



Ecología

Variaciones de la comunidad de visitantes florales de *Bursera copallifera* (Burseraceae) a lo largo de un gradiente de perturbación antropogénica

Community of floral visitors variations of Bursera copallifera (Burseraceae) through an anthropogenic disturbance gradient

Sombra Patricia Rivas-Arancibia*, Eribel Bello-Cervantes, Hortensia Carrillo-Ruiz,
Agustina Rosa Andrés-Hernández, Dulce María Figueroa-Castro y Silvia Guzmán-Jiménez

Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Edif. 112 A, Ciudad Universitaria, 72570, Puebla, Puebla, México

Recibido el 18 de febrero de 2014; aceptado el 14 de noviembre de 2014

Resumen

El cambio en las condiciones ambientales y el grado de perturbación antropogénica afectan las comunidades de visitantes florales. Así, se identificó y caracterizó la comunidad de visitantes florales de *Bursera copallifera*, en Jolalpan, Puebla, México, considerando cambios en variables ambientales (temperatura, humedad y altitud) y factores asociados con un gradiente de perturbación. Se usó un índice multimétrico cuantitativo para medir la perturbación en 13 zonas de la localidad. Se seleccionaron 3 sitios en un gradiente de perturbación, donde se recolectaron los visitantes florales. Se registró un total de 66 especies, pertenecientes a 25 familias, repartidas en 5 órdenes. Los órdenes con mayor abundancia fueron Hymenoptera y Coleoptera. La temperatura y la humedad fueron significativamente diferentes entre horarios y sitios, y en conjunto con los factores de perturbación, afectaron la estructura y dinámica de la comunidad de visitantes florales. El sitio más perturbado fue significativamente menos diverso, pero más abundante en insectos. *Apis mellifera* fue la especie más abundante en el sitio más perturbado, aunque debido a la variación de altitud entre sitios, el efecto de la perturbación no fue claramente establecido. La gran diversidad de insectos encontrados mostraron la importancia de *Bursera copallifera* en este tipo de ecosistemas.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Abundancia; *Apis mellifera*; Diversidad; Especies indicadoras; Comunidad de insectos; Insectos visitantes

Abstract

The change in environmental conditions and the level of anthropogenic disturbance affect the communities of floral visitors. Therefore, the community of floral visitors of *Bursera copallifera* in Jolalpan, Puebla, Mexico was identified and characterized, considering changes in some environmental variables (temperature, humidity and altitude) and the factors associated with a disturbance gradient. A multivariate quantitative index was used in order to calculate the disturbance in 13 zones of the locality. Three sites with different levels of disturbance were selected, and in each one, the floral visitors were collected. A total of 66 species were collected, belonging to 25 families, distributed in 5 insect orders. Hymenoptera and Coleoptera were the most abundant orders. Temperature and humidity were significantly different among hours and sites, and together with the disturbance factors, affected the community floral visitors structure and dynamics. The high-disturbance site had the lowest diversity, but the highest insect abundance. *Apis mellifera* was the most abundant species at the most disturbed site, but the disturbance effect was not clearly established due to the altitude variations among sites. The high diversity of insects found showed the importance of *Bursera copallifera* for this kind of ecosystems. All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Abundance; *Apis mellifera*; Diversity; Indicator species; Insect community; Insect visitors

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: sombrar@gmail.com (S.P. Rivas-Arancibia).

Introducción

Los cambios en las condiciones microclimáticas pueden influir de manera importante en el comportamiento y la actividad de forrajeo de los insectos visitantes florales (Herrera, 1995; Rozzi, Arroyo y Armesto, 1997). Estos son especialmente sensibles a cambios en la temperatura, la velocidad del viento y la nubosidad, debido a la incapacidad física de volar bajo la lluvia o el viento, al tiempo empleado para su termorregulación (Kjøhl, Nielsen y Stenseth, 2011), algunos son intolerantes a temperaturas extremas o a que deben realizar cambios en la administración del gasto energético (Arroyo, Armesto y Primack, 1985). Una causa importante de modificación de las condiciones microclimáticas es la perturbación antropogénica, que puede causar incrementos en la intensidad lumínica, la temperatura, la evaporación y la exposición al viento y a diversos contaminantes, así como una disminución de la humedad (Bustamante y Grez, 1995; Santos y Tellería, 2006; Saunders, Hobbs y Margules, 1991). Por otro lado, se sabe también que los recursos florales son determinantes en la estructuración de las comunidades de visitantes, de manera que, si los cambios ambientales alteran la distribución espacial y temporal de los recursos florales, también se afectará la conducta de forrajeo individual, la dinámica poblacional y la composición de la comunidad de visitantes (Haddad et al., 2003; Kremen et al., 2007). Los cambios en la estructura, diversidad y abundancia de la comunidad de visitantes florales debidos a la perturbación, han sido documentados en numerosos estudios (Aizen y Feinsinger, 1994a, b; Aizen, Morales y Morales, 2008; Cuéllar, 1999; Galetto et al., 2007; Morales y Aizen, 2002, 2006; Quintero, Morales y Aizen, 2010). Por ejemplo, se ha demostrado que el cambio de uso de suelo a zonas de cultivo causa una disminución de la frecuencia y riqueza de los polinizadores, principalmente de las especies nativas (Chacoff y Aizen, 2004). Por su parte, la fragmentación del hábitat puede disminuir la abundancia y diversidad de insectos visitantes nativos (Aizen y Feinsinger, 1994a; Cuéllar, 1999; Ferrari, 2011; Foo y Norzagaray, 2009; Galetto et al., 2007; Steffan-Dewenter, Potts y Packer, 2005). Sin embargo, en estos estudios la perturbación se ha determinado de manera general o cualitativa, por lo que resulta difícil identificar qué factores afectan a las diferentes especies de visitantes florales y, más aún, si el recurso floral pertenece a plantas con importancia económica y cultural, como es el caso de *Bursera copallifera*, donde su explotación intensiva se suma a los diversos factores de degradación del hábitat (Purata, Chibnik, Brossi y López, 2004).

Bursera copallifera (Sessé y Moc. Ex DC. Bullock) es una especie que se distribuye en sitios relativamente templados, con temperaturas mínimas de entre 5° y 7 °C y con menor especificidad climática que otras especies del género *Bursera* (Hernández-Pérez, González-Espinosa, Trejo y Bonfil, 2011), por lo que presenta una distribución amplia, siendo una especie conspicua en las selvas bajas caducifolias. A pesar de que en México este ecosistema cubre gran parte del territorio (Flores y Grez, 1994) presentando una alta diversidad de flora y fauna, así como un gran número de endemismos (Trejo y Dirzo, 2002), extensas áreas de este ecosistema se han visto transformadas en zonas agrícolas y ganaderas (López et al., 2006; Trejo y Dirzo, 2000).

Por otro lado, *B. copallifera* tiene importancia religiosa, comercial y medicinal, ya que la resina (copal) es usada como incienso para hacer ritos o ceremonias, y la corteza se usa para tratar golpes internos y aliviar los bronquios, o para hacer limpias (Conabio, 2008). Desde el punto de vista ecológico, esta resina le confiere protección contra herbívoros, parásitos y patógenos; además de que es empleada como refugio por algunos gorgojos, hormigas y arañas. Asimismo, las abejas del género *Apis* L. colectan la resina y la utilizan para hacer el propóleo con el que recubren sus colmenas contra hongos y termitas (Conabio, 2008).

A pesar de la importancia de *B. copallifera*, se conoce poco sobre su biología reproductiva y sobre la comunidad de visitantes florales con la que está asociada. Aunque se ha registrado que es visitada por abejas, avispa y escarabajos (Velázquez, 2011), no hay otros estudios al respecto ni tampoco sobre el efecto que la perturbación puede tener sobre sus visitantes florales. Este estudio tiene por objetivo identificar y establecer cómo varía la comunidad de visitantes florales de *B. copallifera* en función de los cambios en algunas variables ambientales (temperatura, humedad y altitud), así como en función de diferentes factores de perturbación antropogénica, mediante el establecimiento de un gradiente de perturbación calculado a partir de un índice cuantitativo multiparamétrico.

Materiales y métodos

Descripción

La especie *B. copallifera* se ubica en la sección *Bullockia*, es un árbol con hojas dispuestas en espiral imparipinnadas, sus hojas son tetrámeras, su fruto es una drupa bivalvada ovoide y sus semillas están cubiertas por un pseudoarilo de color rojo pálido en 2 terceras partes. La especie florece de mayo a junio, y fructifica de julio a septiembre (Rzedowski, Medina y Calderón, 2004).

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la localidad rancho El Salado, ubicada en el municipio de Jolalpan, Puebla, que se localiza en las coordenadas 18°20'13" N, 98°58'0" O; con un intervalo altitudinal de 800 m–1,800 m snm. La localidad se encuentra en la provincia fisiográfica de la sierra Madre del Sur y tiene una superficie de 3,125 ha, que en su mayoría son propiedades ejidales. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw), con menos del 5% de lluvia invernal. La temperatura media anual es de 25.6 °C. El mes de mayo presenta la temperatura más alta del año (29.1 °C), mientras que enero es el mes más frío (22.4 °C). El principal tipo de vegetación es selva baja caducifolia con vegetación secundaria, pero se ha ido modificando por la agricultura nómada y los pastizales inducidos (Inegi, 1987).

Índice de perturbación y selección de sitios de estudio

Dentro del área de estudio, se seleccionaron 13 zonas al azar, utilizando fotografías aéreas (Inegi SINFA 1:75,000, 1995

ZONA E14-5 LÍNEA 166:009, 010, 011) que fueron importadas al programa Arc view 3.1 para poder estimar si las zonas seleccionadas presentaban características similares de vegetación y tipo de suelo. Las zonas seleccionadas se ubicaron entre 836 m y 1,289 m snm (tabla 1). En cada zona se confirmó la presencia de *B. copallifera* y se trazaron 2 transectos perpendiculares, de 50 m cada uno, donde se cuantificaron los indicadores de perturbación, según lo indica en el método propuesto por Martorell y Peters (2005). Este método permite obtener un índice de disturbio (ID) que se basa en la cuantificación de 15 parámetros, los cuales están comprendidos en una de 3 categorías: 1) cría de ganado (frecuencia de excrementos de cabra, frecuencia de excremento de vaca, ramoneo, caminos para el ganado y compactación del suelo); 2) actividades humanas (extracción de leña, número de caminos, superficie de senderos, proximidad de asentamientos humanos, cercanía a núcleos de actividad humana, porcentaje de uso de la tierra y evidencia de incendios forestales); y 3) degradación de la tierra (porcentaje de erosión, presencia de islas de erosión y superficie totalmente modificada). Una vez que se estimó el índice de perturbación en cada zona, se establecieron 3 categorías de perturbación: alto (índice de perturbación entre 10 y 15), medio (2.1 y 5) y bajo (0 y 2; tabla 1). Así, se seleccionaron 3 sitios con diferente nivel de perturbación (tabla 1).

Recolecta e identificación de visitantes florales

En cada uno de los 3 sitios seleccionados, se eligieron 3 individuos (indistintos del sexo) de *B. copallifera*. En cada individuo se marcaron 3 inflorescencias para realizar el registro y recolecta de visitantes florales. Esto último se llevó a cabo en todos los insectos que se posaban sobre las flores, se realizó a partir de la antesis hasta completar un periodo continuo de 48 h. Posteriormente, se establecieron 3 periodos de muestreo (9:00-12:00, 12:00-15:00 y 15:00-18:00 h), de 3 h cada uno, con intervalos de 15 min de observación y 15 min de descanso; para cada inflorescencia, entonces se tuvo un total de 30 min por periodo y 90 min por día, hasta completar un total de 8 días. Así, se completó un total de 720 min de observación por inflorescencia. Considerando que se muestrearon 3 inflorescencias

en cada individuo de *B. copallifera*, se tuvo un total de 2 160 min (36 h) de observación, que multiplicado por 3 individuos en cada sitio hizo un total de 6 480 min, que multiplicado por 3 sitios de observación hace un total de 19 440 min (324 h). El monitoreo de visitantes florales se realizó en los 3 sitios simultáneamente. Los insectos recolectados se sacrificaron *in situ* con acetato de etilo y se llevaron al laboratorio para su montaje e identificación. Durante las observaciones y recolectas de visitantes florales, también se registró la altitud, utilizando un GPS (Garmin, eTrex 30), la temperatura y la humedad (usando, en cada sitio, un dispositivo Hobo Data Loggers U12 Temp/RH/Light, 2010). Los sensores Hobos fueron ubicados, aproximadamente, a 1 m de altura, y sobre una de las ramas de los individuos de *B. copallifera* muestreados. Así, la temperatura y la humedad se registraron cada hora, simultáneamente en los 3 sitios, durante el periodo de estudio.

Análisis de los datos

Para el análisis de la perturbación, se construyó una matriz con los 15 parámetros medidos en cada una de las 13 zonas seleccionadas en la localidad de estudio. La matriz fue estandarizada y se aplicó un análisis de componentes principales (ACP), usando el programa MVSP v. 3.12 g (Kovach, 2004). A partir de la suma de los puntajes de cada agente, del primer componente extraído, se obtuvo el índice de disturbio (ID) para cada zona, tal y como lo proponen Martorell y Peters (2005). En cada sitio se calculó la diversidad alfa de los visitantes florales, mediante el índice de diversidad de Simpson. Para determinar la existencia de diferencias significativas en la diversidad entre sitios, se usó un análisis Kruskal-Wallis, usando el índice Simpson por inflorescencia (9 inflorescencias por sitio). Este análisis se realizó con ayuda del programa NCSS 2000 (Hintze, 2008). Para evaluar similitudes en la composición de insectos entre sitios y dentro de los sitios (horarios), a lo largo de los 8 días de muestreo (diversidad beta), se aplicó un análisis de similitud (Anosim, Clarke, 1993). La prueba de Anosim se utiliza para mostrar si existen diferencias significativas entre grupos (sitios y horarios) de muestras multivariadas, usando una matriz de similitud de Jaccard. La matriz fue construida con todas las muestras (inflorescencias por horario y por sitio) de todos los días de muestreo. Este análisis se realizó con el software estadístico PAST ver. 1.15 (Hammer y Harper, 2003). A través de un análisis de varianza (Anova) factorial de 3×3 (2 factores: horario y sitio, cada uno con 3 niveles) se comparó la abundancia y la riqueza, utilizando para ambos análisis una transformación logarítmica de los datos (Ln x) y considerando cada inflorescencias como repetición. Las comparaciones múltiples se realizaron aplicando pruebas de Bonferroni. Asimismo, se compararon las variables ambientales (temperatura y humedad) entre sitios y entre horarios, usando también un análisis de varianza (Anova) y pruebas de Fisher's LSD para las comparaciones múltiples. Estos análisis se realizaron en el programa NCSS 2000 (Hintze, 2008). Para analizar la dinámica de la comunidad de visitantes florales (matriz de abundancias, a nivel de orden y de especies), con respecto a los factores ambientales y con respecto a los 15 factores de perturbación (ma-

Tabla 1
Altitud, índice (Martorell y Peters, 2005) y categoría de perturbación de 13 zonas seleccionadas al azar en el rancho El Salado, Jolalpan, Puebla

Zona	Altitud (m)	Índice de perturbación	Categoría de perturbación
6*	1,095*	0.77*	baja*
1	1,158	0.79	baja
3	1,016	0.81	baja
5	1,289	0.82	baja
2	947	2.21	media
11*	996*	2.32*	media*
4	996	2.54	media
10	998	4.59	media
7	961	10.32	alta
8	944	11.33	alta
12	941	12.66	alta
9	994	15.23	alta
13*	836*	15.51*	alta*

Se ordenan por índice de perturbación y los sitios seleccionados para la recolecta de visitantes florales se marcan con asterisco (*).

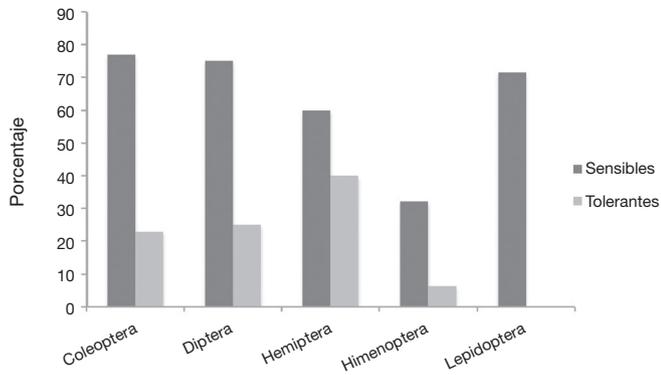


Figura 1. Proporción (expresada como porcentaje) de especies sensibles y tolerantes a la perturbación, en cada orden de artrópodos visitantes florales de *Bursera copallifera*, del rancho El Salado, Jolalpan, Puebla.

triz ambiental), se realizó un análisis canónico de correspondencia (ACC), utilizando el programa MVSP 3.2. (Kovach, 2004).

Resultados

Índice de perturbación y selección de sitios de estudio

El análisis de componentes principales, para las 13 zonas seleccionadas, mostró que el número de veredas y caminos de ganado fueron los factores que tuvieron el mayor impacto (fig. 1). Se encontró un índice promedio de perturbación de 6.25 ± 1.21 (\pm e. e.), donde el valor mínimo fue de 0.77 y el máximo de 15.51. De acuerdo con estos valores, se eligieron 3 sitios de muestreo en un gradiente: bajo (ID= 0.776, 1,095 m snm), intermedio (ID= 2.32, 996 m snm) y alto (ID= 15.51, 836 m snm; tabla 1).

Abundancia de visitantes florales

Se recolectaron un total de 337 individuos, pertenecientes a 66 especies, agrupadas en 5 órdenes: Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera (tabla 2). El orden Hymenoptera tuvo el mayor número de especies (31 spp= 41%), así como la mayor abundancia (228 individuos). En segundo lugar se encontró al orden Coleoptera, con 13 especies y 55 organismos recolectados. El orden con menor número de especies y con la menor abundancia fue Diptera (3 especies y 5 organismos). *Apis mellifera* L. (Hymenoptera) fue la especie más abundante con 110 individuos, seguida de *Bleparida flavocostata* Jacoby (Coleoptera) con 27 individuos e *Hypanthidium* sp. Cockerell (Hymenoptera) con 26 individuos (tabla 2).

Variación de los factores ambientales

Comparando cada horario entre sitios, encontramos que el sitio conservado tuvo una temperatura significativamente más alta en la mañana ($30^\circ\text{C} \pm 1.3$) y el mediodía ($37.2^\circ\text{C} \pm 1.1$) de la que se registró en los sitios intermedio ($26.9^\circ\text{C} \pm 0.9$ y 31.2°C

± 1.2) y perturbado ($26.2^\circ\text{C} \pm 1.4$ y $34.4^\circ\text{C} \pm 0.8$). La temperatura registrada en el tercer periodo de observación (15:00 a 16:00 h) no fue significativamente diferente entre sitios. Respecto a la humedad, se encontraron diferencias significativas entre sitios ($F_{5,30} = 34.1$, $p = 0.0001$). El sitio con índice de perturbación intermedio tuvo un porcentaje de humedad significativamente mayor ($73.11\% \pm 3.4$) al de los otros 2 sitios ($63.01\% \pm 2.9$ y $65.48\% \pm 3.0$ conservado y perturbado, respectivamente) en el periodo de observación matutino ($p < 0.05$). Comparando entre horarios, todos los sitios mostraron un porcentaje de humedad significativamente diferente en el periodo de 9:00 a 12:00 ($p < 0.05$).

Efecto de los factores ambientales sobre los visitantes florales

Los resultados del ACC mostraron que Lepidoptera y Diptera incrementaron su abundancia a mayor altitud y temperatura, pero con menor humedad (fig. 2). Por el contrario, Hemiptera y Coleoptera fueron más abundantes a una menor altitud y temperatura, pero a mayor humedad. Este análisis explicó en un 49.8% y un 17.2% (primer y segundo eje de ordenación, respectivamente) la variación en abundancia de los órdenes de insectos de *B. copallifera*. Respecto a los factores de perturbación, el ACC mostró que Lepidoptera es el orden cuya abundancia podría encontrarse más afectada por los factores de perturbación (mayor desplazamiento en dirección opuesta a la de los vectores de perturbación) y Hemiptera el orden menos afectado (fig. 2).

El ACC a nivel específico mostró gran variabilidad en el comportamiento de las especies en función de los factores ambientales y de perturbación. La variación en abundancia de las especies de visitantes florales en cada sitio fue explicada en un 51 y 16.5% (primer y segundo eje de ordenación, respectivamente) respecto a los factores ambientales considerados. Solo las especies más abundantes: *Apis mellifera*, *Hypanthidium* sp. y *Blepharida flavocostata* fueron recolectadas en los 3 sitios. El análisis de varianza mostró que *A. mellifera* incrementó significativamente ($p < 0.01$) su abundancia al aumentar el índice de perturbación, aunque hay que considerar que también en este sitio la altitud fue menor. Por el contrario, *Hypanthidium* sp. fue significativamente más abundante ($p < 0.05$) en el sitio conservado, disminuyendo su abundancia cuando se incrementa la perturbación y disminuye la altitud. La abundancia de *B. flavocostata* no se vio afectada por el nivel de perturbación, ni por variaciones en las variables ambientales consideradas. Al comparar la abundancia total de organismos, entre periodos de observación y sitios, el análisis factorial mostró que la abundancia fue significativamente diferente entre horarios ($F_{2,18} = 203.9$, $p = 0.00001$) y sitios ($F_{2,18} = 414.4$, $p = 0.00001$). Asimismo, la interacción entre sitios y horarios también fue significativa ($F_{4,18} = 162.8$, $p = 0.00001$). Las pruebas de Bonferroni mostraron que el sitio con mayor grado de perturbación, en el periodo de observación de 3:00 a 6:00, tuvo significativamente más organismos ($p < 0.01$). El Anova factorial, considerando la riqueza de especies por sitio y horario, mostró que hubo diferencias significativas de acuerdo con el horario ($F_{2,18} = 44.1$, $p = 0.00001$), de acuerdo con el sitio ($F_{2,18} = 25.7$, $p = 0.00005$) y también con-

Tabla 2
Abundancias de las especies de visitantes florales de los 3 sitios de *Bursera copallifera* en el rancho El Salado, Jolalpan, Puebla

Orden	Familia	Especie	C	I	P	Abundancia total	
Coleoptera	Cerambicidae	<i>Chrysopraxis hypocrita</i> (Erichson)	1	0	0	1	
		<i>Rhopalophora serripennis</i> (Giesbert y Chemsak)	0	3	0	3	
		<i>Eudercus</i> sp. (LeConte)	0	1	1	2	
	Chrysomelidae	<i>Blepharida flavocostata</i> (Jacoby)	5	3	19	27	
		<i>Stilodes virgulata</i> (Achard)	0	1	0	1	
		<i>Pentispa sallaei</i> (Baly)	1	0	0	1	
		<i>Epicaerus</i> sp. (Schönherr)	0	1	0	1	
	Curculionidae	<i>Cryptorhopalum</i> sp. (Guérin-Méneville)	1	0	0	1	
	Dermestidae	<i>Euphoria pulchella</i> (Gory y Percheron)	7	0	3	10	
	Melolonthidae	<i>Listropsis</i> sp. (Blaisdell)	0	1	0	1	
	Mordellidae	<i>Mordellistena</i> sp. (Costa)	1	0	0	1	
		<i>Mordella</i> sp. 1 (Linnaeus)	1	0	0	1	
		<i>Mordella</i> sp. 2 (Linnaeus)	5	0	0	5	
	Scarabaeidae	<i>Strigoderma vestita</i> (Burm)	3	0	0	3	
		<i>Diognites</i> sp. (Hanging-thieves)	1	0	0	1	
Diptera	Asilidae	<i>Ocyptamus</i> sp. (Macquart)	0	1	0	1	
	Syrphidae	<i>Hyalymenus subinermis</i> (Van Duzee)	0	2	3	5	
Hemiptera	Alydidae	<i>Apidarus conspersus</i> (Stal)	0	2	15	17	
		<i>Chariesterus</i> sp. (Laporte)	1	0	0	1	
	Coreidae	<i>Catorhintha elongatula</i> (Brailovsky)	0	1	0	1	
Hymenoptera	Lygaeidae	<i>Lygaeus enolis</i> (Dallas)	0	1	0	1	
	Andrenidae	<i>Perdita</i> sp. (Michener)	0	1	0	1	
		<i>Apis mellifera</i> (Linnaeus)	2	25	83	110	
	Apidae	<i>Ceratina</i> sp. 1 (Latreille)	0	5	0	5	
		<i>Ceratina</i> sp. 2	1	7	0	8	
		<i>Trigona nigra</i> (Cresson)	0	6	1	7	
		<i>Ceratina</i> sp. 3	0	1	0	1	
		<i>Plebeia mexicana</i> (Ayala)	0	1	0	1	
		Formicidae	<i>Camponotus rectangularis</i> (Emery)	1	2	0	3
			<i>Pseudomyrmex cubaensis</i> (Forel)	7	0	0	7
			<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius)	3	1	0	4
			<i>Brachymyrmex</i> sp. (Mayr)	18	0	0	18
		Halictidae	<i>Myrmelachista</i> sp. (Roger)	0	1	0	1
	<i>Pheidole</i> sp. (Westwood)		3	0	0	3	
	<i>Lassioglossum</i> sp. 1 (Curtis)		0	1	0	1	
<i>Lassioglossum</i> sp. 2	2		0	0	2		
<i>Pseudaugochlora graminea</i> (Fabricius)	2		0	0	2		
<i>Augochlora</i> sp. (Say)	2		2	0	4		
<i>Augochlora</i> sp. 2	0		1	0	1		
<i>Augochlora</i> sp. 3	1		0	0	1		
Megachilidae	<i>Ashmeadiella</i> sp. (Cockerell)		2	2	0	4	
	<i>Megachile</i> sp. (Latreille)		1	0	1	2	
	<i>Hypanthidium</i> sp. (Cockerell)	19	6	1	26		
Sphecidae	<i>Isodontia</i> sp. (Patton)	0	1	0	1		
Vespidae	<i>Brachygastra</i> sp. (Perty)	0	1	0	1		
	<i>Polistes</i> sp. 1 (Latreille)	0	1	2	3		
	<i>Zethus</i> sp. (Fabricius)	0	1	0	1		
	<i>Hypalastoroides</i> sp. (Saussure)	1	2	0	3		
	<i>Santamenes</i> sp.	1	1	0	2		
	<i>Mischocyttarus</i> sp. (Saussure)	3	0	0	3		
	<i>Pachodynerus</i> sp. (Saussure)	0	1	0	1		
	<i>Clypearia</i> sp. (Saussure)	1	0	0	1		
	Lepidoptera	Arctiidae	<i>Harrisina americana</i> (Guérin-Méneville)	0	1	0	1
			<i>Lycomorpha pholus</i> (Drury)	1	0	0	1
<i>Atolmis</i> sp. (Hubner)			5	0	0	5	
Hesperiidae		<i>Cogia hippalus</i> (W.H. Edwards)	2	0	0	2	
		<i>Urbanus dorantes</i> (Stoll)	1	1	0	2	
		<i>Chiomara asychis</i> (Stoll)	1	0	0	1	
		<i>Erynnis horatius</i> (Scudder y Burgess)	2	0	0	2	
Lycaenidae		<i>Calydna sturnula</i> (Geyer)	0	1	0	1	
		<i>Kisutam</i> sp. (K.Johnson y Kroenlein)	1	0	0	1	
Nymphalidae		<i>Siproeta stelenes</i> (Linnaeus)	0	1	0	1	
		<i>Microtia elva</i> (H. W. Bates)	3	0	0	3	
		<i>Texola elada</i> (Hewitson)	1	0	0	1	
		Morfo 3	1	0	0	1	
Gelechiidae		Morfo 55	2	0	0	2	
		Total	25	66	117	91	129

C: conservado; I: intermedio; P: perturbado.

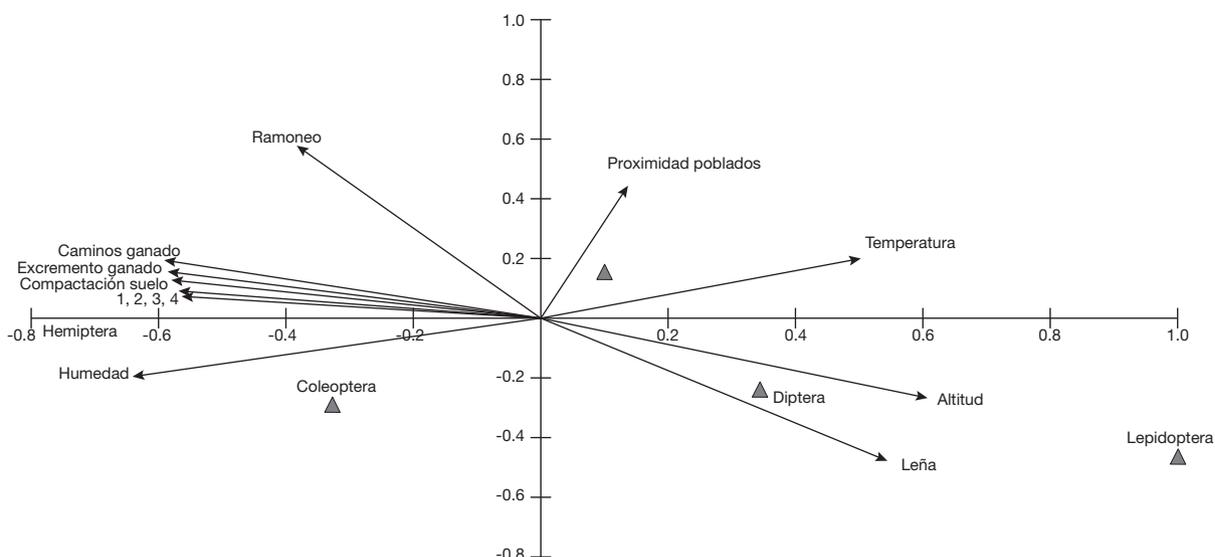


Figura 2. Gráfico del análisis canónico de correspondencia (ACC) que muestra la dinámica de la comunidad de visitantes florales a nivel de orden (triángulos) con respecto a los factores ambientales y de perturbación (vectores; 1, 2, 3 y 4 representan superficie de senderos, número de caminos, evidencia incendios y porcentaje erosión, respectivamente).

siderando la interacción de ambos factores ($F_{4,18} = 59.2$, $p = 0.00001$); donde las pruebas de Bonferroni mostraron que el sitio más conservado y con mayor altitud fue significativamente más numeroso en especies ($p < 0.01$), en todos los horarios.

Por otro lado también, a partir de la tabla 2, se calculó la proporción de especies sensible (ausentes en el sitio perturbado) y tolerantes (presentes y abundantes en el sitio perturbado; fig. 1), encontrando que para todos los órdenes la proporción de especies sensibles fue mayor, respecto a las tolerantes.

El análisis de Kruskal-Wallis, usado para comparar la diversidad de la comunidad de visitantes florales (índice de Simpson) entre sitios, mostró que el sitio perturbado fue significativamente menos diverso ($X^2 = 5.6$, $g.l. = 2$, $p = 0.0495$) que los otros 2 sitios (tabla 3). Mientras que el análisis de similitud (Anosim) mostró que hubo diferencias en la composición de insectos entre sitios ($R = 0.057$, $p = 0.004$, 9,999 permutaciones) y dentro de los sitios (horarios) a lo largo del tiempo (Conservado: $R = 0.37$, $p < 0.001$; Intermedio: $R = 0.31$, $p = 0.005$; Perturbado: $R = 0.35$, $p = 0.002$).

Discusión

Comunidad de visitantes florales

Las flores de *B. copallifera* atraen una gran riqueza de visitantes florales (66 especies), considerando que su periodo de floración es corto y que este recurso se encuentra restringido en el tiempo (Velázquez, 2011). Respecto a otras especies, Vidal y Ramírez (2005) registraron 7 especies de visitantes florales para *Bursera linanoe* y para *B. simaruba*; sin embargo, ambas especies fueron estudiadas en un bosque deciduo en Venezuela, por lo que la diferencia en las condiciones ambientales puede

Tabla 3

Abundancia, riqueza y diversidad de los 3 sitios analizados, en un gradiente de perturbación, en el rancho El Salado, Jolalpan, Puebla

Sitio	Riqueza	Abundancia	Diversidad (índice de Simpson)
Conservado	40	116	0.93 ^a
Medianamente conservado	37	92	0.899 ^a
Perturbado	31	161	0.706 ^b

Los superíndices "a" y "b" señalan diferencias significativas entre ellos ($p < 0.05$).

ser determinante en la riqueza de visitantes florales. El gran número de insectos visitantes florales de *B. copallifera* puede ser favorable, ya que aumenta la probabilidad de que existan polinizadores efectivos. Las 66 especies de visitantes florales pertenecen a 5 órdenes de insectos; lo cual contrasta con lo publicado por Velázquez (2011), quien solo registró a Hymenoptera y Coleoptera como visitantes florales de *B. copallifera*. Aunque también en nuestro estudio estos órdenes fueron los más abundantes (42 y 28%, respectivamente).

Variación de los factores ambientales

Los factores ambientales mostraron patrones opuestos a lo esperado, ya que a mayor altitud se esperaba un aumento de la humedad y una disminución de la temperatura. Esto puede estar relacionado con la ubicación de los sitios. El sitio de menor altitud se ubicó al pie de una cañada, con orientación Noroeste, por lo que la humedad fue mayor y la temperatura menor a la de los otros sitios. Lo opuesto ocurrió con el sitio conservado, ubicado cerca de la cima de un cerro, con orientación Suroeste. Estas diferencias en las condiciones ambientales, impidieron discernir la contribución relativa de cada variable de perturbación en la comunidad de visitantes florales. Así, en el ACC se consideraron los factores de perturbación como

variables ambientales, que junto con la temperatura, humedad y altitud ayudan a explicar la variación de la comunidad de insectos. En nuestro estudio, los factores ambientales (ACC) explicaron en un 49.8% la variación en la abundancia de los visitantes florales, por lo que las variables consideradas (ambientales y de perturbación) son importantes en la dinámica de la comunidad de visitantes florales; lo cual era de esperarse según Lewis (2006), Torres-Díaz, Cavieres, Muñoz-Ramírez y Arroyo (2007) y Régnière (2009).

Efecto de los factores ambientales en los órdenes y especies de visitantes florales

El orden Lepidoptera aumentó significativamente su abundancia a una mayor altitud y temperatura, pero también se encuentra desplazada en dirección opuesta a la mayoría de los vectores de perturbación. Asimismo, mostró ser el único orden que no presenta especies tolerantes a la perturbación (fig. 1). Aunque los sitios de estudio no solo varían en el grado de perturbación, sino también en altitud (el comportamiento de Lepidoptera podría deberse al cambio de altitud y no necesariamente a la perturbación) coincide con los estudios previos de Foo y Norzagaray (2009), donde Lepidoptera fue un grupo susceptible a la pérdida y fragmentación del hábitat; particularmente en nuestra zona de estudio, la agricultura nómada y los pastizales inducidos han fragmentado el hábitat, por lo que este orden podría ser un indicador de perturbación antropogénica en esta región. Los órdenes Hemiptera y Coleoptera fueron el caso opuesto al anterior, incrementaron su abundancia a menor altitud y temperatura, pero a mayor humedad, y simultáneamente se ubicaron en la misma dirección de la mayoría de los vectores de perturbación. Asimismo, Hemiptera presentó la más alta proporción de especies tolerantes (fig. 1). Existen estudios que han mostrado que algunos hemípteros (Nickel y Hildebrandt, 2003; Parisi, Menta, Gardi, Jacomini y Mozanica, 2005; Tooby y Macey, 1977) pueden ser resistentes a determinados tipos de perturbación, al igual que los coleópteros (Castillo, 2004; Cobb, Langor y Spence, 2007; Da Silva, Aguiar, Niemelä, Sousa y Serrano, 2008; Kaila, Martikainen y Punttila, 1997; Scheffler, 2005; Werner, 2002), por lo que no se descarta una influencia importante de la perturbación en el comportamiento de estos órdenes. Hymenoptera y Diptera no presentaron un patrón claro como los otros órdenes. Sin embargo, Hymenoptera se encontró cercano al vector de proximidad de poblados y Diptera cercano al vector de presencia de leña.

Se ha registrado a *A. mellifera* como una especie invasora, abundante en hábitats perturbados (Aizen y Feinsinger, 1994a; Aizen, Vázquez y Smith-Ramírez, 2002; Quintero et al., 2010; Riveros, 1991; Torres y Galetto, 2008). Por ejemplo, Aizen et al., (2002) registraron un incremento de casi el 300% de esta especie en sitios altamente perturbados. De manera similar, nuestros resultados mostraron que *A. mellifera* aumentó su abundancia más de un 300%, al comparar el sitio conservado e intermedio (2 y 25 individuos, respectivamente) con el sitio perturbado (83 individuos). Los trabajos sobre especies invasoras (Traveset y Richardson, 2006; Vidal y Ramírez, 2005) han mostrado que una vez se establecen, aumentan su abundancia y

dominan una comunidad desplazando a los competidores nativos; así, pueden alterar la estructura de las redes mutualistas (Aizen et al., 2008). Sin embargo, a pesar de que en nuestro estudio, en el sitio más perturbado se registró la menor diversidad, son necesarios mayores estudios para poder determinar si *A. mellifera* está desplazando a los visitantes nativos.

Otra de las especies con mayor abundancia fue *Hypanthidium* sp. y, al contrario que *A. mellifera*, su abundancia se incrementó conforme disminuyó la perturbación y aumentó la altitud. Bosch, Vicens y Blas (1993) registraron que tanto *Hypanthidium* sp. como *A. mellifera* consumen el mismo recurso (polen y néctar), por lo que estos cambios de abundancia en *Hypanthidium* sp., podrían atribuirse a su sensibilidad a los factores de perturbación y/o a que este organismo podría estar siendo desplazado por un visitante exótico (por ejemplo, *A. mellifera*). Sin embargo, Scott (1984) reportó que las especies del género *Hypanthidium* utilizan la resina de *B. copallifera* para construir sus nidos, por lo que las variaciones de abundancia también podrían estar relacionadas con variaciones en la densidad de plantas de *B. copallifera*. En nuestro estudio no se contabilizó la densidad de individuos de *B. copallifera*, por lo que no se puede determinar la influencia de este factor sobre la abundancia de *Hypanthidium* sp.

La especie *B. flavocostata* se presentó en los 3 sitios y también fue de las más abundantes. De acuerdo con Becerra, Venable, Evans y Bowersamer (2001), esta especie es depredadora (herbívoro) de *B. copallifera* y utiliza la resina de esta última como defensa contra sus propios depredadores. Aunque se sabe que la perturbación puede afectar también las interacciones de depredación (Bustamante y Grez, 1995), en nuestro estudio, *B. flavocostata* también incrementó su abundancia en el sitio perturbado. Su presencia y abundancia en los 3 sitios indica que esta especie podría tener también amplios intervalos de requerimientos ambientales, por lo que su abundancia no se vio afectada por la variación en las condiciones ambientales ni de perturbación.

Por su parte, los resultados dentro de cada orden, así como la proporción de especies calculada a partir de las abundancias (fig. 1) mostraron que en la mayoría de los grupos existen más especies sensibles a la perturbación que especies tolerantes. Solo el orden Coleoptera mostró un número similar de especies tolerantes que sensibles. Castillo (2004) encontró que las especies de este orden abundan en sitios con perturbación media, lo cual significaría un mayor número de especies con amplios intervalos de requerimientos ambientales. Dentro del orden Hymenoptera se encontró que más del 50% de las especies mostraron ser sensibles a la perturbación, tal como lo mencionan Aizen y Feinsinger (2003). Esto podría deberse a que la fragmentación del hábitat disminuye la densidad y calidad de los sitios de anidación de algunos insectos, como es el caso de muchas abejas (Cuéllar, 1999; Ferrari, 2011; Galetto et al., 2007). Sin embargo, también se ha mencionado (Castillo, 2004; Quintero et al., 2010) que hay un mayor número de especies de abejas en hábitats perturbados, aunque estos resultados son contradictorios; Winfree, Aguilar y Vázquez (2009) mostraron que la escala juega un papel importante ya que en "parches" pequeños hay una permanente migración de himenópteros pro-

venientes de parches conservados. En este mismo orden, llama la atención la presencia de la familia Formicidae (segunda más abundante; tabla 2), ya que debido a su tamaño bien podrían ser polinizadores de las pequeñas flores de *B. copallifera*. Aunque se ha registrado (Beattie, Turnbull, Hough, Jobson y Knox, 1984; Delabie, Ospina y Zavala, 2003; Ness, Mooney y Lach, 2010) que, en general, las hormigas no son buenos agentes polinizadores, Kaiser-Bunbury, Memmott y Müller (2009) han considerado a *Brachymyrmex* el género más abundante en nuestro estudio, y a *Pheidole* como polinizadores, ya que son considerados como integrantes de las redes de polinizadores en una zona tropical de la isla Mauricio. Por otro lado, *Brachymyrmex*, *Pseudomyrmex* y *Myrmelachista* han sido asociados a un incremento en el tamaño de los frutos de café (Philpot, Uno y Maldonado, 2006); sin embargo, no se pudo determinar si fue debido a la polinización por hormigas o más bien a un efecto indirecto (interacción con polinizadores voladores). Como sea, Beattie et al. (1984) demostraron claramente el efecto adverso sobre el polen por exposición al tegumento en los géneros *Myrmecia* y *Camponotus*, este último presente en nuestro estudio; así entonces, el papel de algunos géneros de hormigas como polinizadores sigue siendo poco claro.

Para el caso de las especies del orden Hemiptera, Castillo (2004) encontró menor diversidad en sitios conservados, lo cual difiere con nuestro estudio, ya que la comunidad de hemípteros fue más diversa en el sitio conservado. También hay que considerar, que el estudio de Castillo (2004) fue realizado en un desierto. Por último, para en el orden Diptera 2 especies fueron sensibles y 2 fueron tolerantes a la perturbación. Esto podría estar relacionado con lo registrado por Castillo (2004), donde los miembros del orden Diptera son más abundantes en sitios con perturbación intermedia.

Efecto de los factores ambientales en la comunidad de visitantes florales

Se encontró que el sitio conservado mostró el mayor número de especies. Lo cual coincide con Aizen y Feinsinger (1994b), Ferrari (2011) y Steffan-Dewenter et al. (2005) quienes documentaron que ocurre una pérdida de diversidad cuando la perturbación aumenta. Esto fue contrario a lo mencionado por Cuéllar (1999), quien no encontró diferencias en el número de especies, pero sí en la composición de especies entre sitios fragmentados y de vegetación natural continua. Aunque existen estudios donde esta tendencia no es clara, o incluso la tendencia es contraria (Castillo, 2004; Galetto et al., 2007; Quintero et al., 2010). Sin embargo, cabe aclarar que todos estos estudios consideraron únicamente a los polinizadores y no a toda la comunidad de visitantes florales; además de que los estudios se han realizado en diferentes hábitats, donde la respuesta a la perturbación podría variar. Por otro lado no hay que perder de vista que en nuestro estudio la altitud, temperatura y humedad varían simultáneamente con la perturbación.

En conclusión, las flores de *B. copallifera* atraen una gran riqueza de especies visitantes florales; donde todos los órdenes de visitantes florales tuvieron especies tolerantes a la pertur-

bación, pero fue mayor el número de especies sensibles, patrón que ya ha sido documentado en la literatura (Samways, 1994; Traveset, 1999). Consideramos que existen distintas variables relacionadas con la interacción planta-polinizador (i. e., densidad de flores, producción de frutos y semillas, viabilidad de las semillas, etc.) que pueden mostrar respuestas diferentes para un mismo tipo de perturbación antropogénica (Aizen y Feinsinger, 2003; Chacoff y Morales, 2007). Finalmente, aunque la abundancia y la riqueza de la comunidad de visitantes florales mostró una tendencia hacia la pérdida de riqueza y diversidad, y un aumento significativo en la abundancia de las especies más tolerantes, es importante aclarar que las diferencias de altitud entre los sitios, son un obstáculo para poder demostrar claramente que la perturbación es la única causa de estas variaciones en la comunidad de insectos; por lo que estos resultados no son concluyentes. Desafortunadamente los efectos de la fragmentación no son lineales, sino que se multiplican al llegar a un cierto porcentaje de hábitat destruido, el umbral crítico, a partir del cual las extinciones locales aumentan exponencialmente (Santos y Tellería, 2006). Por lo que es urgente realizar mayores estudios, que permitan estimar claramente el efecto de la perturbación en *B. copallifera*, especie de gran importancia económica, medicinal y cultural en México.

Agradecimientos

Agradecemos a las autoridades municipales y a los habitantes de la localidad rancho El Salado, Jolalpan, Puebla, por el apoyo y facilidades para la realización de este estudio. Nuestra gratitud a los Doctores Miguel Ángel Morón, Felipe A. Nogueira, Luis Leonardo Delgado, Ma. Magdalena Ordóñez, David Furth, Mauro Daccordi, Charles Staines, Luis Cervantes, Jorge Valenzuela, Carlos Hernán Vergara y Sergio Ibáñez, miembros de distintas instituciones, quienes apoyaron en la identificación de los organismos.

Referencias

- Aizen, M. A. y Feinsinger, P. (1994a). Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications*, 4, 478–392.
- Aizen, M. A. y Feinsinger, P. (1994b). Habitat fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75, 330–351.
- Aizen, M. A. y Feinsinger, P. (2003). Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. En G. Bradshaw, P. Marquet y H. A. Mooney (Eds.), *How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruption in the Americas* (pp. 111–129) New York: Springer-Verlag.
- Aizen, M. A., Morales, C. L. y Morales, J. M. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLOS Biology*, 6, 396–403.
- Aizen, M. A., Vázquez, P. y Smith-Ramírez, C. (2002). Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 79–97.
- Arroyo, M. T. K., Armesto, J. J. y Primack, R. B. (1985). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187–203.

- Beattie, A. J., Turnbull, C., Hough, T., Jobson, S. y Knox, R. B. (1984). The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. *American Journal of Botany*, 72, 606–614.
- Becerra, J., Venable, L., Evans, H. y Bowersamer, S. (2001). Interactions between chemical and mechanical defenses in the plant genus *Bursera* and their implications for herbivores. *American Zoologist*, 41, 865–876.
- Bosch, J., Vicens, N. y Blas, M. (1993). Análisis de los nidos de algunos Megachilidae nidificantes en cavidades preestablecidas (Hymenoptera, Apoidea). *Ortis*, 8, 53–63.
- Bustamante, R. y Grez, A. (1995). Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo*, 11, 58–63.
- Castillo, A. (2004). *Efecto de la perturbación antropogénica por cambio de uso de suelo y variación temporal de la diversidad de cinco órdenes de insectos del desierto de Sonora*. Tesis. Escuela de Ciencias. Puebla: Universidad de las Américas Puebla.
- Chacoff, N. P. y Aizen, M. A. (2004). Efectos de la distancia al borde del pedemonte sobre la polinización del Pomelo del Noreste de Argentina. *Congreso. II Reunión Binacional de Ecología*, Mendoza, Argentina.
- Chacoff, N. P. y Morales, C. (2007). Impacto de las alteraciones antrópicas sobre la polinización y la interacción planta-polinizador. Sección especial. *Ecología Austral*, 17, 3–5.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Cobb, T. P., Langor, D. W. y Spence, J. R. (2007). Biodiversity and multiple disturbances: boreal forest ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to wildfire, harvesting and herbicide. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 1310–1323.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (2008). Copales, diversidad y cultura. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Cuéllar, L. (1999). *Efecto de la fragmentación del matorral tamaulipeco en la diversidad y densidad de coleópteros y en la producción de semillas*. Tesis maestría. Facultad de Ciencias Forestales. Monterrey: Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Da Silva, P. M., Aguiar, C. A. S., Niemelä, J., Sousa, J. P. y Serrano, A. R. M. (2008). Diversity patterns of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) along a gradient of land-use disturbance. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 124, 270–274.
- Delabie, J. H. C., Ospina, M. y Zavala, G. (2003). Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En F. Fernández (Ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (pp. 167-180). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Ferrari, R. (2011). *Efecto del sistema de cultivo sobre la diversidad y abundancia de insectos visitantes del café (Coffea arabica L.) en el centro del estado de Veracruz*. Tesis. Escuela de Ciencias. Puebla: Universidad de las Américas Puebla.
- Flores, V. O. y Gerez, P. (1994). *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo*. México, D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Foo, K. C. y Norzagaray, M. (2009). Mariposas: bioindicadores desconocidos ¿Qué pasa en Baja California? *Primer Congreso de egresados del Colegio de la Frontera Norte*. Colegio de la Frontera Norte: Tijuana, Baja California.
- Galetto, L., Aguilar, R., Musicante, M., Astegiano, J., Ferreras, A., Jausoro, M. et al. (2007). Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 17, 67–80.
- Haddad, N. M., Bowne, D. R., Cunningham, A., Danielson, B.J., Levey, D. J. y Sargent, S. (2003). Corridor use by diverse taxa. *Ecology*, 84, 609–615.
- Hammer, O. y Harper, D. (2003). *Programa estadístico PAST. Versión 1.15*. Recuperado el 9 de julio de 2014, de <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Hernández-Pérez, E., González-Espinosa, M., Trejo, I. y Bonfil, C. (2011). Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos, México y su relación con el clima. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 964–976.
- Herrera, C. M. (1995). Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology*, 76, 1516–1524.
- Hintze, J. (2008). *NCSS, PASS and GESS*. Kaisville, Utah: NCSS.
- Inegi (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) (1987). *Síntesis geográfica, nomenclatura y anexo cartográfico del Estado de Puebla*. Puebla: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Kaila, L., Martikainen, P. y Punttila, P. (1997). Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 6, 1–18.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Memmott, J. y Müller, C. B. (2009). Community structure pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 11, 241–254.
- Kjøhl, M., Nielsen, A. y Stenseth, N. C. (2011). *Potential effects of climated change on crop pollination*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Kovach, W. L. (2004). *MVSP-A MultiVariate Statistical Package for Windows. Verion 3.13*. Pentraeth, Wales: Kovach Computing Services.
- Kremen, C., William, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R. et al. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10, 299–314.
- Lewis, S. L. (2006). Tropical forests and the changing earth system. *Review Philosophical transactions of the Royal Society*, 361, 195–210.
- López, M. C., Yanes, G., López, J., López, J. G., Hernández, C., Pérez, A. et al. (2006). Los servicios ambientales derivados de la protección de la biodiversidad en la UMA Rancho El Salado, Jolalpan, Puebla. *V Congreso Internacional y XI Nacional de Ciencias Ambientales*. Oaxtepec, Morelos: Universidad Autónoma del Estado de Morelos y Academia Nacional de Ciencias Ambientales.
- Martorell, C. y Peters, E. M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124, 199–207.
- Morales, C. L. y Aizen, M. A. (2002). Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of Southern Andes. *Biological Invasions*, 4, 87–100.
- Morales, C. L. y Aizen, M. A. (2006). Invasive mutualisms and the structure of plant pollinator interactions in the temperate forests of North-West Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 94, 171–180.
- Ness, J., Mooney, K. y Lach, L. (2010). Ants as mutualists. En L., Lach, C. L. Parr y K. L. Abbott (Eds.), *Ant ecology*. (pp. 97-114). New York: Oxford University Press.
- Nickel, H. y Hildebrandt, J. (2003). Auchenorrhyncha communities as indicators of disturbance in grasslands (Insecta, Hemiptera)-a case study from the Elbe flood plains (Northern Germany). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98, 183–199.
- Parisi, V., Menta, C., Gardi, C., Jacomini, C. y Mozzanica, E. (2005). Microarthropod communities as a tool to assess soil quality and biodiversity: a new approach in Italy. *Agriculture, Ecosystems and Environments*, 105, 323–333.
- Philpott, S. M., Uno, S. y Maldonado, J. (2006). The importance of ants and high-shade management to coffee pollination and fruit weight in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 487–501.
- Purata, S., Chibnik, M., Brossi, B. y López, A. (2004). Figuras de madera de *Bursera glabrifolia* H. B. K. (Engl.) en Oaxaca, México. En N. N., Alexiades, y P. Shanley (Eds.), *Productos forestales, medios de subsistencia y conservación. Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productor forestales no maderables* (pp. 415-437). América Latina, Indonesia: Centro para la Investigación Forestal Internacional.
- Quintero, C., Morales, C. y Aizen, M. A. (2010). Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. *Biodiversity and Conservation*, 19, 257–274.
- Régnière, J. (2009). Predicting insect continental distributions from species physiology. *Unasylva*, 60, 37–42.
- Riveros, M. (1991). Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40°S. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Santiago: Universidad de Chile.
- Rozzi, R., Arroyo, M. T. y Armesto, J. J. (1997). Ecological factors affecting gene flow between populations of *Anarthrophyllum cunningii*

- (Papilionaceae) growing on equatorial-and polar-facing slopes in the Andes of central Chile. *Plant Ecology*, 132, 171–179.
- Rzedowski, J., Medina, L. R. y Calderón, G. (2004). Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*, 66, 23–151.
- Samways, M. (1994). *Insect conservation biology*. Londres: Chapman y Hall.
- Santos, T. y Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15, 3–12.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservación Biology*, 5, 18–13.
- Scheffler, P. Y. (2005). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in Eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 9–19.
- Scott, W. (1984). The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany*, 71, 1149–1160.
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S. y Packer, L. (2005). Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 651–652.
- Tooby, T. E. y Macey, D. J. (1977). Absence of pigmentation in corixid bugs (Hemiptera) after the use of the aquatic herbicide dichlobenil. *Freshwater Biology*, 7, 519–525.
- Torres-Díaz, C., Cavieres, L., Muñoz-Ramírez, C. y Arroyo, M. (2007). Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de *Chaetanthera* (Asteraceae) en los Andes de Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80, 455–468.
- Torres, C. y Galetto, L. (2008). Importancia de los polinizadores en la reproducción de Asteraceae de Argentina Central. *Acta Botánica Venezolana*, 31, 473–494.
- Traveset, A. (1999). La importancia de los mutualismos para la conservación de la biodiversidad en ecosistemas insulares. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 527–538.
- Traveset, A. y Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 208–216.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94, 133–142.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forest. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063–2048.
- Velázquez, J. (2011). Biología reproductiva de dos especies del género *Bursera*. Tesis. Facultad de Ciencias. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vidal, M. C. y Ramírez, N. (2005). Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque deciduo secundario. *Ecotropicos*, 18, 73–88.
- Werner, R. A. (2002). *Effect of ecosystem disturbance on diversity of bark and wood-boring beetles (Coleoptera: Scolytidae, Buprestidae, Cerambycidae) in white spruce (Picea glauca (Moench) Voss) ecosystems of Alaska*. Res. Pap. PNW-RP-546. Portland, Oregon: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Winfree, R., Aguilar, R. y Vázquez, D. P. (2009). How do bees respond to anthropogenic disturbance? A synthesis and meta-analysis. *Ecology*, 90, 2068–2076.