estudios de estructura de comunidades.

Una de sus ventajas es que puede expresarse como similitud y disimilitud (Herrera Moreno, 2000). A continuación se muestra como se utiliza en ambos casos:

-Similitud entre la muestra  $j$  y la muestra  $k$ :

$$S_{jk} = \frac{2 \sum_{i=1}^n \min(X_{ij}, X_{ik})}{\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde  $X_{ij}$  es el número de individuos de la especie  $i$  en la muestra  $j$ ;  $X_{ik}$  es el número de individuos de la especie  $i$  en la muestra  $k$ ; y  $n$  es el total de especies.

-Disimilitud entre la muestra  $j$  y la muestra  $k$ :

$$D_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^n (x_{ij} + x_{ik})}$$

donde  $X_{ij}$  es el número de individuos de la especie  $i$  en la muestra  $j$ ;  $X_{ik}$  es el número de individuos de la especie  $i$  en la muestra  $k$ ; y  $n$  es el total de especies.

El índice de Bray-Curtis se encuentra acotado entre 0 y 1; en el caso de que la similitud tome el valor de 1 significa que los dos sitios tienen la misma composición, es decir, comparten las mismas especies. Por el contrario, si toma el valor de 0 significa que los dos sitios no comparten ninguna especie. Para la disimilitud sólo cambia el sentido de los límites, es decir, 1 es que no comparten especies, mientras que 0 es que tienen las mismas especies (Bloom, 1981; Bray & Curtis, 1957). La disimilitud puede convertirse en una similitud usando la fórmula:  $1 - D_{jk}$

Bray-Curtis ignora casos en los que una especie está ausente en ambas comunidades, está influenciado por las especies abundantes, y las especies

raras tienen poca influencia sobre el coeficiente, es decir, trata a las especies comunes y raras con pesos relativamente similares (Espinosa, 2016). Sin embargo, es una opción menos sesgada que la distancia euclidiana, pues a diferencia de ésta donde las diferencias son elevadas al cuadrado, Bray-Curtis utiliza diferencias absolutas que son posteriormente divididas entre la sumatoria de las sumas individuales (Espinosa, 2016).

### Distancias para datos numéricos

La distancia euclidiana es la más conocida y de mayor uso en la mayoría de los análisis multivariados basados en distancias.

Sean  $x'_i = (x_{i1}, \dots, x_{ip})$ ,  $x'_p = (x_{j1}, \dots, x_{jp})$  las observaciones de dos objetos o individuos. La distancia euclidiana  $d_{(i,j)}$  está definida como:

$$d_{(i,j)} = \sqrt{\sum_{p=1}^n (x_{ip} - x_{jp})^2}$$

Si bien, la distancia euclidiana es ampliamente utilizada, es importante tener presente varios de sus inconvenientes: no está acotada, es sensible a cambios de escalas y asume que las variables son independientes, es decir, que no están correlacionadas (Cuadras, 2007; Demey et al., 2011).

Otro ejemplo de distancia para datos numéricos es la distancia de Manhattan o city-block, la cual se calcula como la suma de las diferencias absolutas entre unidades para cada variable. Esta medida es menos sensible a datos aberrantes que la euclidiana o valores muy grandes o (Cain & Harrison, 1958; Demey et al., 2011; Gower, 1971). Las distancias derivadas de la Manhattan son la de Bray-Curtis (1957) y la de Canberra (Demey et al., 2011; Lance & Williams, 1966).

Sean  $x'_i = (x_{i1}, \dots, x_{ip})$ ,  $x'_p = (x_{j1}, \dots, x_{jp})$  las observaciones de dos objetos o individuos. La distancia de Manhattan se representa como:

$$d_{(i,j)} = \sum_{p=1}^n |x_{ip} - x_{jp}|$$

### Distancias para datos mixtos

Para un conjunto de individuos u objetos donde se tiene registradas tanto variables numéricas como categóricas, se dice que se tienen datos mixtos. Entonces, la distancia entre individuos puede ser medida a través del índice de Gower (1971).

$$S_{ij} = \frac{\sum_{h=1}^{p_1} \left( 1 - \frac{|x_{ih} - x_{jh}|}{G_h} \right) + a + \alpha}{p_1 + (p_2 - d) + p_3}$$

donde:

$p_1$ : es el número de variables cuantitativas continuas

$p_2$ : es el número de variables binarias

$p_3$ : es el número de variables cualitativas

$a$ : es el número de coincidencias (1, 1) en las variables binarias

$d$ : es el número de coincidencias (0, 0) en las variables binarias

$\alpha$ : es el número de coincidencias en las variables cualitativas

$G_h$ : es el rango de la h-ésima variable cuantitativa

## Análisis multivariados que utilizan matrices de distancia

### Escalamiento Multidimensional

Es un método de ordenamiento espacial que permite visualizar de manera gráfica un conjunto de datos a partir de una matriz de distancias o similitudes entre los individuos u objetos (Guerrero & Ramírez, 2012). El escalamiento multidimensional se divide en: métrico y no métrico.

### Escalamiento Multidimensional Métrico (MDS)

El escalamiento multidimensional métrico, también conocido como análisis de coordenadas principales, se basa en el supuesto de que la relación entre las proximidades y las distancias son de tipo lineal (Guerrero & Ramírez, 2012). Las matrices de disimilitud no tienen una representación euclidiana exacta, lo cual hace necesario obtener una representación aproximada de dimensión más reducida (Baillo & Grané, 2008). El procedimiento consiste en transformar la matriz de proximidades en una matriz de distancias, de tal forma que se cumplan los tres axiomas de la distancia euclidiana (no negatividad, propiedad simétrica y propiedad de la desigualdad triangular).

Sea  $D$  una matriz de distancias euclidianas, tal que para cada distancia, se cumple que  $d_{ij} = d_{ji} = d_{(i,j)} \geq d_{ii}$ . Existen  $n$  puntos (matriz  $X$ )  $x_1, \dots, x_n \in \mathbb{R}^p$  del espacio euclidiano, que verifica que las distancias entre los  $x_i$  son iguales a los elementos correspondientes de la matriz  $D$ . El escalamiento multidimensional métrico trata de encontrar la matriz  $X$  más adecuada a partir de la matriz de distancias.

Para Baillo y Grané (2008), el algoritmo de obtención de las coordenadas se puede resumir en cuatro pasos:

1. Calcular la matriz de cuadrados de distancias  $D^{(2)}$

$$D^{(2)} = \sum_{k=1}^n (x_{ik} - x_{jk})^2 = (x_i - x_j)'(x_i - x_j)$$

donde, la representación euclidiana exacta en dimensión  $p \geq 0$  es un conjunto de  $n$  puntos  $x_1, \dots, x_n$  del espacio euclidiano  $\mathbb{R}_p$

2. Construir la matriz  $B$  que cumpla con el siguiente teorema:

*Teorema. La matriz de distancias  $D$  tiene una representación euclidiana de dimensión  $p \leq n - 1$  si, y sólo si, la matriz:*

$$B = -\frac{1}{2}HD^{(2)}H$$

*Es semidefinida positiva con  $p = \text{rango}(B)$ . Donde  $D^{(2)}$  denota la matriz de cuadrados de distancias y  $H$  la matriz de centrado ( $H = I - \frac{1}{n}1(1')$ ; donde  $I$  es la matriz identidad de dimensión  $n$ ,  $1$  un vector de columna que sólo contiene al número 1 y de dimensión  $n$ ).*

3. Diagonalizar la matriz  $B$ . Como la matriz  $B$  es semidefinida positiva, se puede descomponer de la siguiente manera:  $B = U\Delta U' = XX'$ .

4. Obtener las coordenadas principales ( $X$ ), a partir de la matriz  $B$

$$X = U\Lambda^{1/2}$$

donde:  $\Lambda$  es la matriz diagonal que contiene los autovalores o eigenvalores ( $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_p > \lambda_{p+1} = \lambda_1 = 0$ ) de  $B$ ; y  $U$  es una matriz  $n \times p$  ortogonal cuyas columnas son los autovectores de  $B$ .

Las  $n$  filas de la matriz  $X$  son las coordenadas de los individuos cuya matriz de distancias es  $D$ . La variabilidad total de  $X$  para dos dimensiones está dada a partir de los autovalores de la matriz  $B$  por:

$$P_2 = \frac{\lambda_1 + \lambda_2}{\sum_{i=1}^p \lambda_i}$$

Los cuatro pasos para obtener las coordenadas pueden resumirse en la siguiente figura:



**Figura 1.** Resumen del procedimiento en el escalamiento multidimensional métrico. Tomado de: (Guerrero & Ramírez, 2012).

Para obtener la bondad de ajuste del MDS se tienen las siguientes medidas:

- Bondad de ajuste o Goodness of fit (GOF), se trata de reducir a  $m$  dimensiones y dividir entre el total de las dimensiones  $n$ ; para ser aceptable debe tener al menos un valor de 0.8:

$$GOF = \frac{\sum_{i=1}^m \lambda_i}{\sum_{i=1}^n \lambda_i}$$

### Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS)

El escalamiento multidimensional no métrico sólo presupone una relación monótona creciente entre las proximidades y las distancias, pero no asume una relación lineal, entre ambas (Guerrero & Ramírez, 2012). Esto se debe a que el NMDS sólo toma en cuenta la información referente al orden entre las disimilitudes y no su magnitud (McCune & Grace, 2002; Peña, 2002; Guerrero & Ramírez, 2012).

El procedimiento para realizar un NMDS consiste en primero calcular unas coordenadas iniciales, por ejemplo aplicando el escalado métrico a la matriz de disimilitudes. Posteriormente, a partir de tales coordenadas iniciales, se calcula una matriz de distancias con base en disparidades ( $\hat{d}_{ij}$ ) aplicando una transformación a las distancias. En un análisis de NMDS es importante que la transformación que se aplica a las distancias mantenga la misma ordenación que las disimilitudes (Guerrero & Ramírez, 2012).

$$\hat{d}_{ij} = f(d_{ij})$$

donde  $\hat{d}_{ij}$  son las disparidades;  $d_{ij}$  son las disimilitudes

Si las disparidades y disimilitudes mantuvieran el mismo orden, de menor a mayor, las disparidades serían iguales a las distancias. Y en ese caso las coordenadas iniciales obtenidas al principio serían la solución.

Existen varias formas de obtener la medida de bondad de ajuste de la solución resultante (Guerrero & Ramírez, 2012). Una de ellas es el "Stress" (S), el cual se calcula de la siguiente forma:

-Stress:

$$S = \sqrt{\frac{\sum_{i < j} (\hat{d}_{ij} - d_{ij})^2}{\sum_{i < j} d_{ij}^2}}$$

donde  $\hat{d}_{ij}$  son las disparidades;  $d_{ij}$  son las disimilitudes

$$0 \leq S \leq 1.$$

Si  $S \leq 0.01$  la solución es muy buena  
si  $0.01 < S \leq 0.05$  la solución es buena  
si  $0.05 < S \leq 0.1$  la solución es aceptable

Otra medida de bondad de ajuste es “S-Stress” (SS):

$$SS = \sqrt{\frac{\sum_{i < j} (\hat{d}_{ij}^2 - d_{ij}^2)^4}{\sum_{i < j} d_{ij}^4}}$$

Donde  $\hat{d}_{ij}$  son las disparidades;  $d_{ij}$  son las disimilitudes.

$$0 \leq SS \leq 1.$$

Valores cercanos a 0 indican un buen ajuste, y valores cercanos a 1 un mal ajuste.

También está el RSQ, el cual es el coeficiente de correlación al cuadrado entre las distancias y las disparidades. Si  $RSQ \geq 0.6$  el ajuste es aceptable.

Y finalmente está el Diagrama de Sheppard, este consiste en hacer una gráfica con los puntos  $(\hat{d}_{ij}, d_{ij})$ . La representación es buena si se forma una curva creciente, lo cual significa que la preordenación se está conservando.

### **Análisis de Similitudes (ANOSIM)**

Es un análisis no paramétrico que se utiliza para detectar diferencias en la composición de las comunidades entre dos o más grupos. El ANOSIM se emplea para evaluar la hipótesis nula: *las similitudes dentro de sitios son menores o iguales a las similitudes entre sitios.*

Partiendo de la matriz de distancias, la prueba calcula el estadístico  $R$ , el cual se basa en la diferencia de rangos medios entre los grupos ( $r_b$ ) y dentro de los grupos ( $r_w$ ) (Clarke, 1993):

$$R = \frac{\bar{r}_b - \bar{r}_w}{\frac{1}{4}[n(n-1)]}$$

donde  $r_b$  es la media del rango entre grupos, es decir, de pares de muestras que se originan en sitios diferentes,  $r_w$  es la media dentro de los grupos, (es decir, entre muestras dentro de cada uno de los sitios), y  $n$  es el número de muestras.

El valor de  $R$  está acotado en el intervalo  $(-1,1)$ , donde los números positivos sugieren más similitud dentro de los sitios que entre sitios (es decir, que los sitios son distintos); valores cercanos a cero indican que no hay diferencias entre las similitudes dentro de los sitios, es decir, que los sitios son indistinguibles; y los valores negativos sugieren una mayor similitud entre los sitios que dentro de los sitios, lo cual puede aumentar la posibilidad de una asignación incorrecta de muestras a los sitios (Clarke, 1993).

La significancia de la prueba observada se realiza con permutaciones del vector de agrupación para obtener la distribución empírica de  $R$  bajo el modelo nulo, es decir, el estadístico  $R$  se compara con un conjunto de valores  $R'$  que se logran mediante la combinación aleatoria de los datos. El valor de  $p$  para el estadístico  $R$  real consiste en el porcentaje de veces que el  $R$  real superó las permutaciones derivadas de los valores  $R'$  (Clarke, 1993).

A continuación, se presenta un ejemplo de como funciona el análisis de similitudes:

Primero se obtiene la matriz de distancias

	Muestra 1	Muestra 1	Muestra 2	Muestra 2
Muestra 1	0			
Muestra 1	0.21	0		
Muestra 2	0.52	0.67	0	
Muestra 2	0.33	0.25	0.46	0

Posteriormente, se asignan rangos. La disimilitud con menor valor se le asigna el 1; y así sucesivamente.

	Muestra 1	Muestra 1	Muestra 2	Muestra 2
Muestra 1	0			
Muestra 1	1	0		
Muestra 2	5	6	0	
Muestra 2	3	2	4	0

Se calcula el rango medio de las disimilitudes, entre los grupos ( $r_b$ ) y dentro de los grupos ( $r_w$ )

$$\bar{r}_b = \frac{1 + 4}{2} = \frac{5}{2} = 2.5$$

$$\bar{r}_w = \frac{5 + 6 + 3 + 2}{4} = \frac{16}{4} = 4$$

Y finalmente se calcula el estadístico  $R$

$$R = \frac{2.5 - 4}{\frac{1}{4}[4(4 - 1)]} = \frac{-1.5}{3} = -0.5$$

Para la significancia de la prueba, se realiza una permutación dentro de los grupos y se recalcula el rango medio y se obtiene un estadístico  $R^*$

### **Análisis Permutacional Multivariado de Varianza (PERMANOVA)**

Es una prueba estadística multivariada no paramétrica, utilizada comúnmente en estudios ecológicos (Anderson, 2001). Consiste en comparar grupos de objetos poniendo a prueba la hipótesis nula de que los centroides y la dispersión de los grupos, según lo definido por el espacio de medida, son equivalentes para todos los grupos (Anderson, 2001).

Los pasos para la realización de un PERMANOVA se pueden resumir según Vicente (2018) en:

- Cálculo de la matriz de distancias.
- Cálculo de la *pseudo-F*, a partir de la suma de cuadrados medios de las distancias entre y dentro de los grupos.
- Permutaciones de los individuos para aproximar la distribución del estadístico bajo la hipótesis nula.
- Cálculo del valor de  $p$

En el caso del PERMANOVA de una vía (Anderson, 2001; Vicente, 2018), utilizado en el presente trabajo (ver Capítulo III), se comienza con una matriz de distancias  $d_{ij}$  a partir de la cual se obtiene la matriz de distancias al cuadrado  $d_{ij}^2$  y se determina la suma total de cuadrados:

$$SS_T = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n d_{ij}^2$$

donde  $n$  es el número total de objetos.

Posteriormente se determina la suma de cuadrados dentro de los grupos, se calcula la suma de cuadrados de las distancias al centroide de cada uno y se suman todas según la siguiente expresión:

$$SS_W = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n d_{ij}^2 \epsilon_{ij}$$

donde  $\epsilon_{ij}$  es 1 si la observación  $i$  y la observación  $j$  están en el mismo grupo; de lo contrario, toma el valor de cero.

La suma de cuadrados entre grupos ( $SS_A$ ) se puede calcular como la diferencia entre la suma de cuadrados total ( $SS_T$ ) y dentro de los grupos ( $SS_W$ ):

$$SS_A = SS_T - SS_W$$

Finalmente se calcula una pseudo-estadística  $F$ :

$$F = \frac{SS_A/p - 1}{SS_W/n - p}$$

donde  $p$  es el número de grupos y  $n$  es el total de objetos.

El valor de significancia del análisis se calcula con base en permutaciones de los datos. Para cada permutación realizada se calcula un estadístico de  $F'$  y luego se calcula  $p$  mediante:

$$p = \frac{\text{No. de } F' \geq F}{\text{No. total de } F'}$$

o

$$p = \frac{\text{No. de } F' \geq F + 1}{\text{No. total de } F' + 1}$$

Debido a que el número de permutaciones posibles es impracticable, suele seleccionarse aleatoriamente un conjunto grande de permutaciones (Vicente, 2018).

## II. MÉTODOS DE DISTANCIA PARA EL ESTUDIO DE COMUNIDADES EN BIOLOGÍA

La diversidad biológica o biodiversidad es la variabilidad entre los organismos (United Nations Environment Programme, 1992). Esta contempla, además del número de especies existentes, diferentes escalas: desde la variación genética en individuos y poblaciones hasta la diversidad de ecosistemas y biomas (United Nations Environment Programme, 1992; Moreno, 2001; Martínez-Meyer et al., 2014).

La medición de la diversidad ha sido un tema de debate por mucho tiempo. Cualquier intento de medir la biodiversidad rápidamente se encuentra con el problema de que es un concepto multidimensional (Purvis & Hector, 2000); ya que las comunidades no se encuentran aisladas y existen muchas variables que la pueden explicar. Con el fin de poder facilitar el estudio de la biodiversidad, Whittaker (1960) propuso tres niveles de biodiversidad: alfa, beta y gamma. A continuación, describiré estos tres niveles de biodiversidad, pero cabe señalar que cada una de ellos puede ser calculada de varias maneras (McCune & Grace, 2002), y se relacionan entre sí mediante las siguientes propiedades:

- Alfa y beta, son medidas independientes
- Gamma debe estar determinado por alfa y beta
- Alfa nunca puede ser mayor que gamma

### **Diversidad alfa**

Es la diversidad de especies promedio en una muestra individual (McCune & Grace, 2002). Cabe mencionar que la escala espacial no está vinculada a esta definición (Whittaker et al., 2001). Para calcular este tipo de diversidad usualmente se ocupa la riqueza de especies, el índice de Simpson o el índice de Shannon (Moreno, 2001).

Riqueza de especies: es el número de especies presentes en la comunidad local.

Índice de Simpson: expresa la probabilidad de extraer de la comunidad dos individuos al azar que sean de la misma especie.

Índice de Shannon ( $H'$ ): este índice se basa en la teoría de la información, considera tanto la riqueza en especies como su abundancia. Es uno de los índices más utilizados para cuantificar la biodiversidad específica (Pla, 2006).

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

donde  $S$  es la riqueza de especies, y  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie  $i$  respecto al total de individuos (abundancia relativa).

### **Diversidad beta**

Mide la cantidad de variación composicional en una muestra; también se le considera como el recambio (diferencia) de especies de una localidad a otra (McCune & Grace, 2002; Sonco, 2013). Existen muchos conceptos y formas de medir la diversidad beta, pero muchos de estos conceptos tienen similitudes (Koleff, 2005). El tipo de análisis donde es utilizada la diversidad beta generalmente es para evaluar aspectos como los cambios en la composición de especies en gradientes espaciales o ambientales; conocer el grado de similitud entre muestras, e identificar los límites biogeográficos o patrones de zonas de transición y sus implicaciones para la conservación de la planeación (Koleff, 2005).

Existen varios índices para documentar diversidad beta, pueden evaluarse con base en coeficientes de similitud, de disimilitud, o de distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (presencia-ausencia) o cuantitativos (abundancia proporcional, densidad, cobertura) (Moreno, 2001). Las razones para usar un índice en particular no son claras hasta ahora (Koleff, 2005), aunque generalmente depende del tipo de datos que se tiene: cuantitativos o cualitativos. Entre las más famosas están Jaccard, Rusell y Rao; y Sørensen y Sokal y Bray-Curtis.

### **Diversidad gamma**

Es la diversidad total de las muestras, generalmente se ocupa a nivel “paisaje” y se construye con base en la diversidad alfa y la diversidad beta (McCune & Grace, 2002, Sonco, 2013). La diversidad gamma no puede ser usada en forma teórica debido a que nunca se sabe el número real de especies de un paisaje, pero es auxiliar en la comparación de grupos de especies dentro de un área (McCune & Grace, 2002).

## Ordenaciones en biología

La ordenación es organizar elementos de la misma escala a lo largo de un eje o varios ejes, cada eje es una dimensión. La ordenación se utiliza de manera muy frecuente en la biología para descubrir y describir patrones, realizar pruebas de hipótesis y reducir la complejidad de los datos; con el fin de comprender, visualizar y facilitar la interpretación de los resultados. En ecología, los métodos de ordenación han sido importantes para seleccionar factores importantes, revelar patrones y sugerir procesos (McCune & Grace, 2002). Autores como McCune y Grace (2002) han presentado métodos dependiendo del problema ecológico a resolver. Por ejemplo, cuando lo que se busca es medir las distancias de dos muestras en un espacio multidimensional ellos recomiendan el uso de la distancias de Sorensen/Bray-Curtis; para pruebas de hipótesis univariadas (de una vía) se recomienda un prueba de procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP) y para ordenaciones, escalamientos no métricos. Si bien estas soluciones fueron propuestas a partir de observar que usualmente se ocupan modelos lineales no apropiados para los datos que se tienen, es importante recordar que éstas no son las únicas soluciones. A continuación se presentan, en una línea de tiempo, algunos métodos de ordenación y cuándo fueron ocupados por primera vez en ecología (Fig. 2) y algunos ejemplos (Cuadro 1).

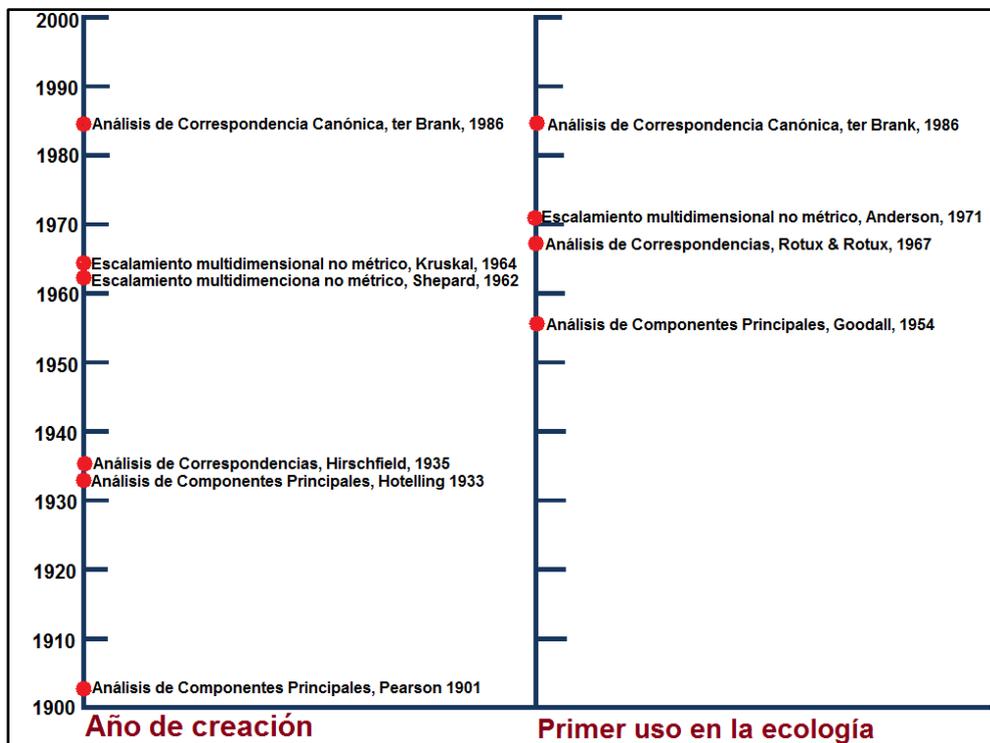


Figura 2. Línea del tiempo de algunos métodos de ordenación ocupados en la ecología. Modificado de McCune y Grace, 2002.

**Cuadro 1.** Ejemplos de métodos de ordenación ocupados en la ecología (Martinez Wilches, 1995; McCune & Grace, 2002).

Tipo de estudio	Algunos ejemplos
análisis de comunidades	<ul style="list-style-type: none"> <li>-diversidad de especies</li> <li>-composición de organismos</li> <li>-factores ambientales que afectan a las especies</li> <li>-estructura a través del tiempo</li> </ul>
nicho-espacio	<ul style="list-style-type: none"> <li>-recursos utilizados por las especies</li> <li>-interacciones</li> <li>-óptimos ambientales (límites y respuestas)</li> <li>-características fisicoquímicas de los recursos</li> <li>-hábitats</li> </ul>
conducta	<ul style="list-style-type: none"> <li>-actividades</li> <li>-respuesta a estímulos</li> </ul>
taxonomía y sistemática	<ul style="list-style-type: none"> <li>-caracteres morfológicos</li> <li>-caracteres moleculares</li> <li>-relaciones de parentesco</li> </ul>
funcional	<ul style="list-style-type: none"> <li>-ciclos de vida</li> <li>-morfometría o comparaciones morfológicas</li> <li>-funciones ecológicas</li> </ul>
biología molecular y genética	<ul style="list-style-type: none"> <li>-determinar variabilidad</li> <li>-estructura genética de individuos y poblaciones</li> <li>-marcadores moleculares</li> </ul>

### III. ESTUDIO DE CASO: COMUNIDADES DE ABEJAS (TRIBU EUGLOSSINI) ESTRUCTURADAS CON BASE EN ATRAYENTES QUÍMICOS EN LA RESERVA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

#### La Tribu Euglossini

Los euglosinos o abejas de las orquídeas se caracterizan por tener una glossa (lengua) alargada, una coloración llamativa, y la presencia de una serie de peines en el ala posterior (trasera) en lugar del lóbulo jugal (Michener, 2007). En el mundo se han reportado 240 especies, divididas en cinco géneros (Fig. 3) (Roubik & Hanson, 2004):

-*Eufriesea*. Son abejas relativamente grandes (1.3-2.6 cm), aunque más pequeñas que las del género *Eulaema*. Se caracterizan por ser altamente estacionales. Presentan colores metálicos en cabeza, mientras que el tórax suele ser bastante oscuro con tonalidades metálicas al frente.

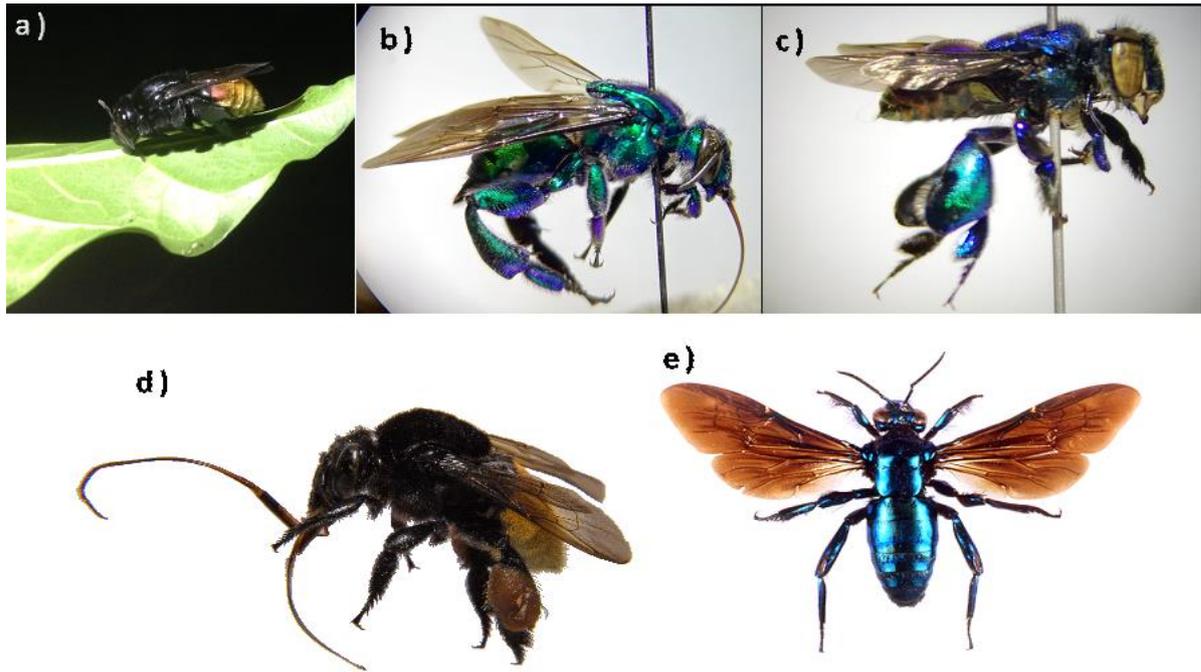
-*Euglossa*. Abejas pequeñas (0.9 a 1.9 cm) en relación con los otros géneros, de colores metálicos. Es el género con mayor riqueza de la Tribu.

-*Eulaema*. Abejas grandes (1.8 a 3.1 cm) de color negro con amarillo y/o naranja; es el único género de euglosinos que no presenta una coloración metálica.

-*Exaerete*. Abejas grandes (2 a 2.5 cm) con colores metálicos en el cuerpo y alas con tonalidades negras. Se caracterizan por ser cleptoparásitas de los géneros *Eufriesea* y *Eulaema*, es decir, se comen o matan al huevo de los hospederos y ponen su propio huevo en la celdilla de los hospederos.

-*Aglae*. Género monotípico que se encuentra en el Amazonas en Brasil (Roubik 2004). También es cleptoparásito. Es una abeja larga (25 mm) y delgada, de coloración azul grisácea.

Los euglosinos poseen alta capacidad de vuelo ya que pueden recorrer distancias muy grandes, se ha observado que durante un viaje pueden volar 23 km, aunque se han encontrado abejas que recorren hasta 95 km (Pokorny et al., 2015). Numerosas observaciones dan cuenta de que las abejas recorren largas distancias sobre los humedales y que las especies de gran tamaño, como los géneros *Eulaema*, *Eufriesea* y *Exaerete*, pueden volar distancias considerables dentro de las áreas forestales continuas y entre los fragmentos de bosque, así como a través de grandes cuerpos de agua (Janzen, 1971; Kroodsma, 1975).



**Figura 3.** Especies de los géneros de la Tribu Euglossini. a) *Eufriesea mexicana*; b) *Exaerete smaragdina*; c) *Euglossa mixta*; d) *Eulaema polychroma* (fotografía de Francisco J. Martínez); e) *Aglae caerulea* (fotografía de Bárbara Strnadova, <http://www.godofinsects.com>)

Las hembras visitan principalmente las flores buscando polen como alimento para sus crías; y tanto hembras como machos visitan las flores para obtener néctar, que es su fuente de alimento (Ramírez et al, 2002; Roubik & Hanson, 2004). Las hembras de euglosinos son generalistas, es decir, visitan una amplia gama de plantas buscando su recurso y tienden a visitar flores utilizadas por abejas grandes y que también son visitadas por otros insectos. Las principales familias de plantas visitadas por los euglosinos son: Apocynaceae, Costaceae, Marantaceae, Bignoniaceae, Rubiaceae, Gesneriaceae, Lecythidaceae y Polygalaceae, entre otras (Roubik & Hanson, 2004). Su papel global como polinizadores de plantas neotropicales es importante, ya que visitan más de 60 familias de plantas (Rocha-Filho et al., 2012; Roubik & Hanson, 2004), de las cuales algunas son de importancia económica (Dressler, 1982).

#### **Las esencias/atrayentes químicos y las abejas de las orquídeas**

Los machos de euglosinos, además de recolectar néctar, recolectan compuestos aromáticos o químicos asociados a las flores, sin embargo, no dependen de forma única de las flores para la recolección del recurso aromático (Fig. 4), ya que también pueden obtenerlo de sustratos como

hongos, madera en descomposición, raíces expuestas y heces de mamíferos (Ramírez et al., 2002; Roubik & Hanson, 2004).



**Figura 4.** Macho de *Euglossa obrima* recolectando compuestos aromáticos sobre una orquídea.

Las flores de la mayoría de las orquídeas que visitan los euglosinos no producen néctar, pero, sí compuestos aromáticos que son la única recompensa para los euglosinos que las polinizan. Estos compuestos son producidos por los osmóforos, que son estructuras especializadas que se localizan en la superficie de la flor (Bembé, 2004; Parra-H et al., 2016). Cabe mencionar que existen otros grupos de orquídeas que ofrecen néctar pero no fragancias, por lo que se les excluye del síndrome de polinización euglosina (Roubik & Hanson, 2004). Los machos euglosinos en conjunto, son responsables de polinizar entre 600 y 700 especies de orquídeas neotropicales de las subtribus Catasetinae, Dichaeinae, Stanhopeinae, Zygopetalinae y algunos géneros dentro de Oncidiinae y Cyrtopodiinae ( Williams, 1982; Ramírez et al., 2002).

Para obtener el compuesto aromático de las flores, los machos solubilizan los compuestos aromáticos a través de una sustancia lipídica, producida por glándulas en su cabeza, después, usan las patas delanteras para raspar la superficie de la orquídea, donde están los osmóforos. Posteriormente, revolotean para llevar el compuesto a las tibias medias de las patas, y lo llevan a guardar en una cavidad ensanchada con una hendidura localizada en la tibia posterior (Eltz et al., 2005; Roubik & Hanson, 2004). Durante este proceso, la

planta adhiere un polinario al cuerpo de la abeja macho y cuando éste llega a la siguiente flor, las polinias se despegan y se adhieren al estigma.

Los compuestos aromáticos fueron descubiertos a principios de los 60's (López, 1963; Roubik & Hanson, 2004). Para finales de los 60's se había identificado que estos compuestos están formados principalmente por sesquiterpenos y derivados de los mismos (Dodson et al., 1969). Varios autores han elaborado listas de estos compuestos, mismos que se han utilizado como para atraer a las abejas. Roubik y Hanson (2004) hicieron una compilación de casi 50 compuestos aromáticos, señalando las esencias más efectivas y las especies de euglosinos que se han encontrado usando los diferentes compuestos como "anzuelos químicos". Al hacer más sencilla la colecta de ejemplares de euglosinos, este conocimiento ha facilitado varias investigaciones; sin embargo, muy pocos trabajos han documentado de manera cuantitativa el poder de atracción de las esencias (McCravy et al, 2017).

### **Distribución**

Los euglosinos se distribuyen principalmente en la región neotropical del continente americano, desde México hasta el norte de Argentina (Roubik & Hanson, 2004); algunas especies han sido registrada en al norte de México y sur de los Estados Unidos ( Minckley & Reyes, 1996; Skov & Wiley, 2005; Eltz et al., 2011; Falcón-Brindis et al., 2018).

La distribución de las especies de euglosinos está determinada por diversos factores, incluidos el clima y la vegetación así como sitios de anidamiento, la disponibilidad de néctar y recurso aromático y, en el caso de los cleptoparásitos, la presencia de abejas hospederas (Rosenzweig, 1995; Wcislo & Cane, 1996; Roubik & Hanson, 2004).

Varios autores han discutido sobre los patrones biogeográficos de las abejas euglosinas (J.M.F. Camargo, 1996; João M F Camargo & Pedro, 2003; Kimsey, 1992; Michener, 1979, 2007; Roubik & Hanson, 2004); sin embargo, el conocimiento sobre su distribución es aún limitado por la falta de estudios de campo (Roubik & Hanson, 2004). Lo que sabemos sobre las comunidades de euglosinos es que las comunidades más ricas consisten de aproximadamente 50 especies y que una sola especie puede comprender cerca del 25% de las abejas locales (Roubik & Hanson, 2004).

### **Importancia de los euglosinos**

Por su gran capacidad de vuelo, facilidad de recolecta y comportamiento social, la tribu Euglossini se ha convertido en un grupo clave como bio-indicador de la respuesta a cambios en el entorno. En numerosos trabajos, las comunidades de euglosinos se han utilizado para estudiar la fragmentación de sitios con cierto grado de conservación, observar el efecto de borde y cuantificar la diversidad de sitios (Brito & Rêgo, 2001; Silva & Rebêlo, 2002; Nemésio & Silveira, 2004). Además, conocer las comunidades de euglosinos proporciona información sobre sus tasas de visita a flores (especialmente orquídeas), lo que ayuda a inferir la fenología de algunas las plantas.

### **Los euglosinos como bio-indicadores para el monitoreo de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas**

La Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (Fig. 5) representa un remanente de selva alta perennifolia en la región sur de México. La reserva fue creada con el propósito preservar una de las zonas de mayor diversidad biológica del país y crear conocimiento científico de la misma (Lot- Helgueras, 1976; Ruiz Cedillo & Durand, 2004). Desde la década de 1960 la reserva ha sufrido un proceso de deterioro principalmente generado por las actividades agropecuarias y agrícolas de la región, que incluyen la tala inmoderada (Dirzo et al., 1992; Durand & Lazos, 2004; Ruiz Cedillo & Durand, 2004). Aunado a esto existe un gran desconocimiento y falta de educación ambiental entre los campesinos, que con la práctica de la técnica de roza-tumba-quema y la aplicación de herbicidas, fungicidas, fertilizantes y plaguicidas en sus cultivos afectan directamente los recursos naturales y generan erosión en el suelo (Leal, 2005).

La fragmentación afecta a las poblaciones de seres vivos: la reducción del hábitat limita su tamaño poblacional, genera extinciones locales y afecta la dispersión de la especie (Leal, 2005). Debido a que los euglosinos pueden proporcionar información importante sobre la calidad del ambiente, conocer las comunidades de abejas y darles seguimiento en el tiempo puede proporcionar información relevante sobre cambios en la vegetación de un área. Esta información podría también ser utilizada para realizar inferencias teóricas sobre si la fragmentación en un área (por ejemplo, la Reserva de Los Tuxtlas) está afectando a la comunidad regional de euglosinos, el grado de la afectación, y buscar posibles soluciones o medidas que ayuden a mitigar tales efectos



**Figura 5.** Frente de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Determinar si las abejas de las orquídeas (Apidae: Euglossini) de la Reserva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas pueden agruparse con respecto a sus preferencias químicas, usando un enfoque de análisis multivariados.

### **Objetivos particulares**

- Describir la composición de abejas de las orquídeas de acuerdo a las esencias utilizadas y los transectos establecidos.
- Establecer relaciones de similitud/diferencia entre las esencias y los transectos.
- Conocer los patrones de preferencia de esencia de las abejas de las orquídeas.

## Metodología

### Área de estudio

Las recolectas se realizaron en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas ( $95^{\circ} 04'$  al  $95^{\circ} 09'O$ ,  $18^{\circ}34'$  al  $18^{\circ} 36'N$ ) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), la cual se localiza al sur del estado de Veracruz; al noroeste del municipio de Catemaco, sobre la carretera Catemaco-Montepío (Fig. 6). La Estación cuenta con una superficie de 644 hectáreas, con una vegetación conocida como selva alta perennifolia o bosque tropical perennifolio. El clima es cálido-húmedo, con un promedio de temperatura máxima anual de  $27.3^{\circ}C$  y mínima anual de  $21.5^{\circ}C$ . La precipitación anual es mayor a los 4500 mm con lluvia todo el año, sin embargo, hay una época de "lluvias" que va de Junio a Febrero, y una época de "secas" de marzo a mayo.

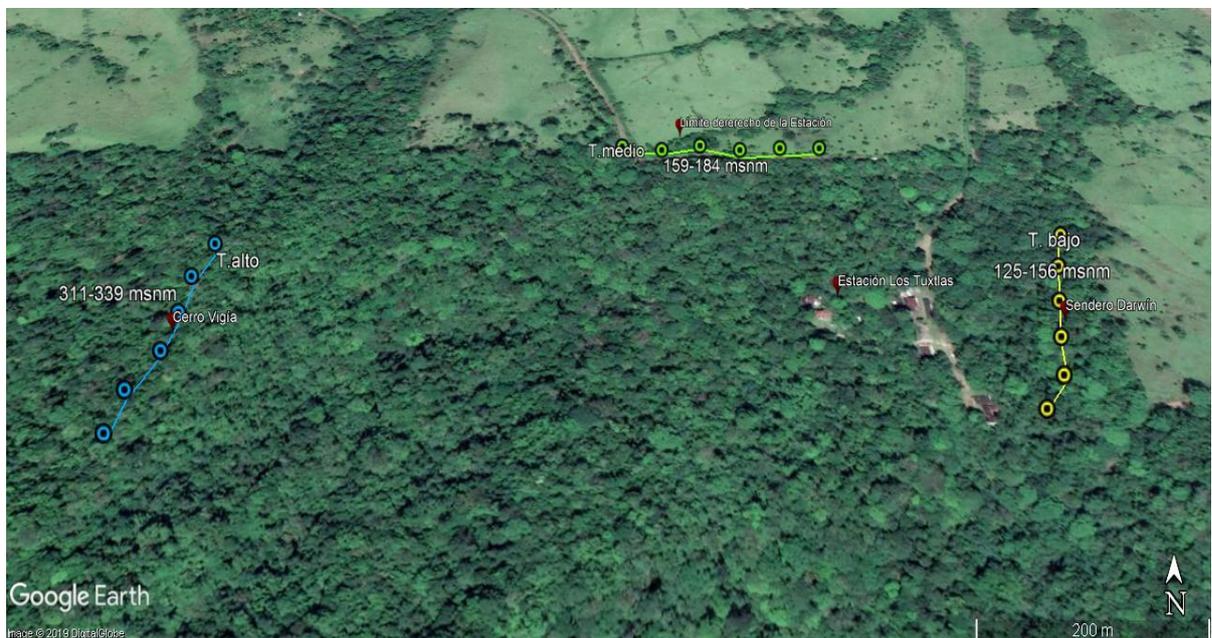


**Figura 6.** Ubicación de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas

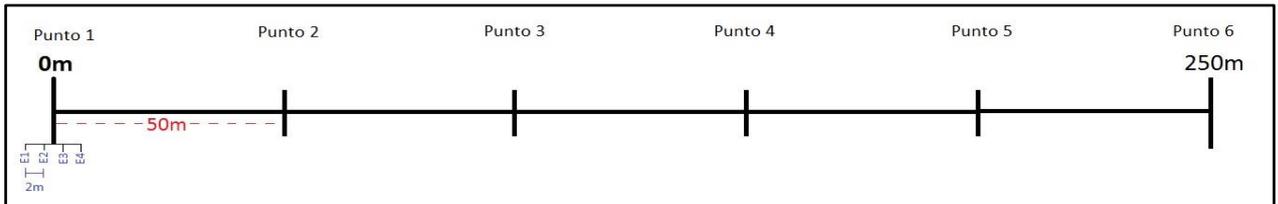
## Colecta en campo

Los muestreos se realizaron en nueve salidas (de agosto del 2016 a mayo del 2019: agosto, octubre y noviembre del 2016; marzo, abril, julio y noviembre del 2017; octubre del 2018 y mayo del 2019).

Para captura de los machos de la tribu Euglossini, se generaron tres transectos en diferentes sitios dentro de la Estación: 'Transecto bajo' (125-156 msnm) que se ubica a lo largo de El Sendero Darwin; 'Transecto medio' (159-184 msnm) en el límite derecho de la Estación, y 'Transecto alto' (311- 339 msnm) en el Cerro "Vigía" (Fig. 7). Cada transecto tenía una longitud de 250 m, donde se marcaron seis puntos (cada 50 m). En cada punto, se colocaron cuatro trampas cebo separadas entre sí por una distancia de dos metros y a una altura de 1.50 m del suelo (Fig. 8). Las trampas cebo consistieron de una botella de plástico de 600 ml con 2 a 4 ml de alcohol en el fondo, un orificio a cada costado, y tres hisopos humedecidos con la esencia en la parte superior, siguiendo el diseño descrito por Sydney & Gonçalves, (2015) (Fig. 9). Cada trampa contenía una de cuatro esencias, en el siguiente orden: eugenol, salicilato de metilo, cineole (eucaliptol) y dimetoxibenceno (DMb). Estas esencias fueron seleccionadas con base en conocimiento sobre su gran potencial para atraer a un gran número de euglosinos (Dr. Hinojosa-Díaz, comm. pers.).



**Figura 7.** Mapa donde se muestran los transectos trazados en la Estación Los Tuxtlas. Los límites de la Reserva Estación de Biología Los Tuxtlas son evidentes por la presencia de vegetación al interior de los mismos. Los transectos alto (azul) y bajo (amarillo) se ubican dentro de la estación; el transecto medio (verde) se localiza en borde.



**Figura 8.** Esquema de un transecto. Cada transecto consistió en seis puntos con una separación de 50 m entre sí, en cada uno de los cuales se colocaron las cuatro esencias E1, E2, E3 y E4.

Con el fin de evitar interacciones entre los transectos, las trampas fueron colocadas en distintos días para cada transecto y se dejaron por un intervalo de seis horas.

Los especímenes fueron secados previo al montaje. La identificación a nivel especie fue realizada con ayuda del Dr. Ismael A. Hinojosa Díaz y los especímenes se depositaron en Colección Nacional de Insectos (CNIN), albergada en el Instituto de Biología de la UNAM.



**Figura 9.** Trampa cebo siguiendo el diseño de Sydney y Gonçalves. A la izquierda, un esquema de la trampa cebo ilustrando cómo entran a ella las abejas. A la derecha, una fotografía de una trampa utilizada en el presente estudio.

## **Análisis estadísticos**

### Procesamiento de datos

Se construyó una matriz de datos con las especies de euglosinos como columnas y las muestras como filas. La clave asignada a cada muestra contempla una combinación de las fechas de muestreo (n=9), los transectos (n=3) y las esencias (n=4), teniendo un total de 108 muestras.

Todos los análisis se realizaron con funciones de la librería “vegan” v.2.5-3 (Oksanen et al., 2018) del software R (R Core Team, 2018).

Para cada muestra se calcularon la riqueza y el índice de Shannon, para compararlos por transecto y por esencia.

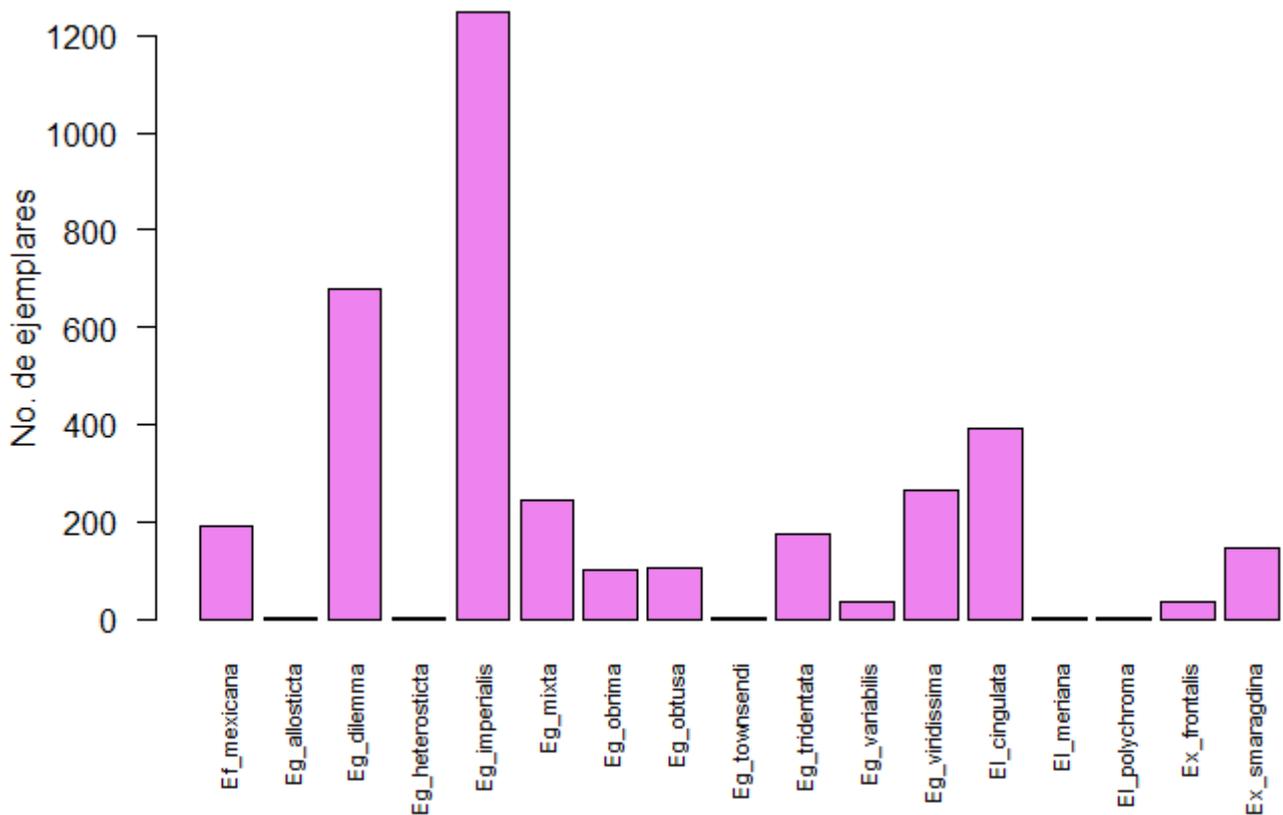
A partir de la matriz de datos, se calculó una matriz de similitudes con el índice Bray-Curtis. Se emplearon técnicas de análisis multivariados para transectos y esencias de forma separada.

Para visualizar las comunidades de euglosinos por transecto y por esencia se utilizó un análisis de escalamiento multidimensional de dos dimensiones, tanto métrico (MDS) como no métrico (NMDS). Para evaluar estadísticamente si las comunidades se estructuran por transecto o esencia, se utilizaron análisis de similitud (ANOSIM) de una vía con 10,000 permutaciones, utilizando como grupo a contrastar cada factor (es decir, esencia o transecto). También se implementó un análisis permutacional multivariado de varianza (PERMANOVA) de un factor, considerando como variable predictora el transecto o la esencia por separado. Si se encontraba diferencia entre los grupos, se prosiguió con una prueba de contrastes entre pares para ver si las diferencias entre grupos eran significativas.

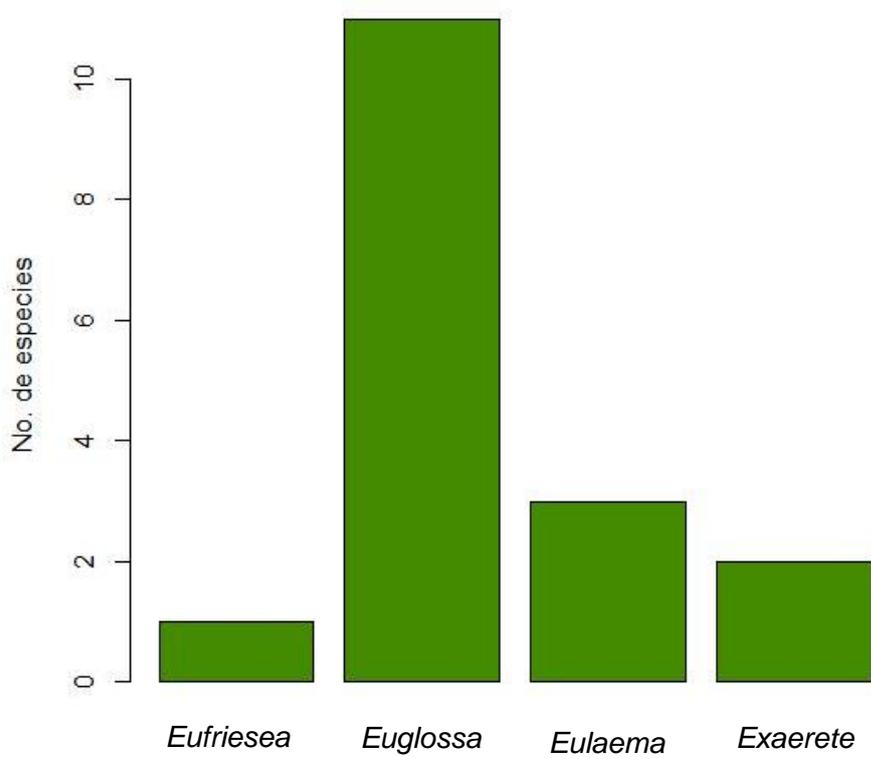
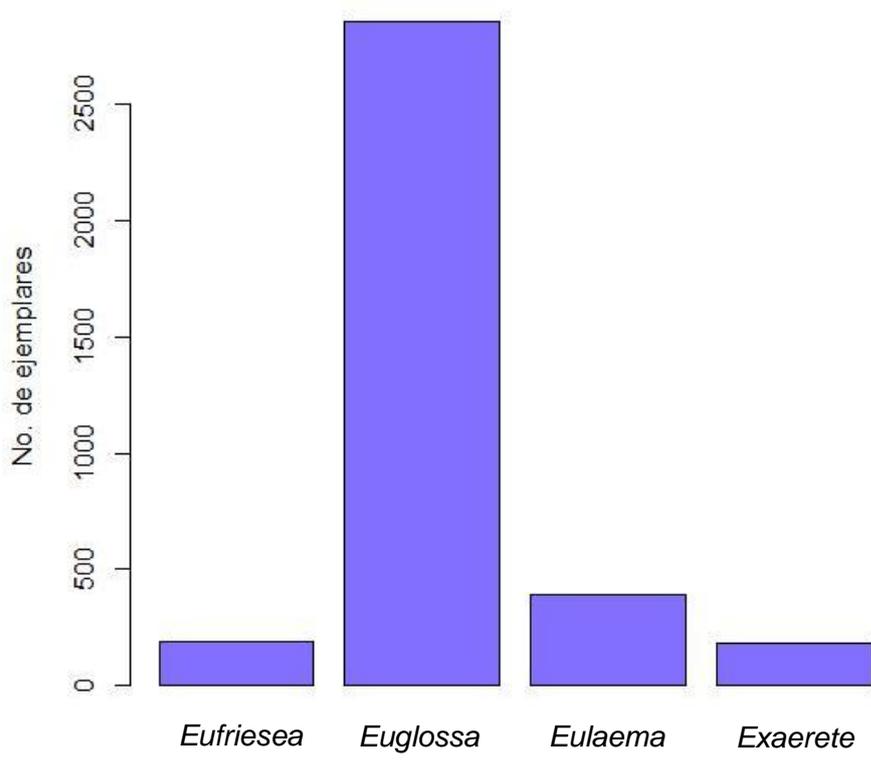
## Resultados

### Composición taxonómica

En total se recolectaron 3,621 ejemplares machos de abejas de las orquídeas, los cuales pertenecen a cuatro géneros reportados para el país, y 17 especies (Anexo 1). La especie con mayor representación en las muestras es *Euglossa imperialis*, presente en el 34.47% de la recolecta total (Fig. 10). El género *Euglossa* fue el que tuvo mayor cantidad de especies (n=10) y ejemplares recolectados (79% de los ejemplares en total) (Fig. 11).



**Figura 10.** Abundancias de las especies recolectadas de euglosinos en la Estación de Los Tuxtlas. Ef: *Eufriesea*; Eg: *Euglossa*; El: *Eulaema*; Ex: *Exaerete*



**Figura 11.** Abundancias y cantidad de las especies recolectadas por género.

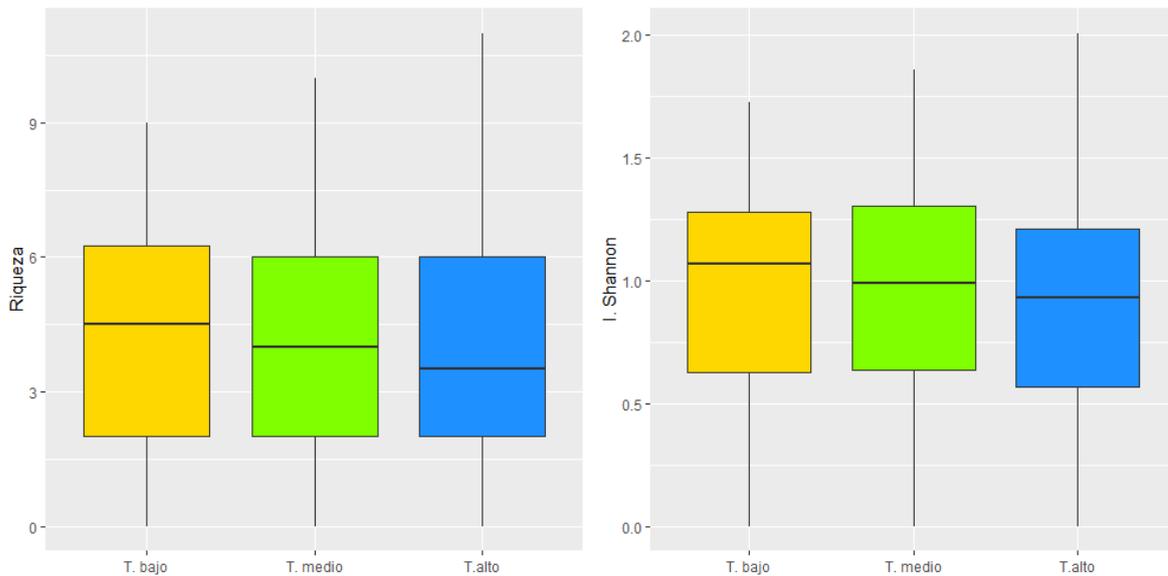
### Estructura de comunidades de abejas con respecto a transecto

El transecto alto fue en el que se recolectaron más abejas (1299 ejemplares); también fue el transecto que obtuvo mayor cantidad de especies recolectadas, con 16 de las 17 especies de abejas presentes en la zona, y las tres especies con un solo ejemplar recolectado fueron muestreadas en el transecto alto (Cuadro 2). La especie con mayor abundancia en general fue *Euglossa imperialis*. De las 17 especies reportadas, 12 fueron capturadas en los tres transectos, la mayoría de las cuales presentó una abundancia similar entre los tres transectos. Excepciones al patrón anterior son *El. cingulata*, cuyos ejemplares fueron capturados principalmente en el transecto medio, y *Eg. tridentata*, *Eg. allosticta* y *Eg. mixta*, que tuvieron más ejemplares capturados en el transecto alto. *Eg townsendi* no fue recolectada en el transecto alto y de cuatro especies sólo se recolectaron uno o dos ejemplares.

**Cuadro 2.** Listado de abejas con la frecuencia en la que se recolectaron en cada transectos.

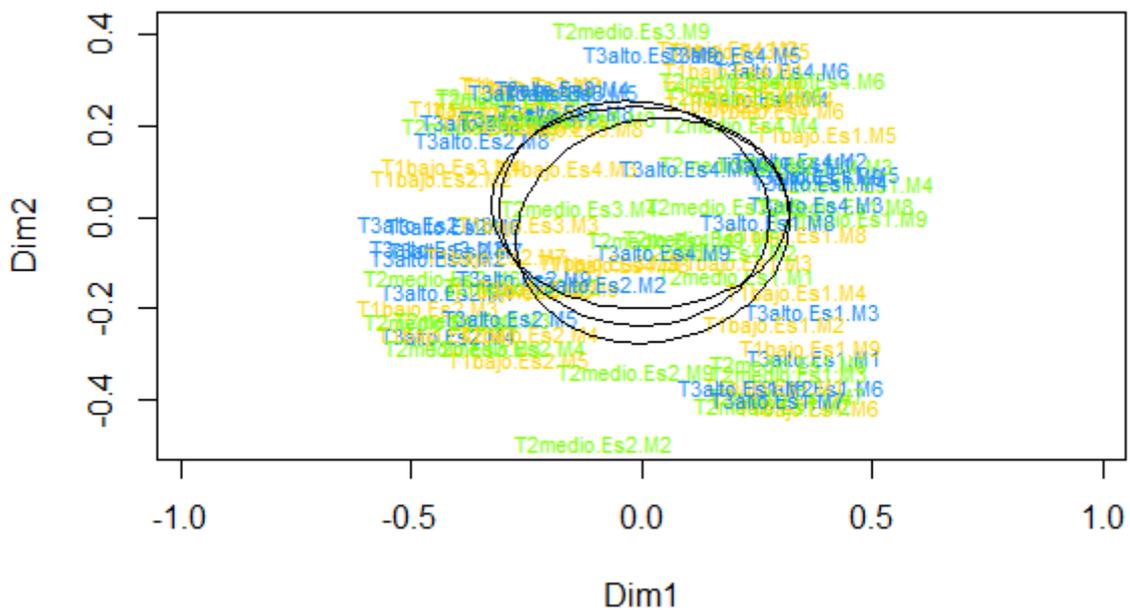
Especie	T. bajo	T. medio	T. alto
<i>Ef. mexicana</i>	67	81	42
<i>Eg. allosticta</i>	0	0	1
<i>Eg. dilemma</i>	236	218	226
<i>Eg. heterosticta</i>	0	1	1
<i>Eg. imperialis</i>	382	387	479
<i>Eg. mixta</i>	32	91	122
<i>Eg. obrima</i>	24	30	47
<i>Eg. obtusa</i>	31	46	26
<i>Eg. townsendi</i>	1	3	0
<i>Eg. tridentata</i>	48	38	89
<i>Eg. variabilis</i>	14	12	9
<i>Eg. viridissima</i>	92	97	74
<i>El. cingulata</i>	65	207	119
<i>El. meriana</i>	0	0	1
<i>El. polychroma</i>	0	0	1
<i>Ex. frontalis</i>	14	9	12
<i>Ex. smaragdina</i>	48	48	50
<b>Total</b>	<b>1054</b>	<b>1268</b>	<b>1299</b>

El transecto alto fue el que presentó mayor riqueza ( $n_{\text{alto}}=16$ ); sin embargo, se puede observar en la figura 12 que no existe una diferencia notable respecto a los otros dos transectos ( $n_{\text{medio}}= 14$ ;  $n_{\text{bajo}}= 13$ ); es decir, el número de especies por muestra no parece variar entre transectos. En cuanto a Shannon, los transectos medio y bajo se observa que no difieren relevantemente del transecto alto.



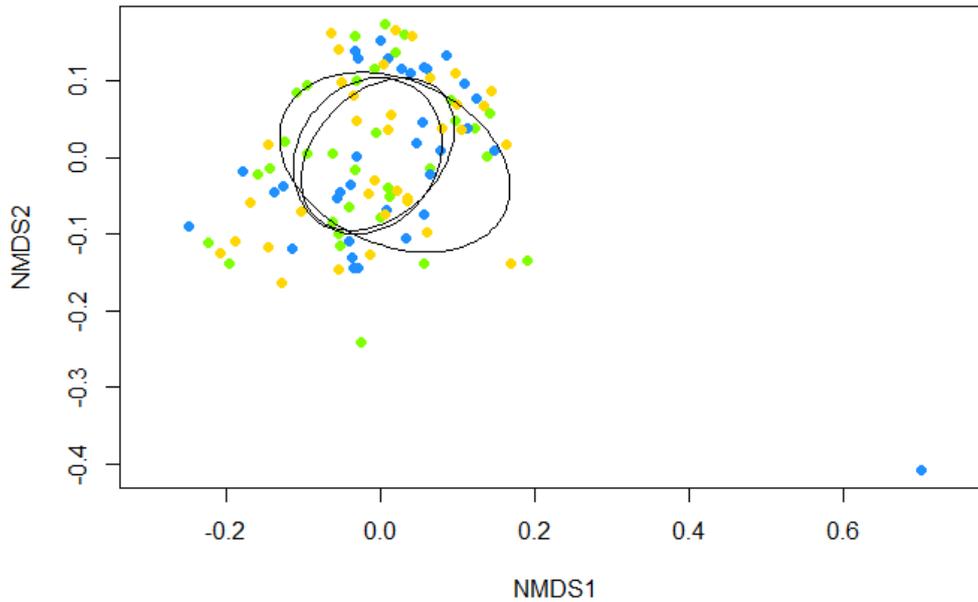
**Figura 12.** Diagramas de caja de la riqueza e índice de Shannon por transecto; amarillo: transecto bajo, verde: transecto medio y azul: transecto alto.

El escalamiento multidimensional métrico (MDS) muestra un solapamiento (Fig. 13) evidente entre los tres transectos; lo cual representa que existe una similitud muy marcada entre los tres transectos en cuanto a su diversidad. Además, del traslape de datos, las tres elipses son muy similares en forma, lo que indica que la variabilidad entre las muestras en los transectos es similar (GOF: 0.312, 0.35). Sin embargo, dado lo estricto del análisis al suponer linealidad entre las distancias, el ajuste del MDS es bajo.



**Figura 13.** Escalamiento multidimensional métrico de las comunidades de euglosinos con respecto a transectos. Amarillo: transecto bajo, verde: transecto medio y azul: transecto alto. Las elipses representan la variabilidad dentro de cada uno.

El escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) por transecto tiene un “stress” de 0.1422, sugiere que las comunidades de euglosinos los tres transectos se traslapan, y esto es compatible con los resultados del MDS. La figura 14 muestra que si bien las comunidades de euglosinos son similares en cuanto a su estructura, una de las elipses (transecto alto) es más larga. La forma de las elipses puede reflejar la variabilidad de los datos al interior de los grupos, y en este caso, sugiere que los datos se encuentran dispersos dentro de los transectos, es decir, que los datos en el transecto alto tienen bastante variabilidad (Fig. 14). Al examinar la figura puede observarse que existe un punto considerablemente alejado de los demás. Este punto corresponde a una muestra donde sólo cayeron ejemplares de *Eg. townsendi*, que es una especie “rara”.



**Figura 14.** Escalamiento multidimensional no métrico de los transectos. Amarillo: transecto bajo, verde: transecto medio y azul: transecto alto. Las elipses representan la variabilidad dentro de cada uno.

La similitud entre transectos se confirma con el análisis de similitud (ANOSIM), que nos arroja un valor de  $R=-0.006$  ( $p= 0.63134$ ), lo que quiere decir que no existen diferencias significativas entre los transectos. El PERMANOVA también da cuenta de la falta de diferencias significativas entre transectos ( $F=0.712$ ;  $p=0.797$ ).

### Estructura de comunidades de abejas con respecto al atrayente químico

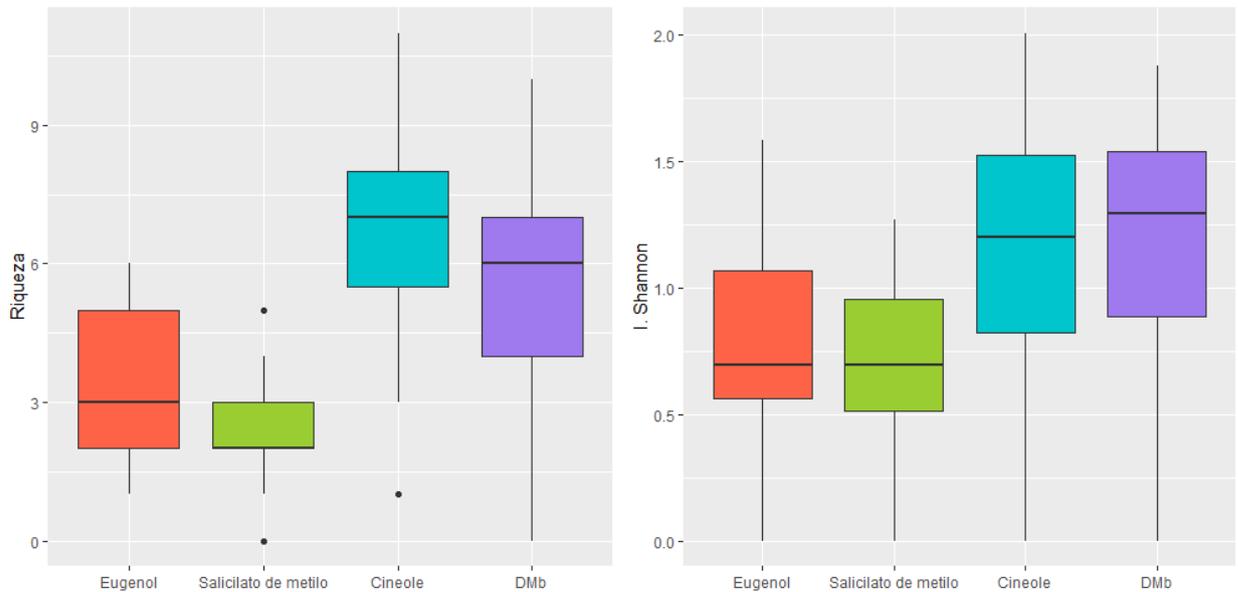
La esencia con mayor cantidad de abejas recolectadas fue cineole con 1,680 especímenes en total; la cual también fue la esencia con mayor cantidad de especies (n=15). La especie *Eg. imperialis* fue la más abundante en salicilato de metilo y cineole, mientras que para eugenol la especie más abundante fue *El. cingulata*; para DMb, la especie más abundante fue *Eg. dilemma* (Cuadro 3).

Existe una diferencia en la afinidad que las especies de euglosinos tienen por ciertos compuestos aromáticos. *Ef. mexicana* fue la única especie representante del género *Eufriesea*, se reportó principalmente cineole. El género *Euglossa* fue capturado en su mayoría en cineole, seguido de DMb. Del género *Eulaema*, la especie más abundante fue atraída al eugenol, y las otras dos especies, con un único ejemplar cada una, fueron capturadas en cineole. El cineole también fue el atrayente más efectivo para el género *Exaerete*.

**Cuadro 4.** Frecuencia de abejas por especie capturadas en las cuatro esencias utilizadas en este estudio.

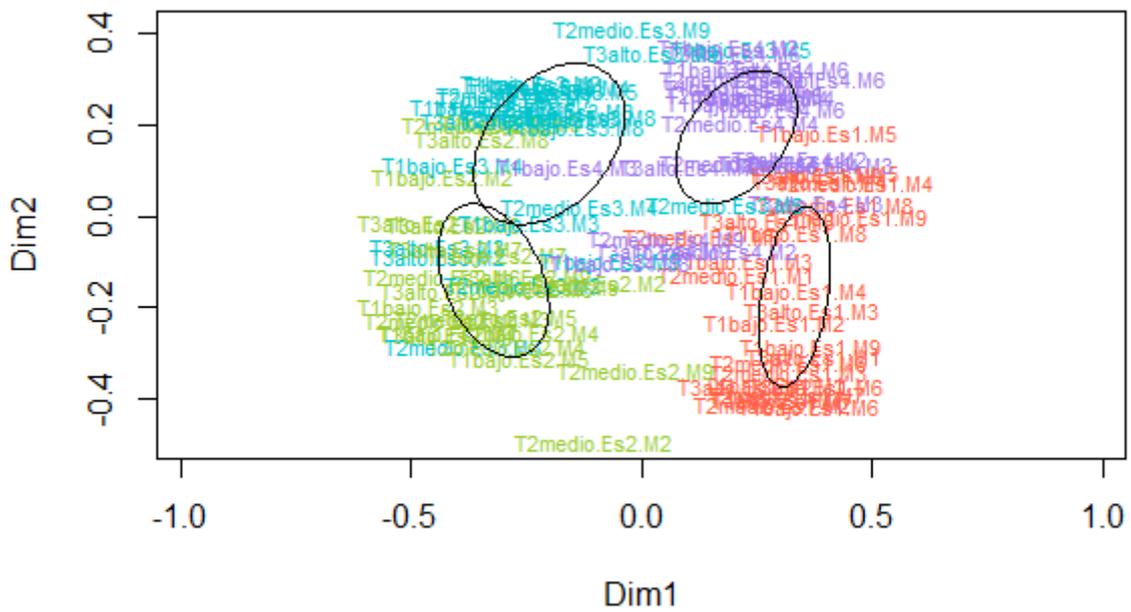
Especie	Eugenol	Salicilato de metilo	Cineole	DMb
<i>Ef. mexicana</i>	0	0	177	13
<i>Eg. allosticta</i>	1	0	0	0
<i>Eg. dilemma</i>	76	3	71	530
<i>Eg. heterosticta</i>	1	0	1	0
<i>Eg. imperialis</i>	1	231	1005	11
<i>Eg. mixta</i>	0	127	22	96
<i>Eg. obrima</i>	34	0	1	66
<i>Eg. obtusa</i>	1	0	82	20
<i>Eg. townsendi</i>	0	0	2	2
<i>Eg. tridentata</i>	6	0	113	56
<i>Eg. variabilis</i>	17	0	16	2
<i>Eg. viridissima</i>	39	3	76	145
<i>El. cingulata</i>	372	1	0	18
<i>El. meriana</i>	0	0	1	0
<i>El. polychroma</i>	0	0	1	0
<i>Ex. frontalis</i>	1	0	23	11
<i>Ex. smaragdina</i>	3	50	89	4
<b>Total</b>	<b>552</b>	<b>415</b>	<b>1680</b>	<b>974</b>

El atrayente químico con mayor cantidad de especies fue el cineole, seguida de DMb, eugenol y salicilato de metilo. En la figura 15, se puede observar que el patrón de mayor riqueza para el cineole y el DMb comparado con el eugenol y el salicilato se refleja también en el índice de Shannon. Además, se puede apreciar que las muestras de salicilato tienden también a tener menor variabilidad tanto en riqueza como en índice de Shannon.



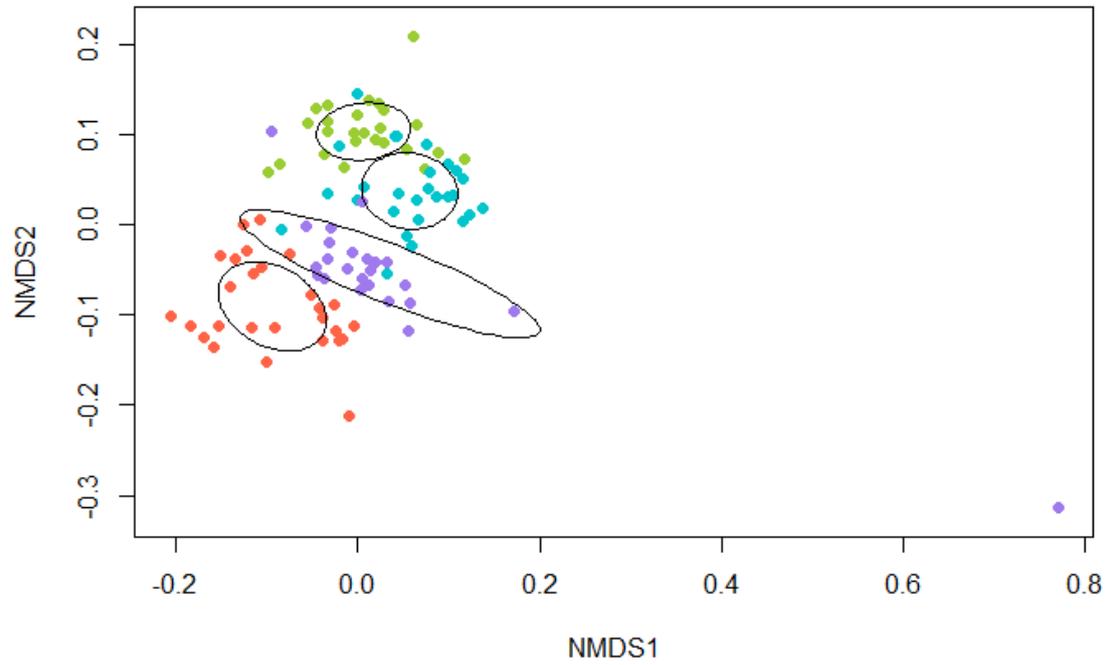
**Figura 15.** Diagramas de caja de la riqueza de especies de euglosinos e índice de Shannon por esencia; naranja: eugenol, verde: salicilato de metilo, azul: cineole, morado: DMb.

En el escalamiento multidimensional métrico (MDS) de las comunidades de euglosinos con base en esencias revela que las cuatro forman grupos en general bien definidos (Fig. 16), aunque el cineole y el salicilato de metilo tienen un pequeño traslape, es decir, comparten algunas especies (GOF: 0.312, 0.35).



**Figura 16.** Escalamiento multidimensional métrico de las comunidades de euglosinos con base en esencias; naranja: eugenol, verde: salicilato de metilo, azul: cineole, morado: DMb. Las elipses representan la variabilidad dentro de cada uno.

El escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (stress: 0.1422; Fig. 17) confirma que las comunidades de abejas se estructuran formando cuatro grupos que corresponden a las cuatro esencias utilizadas. Se observa menor traslape, lo cual indica mejor separación entre grupos. Las dimensiones de las elipses, que muestran la variabilidad de los datos, sugieren que las comunidades atraídas por DMb son más variables que las de las otras esencias. Los otros análisis nos muestran que las esencias difieren entre ellas en cuanto a composición de especies recolectadas (ANOSIM:  $R= 0.64$ ,  $p<0.001$ ; PERMANOVA:  $F=18.917$ ,  $p<0.001$ ).



**Figura 17.** Escalamiento multidimensional no métrico de las comunidades de euglosinos estructuradas con base en esencias; naranja: eugenol, verde: salicilato de metilo, azul: cineole, morado: DMb. Las elipses representan la variabilidad dentro de cada grupo.

## Discusión

### **Sitios de muestreo como unidad estructuradora de comunidades de abejas euglosinos en la Reserva de Los Tuxtlas**

Los datos del presente estudio sugieren que los transectos no son una unidad estructuradora importante de las comunidades de abejas de las orquídeas en la Reserva de Los Tuxtlas. Estas comunidades son similares en todos los análisis realizados, y esto coincide con lo presentado por McCravy *et al* (2017), quienes no encuentran diferencias significativas ( $p=0.918$ ) al comparan comunidades de abejas en seis sitios de muestreo con diferentes altitudes en el Parque Nacional Cusuco ubicado en Honduras. En el presente estudio los transectos examinados, además, no varían significativamente en altitud; tampoco había replicación suficiente con respecto a su distancia del borde de la reserva, por lo que en este estudio se consideraron simplemente como sitios de muestreo.

Tanto en el trabajo de McCravy *et al* (2007) como en el presente trabajo, un factor determinante para la similitud entre las comunidades en los sitios de muestreo puede ser la distancia entre los mismos. En el presente trabajo, la distancia máxima entre sitios es de ~1 km, mientras que en el trabajo de McCravy *et al* (2007) la distancia máxima entre sitios fue de ~4 km. Estos sitios pueden ser demasiado cercanos para albergar comunidades de abejas de las orquídeas distintas, siendo que estas abejas pueden llegar a desplazarse más de 1,000 km en un día (Janzen, 1971; Kroodsmá, 1975).

En un trabajo donde se compara la composición de las comunidades de abejas de las orquídeas en dos sitios con diferentes altitudes en Costa Rica (Janzen *et al*, 1982), sí se encuentran diferencias en la composición de las comunidades de abejas en ambos sitios. Cabe mencionar que en este caso, los dos sitios muestreados están separados por una distancia de ~340 km. Es decir, lo que podría explicar la diferencia entre los sitios es la distancia entre los mismos y no necesariamente la elevación. Si bien los datos de elevación en el caso de McCravy y del presente trabajo no fueron de relevancia para la estructura de abejas, no es posible descartar que la altitud tenga un efecto sobre la comunidad de abejas de las orquídeas. Para evaluar el papel de la elevación como elemento estructurador de las comunidades de euglosinos, y poder disociarlo de la distancia entre sitios, es necesario un diseño experimental con suficiente replicación para las elevaciones de interés y a distancias variables.

### **Preferencia química como agente estructurador de las comunidades de euglosinos en Los Tuxtlas**

En el presente estudio, el cineole/eucaliptol fue la esencia más efectiva, es decir, fue la esencia donde se recolectó la mayor cantidad de ejemplares y especies de abejas, representando el 46% del total de ejemplares y el 94% de las especies. Janzen *et al* (1982) utilizaron cinco esencias en su estudio, de las cuáles sólo tres coinciden con el presente estudio: eucaliptol, eugenol y salicilato de metilo. Las mismas tres esencias también fueron incluidas por McCravy *et al* (2017) en su estudio, que incluyó un total de cuatro esencias. Este trabajo coincide con ambos trabajos (Janzen *et al* 1982; McCravy *et al* 2017) en que la esencia con mayor poder de atracción para euglosinos es el cineole/eucaliptol, sin embargo, la eficacia varía. En el trabajo presentado por Janzen *et al.* (1982) a pesar de que cineole es la esencia más efectiva en general, la abundancia de las abejas entre las esencias se distribuye un poco más equitativamente. En el trabajo de McCravy *et al* (2017), lo recolectado con cineole/eucaliptol representa 63% de lo recolectado (649 ejemplares); en este estudio, representa poco menos del 50%. La esencia que en este trabajo le sigue en efectividad (abundancia y riqueza de especies recolectas) al cineole/eucaliptol es DMb, misma que no fue utilizada ni por Janzen *et al* (1982) ni por McCravy *et al* (2017).

En cuanto a las esencias menos efectivas, Janzen reporta que para uno de los dos sitios muestreados, el cinamato de metilo y el acetato de bencilo fueron los atractivos más pobres de especies e individuos, mientras que en el otro sitio, el salicilato de metilo y el acetato de bencilo fueron los más pobres. Para McCravy la esencia menos efectiva en individuos y especies fue el eugenol. En este trabajo la esencia más pobre en individuos y especies fue el salicilato de metilo. La presencia de las abejas de las orquídeas en un determinado lugar, como la de cualquier ser vivo, está determinada por causas diversas, de modo que las diferencias en efectividad como atractivos químicos de euglosinos reportados para las esencias por distintos trabajos están determinadas por diversos factores. Si bien no todos los estudios incluyeron las mismas esencias, el salicilato de metilo tiene importancia pero nunca la mayor. También, la efectividad de los atractivos químicos se encuentra determinada por la geografía, el clima y el horario (Nemésio, 2012), y esto puede explicar las diferencias observadas entre los tres estudios. Los tres estudios se realizaron en países con clima distinto, el cual pudo haber intervenido en la volatilidad de las esencias (McCravy *et al.*, 2017); estudios revelan que las moléculas de aroma se dispersan mejor en un clima cálido. Con respecto al horario, se ha reportado que las esencias son más activas entre 10 y 13h (Armbruster & McCormick, 1990), por lo que el horario en el que se colocaron las esencias en cada estudio puede tener un efecto también importante. Finalmente, la efectividad de las esencias también depende del fabricante de la misma y la

concentración; se ha reportado que las soluciones más fuertes generalmente son mejores atrayentes.

Con respecto a las especies de abejas y la composición de comunidades, Janzen *et al* (1982) reporta 32 especies en su estudio en Costa Rica, de las cuales 12 coinciden con este trabajo. McCravy *et al* (2017) reporta 17 especies, y sólo 10 son iguales a las del presente estudio. Sólo siete especies son comunes a los tres trabajos. En general, entre las especies comunes en los tres trabajos, las relaciones especie-atrayente fueron bastante similares entre estudios. Sin embargo, este trabajo tiene mayor similitud con el realizado por McCravy en Honduras, con el que comparte casi 59% de las especies reportadas, que con el de Janzen.

McCravy *et al* (2017) mencionan que en su trabajo, las capturas de *E. imperialis* representaron 87.1% en cineole/eucaliptol y 11.9% en salicilato de metilo. Estos porcentajes son relativamente consistentes con los obtenidos en el presente estudio: 81% y 18.5%, respectivamente. Janzen *et al* (1982) reporta esta proporción como 68.3% y 31.4%, respectivamente.

En ambos estudios (Janzen *et al.*, 1982; McCravy *et al.*, 2017), la totalidad de *E. mexicana* fue atraída en cineole/eucaliptol, mientras que en este trabajo esta especie fue atraída por cineole/eucaliptol en su mayoría, seguida por DMb, esencia que sólo fue usada en este trabajo. Un caso similar fue el de *E. mixta* en función del salicilato de metilo: McCravy *et al.* (2017) reporta su asociación con esta esencia en un 80%, Janzen *et al* (1982) en un 100%, y en este estudio fue de 52%. Al igual que para la especie *E. mexicana*, el segundo atrayente más efectivo fue DMb, el cual no se ocupó en los otros dos trabajos. La especie *E. heterosticta* fue capturada en cantidades iguales en eucaliptol y salicilato de metilo en el trabajo de McCravy *et al* (2017) y en el presente estudio, pero Janzen *et al* (1982) sólo la recolectaron en cineole/eucaliptol.

De las especies que sólo se comparten entre este estudio y en realizado por Janzen *et al.* (1982), *Exaerete frontalis* y *E. smaragdina* presentan un comportamiento similar. *E. frontalis* fue recolectada en un 77% en cineole/eucaliptol de la recolecta total realizada por Janzen, mientras que en el presente trabajo un 67% fue recolectado en dicho atrayente. Por su parte, *E. smaragdina* en ambos trabajos fue recolectada por todas las esencias usadas, y en ambos trabajos la esencia más efectiva fue cineole/eucaliptol, seguida de salicilato de metilo.

En comparación con el trabajo realizado por McCravy *et al.* (2017), se encontró que las especies coincidentes únicamente con este trabajo presentan un patrón bastante similar. *Euglossa obtusa* en ambos estudios fue recolectada principalmente en cineole/eucaliptol y en las demás esencias tuvo capturas muy bajas. También McCravy *et al* (2017) reporta la presencia de *Euglossa*

*dilemma* de manera equitativa en cineole/eucaliptol y eugenol. Si bien en este trabajo *Eg. dilemma* fue recolectada mayoritariamente en DMb, esencia no utilizada por McCravy, los ejemplares recolectados en nuestro estudio también fueron recolectados de manera equitativa en cineole/eucaliptol y eugenol.

McCravy *et al* menciona que la recolecta de la especie *Euglossa obrima* fue pobre, con un único ejemplar recolectado en eugenol. En el presente estudio, la mayoría de ejemplares para esta especie fueron colectados en DMb, y el eugenol fue segundo en importancia. Este resultado sugiere que el DMb es un atrayente importante, pues en este trabajo fue la segunda esencia en cuanto a efectividad en la captura de individuos, y se colectaron varias especies que en los otros trabajos no estuvieron bien representadas.

Con respecto a la parte analítica, McCravy *et al* (2017) realizó un análisis de permutación de respuesta múltiple (MRPP) con base en el cual documentó diferencias significativas en la composición de las comunidades de abejas de las orquídeas de acuerdo con los cuatro atrayentes utilizados ( $F=11.702$ ;  $df = 3, 20$ ;  $P < 0.001$ ). Este resultado es consistente con el presentado en este trabajo, donde todos los análisis dan cuenta de las esencias como estructuradores de las comunidades de euglosinos. A pesar de que los tres trabajos tienen diferencias metodológicas en tiempo de recolecta, tiempo de colocación de las botellas, trampas para recolectar abejas y cantidad de puntos de recolección, así como en geografía, los tres presentan algunos patrones similares. Y esto representa evidencia considerable de la disponibilidad de esencias como un factor importante en estructurar las comunidades de euglosinos.

## **Comparación de métodos multivariados e importancia de usar varios estadísticos**

Las técnicas multivariadas son importantes para datos multidimensionales, en particular porque al utilizar índices que reducen la variabilidad a una dimensión (p. ej., Índice de Shannon) es inevitable la pérdida de información. El uso de técnicas multivariadas variadas, incluidos métodos de ordenación, pueden ayudar a una mejor interpretación de los datos. Las diferentes técnicas de ordenamiento utilizadas en este estudio, arrojaron resultados congruentes entre sí. Guerrero y Ramírez (2012) mencionan que el escalamiento multidimensional puede ser complementario a otras técnicas multivariadas, lo cual funcionó en el presente trabajo. La principal función del escalamiento es reducir la dimensionalidad de los datos, mostrándolos gráficamente; una limitante importante de este tipo de métodos es no nos da información sobre qué tan diferentes son los grupos, y en caso de haber un traslape, no lo cuantifica o lo compara con alguna distribución para asignarle un valor de significancia. Sin embargo, al ocupar otras técnicas mayormente informativas, como el PERMANOVA, es posible poner a prueba los grupos y obtener información sobre la diferencia entre ellos y su significancia, así como la posibilidad de hacer contrastes por pares. Anderson y Walsh (2013) compararon el desempeño de ANOSIM, PERMANOVA y prueba de Mantel. Encontraron que la prueba de Mantel y el ANOSIM son métodos sensibles a la heterogeneidad, es decir, son sensibles al diseño del experimento. También, documentaron que el PERMANOVA no resulta afectado por la heterogeneidad, lo que los lleva a concluir que el PERMANOVA es una técnica más efectiva para detectar cambios en la estructura de la comunidad y que un escalamiento multidimensional puede ayudar a interpretar las diferencias encontradas.

## **Conclusiones**

Nuestros datos muestran que la preferencia química es un factor estructurador importante en las comunidades de abejas de las orquídeas en la Estación de Biología “Los Tuxtlas”. Mientras que la ubicación de los transectos no lo es, es decir, las abejas acudieron de manera igual a los tres sitios. Esto lo atribuimos diseño del muestreo, puesto que se colocaron a distancias muy cercanas.

En cuanto a la preferencia química, cineole fue la esencia más efectiva para la atracción de abejas de las orquídeas, atrayendo tanto mayor cantidad de individuos y como de especies.

El uso de técnicas multivariadas es importante para datos multidimensionales, y estos métodos se pueden complementar entre sí. El uso de varios métodos de ordenación aunados a estadística descriptiva, nos permitió tener una interpretación de los datos más global de las comunidades de euglosinos en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Ismael A. Hinojosa Díaz, por brindarme su apoyo y los datos, para llevar a cabo este trabajo. Además, de darme ánimos y ser un gran apoyo para mí.

A la Dra. N. Ivalu Cacho, por ayudarme a lo largo de este trabajo brindándome siempre su apoyo, dándome ánimos y ayudándome cuando lo necesitaba.

A Danae Juárez Ramos por el esquema e información sobre los euglosinos, además, que participo en todas las recolectas que se hicieron a lo largo de este trabajo. A Mariana de la Cruz que, aunque nueva en el cubículo, me ha dado ánimos en todos los trámites y el final de este trabajo.

A la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y a Biól. Rosamond Ione Coates Lutes, que nos brindó su apoyo y hospitalidad a lo largo de los muestreos.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) por dar el financiamiento para el proyecto IA202816 otorgado al Dr. Ismael A. Hinojosa-Díaz.

A mis sinodales, por darse tiempo de revisar mi tesina, por sus valiosas correcciones y soportar mis apuros. Al Sr. Alfredo Hernández y la Sra. Guadalupe que me ayudaron con los trámites de una manera amable y eficaz.

A mi madre Ana Beatriz Cervantes, que es un gran ejemplo a seguir, me ha brindado su apoyo en cada uno de mis pasos académicos y sin ella no sería lo que soy ahora.

Y a mi familia, amigos y todas las personas que directa o indirectamente me han brindado su apoyo a lo largo de este proyecto, que me han dado ánimos, me ha escuchado o dado consejos, muchas gracias

## Literatura

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>
- Anderson, M. J., & Walsh, D. C. I. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4), 557–574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Armbruster, W. S., & McCormick, K. D. (1990). Diel Foraging Patterns of Male Euglossine Bees: Ecological Causes and Evolutionary Responses by Plants. *Biotropica*, 22(2), 160. <https://doi.org/10.2307/2388409>
- Baillo, A., & Grané, A. (2008). *Estadística Multivariante* (A. Baillo & A. Grané, Eds.). Retrieved from <http://www.listinet.com/bibliografia-comuna/Cdu311-2AC3.pdf>
- Bembé, B. (2004). Functional morphology in male euglossine bees and their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Apidologie*, 35(3), 71–81. <https://doi.org/10.1051/apido>
- Bloom, S. (1981). Similarity Indices in Community Studies: Potential Pitfalls. *Marine Ecology Progress Series*, 5, 125–128. <https://doi.org/10.3354/meps005125>
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325–349.
- Brito, C. M. S. de, & Rêgo, M. M. C. (2001). Community of male Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a secondary forest, Alcântara, MA, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 61(4), 631–638. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842001000400012>
- Cain, A. J., & Harrison, G. . (1958). An analysis of the taxonomists' judgment of affinity. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 131, 85–98.
- Camargo, J.M.F. (1996). Meliponini neotropicales (Apinae, Apidae, Hymenoptera): biogeográfica histórica. In C. A. et al. Garofalo (Ed.), *Anais do II Encontro sobre Abelhas, Brasil* (pp. 107–121).
- Camargo, João M F, & Pedro, S. R. M. (2003). Meliponini neotropicales: o gênero Partamona Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) - bionomia e biogeografia. *Revista Brasileira de Entomologia*, 47(3), 311–372. <https://doi.org/10.1590/s0085-56262003000300001>
- Clarke, K. R. (1993). Non- parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Cuadras, C. M. (2007). Nuevos Metodos de Analisis Multivariante. In *CMC Editions* (Vol. 20). Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19406528>
- Demey, J. R., Pla, L., Vicente-Villardón, J. L., Di Rienzo, J., & Casanoves, F. (2011). Medidas de distancia de distancia y similitud. In Casanoves Fernando., P. Laura., & D. R. Julio (Eds.), *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos* (pp. 47–59). Costa Rica.
- Dirzo, R., Garcia, M. C., Biology, S. C., & Mar, N. (1992). Rates of Deforestation in Los Tuxtlas , a Neotropical Area in Southeast Mexico. *Conservation*

- Biology*, 6(1), 84–90.
- Dodson, C. H., Dressler, R. L., Hills, H. G., Adams, R. M., & Williams, N. H. (1969). Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, 164(3885), 1243–1249. <https://doi.org/10.1126/science.164.3885.1243>
- Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*. Volume 13, (November 1982), 373–394. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.002105>
- Durand, L., & Lazos, E. (2004). Colonization and tropical deforestation in the Sierra Santa Marta, Southern Mexico. *Environmental Conservation*, 31(1), 11–21. <https://doi.org/10.1017/S0376892904001006>
- Eltz, T., Fritsch, F., Pech, J. R., Zimmermann, Y., Ramírez, S. R., Quezada-Euan, J. J. G., & Bembé, B. (2011). Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(4), 1064–1076. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00740.x>
- Eltz, T., Sager, A., & Lunau, K. (2005). Juggling with volatiles: Exposure of perfumes by displaying male orchid bees. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 191(7), 575–581. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0603-2>
- Espinosa, C. I. (2016). Análisis multivariante de la comunidad. Retrieved from <https://ciespinosa.github.io/AnalisisMultivariante/index.html>
- Falcón-Brindis, A., Ayala, R., Jiménez, M. L., & Hinojosa-Díaz, I. A. (2018). A missing piece in the puzzle: The presence of *Euglossa viridissima* in the Baja California Peninsula (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 2018(726), 15–23. <https://doi.org/10.3897/zookeys.726.19876>
- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *BIOMETRICS*, 27(4), 857–874.
- Gower, J. C. (1985). Measures of similarity, dissimilarity and distance. In N. L. Johnson, S. Kotz, & C. B. Read (Eds.), *Encyclopedia of Statistics* (pp. 397–405). Estados Unidos.
- Guerrero, F. M., & Ramírez, J. M. (2012). El análisis de escalamiento multidimensional: Una alternativa y un complemento a otras técnicas multivariantes. *Revista La Sociología En Sus Escenarios*, 25, 1–11.
- Herrera Moreno, A. (2000). *La clasificación numérica y su aplicación en la ecología* (p. 88). p. 88. Retrieved from <http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=1aH3-Ozrly0C&oi=fnd&pg=PA1&dq=La+clasificaci+n+num+rica+y+su+aplicaci+n+en+la+ecolog+a&ots=b52CLQYUrQ&sig=ppEdNhdQNZwyL9WunCO-RSMhS1A>
- Janzen, A. D. H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 71, 203–205.
- Janzen, D. . H. ., DeVries, P. . J. ., Higgins, M. . L. ., & Kimsey, L. S. (1982). Seasonal and Site Variation in Costa Rican Euglossine Bees at Chemical Baits in Lowland Deciduous and Evergreen Forests. *Ecology*, 63(1), 66–74.
- Kimsey, L. S. (1992). Biogeography of the Panamanian region, from an insect perspective. In D. Quintero & A. Aiello (Eds.), *Insects of Mesoamerica and Panama: selected studies* (pp. 14–24). Oxford Univ. Press.
- Kroodsma, D. E. (1975). Flight distances of male euglossine bees in orchid pollination. *Biotropica*, 7(1), 71–72.

- Lance, G. N., & Williams, W. T. (1966). Computer Programs for Hierarchical Polythetic Classification ("Similarity Analyses"). *The Computer Journal*, 9(1), 60–64. <https://doi.org/10.1093/comjnl/9.1.60>
- Leal, C. L. (2005). *Valoración Económica del Medio Ambiente: Caso de la Reserva de la Biosfera de los Tuxtlas*. Universidad de las Américas Puebla. México.
- López, F. (1963). Two Attractants for *Eulaema tropica* L. *Journal of Economic Entomology*, 56(4), 540.
- Lot-Helgueras, A. (1976). La estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. In Gómez-Pompa & E. Al. (Eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. (pp. 31–69). Compañía Editorial Continental.
- Manuel, L. O. (2011). *Espacios Métricos*.
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E., & Álvarez, F. (2014). The study of the biodiversity in Mexico: A route with a course? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(SUPPL.). <https://doi.org/10.7550/rmb.43248>
- Martínez Wilches, O. (1995). Métodos estadísticos multivariados en biología molecular y su aplicación en investigación agrícola. *Agronomía Colombiana*, 12(1), 66–71.
- McCravy, K. W., Dyke, J. Van, Creedy, T. J., & Williams, K. (2017). Comparison of Orchid Bee (Hymenoptera: Apidae) Species Composition Collected with Four Chemical Attractants. *Florida Entomologist*, 100(3), 528–531. <https://doi.org/10.1653/024.100.0306>
- McCune, B., & Grace, J. B. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. Estados Unidos: MjM Software Design.
- Michener, C. D. (1979). Biogeography of the Bees. *Annals of The Missouri Botanical Garden*, 66(3), 277–347. <https://doi.org/10.3417/2007065>
- Michener, C. D. (2007). The bees of the world. In *American Scientist* (2nd ed.).
- Minckley, R. L., & Reyes, S. . (1996). Capture of the Orchid Bee, *Eulaema polychroma* (Friese) (Apidae: Euglossini) in Arizona, with Notes on Northern Distributions of Other Mesoamerican Bees. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69(1), 102–104.
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA.
- Nemésio, A. (2012). Methodological concerns and challenges in ecological studies with orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Bioscience Journal*, 28, 118–135.
- Nemésio, A., & Silveira, F. A. (2004). Biogeographic notes on rare species of Euglossina (Hymenoptera: Apidae: Apini) occurring in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Neotropical Entomology*, 33(1), 117–120. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2004000100021>
- Oksanen, A. J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... Szoecs, E. (2018). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-3. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Parra-H, A., Otero, J. T., Sandino, J. C., & Ospina T, R. (2016). Abejas de las orquídeas (hymenoptera: apidae: euglossini) y su importancia como polinizadoras de amplio rango en ecosistemas naturales. In N. Giomar (Ed.), *Iniciativa Colombiana de Polinizadores Capítulo Abejas* (pp. 141–156). Colombia.
- Peña, D. (2002). *Análisis de Datos Multivariantes, 2002*. Retrieved from

- [https://www.researchgate.net/profile/Daniel\\_Pena4/publication/40944325\\_Analisis\\_de\\_Datos\\_Multivariantes/links/549154880cf214269f27ffae/Analisis-de-Datos-Multivariantes.pdf?origin=publication\\_detail](https://www.researchgate.net/profile/Daniel_Pena4/publication/40944325_Analisis_de_Datos_Multivariantes/links/549154880cf214269f27ffae/Analisis-de-Datos-Multivariantes.pdf?origin=publication_detail)
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: inferencia basada en el índice de shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583–590.
- Pokorny, T., Loose, D., Dyker, G., Quezada-Euán, J.J.G., & Eltz, T. Dispersal ability of male orchid bees and direct evidence for long-range flights. *Apidologie* 46, 224–237.
- Purvis, A., & Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212–219. <https://doi.org/10.1038/35012221>
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*.
- Ramírez, S., Dressler, R. L., & Ospina, M. (2002). Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. *Biota Colombiana*, 3(1), 7–118.
- Rocha-Filho, L. C., Krug, C., Silva, C. I., & Garófalo, C. A. (2012). Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic forest. *Psyche (New York)*, 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/934951>
- Rosenzweig, M. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Estados Unidos: Cambridge University Press.
- Roubik, D.W., & Hanson, P. E. (2004). *Abejas de las orquídeas de la América tropical. Biología y guía de campo/Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Roubik, David W. (2004). Sibling Species of Glossura and Glossuropoda in the Amazon Region (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 77(3), 235–253. <https://doi.org/10.2317/0308.20.1>
- Ruiz Cedillo, J., & Durand, L. (2004). La Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (Veracruz, México) ¿Conviene una actitud preservacionista? In *Universidad Nacional Autónoma de México*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Silva, F. S., & Rebêlo, J. M. M. (2002). Population dynamics of euglossinae bees (hymenoptera, apidae) in an early second-growth forest of Cajual Island, in the state of Maranhão, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(1), 15–23. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000100003>
- Skov, C., & Wiley, J. (2005). Establishment of the Neotropical Orchid Bee *Euglossa Viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. *Florida Entomologist*, 88(2), 225–227. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2005\)088\[0225:eotnob\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2005)088[0225:eotnob]2.0.co;2)
- Sydney, N. V., & Gonçalves, R. B. (2015). Is the capture success of orchid bees (Hymenoptera, Apoidea) influenced by different baited trap designs? A case study from southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 59(1), 32–36. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2014.11.003>
- United Nations Environment Programme, (UNEP). (1992). *Convention on biological diversity*. Environmental Law and Institutions Program Activity Centre. Nairobi.
- Vicente, L. (2018). *Técnicas multivariantes de clasificación y comparación de grupos para matrices con más variables que individuos*. Universidad de Salamanca.
- Wcislo, W. T., & Cane, J. H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural

- enemies. *Annual Review of Entomology*. Vol. 41, 41, 257–286.
- Whittaker, R. H. (1960). *Vegetation of the Great Smoky Mountains*. 30(3), 279–338.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453–470. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x>
- Williams, N. H. (1982). The biology of orchids and euglossine bees. In J. Arditti (Ed.), *Orchid biology: reviews and perspectives II* (pp. 119–171). Estados Unidos: Cornell Univ Press.

# ANEXOS

## I. Listado faunístico y cantidad de ejemplares recolectados

	<b>Especie</b>	<b>Cantidad de ejemplares</b>
<i>Eufriesea</i>	<i>Ef. mexicana</i>	190
<i>Euglossa</i>	<i>Eg. allosticta</i>	1
	<i>Eg. dilemma</i>	680
	<i>Eg. heterosticta</i>	2
	<i>Eg. imperialis</i>	1248
	<i>Eg. mixta</i>	245
	<i>Eg. obrima</i>	101
	<i>Eg. obtusa</i>	103
	<i>Eg. townsendi</i>	4
	<i>Eg. tridentata</i>	175
	<i>Eg. variabilis</i>	35
	<i>Eg. viridissima</i>	263
<i>Eulaema</i>	<i>El. cingulata</i>	391
	<i>El. meriana</i>	1
	<i>El. polychroma</i>	1
<i>Exaerete</i>	<i>Ex. frontalis</i>	35
	<i>Ex. smaragdina</i>	146
<b>TOTAL</b>		<b>3621</b>

## II. Matriz de datos

Especies Muestras	Sp <sub>1</sub>	Sp <sub>2</sub>	...	Sp <sub>16</sub>	Sp <sub>17</sub>
M <sub>1</sub> T <sub>A</sub> E <sub>E</sub>	X <sub>1,1</sub>	X <sub>1,2</sub>		X <sub>1,16</sub>	X <sub>1,17</sub>
M <sub>1</sub> T <sub>A</sub> E <sub>MS</sub>	X <sub>2,1</sub>	X <sub>2,2</sub>		X <sub>2,16</sub>	X <sub>2,17</sub>
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
M <sub>1</sub> T <sub>M</sub> E <sub>MS</sub>	X <sub>38,1</sub>	X <sub>38,2</sub>		X <sub>38,16</sub>	X <sub>38,17</sub>
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
M <sub>9</sub> T <sub>B</sub> E <sub>C</sub>	X <sub>107,1</sub>	X <sub>107,2</sub>		X <sub>107,16</sub>	X <sub>107,17</sub>
M <sub>9</sub> T <sub>B</sub> E <sub>D<sub>Mb</sub></sub>	X <sub>108,1</sub>	X <sub>108,2</sub>	...	X <sub>108,16</sub>	X <sub>108,17</sub>

Donde:

Muestreo (n=9): M<sub>i</sub>    i ∈ 1, ..., 9  
 Transecto (n=3): T<sub>A</sub>: Transecto alto; T<sub>M</sub>: Transecto medio;  
                           T<sub>B</sub>: Transecto bajo  
 Atrayente (n=4) E<sub>E</sub>: Eugenol; E<sub>MS</sub>: Salicilato de metilo; E<sub>C</sub>: Cineole;  
                           E<sub>D<sub>Mb</sub></sub>: Dimetoxibenceno  
 Especies: Sp<sub>a</sub>    a ∈ 1, ..., 17=Especies (n=17)  
 Frecuencias: X<sub>j,k</sub>    j ∈ 1, ..., 108; k ∈ 1, ..., 17=Frecuencias

### III. Matriz de datos por transecto

Transectos	Especies	Sp <sub>1</sub>	Sp <sub>2</sub>	...	Sp <sub>16</sub>	Sp <sub>17</sub>
T <sub>A(1)</sub> : M <sub>1</sub> T <sub>A</sub> E <sub>E</sub>		X <sub>A(1),1</sub>	X <sub>A(1),2</sub>	...	X <sub>A(1),16</sub>	X <sub>A(1),17</sub>
T <sub>A(2)</sub> : M <sub>1</sub> T <sub>A</sub> E <sub>MS</sub>		X <sub>A(2),1</sub>	X <sub>A(2),2</sub>	...	X <sub>A(2),16</sub>	X <sub>A(2),17</sub>
⋮		⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
T <sub>M(1)</sub> : M <sub>1</sub> T <sub>M</sub> E <sub>MS</sub>		X <sub>M(1),1</sub>	X <sub>A(1),2</sub>	...	X <sub>M(1),16</sub>	X <sub>M(1),17</sub>
⋮		⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
T <sub>B(35)</sub> : M <sub>9</sub> T <sub>B</sub> E <sub>C</sub>		X <sub>B(35),1</sub>	X <sub>B(35),2</sub>	...	X <sub>B(35),16</sub>	X <sub>B(35),17</sub>
T <sub>B(36)</sub> : M <sub>9</sub> T <sub>B</sub> E <sub>DMb</sub>		X <sub>B(36),1</sub>	X <sub>B(36),2</sub>	...	X <sub>B(36),16</sub>	X <sub>B(36),17</sub>

Donde:

Transecto (n=3):

T<sub>A</sub>: Transecto alto con 36 repeticiones

T<sub>M</sub>: Transecto medio con 36 repeticiones

T<sub>B</sub>: Transecto bajo con 36 repeticiones

Especies: Sp<sub>a</sub> a ∈ 1, ..., 17 = Especies (n=17)

Frecuencias: X<sub>j,k</sub> j ∈ 1, ..., 108; k ∈ 1, ..., 17 = Frecuencias

### IV. Matriz de distancias de los transectos

	T <sub>A(1)</sub>	T <sub>A(2)</sub>	...	T <sub>M(1)</sub>	...	T <sub>B(35)</sub>	T <sub>B(36)</sub>
T <sub>A(1)</sub>	0						
T <sub>A(2)</sub>	d <sub>A(2),A(1)</sub>	0					
⋮	⋮	⋮	0				
T <sub>M(1)</sub>	d <sub>M(1),A(1)</sub>	d <sub>M(1),A(2)</sub>	⋮	0			
⋮	⋮	⋮	...	⋮	0		
T <sub>B(35)</sub>	d <sub>B(35),A(1)</sub>	d <sub>B(35),A(2)</sub>	...	d <sub>B(35),M(1)</sub>	⋮	0	
T <sub>B(36)</sub>	d <sub>B(36),A(1)</sub>	d <sub>B(36),A(2)</sub>	...	d <sub>B(36),M(1)</sub>	...	d <sub>B(36),B(35)</sub>	0

Donde:

Transecto (n=3):

T<sub>A</sub>: Transecto alto con 36 repeticiones

T<sub>M</sub>: Transecto medio con 36 repeticiones

T<sub>B</sub>: Transecto bajo con 36 repeticiones

Distancia: d<sub>i,j</sub> i ∈ 1, ..., 108; j ∈ 1, ..., 108 i ≠ j

**V. Fórmulas del análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) de los transectos**

Suma total de cuadrados:

$$SS_T = \frac{1}{108} \sum_{i=1}^{107} \sum_{j=i+1}^{108} d_{ij}^2$$

Donde:  $d_{i,j}$   $i \in 1, \dots, 108; j \in 1, \dots, 108 \quad i \neq j$

Suma de cuadrados dentro de los grupos

$$SS_W = \frac{1}{108} \sum_{i=1}^{107} \sum_{j=i+1}^{108} d_{ij}^2 \epsilon_{ij}$$

Donde:

$d_{i,j}$   $i \in 1, \dots, 108; j \in 1, \dots, 108 \quad i \neq j$

$\epsilon_{ij}$   $\epsilon \in 0,1$  1: si  $i$  y  $j$  están en el mismo y 0: si **no** están en el mismo grupo

Suma de cuadrados entre grupos ( $SS_A$ )

$$SS_A = SS_T - SS_W$$

Pseudo-estadística F:

$$F = \frac{SS_A/2}{SS_W/107}$$

## VI. Matriz de datos de los atrayentes químicos

Muestras \ Especies	Sp <sub>1</sub>	Sp <sub>2</sub>	...	Sp <sub>16</sub>	Sp <sub>17</sub>
E <sub>E(1)</sub> : M <sub>1</sub> T <sub>A</sub> E <sub>E</sub>	X <sub>1,1</sub>	X <sub>1,2</sub>		X <sub>1,16</sub>	X <sub>1,17</sub>
E <sub>MS(1)</sub> : M <sub>1</sub> T <sub>A</sub> E <sub>MS</sub>	X <sub>2,1</sub>	X <sub>2,2</sub>		X <sub>2,16</sub>	X <sub>2,17</sub>
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
E <sub>MS(10)</sub> : M <sub>1</sub> T <sub>M</sub> E <sub>MS</sub>	X <sub>38,1</sub>	X <sub>38,2</sub>		X <sub>38,16</sub>	X <sub>38,17</sub>
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
E <sub>C(27)</sub> : M <sub>9</sub> T <sub>B</sub> E <sub>C</sub>	X <sub>107,1</sub>	X <sub>107,2</sub>		X <sub>107,16</sub>	X <sub>107,17</sub>
E <sub>DMB(27)</sub> : M <sub>9</sub> T <sub>B</sub> E <sub>DMb</sub>	X <sub>108,1</sub>	X <sub>108,2</sub>	...	X <sub>108,16</sub>	X <sub>108,17</sub>

Donde:

Atrayente (n=4):

E<sub>E</sub>: Eugenol con 27 repeticiones

E<sub>MS</sub>: Salicilato de metilo con 27 repeticiones

E<sub>C</sub>: Cineole con 27 repeticiones

E<sub>DMb</sub>: Dimetoxibenceno con 27 repeticiones

Especies: Sp<sub>a</sub> a ∈ 1, ..., 17 = Especies (n=17)

Frecuencias: X<sub>j,k</sub> j ∈ 1, ..., 108; k ∈ 1, ..., 17 = Frecuencias

## VII. Matriz de distancias de los atrayentes químicos

	E <sub>E(1)</sub>	E <sub>MS(1)</sub>	...	E <sub>MS(10)</sub>	...	E <sub>C(27)</sub>	E <sub>DMb(27)</sub>
E <sub>E(1)</sub>	0						
E <sub>MS(1)</sub>	d <sub>MS(1),E(1)</sub>	0					
⋮	⋮	⋮	0				
E <sub>MS(10)</sub>	d <sub>MS(10),E(1)</sub>	d <sub>MS(10),MS(1)</sub>	⋮	0			
⋮	⋮	⋮	...	⋮	0		
E <sub>C(27)</sub>	d <sub>C(27),E(1)</sub>	d <sub>C(27),MS(1)</sub>	...	d <sub>C(27),MS(10)</sub>	⋮	0	
E <sub>DMb(27)</sub>	d <sub>DMb(27),E(1)</sub>	d <sub>DMb(27),MS(1)</sub>	...	d <sub>DMb(27),MS(10)</sub>	...	d <sub>DMb(27),C(27)</sub>	0

Donde:

Atrayente (n=4):

E<sub>E</sub>: Eugenol con 27 repeticiones

E<sub>MS</sub>: Salicilato de metilo con 27 repeticiones

E<sub>C</sub>: Cineole con 27 repeticiones

E<sub>DMb</sub>: Dimetoxibenceno con 27 repeticiones

Distancia: d<sub>i,j</sub> i ∈ 1, ..., 108; j ∈ 1, ..., 108 i ≠ j

### VIII. Fórmulas utilizadas en el análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) de los atrayentes químicos

Suma total de cuadrados:

$$SS_T = \frac{1}{108} \sum_{i=1}^{107} \sum_{j=i+1}^{108} d_{ij}^2$$

Donde:  $d_{i,j}$   $i \in 1, \dots, 108; j \in 1, \dots, 108$   $i \neq j$

Suma de cuadrados dentro de los grupos

$$SS_W = \frac{1}{108} \sum_{i=1}^{107} \sum_{j=i+1}^{108} d_{ij}^2 \epsilon_{ij}$$

Donde:

$d_{i,j}$   $i \in 1, \dots, 108; j \in 1, \dots, 108$   $i \neq j$

$\epsilon_{ij}$   $\epsilon \in 0,1$  1: si  $i$  y  $j$  están en el mismo y 0: si **no** están en el mismo grupo

Suma de cuadrados entre grupos ( $SS_A$ )

$$SS_A = SS_T - SS_W$$

Pseudo-estadística F:

$$F = \frac{SS_A/3}{SS_W/107}$$