



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

TESIS DE LICENCIATURA

**Efecto de la perturbación sobre algunos aspectos de la biología
reproductiva de *Gomphrena decumbens* Jacq. en Zapotitlán
Salinas, Puebla**

TESIS PROFESIONAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIATURA EN BIÓLOGA

PRESENTA:

ADRIANA PÉREZ MARTÍNEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO



NOVIEMBRE 2015

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a la Dra. Dulce María Figueroa Castro, por permitirme elaborar esta tesis a su lado, por sus enseñanzas, su apoyo, por su confianza y su paciencia.

A la Dra. Sombra Patricia Rivas Arancibia y al Dr. José Arturo Casasola González por el tiempo dedicado a las revisiones de esta tesis y por sus comentarios.

A mi mamá gracias por tu apoyo incondicional a lo largo de este camino, para llevar a cabo mis estudios, por toda tu confianza, por todo tu amor; gracias por darme todo y más de lo necesario, por cuidar de mí, gracias por todo el esfuerzo que pusiste para lograr gran parte de este proyecto. No tengo las palabras correctas ni suficientes para agradecerte todo lo que has hecho por mí. “Te amo”

A Edgard Edel Villanueva por todo tu amor, por tus consejos, por tu apoyo incondicional durante estos años juntos y por motivarme a siempre buscar un mejor futuro. “Te amo”

A mi hermano, por su amor y sus cuidados, por estar siempre conmigo en los buenos y malos momentos y a mí cuñada por sus cuidados.

A Félix por todo su apoyo y consejos a lo largo de la carrera.

A mi pequeño sobrino Brayan que siempre ha sido un gran impulso de motivación para ser una mejor persona y tener un mejor futuro.

A mis tíos y abuelos por todo su cariño, sus consejos y por su apoyo.

A Itzel Lizbeth Castillo Sánchez y Miguel Arroyo Prado; participaciones en las colectas de la especie de estudio en Zapotitlán Salinas, Puebla.

A Sandra Aguilar por su amistad y por su apoyo en la elaboración del mapa del sitio de estudio y por ayudarme a resolver diferentes dudas.

Al laboratorio “Interacciones Ecológicas” por la facilidad proporcionada para el uso del equipo y espacio para llevar a cabo la realización de esta Tesis.

Así como, a la Escuela de Biología por el apoyo otorgado para la impresión de tesis.

Gracias a todos por formar parte de este proyecto

ÍNDICE

RESUMEN	7
I. INTRODUCCIÓN	9
II. ANTECEDENTES	10
2.1. Visitadores florales.	10
2.2. Perturbación.	14
2.2.1. Efecto de la perturbación en los caracteres florales.	16
2.2.2. Efecto de la perturbación en la interacción planta-polinizador.	18
2.2.3. Efecto de la perturbación sobre las comunidades de visitadores florales.	20
2.2.4. Efecto de la perturbación en el éxito reproductivo de las plantas.	21
2.3. Biología reproductiva de Amaranthaceae.	23
2.3.1. Características florales.	23
2.3.2. Sistema reproductivo.	25
2.3.3. Visitadores florales.	25
2.3.4 Efecto de la perturbación en plantas de la Familia Amaranthaceae.	26
III. JUSTIFICACIÓN.	27
IV. OBJETIVOS.	28
4.1. General.	28
4.2. Particulares.	28
V. HIPÓTESIS.	29
VI. MÉTODOS.	30
6.1. Sitio de estudio.	30
6.2. Sistema de estudio.	31
6.3. Estimación del índice de perturbación y selección de sitios de muestreo. ...	33
6.4. Variación en los caracteres florales.	35
6.5. Sistema reproductivo, viabilidad de los granos de polen y limitación por polen	36
6.6. Éxito reproductivo.	37
6.7. Estructura y composición de la comunidad de visitadores florales.	38
VII. RESULTADOS.	39

7.1. Variación de los caracteres florales.	39
7.2. Producción, viabilidad de los granos de polen y limitación por polen.	48
7.3. Éxito reproductivo.	46
7.4. Estructura y composición de la comunidad de visitantes florales.	51
7.5. Efecto de la perturbación en la estructura de la comunidad de visitantes florales.	53
7.5.1. Abundancia.	53
7.5.2. Riqueza específica.	54
7.5.3. Diversidad.	50
7.5.4. Similitud.	55
VIII. DISCUSIÓN.	57
8.1. Variación en los caracteres florales.	57
8.2. Sistema reproductivo, viabilidad de los granos de polen y limitación por polen...	58
8.3. Estructura y composición de la comunidad de visitantes florales.	59
8.3.1. Efecto de la perturbación sobre la abundancia de los visitantes florales.....	61
8.3.2. Riqueza específica.	63
8.3.3. Diversidad.	64
8.3.4. Similitud.	64
IX. CONCLUSIONES.	65
X. LITERATURA CITADA.	68

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Morfología de Amaranthaceae.....	24
Figura 2. Ubicación geográfica del Municipio de Zapotitlán Salinas, en México y en el estado de Puebla.....	31
Figura 3. Morfología de <i>Gomphrena decumbens</i>	32
Figura 4. Inflorescencia de <i>G. Decumbens</i> en Zapotitlán Salina.....	33
Figura 5. Flores de diferentes posiciones de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	35
Figura 6. Ancho de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i> en los dos sitios.....	39
Figura 7. Longitud de las inflorescencias de <i>G. decumbens</i> en los dos sitios.....	40
Figura 8. Área de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i> en ambos sitios.....	40
Figura 9. Longitud de las flores de <i>G. decumbens</i> en diferentes zonas dentro de la inflorescencia.....	41
Figura 10. Longitud de las flores de <i>G. decumbens</i> en diferentes zonas en la inflorescencia en sitios con índice de perturbación contrastante.....	41
Figura 11. Área de las anteras de las flores de <i>G. decumbens</i> en los dos sitios.....	42
Figura 12. Longitud del gineceo de las flores ubicadas en diferentes zonas de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	43
Figura 13. Longitud de ovario de las flores en diferentes zonas dentro de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	44
Figura 14. Ancho del ovario de las flores de <i>G. decumbens</i> en dos diferentes sitios.....	44
Figura 15. Ancho del ovario de las flores en diferente zonas dentro de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	45
Figura 16. Ancho del ovario de las flores de <i>G. decumbens</i> en diferentes zonas dentro de la inflorescencia en sitios con índice de perturbación contrastante.....	46
Figura 17. Área del ovario de las flores en diferentes zonas dentro de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	47

Figura 18. Longitud del estigma de las flores en diferentes zonas dentro de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	48
Figura 19. Número de granos de polen cuantificados sobre los estigmas de las flores de <i>G. decumbens</i> en los dos sitios.....	49
Figura 20. Número de granos de polen cuantificados sobre los estigmas de las flores en diferentes zonas dentro de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i>	50
Figura 21. Número de granos de polen cuantificados sobre el estigma de las flores en diferentes zonas dentro de la inflorescencia de <i>G. decumbens</i> en los dos sitios.....	51
Figura 22. Abundancia de los grupos de visitantes florales de <i>G. decumbens</i> en el sitio conservado y perturbado.....	53
Figura 23. Abundancia de las diferentes morfoespecies de insectos colectados en ambos sitios visitando las flores de <i>G. decumbens</i>	54
Figura 24. Índice de diversidad de la comunidad de visitantes florales de <i>G. decumbens</i>	55
Cuadro 1. Listado de los visitantes florales.....	52

RESUMEN

Las plantas anuales de regiones áridas y semiáridas representan una fuente de diversos recursos para un gran número de organismos, incluyendo a los polinizadores. Sin embargo, a pesar de la importancia que las especies anuales tienen en los ecosistemas áridos y semiáridos, existen pocos estudios sobre su biología reproductiva y el efecto que la perturbación tiene sobre las comunidades de insectos que las visitan. En este trabajo se describe la variación en los caracteres florales y el éxito reproductivo de *Gomphrena decumbens* (Amaranthaceae), así como la estructura y composición de la comunidad de sus visitantes florales, en dos sitios con perturbación contrastante ubicados en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Los visitantes florales se colectaron del 20 al 23 de septiembre de 2011 y las inflorescencias de *G. decumbens* en septiembre de 2014. La variación en los caracteres florales entre sitios se determinó a partir de las dimensiones (longitud, ancho y área) de las inflorescencias, los ovarios y las anteras; el número de flores por inflorescencia; la longitud de las flores, del estigma y del estilo; y el número de granos de polen por flor. La existencia de limitación por polen se evaluó con el número de granos de polen sobre el estigma de las flores colectadas en ambos sitios. El éxito reproductivo se estimó a partir de la proporción de flores por inflorescencia que produjeron frutos maduros en cada sitio. La diferencia en la estructura y composición de la comunidad de visitantes florales entre sitios, se determinó con la riqueza específica, la abundancia y el índice de diversidad de los visitantes en cada sitio, así como el índice de similitud de Sorensen. Se encontró que las inflorescencias del sitio conservado tienen mayores dimensiones que las del sitio perturbado. Entre sitios, no hubo diferencias en la longitud y el ancho de la antera pero sí en el área, siendo significativamente mayor en el sitio perturbado. El resto de los caracteres florales no variaron entre sitios. La viabilidad de los granos de polen fue del 100%. El número de granos de polen sobre el estigma fue significativamente mayor en el sitio perturbado. El éxito reproductivo no difirió entre sitios.

Se registraron un total de 30 especies de insectos de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera, visitando las flores de *G. decumbens*. No se encontraron diferencias significativas en la riqueza específica ni en la abundancia de los visitantes florales entre sitios. El índice de diversidad fue significativamente mayor en el sitio perturbado. La similitud de especies visitadoras entre los sitios fue de 12.05%.

El hecho de no haber encontrado diferencias en el éxito reproductivo de *G. decumbens* en ambos sitios de estudio, a pesar de que si las hubo en el tamaño de las inflorescencias, el número de granos de polen sobre el estigma, la diversidad y la composición de los visitantes florales, sugiere que la planta no depende de los vectores bióticos para su polinización ya que posiblemente sea polinizada por viento y/o por autogamia como se ha reportado para otras especies de la Familia Amaranthaceae.

I. INTRODUCCIÓN

La polinización es un fenómeno biológico que consiste en el transporte del polen desde los órganos masculinos de la flor, hasta los órganos femeninos, de la misma flor u otra flor (Mattson, 1980) y constituye el primer paso en la reproducción sexual de las plantas (Proctor *et al.*, 1996; Ollerton, 1999), asegurando la formación de semillas viables para la siguiente generación (Kevan, 1997). En las angiospermas, las flores de algunas especies son capaces de autopolinizarse (autogamia), mientras que otras requieren que el polen provenga de flores de individuos genéticamente distintos (*i.e.* xenogamia; Kevan, 1997). En la xenogamia el polen es transportado por diversos vectores, tanto bióticos (animales) como abióticos (viento y agua) (Stebbins, 1970; Vogel, 1990). Dentro de los bióticos, los insectos son el principal vector de polen de aproximadamente el 85% de las especies de plantas con flores (Stebbins, 1970; Vogel, 1990; Kearns *et al.*, 1998; Potts *et al.*, 2003).

Por otro lado, los diferentes tipos de perturbación de origen antrópico hacen vulnerables las interacciones planta-polinizador (Aizen y Feinsinger, 1994a; Renner, 1998; Aizen *et al.*, 2002; Aguilar *et al.*, 2006). La perturbación puede modificar de manera directa aspectos importantes de las comunidades de visitantes florales, independientemente de los atributos (*i.e.* recompensas, morfología, longevidad, densidad y fenología floral) ofrecidos por las plantas (Aizen y Vázquez, 2006). Por ejemplo, la perturbación puede reducir el tamaño de las poblaciones de especies de polinizadores (Rathcke y Jules, 1993), la frecuencia de visitas a las plantas, su diversidad, y su composición (Aizen y Vázquez, 2006), lo que a su vez puede causar la pérdida local de otras especies de la comunidad y provocar la ruptura de la interacción planta-polinizador (Rathcke y Jules, 1993).

Además, la perturbación causa fuertes cambios en el microclima (Bustamante y Grez, 1995). Por ejemplo, se ha observado que la luminosidad, la evapotranspiración, la temperatura y la velocidad del viento, aumentan en sitios perturbados. Por el contrario, la humedad del suelo disminuye en esos mismos sitios (Saunders *et al.*, 1991; Bustamante y Grez, 1995). Todos estos cambios a nivel

microclima pueden afectar a las poblaciones de polinizadores y, consecuentemente, a la interacción planta-polinizador

Las regiones áridas y semiáridas suelen caracterizarse por una gran abundancia y diversidad de plantas anuales (Ramawat, 2010). Aunque estas plantas completan su ciclo de vida durante un periodo corto de tiempo, sus propágulos están presentes todo el año formando bancos de semillas que constituyen el alimento de diferentes organismos (Gutiérrez, 2008). Además, éste grupo de plantas son importantes porque son sitios de apareo y oviposición de diversos insectos (van der Pijl, 1961; Brailovsky *et al.*, 1998, Bernhardt, 2000). También intervienen en procesos de facilitación y establecen interacciones de competencia con plantas perennes y líquenes, contribuyendo a regular la estructura de las comunidades (Luzuriaga *et al.*, 2012).

Sin embargo, a pesar de su importancia existen pocos estudios sobre la biología reproductiva de especies anuales de zonas áridas y semiáridas, incluyendo los efectos que la perturbación tiene en las comunidades de insectos que visitan sus flores y en las interacciones de polinización.

II. ANTECEDENTES

2.1. Visitadores florales

Se conoce como visitadores florales a todos aquellos organismos que visitan las flores y durante esta actividad pueden llevar a cabo la polinización (Morales y Aizen, 2006). En general, los visitadores florales pueden ser catalogados en dos grupos; los que polinizan y los que no lo hacen (Lane, 1996; Viejo, 1996). Los polinizadores obtienen alimento (principalmente polen y néctar) como recompensa a cambio de la polinización (Lane, 1996; Viejo y Ormosa, 1997). Por su parte, los no polinizadores visitan las flores en busca de alimento, camuflaje, descanso, apareamiento u

oviposición; pero no mantienen un mutualismo estricto con las plantas (Lane, 1996; Viejo y Ornosa, 1997).

La polinización es realizada por diferentes animales, como insectos aves, reptiles, murciélagos y otros mamíferos pequeños (Faegri y van der Pijl, 1979; Viejo y Ornosa, 1997; Gordón *et al.*, 2002). De todos ellos, los insectos son los mas importantes (Viejo y Ornosa, 1997), ya que se encargan de polinizar al 85 % de las plantas con flores (Stebbins, 1970; Vogel, 1990; Kearns *et al.*, 1998; Potts *et al.*, 2003). Entre los insectos los principales polinizadores son los Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera (Viejo y Ornosa, 1997).

Los himenópteros son considerados como el grupo de polinizadores más importante (Baker, 1973; Baker y Baker, 1979; Proctor *et al.*, 1996; Ollerton, 1999), tanto por el número de especies que son florícolas obligadas (Gordón *et al.*, 2002) como por su eficiencia como polinizadores (Ollerton, 1999; Gordón *et al.*, 2002). Se estima que cerca del 73% de las especies vegetales son polinizadas por algún tipo de abeja (FAO, 2004). Estos insectos visitan las flores en busca de polen y néctar, que constituyen su principal fuente de alimentación tanto en las etapas larvianas como en el estado adulto (Aguilar, 1965; Proctor *et al.*, 1996), pero también las utilizan como sitios de oviposición (Smith, 1999). Por lo tanto, tienen una fuerte dependencia con las plantas que les proveen de dichos recursos (Aguilar, 1965; Rodríguez-Prilli y Velásquez, 2011). Las abejas suelen visitar flores de color amarillo y violeta, con un alto reflejo de los rayos UV, que les facilita el acceso al néctar (Faegri y van der Pijl, 1979; Silberglied, 1979; Kevan y Baker, 1983; Bertin, 1989; Barth, 1991). Algunos himenópteros del suborden Apocrita transportan el polen en sus canales alimenticios, pero la mayoría poseen estructuras externas especiales para reunir y transportar los granos de polen a sus nidos (Aguilar y Smith, 2008). Por ejemplo, algunos himenópteros poseen pelos en forma de gancho sobre las partes bucales o las patas delanteras, o bien, presentan modificaciones en la cabeza y las tibias posteriores que facilitan la colecta del polen (Aguilar y Smith, 2008).

Dentro del orden Diptera, las familias Syrphidae y Bombyliidae son los grupos más importantes de polinizadores (Ollerton, 1999; Gordón *et al.*, 2002). Estas

moscas suelen imitar a las abejas tanto en su apariencia como en su comportamiento (Viejo, 1996; Grimaldi, 1999; Ollerton, 1999). Los sírfidos visitan las flores en busca de polen; mientras que los bombílidos las visitan en busca de néctar, por lo que cuentan con una probóscide lo suficientemente larga para alcanzar nectarios relativamente profundos (Viejo, 1996). Sin embargo, muchas especies de moscas son visitantes oportunistas ya que sus piezas bucales chupadoras les permiten la ingestión de néctar y polen en flores pequeñas, tanto de corola abierta como tubular. En general, los dípteros visitan flores de colores brillantes como púrpura y amarillo, con aromas dulces o putrefactos, con néctar de fácil acceso y con órganos sexuales expuestos y guías de néctar moderadas (Aguilar, 1965; Faegri y van der Pijl, 1979; Ollerton, 1999, Gordón *et al.*, 2002). Algunas plantas (particularmente de las familias Asclepiadiaceae, Araceae y Aristolochiaceae) presentan flores que emanan aromas imitando el olor de la carroña, el excremento, frutos en descomposición u otro material orgánico putrefacto, para atraer a las moscas y así ser polinizadas (Ollerton y Liede, 1997). Los dípteros son buenos polinizadores de una gran variedad de plantas con flores (Ollerton, 1999); y, cuando las temperaturas son bajas, suelen ser más numerosos que las abejas (Gordón *et al.*, 2002), por tanto, son consideradas como el segundo grupo más importante de polinizadores (Gordón *et al.*, 2002).

El orden Lepidoptera constituye un grupo importante de polinizadores para un gran número de plantas (Gondón *et al.*, 2002). Los lepidópteros tienen una estrecha asociación con las plantas con flores y una fuerte dependencia de ellas como fuente de alimento (Kevan y Baker, 1983; Feinsinger, 1987; De Vries, 1997; Ollerton, 1999). Los miembros de este grupo transportan las cargas de polen en los ojos y la probóscide (Feinsinger, 1987; De Vries, 1997). Debido a que presentan piezas bucales alargadas (Ollerton, 1999). Además, prefieren aquellas de color amarillo, azul, púrpura o rosado; con aroma fragante y dulce y nectarios bien desarrollados (Weberling, 1989). Las mariposas diurnas visitan flores con corolas tubulares y pétalos extendidos que forman una plataforma de aterrizaje, de colores brillantes y con guías de néctar que conducen al polinizador hasta el centro, donde se encuentra el néctar y los órganos sexuales (Kevan y Baker, 1983). Por su parte,

las mariposas nocturnas visitan flores con antesis nocturna o crepuscular, de colores pálidos (blanco o cremas), fuertemente perfumadas, con partes florales comúnmente tubulares o en forma de trompeta (Kevan y Baker, 1983; Ollerton, 1999). Los lepidópteros son buenos polinizadores debido a que la mayoría de ellos son nectarívoros, no dañan las partes florales (Gordón *et al.*, 2002) y, al haber especies diurnas y nocturnas, pueden llevar a cabo la polinización a lo largo de las veinticuatro horas del día (Ollerton, 1999).

En el caso de los escarabajos (orden Coleoptera), algunos son polinizadores y otros se alimentan de las flores que visitan (Viejo, 1996; Ollerton, 1999). Los que realizan la polinización buscan flores abiertas, grandes o globosas, de colores claros u opacos y con aroma a materia orgánica en descomposición (Viejo, 1996; Kite *et al.*, 1998; Ollerton, 1999). Los coleópteros visitan las flores en busca de recompensas como tejidos, secreciones florales (incluyendo néctar) y polen (Kevan y Baker, 1983; Ollerton, 1999). Se considera que los escarabajos son malos polinizadores debido a que tienen partes bucales masticadoras y a que algunas especies son depredadoras (Proctor *et al.*, 1996).

Otros insectos polinizadores menos comunes son aquellos que pertenecen a los órdenes Dictyoptera y Thysanoptera (Appanah y Chan, 1981; Proctor *et al.*, 1996; Ollerton, 1999). Los Dictyoptera son los principales polinizadores del árbol tropical *Uvaria elmeri* en Sarawak, Malaysia (Nagamitsu e Inoue, 1997). Las flores de este árbol despiden un aroma similar al de la madera en descomposición (Ollerton, 1999) y presentan pétalos grandes y extendidos (Nagamitsu e Inoue, 1997).

Por su parte, los thrips (Thysanoptera), a pesar de su diminuto tamaño (en general menor a 2 mm de longitud), son buenos polinizadores de un número pequeño de plantas, principalmente en los trópicos (Appanah y Chan, 1981; Momose *et al.*, 1998). Por ejemplo, son los únicos polinizadores de *Popowia pisocarpa* en Sarawak, Malaysia (Momose *et al.*, 1998) y de *Swietenia mahagoni* en Florida, E.E.U.U. (Howard *et al.*, 1995), así como de árboles de la Familia Dipterocarpaceae en la pluviselva malaya (Appanah, 1993). Las flores polinizadas por tisanópteros cuentan con una cámara floral en la que se reproducen (Momose *et al.*, 1998). Las hembras al pasar por la corola cubren su cuerpo de polen y lo van

depositando sobre los estigmas (Hagerup, 1953). En algunos casos, las actividades de forrajeo de estos insectos desencadenan la apertura de las anteras, lo que libera el polen y facilita la polinización por el viento (Listabarth, 1993; Ollerton, 1999). Sin embargo, los thrips pueden resultar perjudiciales para las plantas ya que se alimentan de las partes florales y suelen depositar sus huevos dentro de las corolas de las flores; por lo que se consideran polinizadores poco eficientes (Kirk, 1985; Kirk, 1997; Momose *et al.*, 1998; Mound y Kibby, 1998; Willson *et al.*, 2004; Vivanco *et al.*, 2014).

Otros insectos de los órdenes Collembola, Dermaptera, Plecoptera, Hemiptera, Neuroptera y Trichoptera se alimentan regularmente de polen o néctar y/o transportan polen en sus cuerpos (Ollerton, 1999). Sin embargo, se consideran como polinizadores de poca importancia para la mayoría de las plantas (Proctor *et al.*, 1996) debido a que suelen masticar el tejido productor de néctar de las flores (Ollerton, 1999).

2.2. Perturbación

Según White y Pickett (1985), la perturbación o disturbio es un evento a veces imperceptible en el tiempo que altera la estructura de los ecosistemas, de las comunidades o de las poblaciones. Es un fenómeno que causa heterogeneidad en las condiciones ambientales (Sousa, 1984) cambiando la disponibilidad de recursos y del sustrato, así como las características de los ecosistemas (White y Pickett, 1985).

La perturbación es causada por factores naturales o antrópicos (Kaufmann, *et al.*, 1994), y sus consecuencias dependen de agentes físicos y bióticos (Sousa, 1984; White y Pickett, 1985; Parminter y Daigle, 1997). Dentro de los factores de perturbación natural se encuentran los incendios forestales, los huracanes, los deslaves, las sequías, las inundaciones y la invasión de especies exóticas a las comunidades (White y Pickett, 1985; Aizen y Feinsinger, 1994a; Parminter y Daigle, 1997; Morales y Aizen, 2002, 2006; Traveset y Santamaria, 2004; Aizen *et al.*, 2008; Traveset *et al.*, 2008; Aguirre *et al.*, 2009).

En cambio, las perturbaciones antrópicas son generadas principalmente por actividades humanas, como la ganadería, la agricultura, la deforestación y el uso de sustancias químicas (fertilizantes y pesticidas). A su vez, estas generan pérdida y fragmentación del hábitat (Sousa, 1984; Kearns e Inouye, 1997; Kearns *et al.*, 1998). En la actualidad, lamentablemente, la mayoría de los ecosistemas están o han estado sujetos a diferentes regímenes de perturbación (Pickett y White 1985; White y Jentsch, 2001).

Entre los diferentes tipos de perturbación, el más estudiado es la fragmentación, que se define como la transformación de un hábitat natural continuo, en unidades más pequeñas y aisladas entre sí (Bustamante y Grez, 1995). La fragmentación del hábitat causada por la tala, los incendios forestales y/o los asentamientos humanos, ocasiona alteraciones profundas en los bosques (Vázquez y Simberloff, 2004), así como en las comunidades de plantas (Potts *et al.*, 2003). El efecto más notable de la fragmentación es la pérdida del hábitat (Fahrig, 2003). Algunos estudios relacionados con el efecto de la fragmentación en las poblaciones de plantas, se han centrado principalmente en los procesos demográficos, con especial énfasis en la evaluación de los efectos en la reproducción de las plantas (Hobbs y Yates, 2003; Honnay *et al.*, 2005; Ghazoul, 2006).

Por otra parte, una actividad común en las selvas estacionales, considerada como perturbación es la ganadería (Maass *et al.*, 2010). El mayor efecto negativo de la ganadería en la vegetación ocurre cuando se deforestan los bosques y se introducen especies vegetales apetecibles para el ganado, provocando la eliminación de las plantas nativas (Fleischner, 1994). Además, el pastoreo del ganado reduce y puede llegar a eliminar la biomasa vegetal (Floyd *et al.*, 2003) proporcionalmente al grado de presión del ganado (Hayes y Holl, 2003). En un estudio realizado en Argentina (Vázquez y Simberloff, 2003, 2004), se encontró que el ramoneo y el pisoteo del ganado reduce la densidad poblacional de las plantas. De esta forma, el pastoreo puede disminuir la abundancia relativa de las diferentes especies de plantas en una comunidad (Harper, 1977; Huntly, 1991).

La agricultura también constituye un ejemplo de perturbación (Lassaletta y Rovira, 2005). La aplicación de insecticidas y/o fertilizantes para combatir plagas o

malezas que afectan a los cultivos agrícolas (Pérez y Landeros, 2009) tiene efectos negativos en los ecosistemas, de tal forma que perjudica a todas las especies que habitan en ellos (Monroy-Vilchis, 2003), incluidos los insectos polinizadores que participan en la producción de frutos de los cultivos (Bentley y Elias, 1983). Además, el uso de químicos contribuye a la degradación del suelo de diversas maneras; incluyendo la pérdida de fertilidad, la salinización, la erosión debido a la eliminación de la cubierta vegetal y el movimiento constante del suelo (Pérez y Landeros, 2009).

La introducción de especies exóticas también es un tipo de perturbación (Aizen y Vázquez, 2006). Las especies exóticas pueden integrarse a las comunidades llegando a alterar dramáticamente la estructura de las interacciones mutualistas entre especies nativas, así como la organización y composición de las comunidades (Traveset y Santamaria, 2004; Traveset y Richardson, 2006; Traveset *et al.*, 2008). Un ejemplo de este tipo de perturbación es cuando las especies exóticas invaden un hábitat determinado causando la disminución de la densidad poblacional de las especies nativas, su reemplazo o incluso su desaparición local (Begon *et al.*, 1986; Morales *et al.*, 2009).

Los daños causados por la perturbación a los ecosistemas naturales varían de acuerdo con su distribución espacial, la superficie impactada, la frecuencia e intensidad con la que se presentan, el tipo de perturbación y la sinergia que se produce entre perturbaciones co-ocurrentes (Pickett y White, 1985; White y Jentsch, 2001).

2.2.1. Efecto de la perturbación sobre los caracteres florales

El tamaño y forma de las plantas, sus hojas y sus flores, presentan una gran variación que dependen de factores tanto filogenéticos como fisiológicos y biomecánicos impuestos por las condiciones del hábitat (luz, temperatura, humedad, disponibilidad de agua y nutrientes) (Horn, 1971; Givnish, 1986; Brown y Lawton, 1991). Por ejemplo, Caruso (2006) realizó un estudio con *Lobelia siphilitica* en dos tipos de suelos (húmedo y seco), y demostró que el tamaño y el número de flores era mayor en el sitio húmedo, y que la antesis floral ocurría antes en ese mismo sitio.

Por otro lado, la perturbación es un factor que ocasiona cambios en las condiciones ambientales, que puede afectar a los caracteres florales y la reproducción de las plantas. Por ejemplo, la perturbación causa un aumento en la radiación luminosa y la temperatura atmosférica, al mismo tiempo que causa una disminución en la humedad del suelo (Kapos, 1989; Murcia, 1995). De esta forma, las condiciones ambientales de los sitios perturbados pueden alterar tanto los procesos de germinación y desarrollo (Laurence *et al.*, 1998), como los procesos metabólicos involucrados en la biosíntesis y el crecimiento celular (Berry y Raison, 1981; Bruhn *et al.*, 2000; Loveys *et al.*, 2002). Así, las plantas pueden responder a los cambios ambientales generados por la perturbación de manera fisiológica, morfológica o ambas, dependiendo de su plasticidad fenotípica (Agrawal, 2001; Atkin *et al.*, 2006).

La fragmentación del hábitat puede afectar la reproducción de las plantas de manera indirecta a través de los cambios que sufren sus estructuras reproductivas (Jacquemyn *et al.*, 2012). Por ejemplo, en fragmentos pequeños, las flores de *Centaureum erythraea* presentan una corola de menor diámetro, y las plantas producen menor cantidad de flores y reducen su producción de néctar (Jacquemyn *et al.*, 2012). Por su parte, Brys *et al.* (2013) encontraron que los individuos de *Blackstonia perfoliata* localizados en sitios conservados producen flores más grandes y con mayor número de flores por individuo.

En otro estudio, Gómez (2003) encontró que el número de flores por individuo, y el diámetro de los pétalos eran mayores en un sitio sin disturbio por herbivoría y que estas estructuras disminuían en áreas con este tipo de perturbación.

Por su parte, Elle y Hare (2002) encontraron que el disturbio causado por la herbivoría y la falta de humedad generan un impacto negativo en las flores de *Datura wrightii*. Dichos autores demostraron que en el sitio donde estaban presentes los herbívoros, las flores presentaban una corola de menor tamaño y el número de flores abiertas disminuía en comparación con el sitio sin de disturbio.

2.2.2. Efecto de la perturbación en la interacción planta – polinizador

Las interacciones planta-polinizador son susceptibles a distintos tipos de perturbación de origen antrópico (Aizen y Harder, 2007). Una de las consecuencias es la pérdida local de especies; lo que puede ocasionar la ruptura de las interacciones planta-polinizador (Rathcke y Jules, 1993). La fractura de este tipo de interacciones mutualistas puede comprometer la reproducción sexual de las especies vegetales, representando el primer eslabón de una cadena de eventos que puede conducir a la extinción no solo de dichas especies sino también de otros organismos asociados a ellas (Aizen y Feinsinger, 1994a, b, 2003; Bond, 1994; Kearns *et al.*, 1998; Stachowicz, 2001; Traveset y Richardson, 2006).

La deforestación de los bosques es una de las principales causas de la pérdida de relaciones mutualistas (Saunders *et al.*, 1991; Andren, 1994; Didham *et al.*, 1996; Turner y Corlett, 1996; Laurance y Bierregaard, 1997; Vitousek *et al.*, 1997). Las altas tasas de deforestación provocadas por la expansión de actividades económicas como la extracción de madera, han causado la pérdida de especies y la modificación de los paisajes naturales (Soulé, 1986; Bierregard *et al.*, 1992). Esto a su vez provoca la interrupción de las interacciones mutualistas planta-polinizador, ya que muchas especies tienen una fuerte dependencia de sus vectores de polen y dispersores de semillas (Bawa y Hadley, 1990; Bullock *et al.*, 1996).

La fragmentación de los bosques puede afectar indirectamente la intensidad y calidad de las interacciones biológicas (Bustamante y Grez, 1995). Procesos tales como la polinización o la dispersión de semillas pueden ser afectados por la fragmentación (Jennersten, 1988; Bawa, 1990). En los bosques del Chaco Serrano, en Argentina, se encontró que la fragmentación reduce las poblaciones de insectos polinizadores nativos y facilita la entrada de abejas domésticas (Forman y Godron, 1986). Este cambio en la composición de polinizadores reduce la eficiencia de la polinización y, consecuentemente, la producción de semillas de las plantas nativas (Aizen y Feinsinger, 1994a).

Además, los efectos de la fragmentación del hábitat son más fuertes sobre los polinizadores especializados (*i.e.* que dependen exclusivamente de uno o pocos taxones vegetales como fuente de alimento), que sobre los polinizadores

generalistas (*i.e.* que se alimentan de una amplia variedad de especies de plantas; Kunin, 1993; Aizen *et al.*, 2002; Ashworth *et al.*, 2004). La fragmentación causa cambios en la composición de la flora y en su densidad, lo que ocasiona que los polinizadores que no se extinguen localmente y que no pueden emigrar para conseguir el alimento que usualmente visitan y que se perdió por la fragmentación, se empiecen a comportar como generalistas (Murcia, 1996).

La ganadería es otro tipo de perturbación que altera las interacciones planta-polinizador (Aizen y Feisinger, 1994a; Kearns *et al.*, 1998). Vázquez y Simberloff (2003, 2004) demostraron que el ramoneo y el pisoteo del ganado redujeron con la densidad poblacional de al menos cuatro especies de plantas del Parque Nacional Nahuel Huapi, en Argentina. Como consecuencia, la abundancia de los polinizadores y la deposición de polen conoespecífico disminuyeron, mientras que la de polen heteroespecífico se incrementó.

La introducción de especies también representa una forma de disturbio que puede alterar la interacción planta-polinizador. Las especies que actúan como invasoras puede causar la pérdida de biodiversidad (Williamson, 1996; Walker y Steffen, 1997). Además, la introducción de plantas puede generar interacciones de competencia por recursos (agua, nutrientes, luz, polinizadores) con las especies nativas, llegando a cambiar la composición y estructura de la vegetación (Levine *et al.*, 2003). Por ejemplo, la especie invasora *Lythrum salicaria* (Lythraceae) compite por polinizadores con la especie nativa *Lythrum alatum*, provocando que esta última produzca menos semillas (Grabas y Laverty, 1999; Brown y Mitchell, 2001).

Así como la introducción de plantas puede tener efectos negativos sobre la comunidad vegetal nativa, también puede ser perjudicial para los insectos nativos. Graves y Shapiro (2003) encontraron que cuando las plantas introducidas son tóxicas para las larvas de mariposas, disminuye su tasa reproductiva. En contraste, algunas especies de visitantes pueden verse favorecidas por la presencia de las especies vegetales introducidas, puesto que representan un recurso alimenticio (Traveset y Santamaria, 2004).

2.2.3. Efecto de la perturbación sobre la estructura de las comunidades de visitantes florales

Las perturbaciones son eventos que modifican patrones espaciales y/o temporales en la composición de especies de una comunidad dada (*i.e.* cambios en la presencia o ausencia de especies, la abundancia relativa, y la riqueza de especies; Sousa, 1984; Parminter y Daigle, 1997).

En diversos estudios se ha documentado el efecto que tiene la perturbación sobre la riqueza y abundancia de los polinizadores (Aizen y Feinsinger, 1994a, b; Cuéllar, 1999; Morales y Aizen, 2002, 2006; Galetto *et al.*, 2007; Aizen *et al.*, 2008; Quintero *et al.*, 2010). Por ejemplo, se ha demostrado que el cambio de uso de suelo de bosque a zonas de cultivo, así como la fragmentación, causan una disminución en la frecuencia y riqueza de los polinizadores de las especies nativas (Aizen y Feinsinger, 1994a, b; Cuéllar, 1999; Steffan-Dewenter y Tschardtke, 1999; Cane 2001; Chacoff y Aizen, 2004; Aguilar, 2005; Steffan-Dewenter *et al.*, 2005; Galetto *et al.*, 2007; Aguirre *et al.*, 2009; Foo y Norzagaray, 2009; Ferrari, 2011).

Por su parte, Jennersten (1988) encontró que en sitios fragmentados, las flores de la hierba perenne *Dianthus deltoides* eran visitadas por una menor abundancia y diversidad de visitantes florales.

Aizen y Feinsinger (1994b) encontraron que la frecuencia de visitas de los polinizadores a las flores de *Prosopis nigra* disminuía conforme el tamaño de los fragmentos de un bosque en Argentina. También encontraron que *Apis mellifera* respondía de forma opuesta es decir, que incrementaba su frecuencia de visitas en los fragmentos más pequeños. Bello-Cervantes (2011) determinó el efecto de la perturbación sobre la comunidad de visitantes florales de *Bursera copallifera* en Jolalpan, Puebla; encontrando que la mayor diversidad y riqueza de visitantes florales de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera se presentaba en el sitio con menor grado de perturbación. Por el contrario, la abundancia de visitantes florales, especialmente de *Apis mellifera*, fue mayor en el sitio perturbado. Además, los resultados de dicha autora sugieren que Lepidoptera es el grupo más sensible al disturbio, mientras que Hemiptera es el más tolerante.

Sin embargo, otros estudios reportan el patrón opuesto. Quintero *et al.* (2010) encontraron que la abundancia y la riqueza de insectos polinizadores son mayores en un hábitat perturbado; mientras que la diversidad y la equitabilidad no se ven afectadas por la perturbación. Por su parte, Kambach *et al.* (2013) demostraron que la riqueza y la abundancia de abejas aumentan significativamente en hábitats degradados por el fuego en comparación con un bosque sin perturbación. En estudios con abejas euglosinas, no se encontraron diferencias en cuanto a la riqueza y la abundancia de especies en los fragmentos, en comparación con la vegetación continua (Becker *et al.*, 1991; Tonhasca *et al.*, 2002).

Por su parte, González-Tochihuitl (2013) encontró que la perturbación no afecta la riqueza específica ni la abundancia total de visitantes florales de *Florestina pedata* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Por el contrario, la riqueza específica de la comunidad de visitantes florales de *Parthenium bipinnatifidum* sí presentó un efecto negativo a la perturbación. Dicha autora reportó que la riqueza de Coleoptera en *P. bipinnatifidum* no se vió afectada por la perturbación; sin embargo, este grupo fue el más abundante en el sitio perturbado.

2.2.4. Efecto de la perturbación sobre el éxito reproductivo de las plantas

El transporte del polen de las anteras hacia el estigma es un requisito indispensable para el éxito reproductivo de las plantas (McMullen y Close, 1994). Esta transferencia ocurre por entrecruzamiento o por auto-polinización, de forma espontánea cuando el polen de las anteras maduras entra en contacto con el estigma receptivo durante la anthesis floral y también por la acción de una gran variedad de vectores, tanto bióticos como abióticos (McMullen y Close, 1994).

El disturbio, ya sea de origen antrópico o natural, no afecta de manera directa el éxito reproductivo de las especies vegetales (Aizen y Vázquez, 2006; Kremen *et al.*, 2007). Sin embargo, la alteración del hábitat causada por el disturbio genera cambios en diversas variables físicas y biológicas (Aizen y Harder, 2007). Estos cambios determinan tanto la intensidad y frecuencia de las interacciones planta-polinizador, como los patrones de flujo de polen, afectando entonces la cantidad y calidad de las semillas producidas (Aizen y Vázquez, 2006; Kremen *et al.*, 2007).

Se ha encontrado que la fragmentación del hábitat puede tener un fuerte impacto en la reproducción de las plantas (Aizen y Harder, 2007). De manera general, la destrucción y fragmentación del hábitat causan una reducción en la abundancia de los polinizadores, lo que tiene como consecuencia la disminución en la producción de frutos y semillas (Rathcke y Jules, 1993; Cunningham, 2000; Aizen *et al.*, 2002; Aguilar y Galetto, 2004; Aguilar *et al.*, 2006; Aizen, 2007). La disminución en el éxito reproductivo de plantas localizadas en fragmentos perturbados puede deberse tanto a un decremento en la frecuencia de visitas del polinizador más eficiente, como a una mayor limitación de recursos causada por cambios en factores abióticos y/o bióticos (Aizen, 2007). Además, la fragmentación del hábitat puede aumentar la distancia entre individuos conoespecíficos, restringiendo el flujo de polen entre plantas dentro del mismo fragmento, con lo que puede declinar la diversidad genética de la población (Justice *et al.*, 2008).

Murren (2002) encontró que la producción de frutos de *Catsetum viridiflavum* era menor en fragmentos pequeños que en los de mayor tamaño, a pesar de que la frecuencia de visitas era similar en ambas zonas. Por su parte, Aizen y Feinsinger (1994a) encontraron un efecto negativo de la fragmentación sobre el número de tubos polínicos por estilo y la producción de frutos y semillas en diferentes especies del bosque subtropical seco en Argentina. Por el contrario, Aguire y Dirzo (2008) estudiaron el efecto de la fragmentación en la biología reproductiva de *Astrocaryum mexicanum* demostrando que la producción de frutos no se ve afectada por el disturbio aunque la abundancia de los polinizadores sí disminuye.

Pavlik *et al.* (1993) encontraron que la formación de semillas de dos hierbas de las familias Onagraceae y Brassicaceae polinizadas por mariposas de la Familia Sphingidae, era menor en los fragmentos que en hábitats sin disturbio en la zona central de California. También, observaron que en la hierba de la Familia Onagraceae no se completaba el desarrollo de las semillas, mientras que en la de la Familia Brassicaceae había limitación por polinización cuando la densidad poblacional era baja y la competencia con otras especies por polinizadores era alta.

Donaldson *et al.* (2002) estudiaron la biología reproductiva de diferentes especies de plantas perennes en fragmentos de distintos tamaños. Dichos autores encontraron que *Babiana ambigua* (Iridaceae) tenía una menor producción de frutos en fragmentos grandes. Por su parte, *Gladiolus liliaceus* (Iridaceae), *Ornithogalum thyrsoides* (Hyacinthaceae) y *Pterygodium catholicum* (Orchidaceae) tuvieron la misma producción de frutos en todos los fragmentos. Por lo tanto, dichos autores sugieren que el éxito reproductivo está determinado por diferentes factores, como la cobertura vegetal, la disponibilidad de polinizadores y el tamaño poblacional de cada especie vegetal.

2.3. Biología reproductiva de Amaranthaceae

2.3.1. Características florales

Las plantas de la familia Amaranthaceae son en su mayoría hierbas, también hay arbustos o subarbustos, erguidos o ascendentes; y rara vez son árboles. Son plantas anuales o perennes, algunas consideradas como malezas, otras son ornamentales y algunas son comestibles (Robertson, 1981; Rzedowski y Rzedowski, 2005). Presentan hojas opuestas o alternas, simples, reducidas en tamaño hacia el ápice, a manera de brácteas en la inflorescencia (Fig. 1; Cronquist, 1981; Robertson, 1981; Kadereit *et al.*, 2003).

Las inflorescencias de la familia Amaranthaceae se han descrito como cabezuelas, espigas, racimos, o panículas. Las inflorescencias pueden ser simples o compuestas y a menudo están sostenidas por brácteas o bractéolas (Fig. 1C, D; Eliasson, 1988; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

Las flores de Amaranthaceae son pequeñas, generalmente inconspicuas, y pueden llegar a ser dioicas, monoicas o hermafroditas (Fig. 1B). Presenta una bráctea floral persistente en el raquis primario. El perianto es actinomorfo, con uno a cinco tépalos generalmente escariosos, libres o unidos en la base. Las flores tienen de dos a cinco estambres opuestos a los tépalos, con filamentos libres o

unidos en un tubo; las anteras son dorsifijas, con dos a cuatro lóculos (Fig. 1G). El gineceo está compuesto por un ovario súpero, por lo general bi o tricarpelar, unilocular. El estilo puede estar ausente o puede haber hasta dos; el estigma es capitado, lobulado o partido en dos ó tres (o más) divisiones más o menos alargadas (Fig. 1E). Los óvulos pueden estar presentes de forma solitaria o pueden ser campilótopos (Robertson, 1981; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

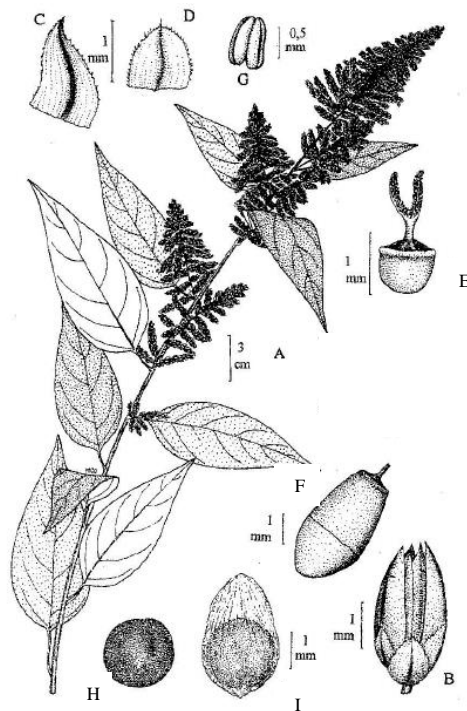


Figura 1. Morfología de las flores y frutos de plantas de la Familia Amaranthaceae; usando como ejemplo las de *Chamissoa altissima*. A) rama florífera; B) flor; C y D) bráctea y bractéola; E) gineceo; F) fruto; G) antera; H) semilla sin arilo; e I) semilla con arilo bivalvado (Modificado de Carrizo e Isasmendi, 1998).

Robertson (1981) describió el fruto de las flores de la familia como membranoso o carnoso, generalmente seco, indehiscente o dehiscente (apertura espontánea del fruto) irregularmente (Fig. 1F). Generalmente solo hay una semilla pequeña en cada fruto, algunas veces rodeada por un arilo (Figs. 1I y 1J). La semilla es subglobosa, de color café brillante o negra (Robertson, 1981; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

2.3.2. Sistema reproductivo

El sistema reproductivo de las plantas se relaciona con la forma por la cual se producirán las semillas (Richards, 1986; Jaramillo, 2006), que puede ser autogámica, geitonogámica, xenogámica o agamospérmica (Faegri y van der Pijl, 1979; Richards, 1986; Viejo y Ornos, 1997; Peña, 2003; Jaramillo, 2006).

En general las flores de *Amaranthaceae* son hermafroditas o unisexuales (Robertson, 1981; Sánchez-Del Pino *et al.*, 1999; Rzedowski y Rzedowski, 2005). Varias especies de la familia son polinizadas por viento (Siqueira, 1992). Además, el sistema reproductivo de estas plantas se ha caracterizado como mixto (Aguilar, 1965); es decir, que pueden ser polinizadas autogámicamente pero también xenogámicamente (Faegri y van der Pijl, 1979). De esta forma, si la polinización se lleva a cabo por autopolinización, el polen es transportado dentro de la misma flor; mientras que si es xenogámica, el transporte del polen será entre flores de diferentes individuos (Faegri y van der Pijl, 1979).

2.3.3. Visitadores florales

Algunos de los insectos que suelen realizar la transferencia de polen en plantas de la familia *Amaranthaceae* pertenecen a los órdenes *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Coleoptera* y *Diptera* (Aguilar, 1961, 1965; Dicks *et al.*, 2002; Rodríguez-Prilli y Velásquez, 2011). Por ejemplo, en un estudio realizado en Irapuato, Guanajuato, México, se encontró que los coleópteros, hemípteros y lepidópteros se encuentran asociados al género *Amaranthus*; siendo los lepidópteros los más abundantes (Salas-Araiza y Boradonenko, 2006).

Los himenópteros visitan las flores de Amaranthaceae para obtener alimento ya que requieren de una alta cantidad de recursos para alimentar a sus larvas (Dicks *et al.*, 2002). Se ha encontrado que *Apis mellifera* transporta de manera esporádica granos de polen de Amaranthaceae (Faye *et al.*, 2002). De esta forma, las plantas de esta familia se ven beneficiadas al recibir las visitas de los himenópteros que las forrajean por polen (González *et al.*, 2001). Esto favorece a las flores debido a que dichos insectos las visitan con el propósito de obtener recompensas como polen y néctar (González *et al.*, 2001, Rodríguez-Prilli y Velásquez, 2011).

También, se ha observado que algunos hemípteros visitan a las flores de Amaranthaceae buscando alimento, como savia y granos de polen en maduración, e incluso como de refugio (Henry y Froeschner, 1988; Salas-Araiza y Boradonenko, 2006).

Algunas especies de coleópteros suelen visitar las inflorescencias de Amaranthaceae para depredar larvas pequeñas de lepidópteros. Otras como *Diabrotica balteata* y *Pantomorus* sp. visitan las inflorescencias para alimentarse del polen; favoreciendo así el transporte del mismo a otras plantas (Salas-Araiza y Boradonenko, 2006). Además de obtener alimento, los coleópteros obtienen alimento, obtienen sitios de apareamiento y oviposición; por lo que sus larvas se desarrollan en las inflorescencias y se alimentan de la planta (Aguilar, 1965; Salas-Araiza y Boradonenko, 2006).

Los lepidópteros utilizan las flores de Amaranthaceae como sitio de oviposición. Una vez que las larvas empiezan a desarrollarse se alimentan del envés de las hojas y de las inflorescencias (Salas-Araiza y Boradonenko, 2006).

Los dípteros también visitan las flores de la familia con el propósito de obtener alimento. Estos insectos se ven atraídos a las flores por su olor dulce y colores brillantes (Aguilar, 1965).

2.3.4. Efecto de la perturbación en plantas de la Familia Amaranthaceae

Las Amaranthaceae pueden desarrollarse en una gran variedad de hábitats. Se les encuentra en zonas áridas, en suelos con condiciones severas como arena, caliza, sal o yeso; y en hábitats con algún tipo de perturbación (Robertson, 1981).

En un estudio sobre el efecto de la perturbación en una comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional mexicana (Maldonado-Almanza, 1997), se demostró que la perturbación debida a la ganadería extensiva y a la extracción de madera altera la comunidad de hierbas. Una de las especies que disminuyó su crecimiento fue precisamente *Gomphrena decumbens*, una Amaranthaceae que aunque puede crecer en sitios perturbados por la ganadería, triplica su biomasa en lugares excluidos de este tipo de disturbio (O-Toris *et al.*, 2012). Por lo que, la implementación de exclusiones pequeñas en selvas secundarias en las que se practica la ganadería extensiva podrían permitir la persistencia de metapoblaciones de dicha especie (Vandeermmer y Carvajal, 2001).

Por otra parte, la introducción de especies tiene un efecto negativo en las Amaranthaceae, ya que pueden desplazarlas (van Wilgen *et al.*, 1996; Smale *et al.*, 2001). En la Reserva del Pedregal San Ángel, de la ciudad de México, la introducción de nuevas especies vegetales tiene importancia en la riqueza y composición de las plantas que pertenecen a la familia Amaranthaceae (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

Por el contrario, en un estudio realizado en una localidad de España, caracterizada por la presencia de cultivos, deforestación y salinización de los suelos, se reportó un incremento de la biomasa de plantas consideradas como maleza, que es el caso de las Amaranthaceae (Gil-García *et al.*, 2007).

III. JUSTIFICACIÓN

Las plantas anuales de zonas áridas son elementos esenciales para la dinámica y la estructura de los ecosistemas en los que se desarrollan; debido a que establecen relaciones bióticas con otros organismos del mismo. Por ejemplo, se ha documentado que las semillas de las plantas anuales son el alimento para esencial para hormigas granívoras y roedores (Inouye *et al.*, 1980).

A pesar de que las plantas anuales tienen un gran impacto ecológico en los ecosistemas naturales (Mares, 1999; Gutiérrez, 2008; Whitford *et al.*, 2008; Luzuriaga *et al.*, 2012), los efectos de la perturbación en las interacciones planta-animal han sido poco estudiados (Fisher y Matthies, 1998; Kearns *et al.*, 1998; Lienert, 2004). Por lo tanto, en este trabajo se investigaron los efectos de la perturbación, en los caracteres florales, la limitación por polen y el éxito reproductivo de *Gomphrena decumbens*, planta anual de la Familia Amaranthaceae, y en la comunidad de insectos que visitan sus flores.

IV. OBJETIVOS

4.1. General

Describir algunos aspectos de la biología reproductiva (caracteres florales, limitación por polen, éxito reproductivo y visitantes florales) y determinar el efecto de la perturbación sobre la misma de *Gomphrena decumbens* en Zapotitlán Salinas, Puebla.

4.2. Particulares

1. Describir las dimensiones (longitud, ancho y área) de las inflorescencias, las anteras y el ovario; la longitud de las flores, el estigma y el estilo; el número de flores por inflorescencia; y el número de frutos por infrutescencia de la especie de estudio y establecer la variación en dichos caracteres por efecto de la perturbación.
2. Determinar la existencia de limitación por polen y el éxito reproductivo (producción de frutos y semillas) de *G. decumbens* y establecer si dichos parámetros varían con distinto nivel de perturbación.
3. Describir la estructura y composición de la comunidad de insectos que visitan las flores de *G. decumbens* y establecer si la perturbación tiene efectos sobre estos.

V. HIPÓTESIS

1. Las características de las inflorescencias de *Gomphrena decumbens* han sido ya descritas por otros autores por lo tanto, es probable que las características florales de la población estudiada sean parecidas a las que se describen en la literatura. Sin embargo, dado que las condiciones ambientales en los sitios perturbados generan estrés al que las plantas pueden responder a través de cambios en su fisiología y morfología (Agrawal, 2001; Atkin *et al.*, 2006), se espera encontrar que la perturbación disminuya el tamaño de flores, comparado con las de un sitio conservado.

2.- Como se menciona en anteriormente en la literatura algunos autores han demostrado que la limitación por recursos, y la limitación por polen causada por la fragmentación del hábitat disminuye la cantidad de frutos producidos. Por lo tanto, es probable que la perturbación reduzca el éxito reproductivo de las plantas, comparadas con aquella que se localiza en un sitio conservado.

3.- Existe poca información sobre los visitantes florales de *G. decumbens*. Sin embargo, estudios realizados con otras especies anuales de la misma localidad de estudio y con otras especies de la familia Amaranthaceae, señalan que los principales visitantes florales son insectos de los órdenes Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Hemiptera y Lepidoptera (Aguilar, 1961, 1965; Dicks *et al.*, 2002; Rodríguez-Prilli y Velásquez, 2011; González-Tochihuitl, 2013; Ramírez-Morales, 2013), por tanto, se espera encontrar representantes de esos mismos órdenes visitando las flores de la especie estudiada.

4.- En diversos estudios se ha demostrado que existe una disminución en la diversidad y cambios en la composición de las comunidades de insectos en hábitats perturbados. En contraste, otros estudios indican que la riqueza específica y la abundancia de los visitantes florales se ve favorecida por la perturbación. Por lo tanto, se espera que existan diferencias en la estructura y composición de la comunidad de visitantes florales de *G. decumbens* entre un sitio conservado y otro perturbado.

VI. MÉTODOS

6.1. Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el municipio de Zapotitlán Salinas, localizado al sureste del Estado de Puebla, dentro de la porción suroccidental del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 2; Arias-Toledo *et al.*, 2000). El valle de Zapotitlán Salinas comprende una superficie aproximada de 86.76 km² y se ubica entre los 18° 20' de latitud Norte y los 97° 28' de latitud Oeste (Arias-Toledo *et al.*, 2000). El clima de la localidad es seco o árido-semiárido, con una marcada época de lluvias en verano (Arias-Toledo *et al.*, 2000). La precipitación media anual es de 400 a 450 mm; presentándose de manera escasa e irregular a lo largo del año, pero torrencial en la época de lluvias (Arias-Toledo *et al.*, 2000). La temperatura media anual es de alrededor de 21°C; con una gran oscilación diurna (Paredes-Flores *et al.*, 2007).

La flora, del Valle de Tehuacán-Cuicatlán está representada por 57 especies de musgos, 2686 especies, 891 géneros y 180 familias de plantas vasculares (Dávila *et al.*, 1993).

El tipo de suelo es generalmente yeso y caliza, con alto contenido en sales (Arias-Toledo *et al.*, 2000). La extracción de la sal del suelo se ha realizado desde tiempos prehispánicos por la cultura choco-popoloca, y en la actualidad la siguen llevando a cabo los miembros de la comunidad (Arias-Toledo *et al.*, 2000; Paredes-Flores *et al.*, 2007). Zapotitlán Salinas es una zona particularmente árida, en la que sus pobladores se dedican a la agricultura, la recolección de leña y plantas silvestres para usos medicinales y comestibles, y a la ganadería (Paredes-Flores *et al.*, 2007). La práctica de estas actividades provoca una rápida degradación de los recursos naturales de la región, y al mismo tiempo la destrucción y transformación del ecosistema natural (Rico-Gray, 2005; Vázquez y Simberloff, 2003, 2004).

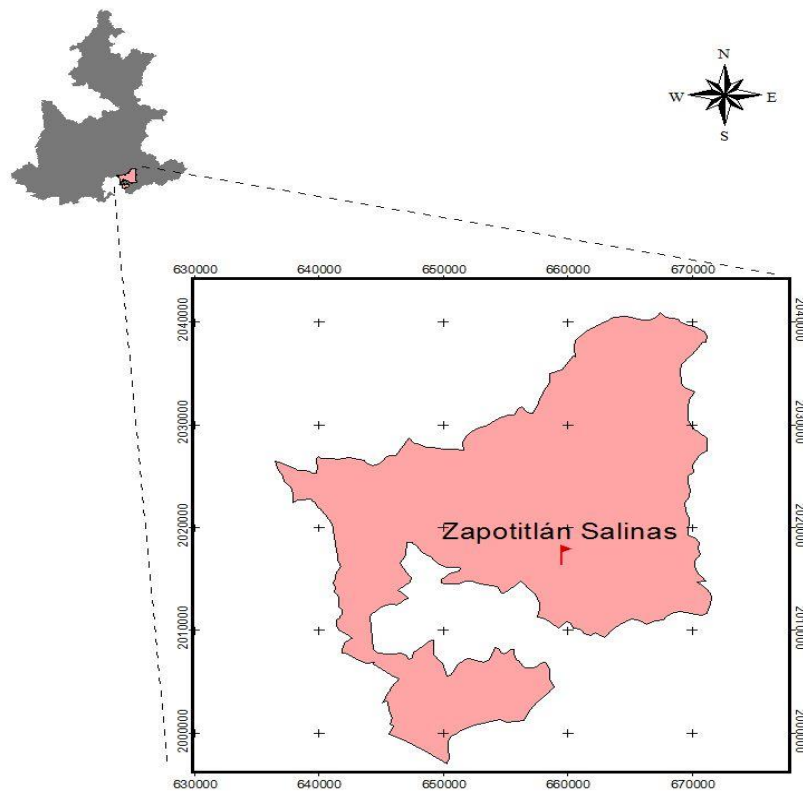


Figura 2. Ubicación de la localidad de estudio, en el municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla (Elaborado por Aguilar-García S.A.).

6.2. Sistema de estudio

Gomphrena decumbens Jacq. (Figs. 3 y 4) es una hierba anual, de erecta a decumbente o rastrera. La planta mide de 10 a 50 cm de largo, presenta tallos comúnmente muy ramificados, delgados, frecuentemente rojizos. Sus hojas son subsésiles o se encuentran sobre peciolo de 2 a 6 mm de largo; las láminas son elípticas a ampliamente oblongas u obovadas, de 1.5 a 5 cm de largo y de 0.5 a 2 cm de ancho; con ápice agudo u obtuso, mucronado; la base es decurrente hacia el peciolo, esparcida a densamente seríceo sobre ambas caras. Al inicio de la

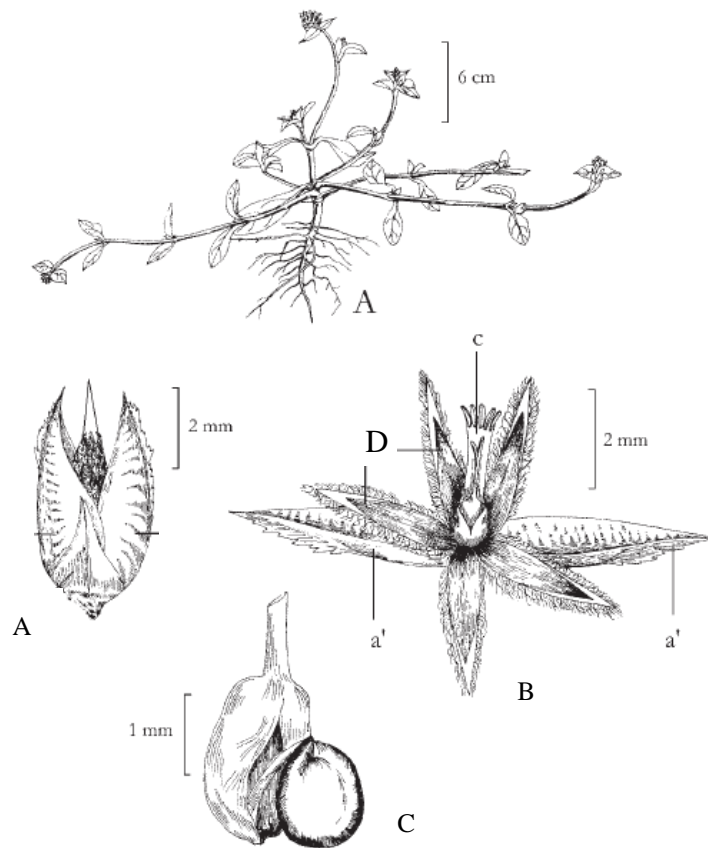


Figura 3. Morfología de la planta, flor y fruto de *Gomphrena decumbens*. A. Aspecto general de la planta; B. Flor; C. Semilla; c. Tubo estaminal D. Divisiones del perianto (Rzedowski y Rzedowski, 2005).

etapa reproductiva, se producen cabezuelas blancas a rosadas, normalmente terminales (pero en raras ocasiones también axilares), solitarias o en ocasiones en grupos de dos o tres, subglobosas, de 1 a 1.5 cm de diámetro. Estas cabezuelas se alargan conforme van madurando, hasta constituirse como espigas cilíndricas de hasta 3 cm de largo. En la base de las espigas usualmente se encuentra un par de hojas sésiles más o menos reducidas, brácteas ovadas, acuminadas, de 2 a 3 mm de largo, bracteolas de 4 a 6 mm de largo (Fig. 3A), blancas, rosadas, con una cresta entera o con mayor frecuencia más o menos denticulada hacia el ápice, las flores viejas (Fig. 3B) y las bracteolas deciduas persisten sólo en la porción inferior

de la inflorescencia. El perianto es un poco más corto o del mismo largo que las bracteolas, densamente lanoso, sus lóbulos son oblongos a lineares, atenuados o acuminados. El tubo estaminal comúnmente es incluso (Fig. 3B). La semilla mide aproximadamente 1.5 mm de largo, de color café claro o café-rojizo brillante (Fig. 3C; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

La especie ocupa diversos habitats, sin embargo, se le encuentra especialmente en matorrales xerófilos y pastizales o en sitios con vegetación secundaria. En ocasiones se le encuentra en sitios con drenaje deficiente y a menudo se le observa comportándose como maleza (Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 4. *Inflorescencia de Gomphrena decumbens* Jacq. en Zapotitlán Salinas, Puebla.

6.3. Estimación del índice de perturbación y selección de sitios de muestreo

Para realizar los muestreos se seleccionaron dos sitios con condiciones ambientales similares pero con un índice de perturbación contrastante. El nivel de perturbación fue determinado previamente por Rivas-Arancibia (*datos no publicados*) siguiendo

la metodología de Martorell y Peters (2005). La estimación del índice de perturbación toma en cuenta 15 parámetros divididos en tres tipos de actividad antropogénica: ganadería, actividades humanas y degradación de la tierra.

En la categoría de ganadería, se consideran los siguientes parámetros:

- i) Frecuencia de excrementos de cabra
- ii) Frecuencia de excremento de ganado vacuno
- iii) Ramoneo
- iv) Caminos para el ganado
- v) Compactación del suelo

La categoría de perturbación por actividad humana toma en cuenta los siguientes parámetros:

- i) Extracción de leña
- ii) Caminos humanos
- iii) Superficie de senderos humanos
- iv) Proximidad de asentamientos humanos
- v) Contigüidad a núcleos de actividad
- vi) Uso de la tierra
- vii) Evidencia de incendios forestales

El tercer parámetro que corresponde a la degradación de la tierra, se evalúa considerando lo siguiente:

- i) Erosión
- ii) Presencia de superficie de suelo aislado
- iii) Superficies totalmente modificadas

De acuerdo con Rivas-Arancibia (*datos no publicados*), el sitio con mayor índice de perturbación estimado en la región de Zapotitlán Salinas tuvo un valor de 16.34 (en adelante denominado “perturbado”), mientras que el sitio menos perturbado tuvo un índice de 1.04 (al cual se le denominará “conservado”). El tipo de vegetación que presenta el sitio perturbado: corresponde a un matorral espinoso, caracterizado por la presencia de especies como *Parkinsonia praecox*, *Prosopis*

laevigata, *Lantana* sp., *Agave marmorata*, *Gymnosperma glutinosum*, *Cylindropuntia tunicata* y *Myrtillocactus geometrizans*. En cambio, en el sitio conservado predomina la tetechera, que se caracteriza por la presencia de *Neobuxbaumia tetetzo* y un estrato arbustivo conformado por las especies *Aeschynomene compacta*, *Mimosa luisana*, *Cordia curassavica*, *Mammillaria haageana*, *Ruellia* sp. y *Eysenhardtia polystachya* (Zavala-Hurtado, 1992).

6.4. Variación en los caracteres florales

Para determinar si la perturbación tiene un efecto en los caracteres florales de *G. decumbens*, en septiembre de 2014 se colectaron dos inflorescencias por planta en 15 individuos distintos de cada sitio. Las inflorescencias fueron fijadas en FAA y llevadas al laboratorio para su análisis posterior.

En el laboratorio, se midió la longitud y ancho de cada inflorescencia y, posteriormente, se calculó área de las inflorescencias multiplicando la longitud por el ancho. Luego se determinó el número de flores en cada inflorescencia. Posteriormente, se seleccionaron seis flores en cada inflorescencia, dos de la parte baja, dos de la parte media y dos de la zona apical (Fig. 5). En cada una de estas flores se estimó la longitud de la flor, del estilo, del estigma y del gineceo (*i.e.* sumatoria de la longitud del estilo, del estigma y del ovario), la longitud y ancho de las anteras y del ovario, y se contó el número de estambres, y el número de óvulos.



Figura 5. Flores de distintos niveles de las inflorescencias *Gomphrena decumbens* localizadas sitios con índice de perturbación contrastante. (A) Nivel apical de la inflorescencia, (M) Nivel medio (B) Nivel basal.

Las dimensiones de la inflorescencia se analizaron con pruebas de *t*. Los datos de las dimensiones de la flor, de la antera y del gineceo se analizaron con Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías, usando como variables fijas el sitio y la posición de la flor dentro de la inflorescencia.

6.5. Sistema reproductivo, viabilidad de los granos de polen y limitación por polen

El sistema reproductivo de *G. decumbens* se analizó a través de la relación polen: óvulos, tal como lo establece Cruden (1977). Para ello, de cada una de las 30 inflorescencias colectadas en cada sitio (2 inflorescencias por individuo) se seleccionaron dos flores y de cada una de ellas se eligieron dos anteras. Las anteras se colocaron individualmente en microtubos de 1.5 ml conteniendo 100 μ l de lactofenol anilina azul. Con ayuda de una aguja de disección, se abrieron las anteras dentro de cada tubo, permitiendo que los granos de polen se dispersaran en el

medio. Posteriormente, se cuantificó el número de granos de polen por antera bajo un microscopio estereoscópico. El número de granos de polen obtenido en las dos anteras de cada flor se promedió y, a partir de ese valor se estimó el número de granos de polen total por flor. Este valor fue empleado para estimar la relación polen:óvulos, empleando además, el valor promedio de óvulos por flor obtenido para la descripción de la variación en los caracteres florales.

Para evaluar la viabilidad de los granos de polen de *G. decumbens* primero se siguió el protocolo descrito en el párrafo anterior. Luego, al momento de realizar la cuantificación del número de granos de polen por antera, se diferenciaron los granos de polen completamente teñidos en azul y claramente redondos, de aquellos que no estaban teñidos y/o que estaban deformes. Los primeros fueron considerados viables, mientras que los otros se consideraron no viables (Kearns e Inouye, 1993).

Para inferir si individuos de *G. decumbens* distribuidos en sitios con un índice de perturbación contrastante experimentan limitación por polen, se cuantificó el número de granos de polen sobre los estigmas de cada una de las seis flores que se midieron para cada inflorescencia.

El número de granos de polen por antera y por flor fueron analizados con pruebas de *t*. Mientras que el número de granos de polen por estigma se analizó con un ANOVA de dos vías, usando como variables fijas el sitio y la posición de la flor dentro de la inflorescencia. Los datos del número de granos de polen fueron transformados como $\sqrt{x+0.5}$ (Zar, 1984).

6.6. Éxito reproductivo

El éxito reproductivo se determinó a partir de la proporción de flores que produjeron frutos maduros (*fruit-set*) dentro de cada infrutescencia. Este parámetro se evaluó en plantas distribuidas en ambos sitios de estudio.

En septiembre de 2014 se colectaron dos infrutescencias por individuo, de 30 individuos distintos en cada sitio. Las infrutescencias fueron colectadas en bolsas de papel y llevadas al laboratorio para su procesamiento posterior. El *fruit-set* a nivel

infrutescencia se calculó con el número promedio de frutos por infrutescencia dividido por el número promedio de flores por inflorescencia.

Se aplicó una prueba de t para determinar la existencia de diferencias en el fruit-set por infrutescencia entre sitios. Los datos del porcentaje de flores que maduraron en frutos fueron transformados como $(\arcseno \sqrt{x})$ (Zar, 1984).

6.7. Estructura y composición de la comunidad de visitantes florales

La observación y colecta de los visitantes florales de *G. decumbens* se llevó a cabo durante cuatro días consecutivos (del 20 al 23 de septiembre de 2011), durante la época de floración de la especie de estudio y se realizaron de manera simultánea en ambos sitios (perturbado y conservado). La observación de los visitantes florales se realizó en dos periodos diurnos (20 y 21 de septiembre de 2011) 8:00 am a 20:00 pm, y en dos periodos nocturnos (22 y 23 de septiembre de 2011) 20:00 a 24:00 pm. Las recolectas de insectos se realizaron cada 15 minutos, durante tales periodos de observación.

La captura de los visitantes florales se realizó con redes entomológicas y se utilizaron cámaras de acetato de etilo para sacrificarlos. Los ejemplares fueron depositados individualmente en bolsas de papel glassine y posteriormente montados en seco. La determinación taxonómica de los insectos, a nivel específico o supraespecífico, se efectuó con ayuda de especialistas de cada grupo.

La riqueza específica y la abundancia de insectos se evaluaron de manera total y a nivel de orden, en cada sitio muestreado. Para comparar la riqueza y la abundancia entre sitios, tanto total como a nivel orden, se aplicaron pruebas de χ^2 .

La diversidad de especies de visitantes florales en cada sitio se estimó con el índice de Shannon-Wiener. Además, se aplicó una prueba de t -Hutchenson para comparar el índice de diversidad entre sitios (Zar, 1984). Estos análisis se llevaron a cabo con ayuda del programa Past versión 2.01 (Hammer *et al.*, 2001).

Por último, se obtuvo la similitud entre las comunidades de visitantes florales de *G. decumbens* de los dos sitios por medio del índice de similitud de Sorensen.

VII. RESULTADOS

7.1. Variación en los caracteres florales

Las dimensiones de las inflorescencias de *G. decumbens* variaron significativamente entre sitios. El ancho de las inflorescencias de las plantas distribuidas en el sitio conservado fue significativamente mayor (12.08 ± 0.27 mm) que el de las del sitio perturbado (10.91 ± 0.22 mm; $t_{88} = 3.308$, $P = 0.0014$; Fig. 6). De manera similar, la longitud de las inflorescencias en las plantas del sitio conservado (14.67 ± 0.43 mm) fue significativamente mayor que en las del sitio perturbado (12.66 ± 0.39 mm; $t_{88} = 3.383$ $P = 0.0011$; Fig. 7). El área (*i.e.* longitud por ancho) de las inflorescencias también fue significativamente mayor en el sitio conservado (178.41 ± 6.98 mm²) que en el perturbado (141.03 ± 6.66 mm²; $t_{88} = 3.872$, $P = 0.0002$; Fig. 8).

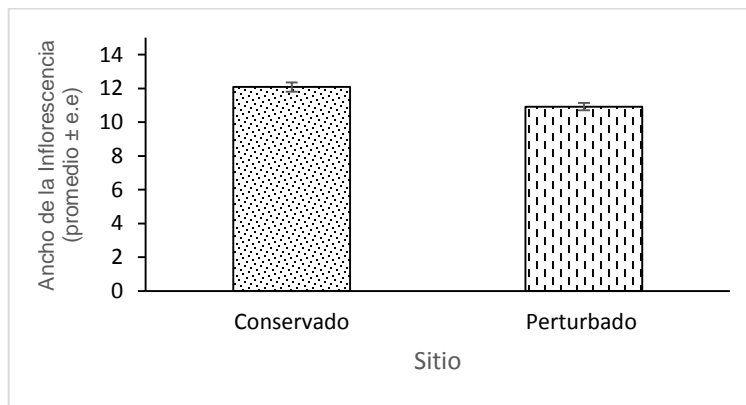


Figura 6. El ancho de las inflorescencias de *G. decumbens* fue significativamente mayor en el sitio conservado que en el perturbado ($P = 0.0014$) en Zapotitlán Salinas, Puebla.

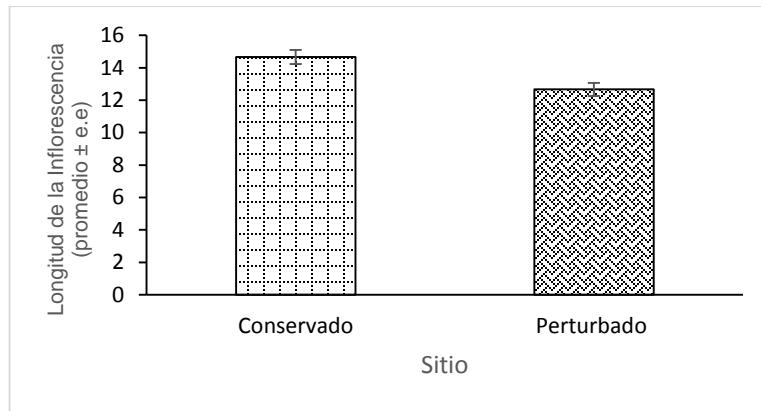


Figura 7. Longitud de las inflorescencias de *G. decumbens* fue significativamente mayor en el sitio conservado que en el perturbado ($P=0.0011$) en Zapotitlán Salinas, Puebla.

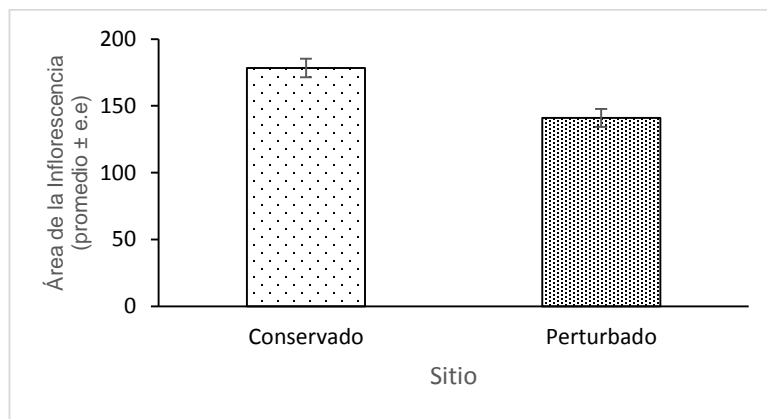


Figura 8. Área (*i.e.* longitud por ancho) de las inflorescencias de *G. decumbens* fue significativamente mayor en el sitio conservado que en el perturbado en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Se encontró un efecto significativo de la posición de las flores en la inflorescencia ($F_{2, 70}= 22.75$, $P< 0.001$; Fig. 9), así como de la relación entre la posición y el sitio ($F_{2, 70}= 5.73$, $P= 0.005$; Fig. 10), pero no entre el sitio ($F_{1, 70}= 0.08$, $P= 0.781$) y la longitud de las flores. Las flores del ápice fueron significativamente más cortas (3.66 ± 0.18 mm) que las de la zona media (5.12 ± 0.19 mm) y las de la zona base (5.79 ± 0.35 mm) de la inflorescencia (Fig. 9). La longitud de las flores de la base y de la zona media de las inflorescencias no difirió entre sitios. Asimismo, la

longitud de las flores del ápice y de la zona media en el sitio conservado tampoco difirió. Por último, las flores del ápice de inflorescencias del sitio conservado no difirieron de las de esa misma región en inflorescencias del sitio perturbado (Fig. 10).

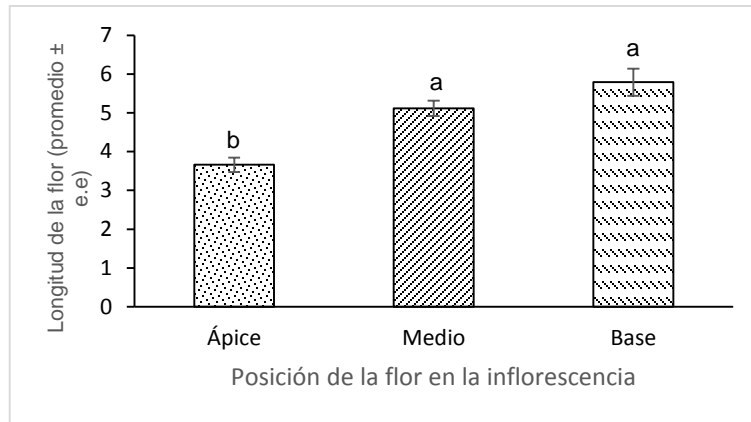


Figura 9. Longitud de las flores de *G. decumbens* ubicadas en diferentes niveles dentro de la misma inflorescencia. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

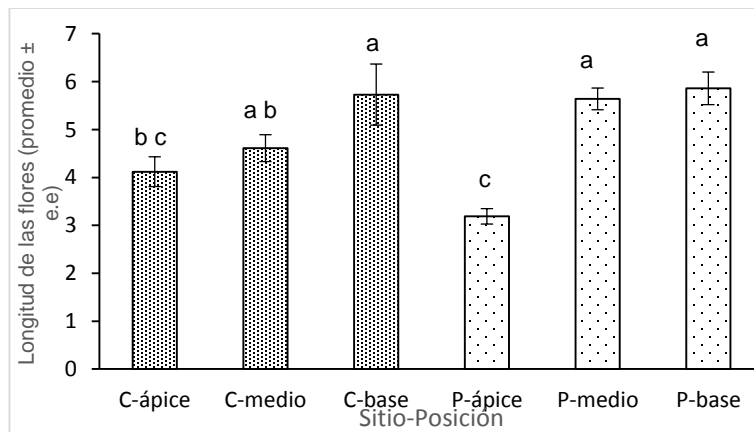


Figura 10. Longitud de las flores de *G. decumbens* ubicadas en diferentes niveles (ápice, zona media y base) de las inflorescencias, en sitios con índice de perturbación contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla. (C) sitio conservado, (P) sitio perturbado. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas.

Por el contrario, no se encontraron diferencias significativas en las dimensiones de las anteras entre sitios (ancho: $F_{1, 70} = 1.8$, $P = 0.84$; longitud: $F_{1, 70} = 3.38$, $P = 0.07$), entre los niveles de las flores dentro de la inflorescencia (ancho: $F_{2, 70} = 0.42$, $P = 0.66$; longitud: $F_{2, 70} = 1.1$, $P = 0.34$; área: $F_{2, 70} = 0.91$, $P = 0.41$), ni por efecto de la interacción sitio por posición (ancho: $F_{2, 70} = 0.13$, $P = 0.88$; longitud: $F_{2, 70} = 0.02$, $P = 0.978$; área: $F_{2, 70} = 0.02$, $P = 0.98$).

Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas en el área (*i.e.* longitud por ancho) de las anteras entre sitios ($F_{1, 70} = 4.15$, $P = 0.045$; Fig. 11). En el sitio perturbado, el área de las anteras fue significativamente mayor (0.421 ± 0.32 mm²) que en el sitio conservado (0.356 ± 0.32 mm²; Fig. 11).

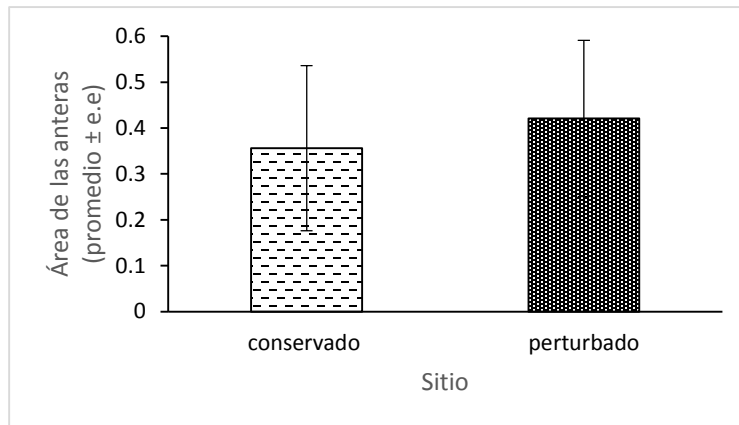


Figura 11. Área (*i.e.* longitud por ancho) de las anteras de las flores de *G. decumbens* fue significativamente mayor en sitio perturbado que en el conservado ($P = 0.045$) en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Con relación al número de anteras por flor no se encontraron diferencias entre sitios. En todas las flores muestreadas presentaron cinco anteras.

La longitud del gineceo (*i.e.* longitud del ovario + longitud del estilo + longitud del estigma) no fue significativamente diferente entre sitios ($F_{1, 70} = 0.03$, $P = 0.85$), tampoco se vió afectada por la interacción sitio por posición de la flor dentro de la

inflorescencia ($F_{2, 70} = 0.32$, $P = 0.73$). Sin embargo, si hubo diferencias en la longitud del gineceo sí difirió de acuerdo con la posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 3.73$, $P = 0.03$; Fig. 12). La longitud del gineceo de las flores del nivel medio y la base de la inflorescencia fue significativamente mayor (3.54 ± 0.19 y 3.26 ± 0.105 mm, respectivamente) que la de las flores del ápice (2.62 ± 0.17 mm; Fig. 12). En cambio, la longitud del gineceo entre las flores del nivel medio y la base no fue significativamente diferente.

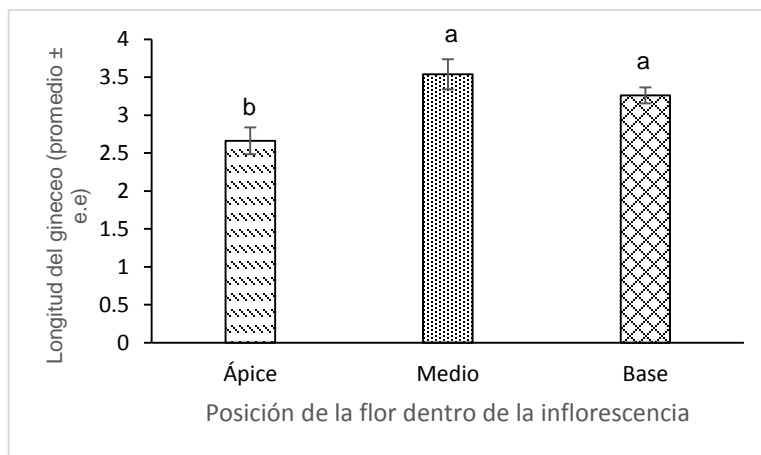


Figura 12. Longitud del gineceo de las flores ubicadas en diferentes niveles dentro de las inflorescencias de *G. decumbens* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

En cuanto a la longitud del ovario, no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($F_{1, 70} = 0.89$, $P = 0.35$), ni por efecto de la interacción sitio por posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 0.95$, $P = 0.39$). Sin embargo, la longitud del ovario sí difirió de acuerdo con la posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 4.24$, $P = 0.02$; Fig. 13). La longitud del ovario de las flores del nivel medio y la base de la inflorescencia fue significativamente mayor (1.4 ± 0.23 y 1.33 ± 0.72 mm, respectivamente) que la de las flores del ápice (0.77 ± 0.032 mm; Fig. 13). La longitud del ovario de las flores del nivel medio no difirió de las de la base de la inflorescencia.

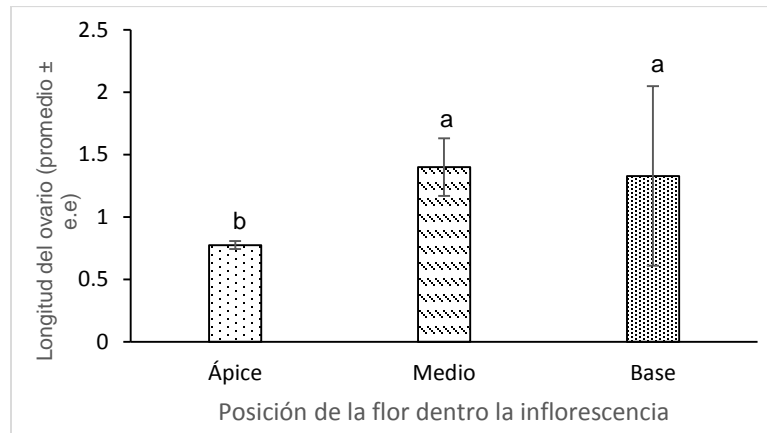


Figura 13. Longitud del ovario de las flores ubicadas en diferentes niveles dentro de las inflorescencias de *G. decumbens*. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

El ancho del ovario difirió significativamente entre sitios ($F_{1, 70} = 4.56$, $P = 0.036$), de acuerdo con la posición de la flor en la inflorescencia ($F_{2, 70} = 36.72$, $P < 0.001$), y por la interacción sitio por posición ($F_{2, 70} = 4.52$, $P = 0.014$). El ancho del ovario fue significativamente mayor en el sitio perturbado (1.08 ± 0.046 mm) que en el conservado (0.98 ± 0.03 mm; Fig. 14).

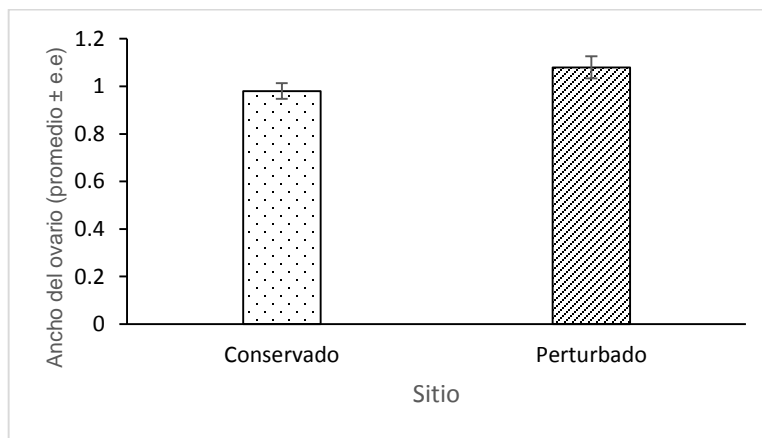


Figura 14. Ancho del ovario de las flores de *G. decumbens* fue significativamente mayor en el sitio perturbado que en el conservado en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Además, las flores de la base y de la zona media de la inflorescencia tuvieron un ovario significativamente más ancho (1.22 ± 0.05 y 1.08 ± 0.03 mm, respectivamente) que las flores del ápice (0.78 ± 0.02 mm; Fig. 15). El ancho del ovario de las flores de la base no difirió del de las flores de la zona media (Fig. 15).

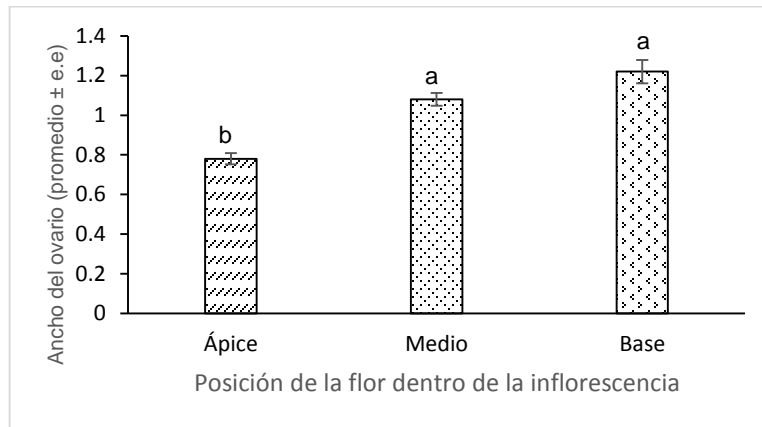


Figura 15. Ancho del ovario de flores ubicadas en diferentes niveles dentro de las inflorescencias de *G. decumbens*. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

El ancho del ovario de las flores ubicadas en la base y la zona media de las inflorescencias (1.35 ± 0.7 y 1.12 ± 0.03 mm, respectivamente) del sitio perturbado fue significativamente mayor que las del resto de las combinaciones sitio por posición, y no difirió significativamente entre sí (Fig. 16). El ancho del ovario de las flores de la base (1.08 ± 0.05 mm) y el nivel medio (1.04 ± 0.04 mm) de inflorescencias del sitio conservado no difirió entre sí, pero fue significativamente mayor que el de las flores del ápice de ambos sitios (conservado: 0.81 ± 0.02 mm, perturbado: 0.75 ± 0.04 mm; Fig. 16).

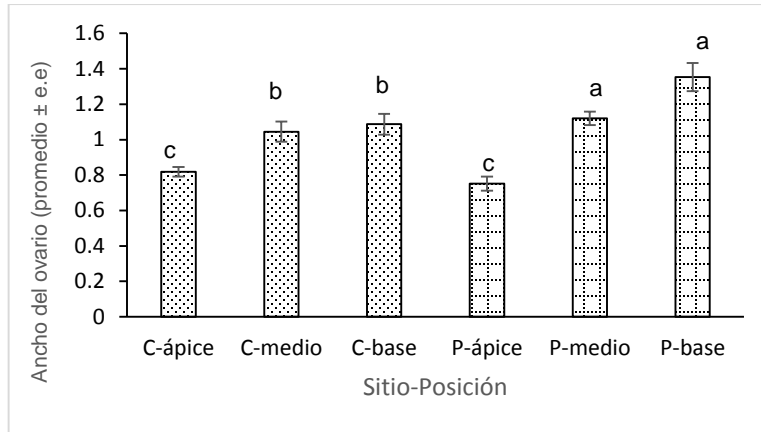


Figura 16. Ancho del ovario de flores ubicadas en diferentes niveles dentro de las inflorescencias de *G. decumbens* colectadas en dos sitios con índice de perturbación contrastante. (C) conservado, (P) perturbado. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

El área del ovario (*i.e.* longitud x ancho) no difirió significativamente entre sitios ($F_{1, 70} = 1.96$, $P = 0.16$), ni por la interacción sitio por posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 1.06$, $P = 0.35$). Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas en el área del ovario de acuerdo con la posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 6.21$, $P = 0.003$; Fig. 17). El área del ovario fue significativamente menor en las flores ubicadas en el ápice de la inflorescencia (0.62 ± 0.02 mm) en comparación con las de las del nivel medio (1.61 ± 0.12 mm) y las de la base (1.68 ± 0.062 mm) de la inflorescencia (Fig. 17). El área del ovario no difirió significativamente entre las flores de la base y del nivel medio de la inflorescencia.

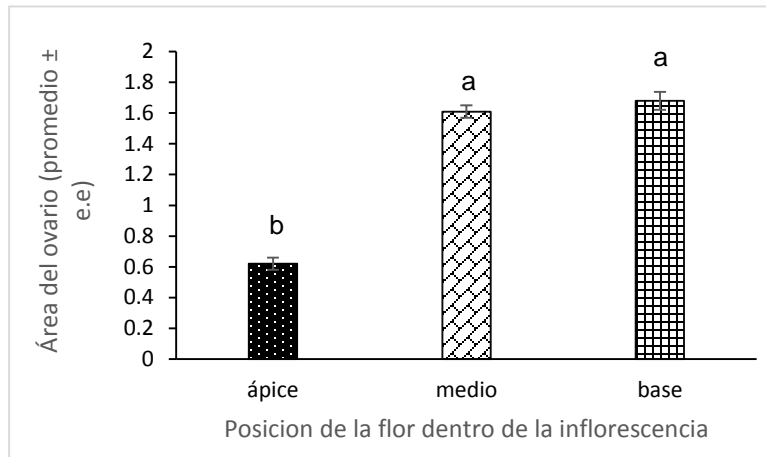


Figura 17. Área del ovario de las flores ubicadas en diferentes zonas de las inflorescencias de *G. decumbens*. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

La longitud del estilo no difirió significativamente entre sitios ($F_{1, 70} = 0.77$, $P = 0.38$), ni por la posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 0.41$, $P = 0.66$), ni por la interacción sitio por posición ($F_{2, 70} = 0.2$, $P = 0.81$). La longitud promedio del estilo en las flores de *G. decumbens* fue de 1.08 ± 0.08 mm.

Por último, la longitud del estigma no difirió significativamente entre sitios ($F_{1, 70} = 0.61$, $P = 0.43$), ni por la interacción sitio por posición de la flor dentro de la inflorescencia ($F_{2, 70} = 0.42$, $P = 0.66$), pero sí de acuerdo con la posición de la flor en la inflorescencia ($F_{2, 70} = 6.6$, $P = 0.002$; Fig. 18). La longitud del estigma en las flores ubicadas en el ápice de la inflorescencia fue significativamente menor (0.78 ± 0.16 mm) en comparación con la de las flores del nivel medio (0.91 ± 0.15 mm) y las de la base (0.92 ± 0.2 mm) de la inflorescencia (Fig. 18). No se encontraron diferencias significativas en la longitud del estigma entre las flores de la base y del nivel medio de la inflorescencia.

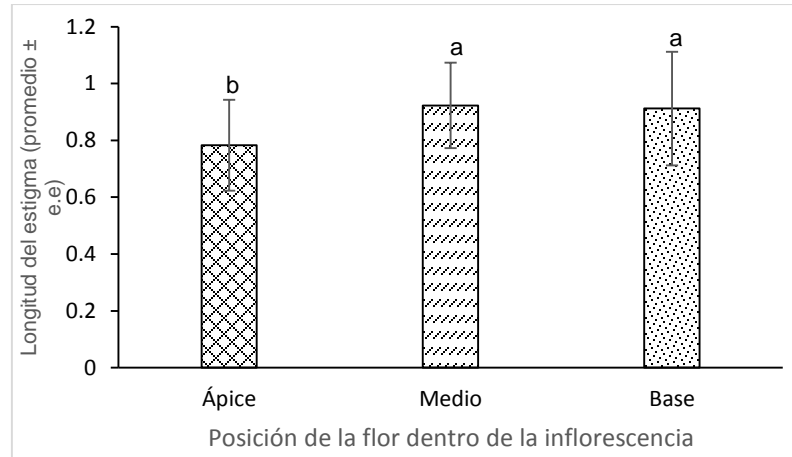


Figura 18. Longitud del estigma de las flores ubicadas en diferentes niveles dentro de las inflorescencias de *G. decumbens*. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

7.2. Producción, viabilidad de los granos de polen y limitación por polen

No se encontraron diferencias significativas en el número de granos de polen por antera, entre las flores del sitio conservado (1375.75 ± 250.13) y del perturbado (1694.52 ± 225.68 ; $t_{19} = 0.946$, $P = 0.36$).

De igual forma, el número de granos de polen por flor tampoco fue significativamente diferente entre sitios ($t_{18} = 0.809$, $P = 0.43$). En promedio, una flor de *G. decumbens* produce 7548.82 ± 826.01 granos de polen. Dado que sólo se produce un óvulo por ovario, ese mismo valor indica la proporción polen:óvulos; que, de acuerdo con Cruden (1977), corresponde a un sistema reproductivo xenogámico.

Por otra parte, como resultado del uso de la técnica de tinción para determinar la viabilidad de los granos de polen de *G. decumbens*, no se encontraron granos sin tinción ni deformes. Por lo que el porcentaje de viabilidad de los granos de polen fue de 100% en ambos sitios.

El número de granos de polen observado sobre los estigmas de las flores de *G. decumbens* difirió significativamente entre sitios ($F_{1, 70} = 10.92$, $P = 0.0015$), entre flores con distinta posición dentro de las inflorescencias ($F_{2, 70} = 17.37$, $P < 0.001$) y como consecuencia de la interacción sitio por posición de la flor ($F_{2, 70} = 6.38$, $P = 0.003$). Se encontraron significativamente más granos de polen sobre los estigmas

de las flores del sitio perturbado (92.95 ± 12.54) que sobre las del sitio conservado (58.1 ± 13.38 ; Fig. 19).

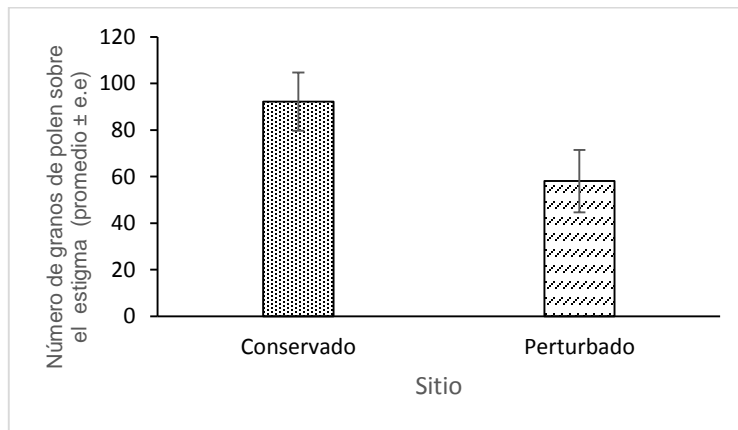


Figura 19. Número de granos de polen cuantificados sobre los estigmas de las flores de *G. decumbens* colectadas en sitios con índice de perturbación contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Los estigmas de las flores ubicadas en el ápice de las inflorescencias tuvieron significativamente menos granos de polen (24.41 ± 8.74) que los de las flores del nivel medio (110.15 ± 15.33) y de la base (114.37 ± 19.04 ; Fig. 20). No se observaron diferencias significativas en el número de granos de polen depositados en los estigmas de las flores del nivel medio y de la base de las inflorescencias (Fig. 20).

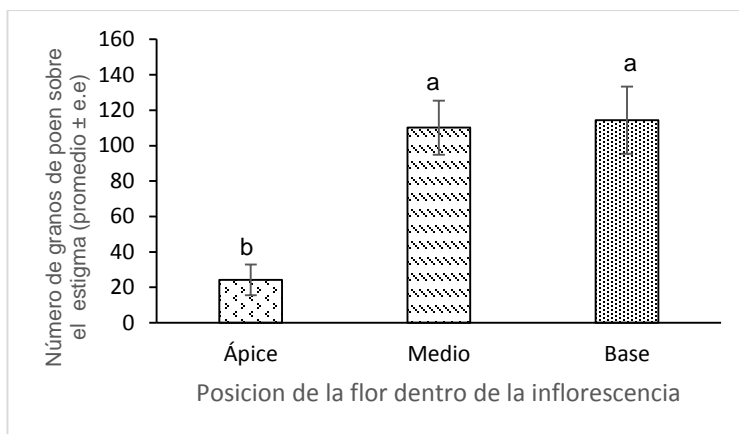


Figura 20. Número de granos de polen cuantificados sobre los estigmas de flores ubicadas en diferentes niveles dentro de las inflorescencias de *G. decumbens*. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

No se encontraron diferencias en el número de granos de polen sobre los estigmas de las flores del nivel medio de las inflorescencias en los dos sitios (conservado= 74.86 ± 26.29 , perturbado= 141.29 ± 13.95) y de la base en el sitio perturbado (161.25 ± 14.99), pero fue significativamente mayor al del resto de las combinaciones sitio-posición (Fig. 21). El número de granos de polen sobre los estigmas de las flores del nivel medio (74.86 ± 26.29), la base (67.5 ± 26.49) y el ápice (36.33 ± 16.23) del sitio conservado, así como del ápice en el sitio perturbado (12.47 ± 6.58) no difirieron significativamente entre sí (Fig. 21).

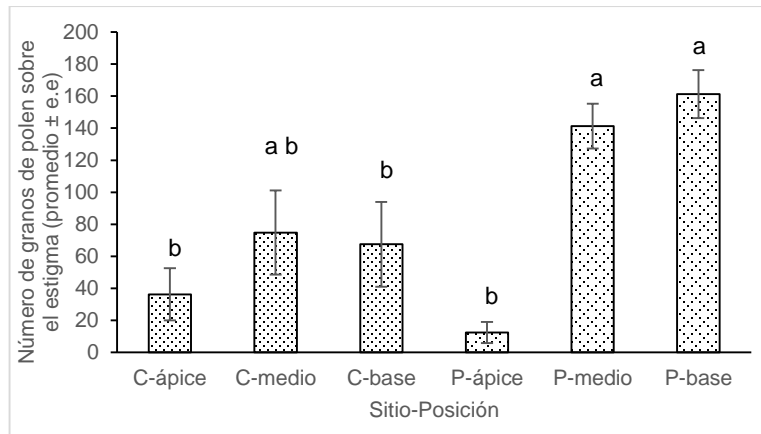


Figura 21. Número de granos de polen cuantificados sobre los estigmas de flores ubicadas en diferentes zonas dentro de las inflorescencias de *G. decumbens* colectadas en sitios con índice de perturbación contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla. (C) sitio conservado, (P) sitio perturbado. Letras distintas sobre las barras denotan diferencias significativas.

7.3. Éxito reproductivo

No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de frutos por infrutescencia entre sitio ($t_{58} = 0.048$, $P = 0.96$). El porcentaje promedio de frutos producidos en cada infrutescencia de *G. decumbens* fue de 18.78 %.

7.4. Estructura y composición de la comunidad de visitantes florales

Las flores de *Gomphrena decumbens* fueron visitadas por un total de 30 especies de insectos, de siete géneros y 22 familias. Los insectos pertenecen a los órdenes Diptera, Lepidoptera, Hemiptera, Hymenoptera y Coleoptera (Cuadro 1). Los órdenes con mayor número de especies fueron Diptera y Lepidoptera, con ocho especies cada uno (Cuadro 1). A éstos le siguieron Hymenoptera con seis y Hemiptera con cinco especies (Cuadro 1). Finalmente, el grupo con menos especies fue Coleoptera, con sólo tres especies (Cuadro 1).

En cuanto a la abundancia de visitantes florales, se colectó un total de 83 individuos visitando las flores de *G. decumbens* (Cuadro 1). Coleoptera presentó la mayor abundancia de visitantes florales con 29 individuos (Tabla 1). A este grupo

le siguió Hemiptera con una abundancia de 19 individuos. Por su parte, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera tuvieron una abundancia de 13, 12 y 10 individuos, respectivamente (Tabla 1).

Cuadro 1. Listado de los visitantes florales de *G. decumbens* en dos sitios con un índice de disturbio contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Orden	Especie	Conservado	Perturbado
Coleoptera	<i>Cyclocephala lunulata</i>	0	1
	Dasytidae sp.	20	7
	<i>Diabrotica balteada</i>	1	0
Diptera	<i>Cophura</i> sp.	0	1
	<i>Efferia</i> sp.	0	1
	<i>Exoprosopa</i> sp.	3	1
	<i>Lepidophora</i> sp.	1	2
	<i>Ogcodocera</i> sp.	1	0
	Muscidae sp. 1	0	1
	Muscidae sp. 2	0	1
	<i>Taurhynchus</i> sp.	0	1
	Hemiptera	Miridae sp.	5
<i>Harmostes</i> sp.		0	1
<i>Nysius</i> sp.		2	0
Pentatomidae sp. 1		1	0
Pentatomidae sp. 2		1	1
Hymenoptera	<i>Chelonus</i> sp.	0	1
	Sphecidae sp.	2	0
	Pompilidae sp.	0	2
	<i>Apis mellifera</i>	0	3
	<i>Exomalopsis pueblana</i>	0	1
Lepidoptera	<i>Heterosarus (Pterosarus)</i> sp.	0	1
	<i>Nathalis iole iole</i>	0	2
	<i>Ascia monuste</i>	0	1
	<i>Pyrgus orcus</i>	2	0
	<i>Pyrgus</i> sp.	0	1
	<i>Strymon affacestri</i>	1	0
	<i>Ancyloxypha arene</i>	1	0
	Geometridae sp.	1	0
	Microlepidoptero sp.	0	3
Total		42	41

7.5. Efecto de la perturbación en la estructura de la comunidad de visitantes florales

7.5.1. Abundancia

Las cabezuelas de *Gomphrena decumbens* fueron visitadas por 42 insectos en el sitio conservado y 41 insectos en el perturbado (Fig. 22; Cuadro 1). No se encontraron diferencias significativas en la abundancia total de visitantes florales entre sitios ($X^2 = 0.012$, $gl=1$, $P > 0.05$).

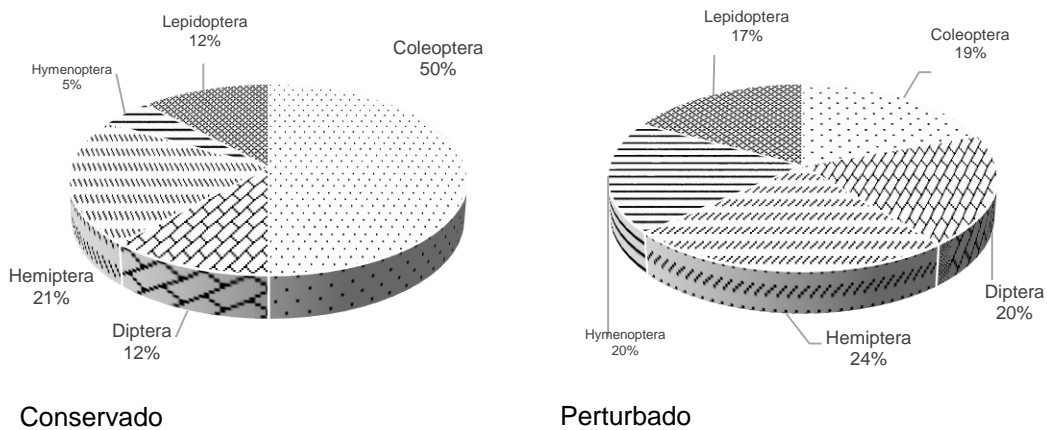


Figura 22. Abundancia relativa de cada grupo de visitantes florales de *G. decumbens* en dos sitios con índice de perturbación contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla.

En el sitio conservado, se recolectaron nueve hemípteros y dos individuos de los órdenes himenoptera, respectivamente; mientras que los órdenes Diptera y Lepidoptera tuvieron cinco, cada uno. En contraste, en el sitio perturbado se colectaron ocho individuos de los órdenes Diptera e Hymenoptera, diez Hemiptera, y siete de Lepidoptera. La abundancia de insectos de estos cuatro grupos no difirió significativamente entre sitios (Diptera: $X^2 = 0.69$, $gl=1$, $P > 0.05$; Hemiptera: $X^2 = 1.68$, $gl=1$, $P > 0.05$; Lepidoptera: $X^2 = 0.33$, $gl=1$, $P > 0.05$; Hymenoptera: $X^2 = 3.6$, $gl=1$, $P > 0.05$).

Sin embargo, se encontró significativamente menor abundancia de Coleoptera en el sitio perturbado (8 individuos) que en el conservado (21; $X^2= 5.826$, $gl=1$, $P < 0.05$). Este patrón probablemente esté determinado por la abundancia de la morfoespecie de la Familia Dasytidae (Coleoptera), que también fue significativamente menor en el sitio perturbado (siete individuos) que en el conservado (20 individuos; $X^2 = 6.258$, $gl=1$, $P < 0.05$; Fig. 23).

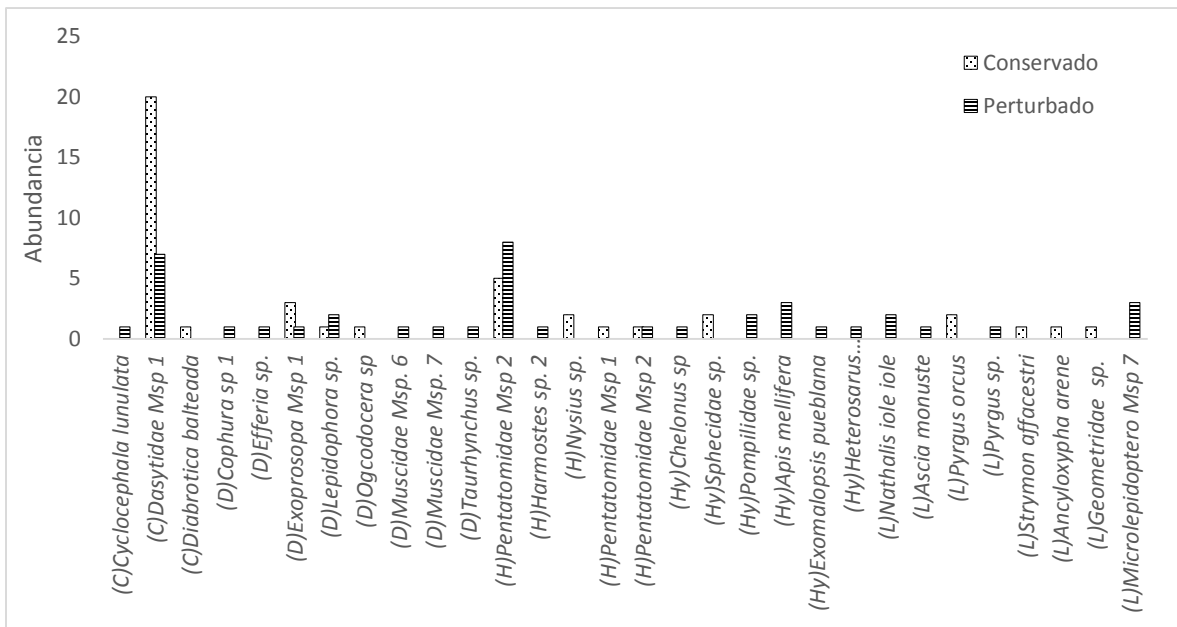


Figura 23. Abundancia de las especies de insectos recolectadas en las flores de *G. decumbens* en dos sitios con índice de perturbación contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla. (C) Coleoptera, (D) Diptera, (H) Hemiptera, (Hy) Hymenoptera, (L) Lepidoptera.

7.5.2. Riqueza específica

La riqueza específica de los visitantes florales no fue significativamente diferente entre sitios ($X^2= 1.4$, $gl= 1$, $P > 0.05$). En el sitio perturbado se colectaron 21 especies, mientras que en el conservado se colectaron 14 especies (Cuadro 1).

En el sitio conservado, Hemiptera y Lepidoptera tuvieron la mayor riqueza de especies (cuatro, en cada caso). Seguidos por Diptera con tres especies, Coleoptera con dos, e Hymenoptera con una. En cambio, en el sitio perturbado el grupo con mayor riqueza específica fue Diptera, con siete especies. A éste le siguen Hymenoptera, Lepidoptera, Hemiptera y Coleoptera, con cinco, cuatro, tres y dos especies, respectivamente. No se encontraron diferencias significativas en la riqueza de especies entre sitios para ninguno de los órdenes de visitantes florales ($0.0 \leq X^2 \leq 2.66$, $gl= 1$, $P > 0.05$).

7.5.3. Diversidad

El índice de diversidad de la comunidad de visitantes florales colectados sobre las inflorescencias de *G. decumbens* en el sitio perturbado fue significativamente mayor (2.47) que el de la comunidad de visitantes florales del sitio conservado (1.79; $t_{78} = 2.704$, $P = 0.008$; Fig. 24).

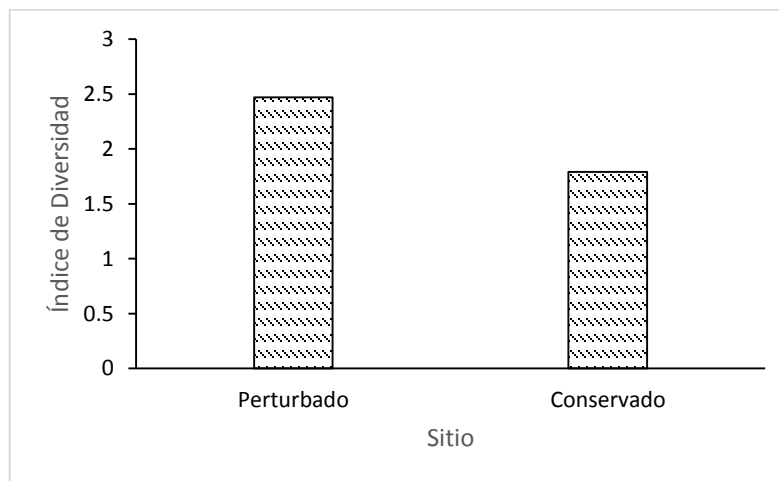


Figura 24. Índice de diversidad de la comunidad de visitantes florales de *G. decumbens* en dos sitios con índice de perturbación contrastante en Zapotitlán Salinas, Puebla.

7.5.4. Similitud

De 30 especies de visitantes florales que se encontraron sobre las flores de *G. decumbens* en ambos sitios de muestreo, sólo cinco se compartieron entre los sitios. Nueve especies de visitantes florales fueron exclusivas del sitio conservado y 16 del perturbado. El índice de similitud fue de 12.05%.

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Variación en los caracteres florales

Las dimensiones de las cabezuelas junto con el tamaño de las anteras, del estigma y del estilo de *G. decumbens* son similares a las descritas por otros autores (Robertson, 1981; Sánchez-Del Pino *et al.*, 1999; Rzedowski y Rzedowski, 2005). Sin embargo, en las descripciones que existen no se incluyen datos cuantitativos de los caracteres florales, tales como el número de flores por inflorescencia, el número de anteras por flor, el área de la antera, las dimensiones del ovario, la longitud del gineceo, la viabilidad del polen y el número de granos de polen por antera y por flor. Por lo que, en este estudio se describen por primera vez dichos aspectos florales de *G. decumbens*.

Por otra parte, algunos estudios han documentado que la perturbación genera cambios en las condiciones ambientales que pueden causar cambios en los caracteres florales (Agrawal, 2001; Atkin *et al.*, 2006). Por ejemplo, se ha observado que la perturbación aumenta la exposición a la radiación luminosa y la temperatura atmosférica, lo que genera una disminución en la humedad del suelo y causa estrés en el crecimiento de las plantas (Kapos, 1989; Murcia, 1995; Laurence *et al.*, 1998).

En el presente estudio, se encontró que las inflorescencias de plantas localizadas en el sitio conservado eran de mayor tamaño que las del sitio perturbado. De manera similar, algunos autores han reportado que en zonas con disturbio el tamaño de las flores y de las inflorescencias, el número de flores por inflorescencia y el tamaño de los pétalos es menor que en zonas conservadas (Elle y Hare, 2002; Gómez, 2003; Caruso, 2006; Jacquemyn *et al.*, 2012; Brys *et al.*, 2013). Se ha sugerido que estos cambios se pueden explicar por las diferencias en la humedad, la radiación solar y la temperatura que existen entre los sitios perturbados y conservados (Kapos, 1989). Por ejemplo, en sitios con mayor humedad, el tamaño de las flores y de los pétalos es mayor (Gómez, 2003). Por el contrario, en sitios con menor humedad, como la que se presentan en zonas perturbadas, que el tamaño de la corola es menor (Elle y Hare, 2002).

De esta forma, la diferencia encontrada en el tamaño de las inflorescencias de *G. decumbens* entre los sitios seleccionados se puede atribuir a las variaciones en la radiación solar, la temperatura, la humedad y la disponibilidad de agua y nutrientes (Horn, 1971; Givnish, 1986; Brown y Lawton, 1991).

8.2. Sistema reproductivo, éxito reproductivo y limitación por polen

El número de granos de polen que se encontraron sobre el estigma varió entre los sitios y entre las flores con diferente posición dentro de la inflorescencia. Palacios y Genise *et al.* (1986) y Genise *et al.* (1990) han reportado que dentro de las inflorescencias solo es posible encontrar granos de polen en los estigmas de flores completamente abiertas, que es cuando el estigma se encuentra receptivo (Heslop-Harrison y Shivanna, 1977). En las inflorescencias de *G. decumbens*, el mayor número de granos de polen se cuantificó en los estigmas de flores ubicadas en la base, que son las primeras en alcanzar la antesis (Genise *et al.*, 1990).

Por otro lado, el número de granos de polen por estigma también fue significativamente diferente entre los sitios. Sin embargo, sólo se produce una semilla por flor, ya que las flores de *G. decumbens* poseen un único óvulo por ovario (Robertson, 1981; Rzedowski y Rzedowski, 2005); por lo que las diferencias observadas entre los sitios, en el número de granos de polen sobre el estigma no afectan la producción de frutos.

Este resultado sugiere que las flores de *G. decumbens* son polinizadas exitosamente y no dependen necesariamente de los insectos para su polinización, como sucede en otras especies de la familia Amaranthaceae. Por ejemplo, se ha documentado que diversas especies de Amaranthaceae son polinizadas por viento (Siqueira, 1992). Además el sistema reproductivo de las plantas de esta familia se ha caracterizado como mixto (Aguilar, 1965; Heywood, 1985); esto es, que pueden ser polinizadas tanto autogámicamente como por entrecruzamiento (Faegri y van der Pijl, 1979). De esta forma, especies con este tipo de sistema reproductivo son relativamente independientes de vectores bióticos para su polinización y éxito reproductivo.

Lo anterior confirma los resultados relacionados con el éxito reproductivo, pues no se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos por inflorescencia entre sitios. De manera similar, otros autores han reportado que el disturbio no afecta el éxito reproductivo de las especies vegetales (Aizen y Vázquez, 2006; Kremen *et al.*, 2007). Sin embargo, Aguire y Dirzo (2008) encontraron que la producción de frutos de *Astocaryum mexicanum* disminuía con la deforestación. Así mismo, en otro estudio se encontró que la perturbación causaba una disminución de hasta el 50 % en la producción de frutos de *Oncidium ascendens* (Parra-Tabla *et al.*, 2000). Dichos autores atribuyen este resultado a la drástica reducción en la frecuencia de los visitantes florales en el sitio perturbado.

En ese sentido, la ausencia de diferencias significativas en la producción de frutos de *G. decumbens* entre sitios puede deberse a que la perturbación no afectó la abundancia de los visitantes florales (42 y 41 individuos en el sitio conservado y perturbado, respectivamente). Aunado a esto, se ha documentado que la polinización de la Familia Amaranthaceae puede llevarse a cabo por medio de vectores abióticos como el viento (Siqueira, 1992). Así mismo, se ha registrado que las especies de esta familia pueden reproducirse por autogamia (Heywood, 1985). Por lo tanto, los efectos de la perturbación en el hábitat no impactan negativamente la producción de frutos de las flores de *G. decumbens* debido a las capacidades de reproducción de la planta.

8.3. Estructura y composición de la comunidad de visitantes florales

Salas-Araiza y Boradonenko (2006) reportan 183 individuos de 43 especies de insectos visitando las flores de *Amaranthus hypocondriacus* (Amaranthaceae). En el presente estudio, se colectaron 83 individuos de 30 especies diferentes de insectos visitando las flores de *G. decumbens*. Las diferencias en la riqueza y abundancia de los visitantes florales entre ambas especies de Amaranthaceae pueden deberse a las diferencias en el esfuerzo de muestreo, pues los primeros autores realizaron su estudio a lo largo de varios días entre 1995 y 1997; mientras que en este trabajo el muestreo se llevó a cabo durante solamente dos días. Otro aspecto que puede contribuir a las diferencias en la riqueza y abundancia de los visitantes florales

entre dicho estudio y el presente, puede ser el tamaño y el color de las inflorescencias. Las flores de *A. hypocondriacus* son de color rojizo y verde brillante, con inflorescencias terminales de entre 4-12 cm, mucho mayor al de las inflorescencias de *G. decumbens* (1-3 cm; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

Los insectos suelen ser atraídos a las flores por sus colores y aromas, además de las recompensas como el polen y el néctar (Faegri y van der Pijl, 1979; Kevan y Baker, 1983; Proctor *et al.*, 1996). En el presente estudio se encontró que las flores de *G. decumbens* eran visitadas por diversas especies de insectos pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Lepidoptera e Hymenoptera; quienes probablemente buscan recompensas como alimento, sitios de apareamiento y oviposición, así como refugio (Aguilar, 1965; González *et al.*, 2001; Faye *et al.*, 2002; Salas-Araiza y Boradonenko, 2006). Los grupos de insectos observados sobre las flores de *G. decumbens* son similares a los reportados en otros estudios con plantas de la familia Amaranthaceae (Aguilar, 1961, 1965; Dicks *et al.*, 2002; Salas-Araiza y Boradonenko, 2006). Además, son los mismos grupos de insectos que han sido reportados para otras especies de plantas anuales en los mismos sitios de estudio (González-Tochihuitl, 2013; Ramírez-Morales, 2013).

Coleoptera fue el grupo de insectos más abundante visitando las flores de *G. decumbens*. De manera similar, se ha reportado a los coleópteros como los principales visitantes florales de *Amaranthus hypocondriacus* (Amaranthaceae) (Salas-Araiza y Boradonenko, 2006). Sin embargo, este grupo de visitantes florales es considerado como fitófago, que se alimenta tanto de las diferentes partes vegetativas (raíces y tallos) como florales (Salas-Araiza *et al.*, 2001). Por lo tanto, es posible que los coleópteros observados en las flores de *G. decumbens* hayan ido en busca de tejidos florales como recompensa.

Otro grupo considerado como fitófago es Hemiptera, el cual también visita las flores de la familia Amaranthaceae para alimentarse de partes vegetativas y semillas en desarrollo (Henry y Froescher, 1988; Salas-Araiza y Boradonenko, 2006).

Los lepidópteros son considerados como fitófagos en la fase larvaria ya que se alimentan del envés de las hojas y las inflorescencias de la Familia Amaranthaceae (Aguilar, 1965). En la fase adulta, los lepidópteros visitan las flores

de plantas de esta familia en busca de polen y néctar, al igual que lo hacen los himenópteros y los dípteros (Aguilar, 1965; Dicks *et al.*, 2002; Faye *et al.*, 2002).

8.3.1. Efecto de la perturbación sobre la abundancia de visitantes florales

Las inflorescencias de *G. decumbens* fueron visitadas por un número similar de insectos en ambos sitios (42 individuos en el sitio conservado y 41 en el perturbado). Este resultado es similar al reportado por González-Tochihuilt (2013) para *Florestina pedata* (Asteraceae) en la misma área de estudio. Por el contrario, otros autores han señalado que la abundancia de visitantes florales aumenta en los sitios perturbados (Quintero *et al.*, 2010; Bello-Cervantes, 2011; Kambach *et al.*, 2013). De acuerdo con Reyes *et al.* (2012), como los sitios perturbados se encuentran desprovistos de la vegetación original, el agua de lluvia es aprovechada por malezas, acelerando su crecimiento, y convirtiéndose en un recurso alimenticio para diversos grupos de insectos. De esta forma, los efectos de la perturbación sobre la vegetación y en última instancia, sobre la abundancia de visitantes, se ve compensada.

Las diferentes respuestas que muestran los visitantes florales a la perturbación puede depender de su historia de vida (Camousseigt, 2005). En general, el impacto de la perturbación sobre las diferentes especies de organismos, depende de su tamaño poblacional, su especialización a ciertos hábitats y su capacidad de dispersión (Tscharrntke *et al.*, 2002; Driscoll y Weir, 2005).

La abundancia del orden Coleoptera fue significativamente menor en el sitio perturbado; este patrón probablemente, este determinado por la abundancia de los coleópteros de la Familia Dasytidae, pues se colectaron 20 individuos en el sitio conservado y solo siete en el perturbado. Por lo tanto, se puede decir que Dasytidae es un grupo sensible al disturbio. En contraste, Bello-Cervantes (2011) y González-Tochihuilt (2013) encontraron que los coleópteros tenían mayor abundancia en sitios perturbados. Por su parte, Rubio *et al.* (2012) reportan que la abundancia de los coleópteros puede variar entre sitios dependiendo de la época del año y el horario de colecta. El resultado obtenido en el presente estudio puede estar relacionado con el efecto que causa la perturbación sobre el tamaño de las

inflorescencias de *G. decumbens*, ya que sus inflorescencias son de menor tamaño en el sitio perturbado, lo cual las vuelve menos atractivas para algunos coleópteros. Se ha observado que los coleópteros usan el tamaño de las flores como una señal para seleccionar las flores que visitan, prefiriendo las flores grandes y globosas (Viejo, 1996).

La abundancia de himenópteros no fue significativamente distinta entre los sitios. Esto contrasta con lo reportado por Aizen y Feinsinger (1994b), Bello-Cervantes (2011) y Kambach *et al.* (2013), quienes encontraron que la abundancia de las abejas aumentaba en hábitats perturbados en comparación con sitios conservados. Dado que los himenópteros son tolerantes al disturbio (Tonhasca *et al.*, 2002), su abundancia suele aumentar en sitios perturbados (Winfree *et al.*, 2007). Sin embargo, es probable que no todos los grupos de himenópteros sean tolerantes al disturbio, lo que explicaría la ausencia de diferencias significativas en la abundancia de himenópteros en el presente estudio.

En cuanto a la abundancia de Diptera, Lepidoptera y Hemiptera, está no difirió significativamente entre sitios. De manera similar, Hernández *et al.* (2003) no reportaron diferencias significativas en la abundancia de Lepidoptera. Dichos autores argumentan que, para el caso de los lepidópteros, la mayoría de ellos están adaptados a usar una gran variedad de hábitats y son capaces de aprovechar los remanentes de hábitats naturales.

En contraste, sí se han reportado diferencias en la abundancia de Diptera y Hemiptera entre sitios con distinto grado de perturbación. Por ejemplo, González-Tochihuitl (2013) encontró una mayor abundancia de dípteros en el mismo sitio conservado, seleccionado para el presente estudio. También Jaña y Grez (2004) reportaron mayor abundancia de dípteros en un bosque continuo. Sin embargo, Castillo (2004) reporta mayor afinidad de los Diptera hacia los sitios perturbados. Se ha planteado que la respuesta de los dípteros a la perturbación esta determinada por las características que cada hábitat ofrece a cada especie y/o familia de Diptera, lo que repercute en el tipo y cantidad de recursos disponibles y por tanto, en el aumento o disminución de la abundancia del grupo ante la perturbación (Menéndez, 2006).

Por otra parte, González-Tochihuitl (2013) encontró una mayor abundancia de hemípteros sobre las flores de dos especies de Asteraceae distribuidas en el mismo sitio conservado donde se llevó a cabo el presente estudio. En contraste, Jaña y Grez (2004) encontraron mayor abundancia de hemípteros en sitios perturbados por la fragmentación. Las diferentes respuestas en la abundancia de hemípteros entre sitios, podrían estar relacionadas con su capacidad de tolerancia a la perturbación, como lo han reportado algunos autores (Tooby y Macey, 1977; Castillo, 2004).

8.3.2. Riqueza específica

La riqueza de especies de visitantes florales de *Gomphrena decumbens* no difirió entre sitios. Este resultado es similar a lo reportado por Galetto *et al.* (2007) y Hernández *et al.* (2003), quienes no encontraron diferencias en la riqueza de especies entre sitios con diferentes grados de perturbación. Por el contrario, Quintero *et al.* (2010) y Kambach *et al.* (2013), encontraron un aumento en la riqueza de especies de polinizadores en sitios perturbados. Sin embargo, diferentes autores han reportado que la riqueza de los polinizadores tiende a disminuir a causa de la perturbación (Aizen y Feinsinger, 1994a, b; Cuéllar, 1999; Steffan-Dewenter y Tscharrntke, 1999; Cane, 2001; Chacoff y Aizen, 2004; Aguilar, 2005; Steffan-Dewenter *et al.*, 2005; Galetto *et al.*, 2007; Foo y Norzagaray, 2009; Aguirre *et al.*, 2011; Bello-Cervantes, 2011; Ferrari, 2011). Estos resultados podrían atribuirse al hecho de que las diferentes especies de polinizadores son fieles a los sitios en que nidifican (Osborne y Williams, 2001) por lo que no se desplazarían de un sitio a otro (Galetto *et al.*, 2007) incluso cuando se han eliminado por completo los recursos alimenticios del sitio que habitan (Bhattacharya *et al.*, 2003). Otros autores (Rathcke y Jules, 1993; Steffan-Dewenter y Tscharrntke, 2002) señalan que algunos polinizadores tienen la suficiente capacidad de vuelo para desplazarse entre sitios de bosque continuo y fragmentados (Jules y Shahani, 2003), por lo que pueden aprovechar los recursos florales disponibles en diferentes sitios. También se ha sugerido que las poblaciones locales de polinizadores tienen la capacidad de sobrevivir y mantenerse en cada sitio (Galetto *et al.*, 2007).

8.3.3. Diversidad

La diversidad de la comunidad de visitantes florales de *G. decumbens* en el sitio perturbado fue significativamente mayor que la del sitio conservado. En contraste, Hernández *et al.* (2003) no encontraron diferencias significativas en la diversidad de insectos polinizadores entre sitios perturbados y bosques continuos. Dichos autores atribuyen este patrón a la capacidad de los insectos de adaptarse a los diferentes tipos de hábitats. Por otra parte, otros autores han encontrado mayor diversidad en sitios conservados (Jennersten, 1988; Steffan-Dewenter *et al.*, 2005; Bello-Cervantes, 2011; Ferrari, 2011; Gonzalez-Tochiuitl, 2013). De manera similar, en otros estudios se ha descrito que la comunidad de insectos polinizadores sufre cambios en la diversidad y composición de sus especies por la perturbación del hábitat (Murcia, 1996; Kearns *et al.*, 1998; Aizen y Feinsinger, 2003). Las diferentes respuestas en la diversidad de las comunidades de visitantes florales a la perturbación puede explicarse por factores como la naturaleza del sitio de estudio (área, tipo de vegetación, ubicación geográfica), los métodos empleados para realizar el muestreo, así como los grupos biológicos analizados (Reyes *et al.*, 2012).

Algunos autores han reportado que al aumentar la riqueza de visitantes florales, la diversidad también se ve favorecida en el mismo sitio (Aizen y Feinsinger, 2003; Hernández *et al.*, 2003). Esto podría explicar el hecho de tener mayor diversidad en el sitio perturbado, ya que aunque no se encontraron diferencias significativas entre sitios en la riqueza de especies total, ni a nivel de orden; sí se observó una tendencia de la riqueza de especies de Diptera e Hymenoptera a ser mayor en el sitio perturbado.

8.3.4. Similitud

La composición de la comunidad de visitantes florales de *G. decumbens* fue diferente entre sitios, ya que sólo el 16% de las especies de insectos fueron compartidas entre sitios. De manera similar, Bello-Cervantes (2013) y Cuellar (1999) encontraron diferencias en la composición de especies de insectos en sitios con distinto grado de perturbación. La respuesta de los insectos visitantes a la

perturbación puede variar dependiendo de su ecología, fisiología, distribución, e historia de vida, así como del tipo de perturbación que altere su hábitat (Didham *et al.*, 1996; Hernández *et al.*, 2003). Estas características pueden determinar qué tan susceptible es una especie a la perturbación (Didham *et al.*, 1998; Aguilar *et al.*, 2006; Bello-Cervantes, 2011; Kambach *et al.*, 2013).

IX. CONCLUSIONES

- ❖ Las características florales de *Gomphrena decumbens* son parecidas a las descritas anteriormente por otros autores. Tal como se esperaba la perturbación tiene un efecto negativo sobre el tamaño de las inflorescencias de la especie de estudio. También, la perturbación afecta los caracteres florales (tamaño de la flor, el número y el tamaño de las anteras, el tamaño del ovario y el tamaño del gineceo) en los diferentes niveles que ocupa la flor en la inflorescencia.
- ❖ La perturbación no causa un efecto negativo en el éxito reproductivo de las flores de *G. decumbens*, pues la cantidad de frutos producida por inflorescencia no varió de manera significativa entre los sitios.
- ❖ Las flores de *G. decumbens* fueron visitadas por cinco órdenes de insectos: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, y Hemiptera. Esto era esperado ya que se estos mismos grupos de insectos han sido reportados para otras especies de plantas de la familia Amaranthaceae, y en otros estudios con plantas anuales, en el mismo sitio de estudio.
- ❖ Entre los sitios, no se encontraron diferencias significativas en la abundancia total y la riqueza específica total de los visitantes florales. Sin embargo, hubo una mayor abundancia de coleópteros de la familia Dasytidae en el sitio conservado, que señala como sensible a la perturbación e indicadora del mismo ante un decremento marcado de su abundancia en sitios perturbados.
- ❖ Se encontraron diferencias en la composición de especies y en la diversidad de visitantes florales entre sitios. La diversidad fue significativamente mayor en el sitio perturbado.
- ❖ Aunque en el sitio perturbado el tamaño de las inflorescencias de *G. decumbens* fue menor, la composición y diversidad de visitantes florales y el número de granos de polen sobre los estigmas varió entre sitios, no se encontraron diferencias en el éxito reproductivo de la especie. Esto sugiere que *G. decumbens* no requiere necesariamente de los visitantes florales para su reproducción, y probablemente sea polinizada por otros mecanismos

como el viento, y la autogamia; como se ha reportado para otras especies de la Familia Amaranthaceae.

X. LITERATURA CITADA

- *Agrawal A.A 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321–326.
- *Aguilar F.P. 1961. Insectos polinizadores más comunes en Lima y alrededores. *Rev. Per. Ent. Agr.* 4: 81-82.
- *Aguilar F.P. 1965. Algunas consideraciones sobre los insectos polinizadores en los alrededores de Lima. *Revista Peruana de Entomología* 8: 138-145.
- *Aguilar R. 2005. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre el éxito reproductivo de especies nativas del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.
- *Aguilar R., L. Ashworth, R. Galetto y M. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968–980.
- *Aguilar R. y L. Galetto. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138: 513e520.
- *Aguilar S.C.I. y A.H. Smith. 2008. Abejas visitantes de *Aspilia tenella* (Kunh) S.F. Blake (Asteraceae): comportamiento de forrajeo y cargas polínicas. *Revista de la Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 61: 4576-4587.
- *Aguirre A. y R. Dirzo. 2008. Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation* 141: 375-384.
- *Aguirre A., R. Guevara y R. Dirzo. 2011. Effects of forest fragmentation on assemblages of pollinators and floral visitors to male- and female-phase inflorescences of *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) in a Mexican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 27: 25-33.
- *Aguirre M.A., R. Mendoza, H.A. Ponce, L. Arriaga, E. Campos, S. Contreras-Balderas, M. Elías, F.J. Espinosa, I. Fernández, L. Galaviz, F.J. García de León, D. Lazcano, M. Martínez, M.E. Meave del Castillo, R.A. Medellín, E. Naranjo, M.T. Olivera, M. Pérez, G. Rodríguez, G. Salgado, A. Samaniego, E. Suárez, H. Vibrans,

y J.A. Zertuche. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. En: Dirzo R., R. González, e I.J. March (comps.). Pp. 277-318. Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México.

*Aizen M.A. y D.P. Vázquez. 2006. Flower performance in human-altered habitats. En: Harder L.D. y S.C.H. Barrett (eds.). Pp. 159-179. Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press, Nueva York.

*Aizen M.A. 2007. Enfoque en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. *Ecología Austral* 17: 7-19.

*Aizen M.A., C.L. Morales y J.M. Morales. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLOS Biology* 6: 396–403.

*Aizen M.A., L. Ashworth y L. Galetto. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.

*Aizen M.A. y L.D. Harder. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.

*Aizen M.A. y P. Feinsinger. 1994a. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications* 4: 378–392.

*Aizen M.A. y P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330–351.

*Aizen M.A. y P. Feinsinger. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. En: Bradshaw G., P. Marquet y H.A. Mooney (eds.). Pp. 111-129. *How Landscapes Change: Human Disturbance and Ecosystem Disruption in the Americas*. Springer–Verlag, Nueva York.

*Andren H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat- a review. *Oikos* 71: 355-366.

*Appanah S. 1993. Mass flowering of dipterocarp forests in the aseasonal tropics. *J. Biosci.* 18: 457-474.

- *Appanah S. y H.T. Chan. 1981. Thrips: the pollinators of some dipterocarps. *Journal Malaysian Forester* 44: 234-52.
- *Arias-Toledo A., M.T. Valverde-Valdés y J. Reyes-Santiago. 2000. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. CONABIO, México. 80 pp.
- *Ashworth L., R. Aguilar, L. Galetto y M.A. Aizen. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* 92: 717-719.
- *Atkin O.K., B.R. Loveys, L.J. Atkinson y T.L. Pons. 2006. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. *J. Exp. Bot.* 57: 267–281.
- *Baker H.G. 1973. Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. En: Meggers B.J. Ayensu y D. Duckworth (eds.). Pp. 145-159. *Tropical forest ecosystems of Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- *Baker H.G. e I. Baker. 1979. Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. *Am. J. Bot.* 66: 591-600.
- *Barth F.G. 1991. *Insects and flowers. The biology of the partnership*. Princeton University Press, Nueva York.
- *Bawa K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-342.
- *Bawa K.S. y M. Hadley. 1990. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. MAB, UNESCO, París.
- *Becker P., J.S. Moure y F.J.A. Peralta. 1991. More about euglossine bees in Amazonian forest fragment. *Biotropica* 23: 914-927.
- *Begon M., J.L. Harper y C. Townsend. 1986. *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- *Bello-Cervantes E. 2011. Efectos de la perturbación antropogénica sobre la comunidad de visitantes florales de *Bursera copallifera*. Tesis de Licenciatura, B.U.A.P., Puebla.
- *Bentley B. y T.S. Elias. 1983. *The biology of nectaries*. Columbia University Press, Nueva York.

- *Bernhardt P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222: 293 – 320.
- *Berry J.A. y J.K. Raison. 1981. Responses of macrophytes to temperature. En: Lange O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Zeigler (eds.). Pp. 277–338. *Physiological plant ecology. I. Responses to the physical environment*. Springer-Verlag, Berlin.
- *Bertin R.I. 1989. Pollination biology. En: Abrahamson W.G. (ed.). Pp. 23-83. *Plant-Animal Interactions*. McGraw Hill, Nueva York.
- *Bhattacharya M., R.B. Primack y J. Gerwein. 2003. Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? *Biological Conservation* 109: 37-45.
- *Bierregaard R.O., T. Levejoy, V. Kapos, A. Dos Santos y R. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42: 859 - 866.
- *Bond W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 344: 83–90.
- *Bonilla-Arce A. 2011. Impacto de la perturbación en la comunidad de hormigas en una zona semiárida del Centro de México. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- *Brailovsky H., G. Ortega, E. Barrera y C. Mayorga. 1998. Estadios ninfales de los coreidos del Valle de Tehuacán, Puebla, México (Hemiptera-Heteroptera). III *Anasa ruficornis* y *Scolopocerus uhleri*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 69: 53 – 64.
- *Brown B.K. y J.H. Lawton. 1991. Herbivory and the evolution of leaf size and shape. *Philos. Tr. R. Soc. Lon. B* 333: 265-272.
- *Brown B.J. y R.J. Mitchell. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 43-49.
- *Bruhn D., J.W. Leverenz, y H. Saxe. 2000. Effects of tree size and temperature on relative growth rate and its components of *Fagus sylvatica* seedlings exposed to two partial pressures of atmospheric [CO₂]. *New Phyt.* 146: 415–425.

- *Brys R., B. Geens, T. Beeckman y H. Jacquemyn. 2013. Differences in dichogamy and herkogamy contribute to higher selfing in contrasting environments in the annual *Blackstonia perfoliata* (Gentianaceae). *Annals of Botany* 111: 651-661.
- *Bullock S., A. Mooney, y E. Medina. 1996. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- *Bustamante R. y A. Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y desarrollo* 11: 58 – 63.
- *Camousseigt M.B. 2005. Abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos en parches de alfalfa que difieren en fragmentación y pérdida de hábitat. Tesis de Licenciatura, Universidad de Chile, Chile.
- *Cane J.H. 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conserv. Ecol.* 5: 3.
- *Carrizo J., y S. Isasmendi. 1998. Amaranthaceae. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora*. Flora del Valle de Lerma 5: 1-77.
- *Caruso C.M. 2006. Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. *American Journal of Botany* 93: 531-538.
- *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 de Licenciatura, UDLAP.
- *Castillo-Argüero, S., Montes-Cartas, G., Romero-Romero, M. A., Martínez-Orea, Y., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallén, I., & Núñez-Castillo, O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.
- *Chacoff N.P. y M.A. Aizen. 2004. Efectos de la distancia al borde del pedemonte sobre la polinización del pomelo del Noreste de Argentina. II Reunión Binacional de Ecología, Mendoza, Argentina.
- *Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.

- *Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- *Cuéllar L. 1999. Efecto de la fragmentación del matorral tamaulipeco en la diversidad y densidad de coleópteros y en la producción de semillas. Tesis de maestría Universidad Autónoma de Nuevo León.
- *Cunningham S.A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267: 1149-1152.
- *Dávila P., J.L. Villaseñor, L.R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken, y P. Tenorio. 1993. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México, DF.
- *De Vries P.J. 1997. Butterflies of Costa Rica and their natural history. Volumen II (Riodinidae). Princeton University Press, Nueva Jersey.
- *Dicks L.V., S.A. Corbet y R.F. Pywell. 2002. Compartmentalization in plant–insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology* 71: 32–43.
- *Didham R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork y A.J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255–260.
- *Donaldson J., I. Nanni, C. Zachariades, J. Kemper y J.D. Thompson. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- *Driscoll D.A. y T. Weir. 2005. Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size. *Conserv. Biol.* 19: 182-194.
- *Eliasson U. 1988. Floral morphology and taxonomic relations among the genera of Amaranthaceae in the New World and the Hawaiian Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 96: 235–283.
- *Elle E. y J.D. Hare. 2002. Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. *Functional Ecology* 16: 79-88.
- *Faegri K. y L. van der Pijil. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- *Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.

- *FAO. 2004. Conservation and management of pollinators for sustainable agriculture. En: Freitas B.M. y J.O.P. Pereira (eds.). Pp 19-22. Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination. Imprensa Universitária, Fortaleza, CE Brazil.
- *Faye P.F., A.M. Planchuelo y M.L. Molinelli. 2002. Relevamiento de la flora apícola e identificación de cargas de polen en el sureste de la provincia de Córdoba, Argentina. *Agriscientia* 19: 19-30.
- *Feinsinger P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Rev. Chil. His. Nat.* 60: 285-319.
- *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 de Licenciatura, Universidad de las Américas Puebla.
- *Fisher M. y D. Matthies. 1998. Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *J. Ecol.* 86: 195-204.
- *Fleischner T. 1994. Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8: 629-644.
- *Floyd M.L., T.L. Fleischner, D. Hanna y P. Whitefield. 2003. Effects of historical livestock grazing on vegetation at Chaco Culture National Historic park, New Mexico. *Conservation Biology* 17: 1703-1711.
- *Foo K.C. y M. Norzagaray. 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.
- *Forman R.T.T. y M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley, Nueva York.
- *Galletto L., R. Aguilar, M. Musicante, J. Astegiano, A. Ferreras, M. Jausoro, C. Torres, L. Ashworth y C. Eynard. C. 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.
- *Genise J., R.A. Palacios, P.S. Hoc, R. Carrizo, L. Moffat, M.P. Mom y S. Torregrosa. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II. Fases florales y visitantes en el Distrito Chaqueño Serrano. *Darwiniana* 30: 71-85.

*Ghazoul J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295 – 304.

Gil-García M.J., M.B. Ruiz, R. Mediavilla, F. Domínguez-Castro, J.I. Santisteban y C.J. Dabrio. 2007. Evolución climática y actividad antrópica durante los últimos 3000 años en las tablas de Daimiel. XII Reunión Nacional de Cuaternario, Ávila.

*Givnish T.J. 1986. Economics of biotic interactions. En: Givnish T.J. (ed.). Pp. 667–680. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.

*Gómez J.M. 2003. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *American Naturalist* 162: 242–256.

*González A., A. Vera y J. González. 2001. Localización del recurso por *Apis mellifera* y dos especies de *Trigona* (Hymenoptera: Apidae) en *Ludwigia peruviana* (Onagraceae). *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 35: 198-209.

*González-Tochiuti G. 2013. Efecto de la perturbación sobre la composición de visitantes florales de tres especies de la Familia Asteraceae. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

*Gordón M.Á.R. y C. Ornos. 2002. Polinizadores y biodiversidad. Asociación Española de Entomología, Jardín Botánico Atlántico y Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Madrid, España.

*Grabas G.P. y T.M. Laverty. 1999. The effect of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.; Lythraceae) on the pollination and reproductive success of sympatric co-flowering wetland plants. *Ecoscience* 6: 230-242.

*Graves S.D. y A.M. Shapiro. 2003. Exotics as host plants of the California butterfly fauna. *Biological Conservation* 110: 413-433.

*Grimaldi D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 373-406.

*Gutiérrez J. 2008. El desierto florido en la región de Atacama. En: Squeo F.A., G. Arancio y J. Gutiérrez (eds.). Pp. 285-291. *Libro rojo de la flora nativa y de los sitios prioritarios para su conservación*. Ediciones Universidad de La Serena, Chile.

*Hagerup O. 1953. Thrips pollination of *Erica tetralix*. *New Phytologist* 52: 1-7.

- *Hammer O., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Palaeontological statistics software package for education and date analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 9pp.
- *Harper J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academica Press, Londres.
- *Hayes G.F. y K.D. Holl. 2003. Cattle grazing impacts on anual forbs and vegetation composition of mesic grasslands in California. *Conservation Biology* 17: 1694-1702.
- *Henry T.J. y T.C. Froeschener. 1988. *Catalog of the Heteroptera, or true bugs, of Canada and the continental United States*. E.J. Brill, Leiden.
- *Hernández B., J.M. Maes, C.A. Harvey, S. Vílchez, A. Medina y D. Sánchez. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 10: 93-102.
- *Heslop-Harrison Y. y K.R. Shivanna. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. *Ann. Bot.* 41: 1233-1258.
- *Heywood V.H. 1985. *Las plantas con flores*. Reverté, Barcelona.
- *Hobbs R.J. y C.J. Yates. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- *Honnay O., H. Jacquemyn, B. Bossuyt y M. Hermy. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytol.* 166: 723-736.
- *Horn H.S. 1971. *The adaptative geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton.
- *Howard F.W., S. Nakahara y D.S. Williams. 1995. Thysanoptera as apparent pollinators of West-Indies mahogany, *Swietenia* (Maliaceae). *Ann. Sci. For.* 52: 283-286.
- *Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- *Inouye R.S., G.S. Byers y J.H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.

- *Jacquemyn H., L. De Meester, E. Jongejans y O. Honnay. 2012. Evolutionary changes in plant reproductive traits following habitat fragmentation and their consequences for population fitness. *J. Ecol.* 100: 76-87.
- *Jaña R. y A.A. Grez. 2004. Insectos herbívoros en el bosque maulino: un ecosistema fragmentado. *Rev. Chil. Ent.* 30: 27-43.
- *Jaramillo P.J. 2006. La flor y otros órganos derivados. Editorial Universidad de Caldas, Colombia.
- *Jennersten O. 1988. Pollination of *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae), effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359–366.
- *Jules E.S. y P. Shahani. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14: 459–464.
- *Justice S.S., D.A. Hunstad, L. Cegelsky y S.J. Hultgren. 2008. Morphological plasticity as a bacterial survival strategy. *Nature Reviews Microbiology* 6: 162-168.
- *Kadereit G., T. Borsch, K. Weising y H. Freitag. 2003. Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C₄ photosynthesis. *International Journal of Plant Sciences* 164: 959–986.
- *Kambach S., F. Guerra, S.G. Beck, I. Hensen y M. Schleuning. 2013. Human-induced disturbance alters pollinator communities in tropical mountain forests. *Diversity* 5: 1-14.
- *Kapos V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 5: 173–185.
- *Kaufmann M.R., R.T. Graham, D.A. Boyce Jr., W.H. Moir, L. Perry, R.T. Reynolds, R.L. Bassett, P. Mehlhop, C.B. Edminster, W.M. Block y P.S. Corn. 1994. An ecological basis for ecosystem management. Reporte técnico RM-246. U.S. Forest Service, Rocky Mountain Forest y Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- *Kearns C.A., D.W. Inouye y N.M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83–112.
- *Kearns C.A. y D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University press of Colorado, Niwot, Colorado.

Kearns C.A. y D.W. Inouye. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47: 297-307.

*Kevan P.G. 1997. Pollination biology and plant breeding systems. En: Shivanna, K.R. y V.K. Sawhney (eds.). Pp. 59-79. *Pollen biotechnology for crop production and improvement*. Cambridge University Press, Nueva York.

*Kevan P.G. y H.G. Baker. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomology* 28: 407-453.

*Kirk W.D.J. 1985. Effects of some floral scents on host finding by thrips (Insecta: Thysanoptera). *Journal of Chemical Ecology* 11: 35-43.

*Kirk W.D.J. 1997. Feeding. En: Lewis T. [ed.]. Pp. 65-118. *Thrips as crop pests*. CAB International, Oxon, UK.

*Kite G.C., W.L. Hetterscheid, M.J. Lewis, P.C. Boyce, J. Ollerton, E. Cocklin y M.S.J. Simmonds. 1998. Inflorescence odours and pollinators of *Arum* and *Amorphophallus* (Araceae). En: Owens S.J. y P.J. Rudall (eds.). Pp. 295-315. *Reproductive Biology*. Royal Botanical Gardens, Kew.

*Kremen C., N.M. Williams, M.A. Aizen, B. Gemmillherren y G. Lebuhr. 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.

*Kunin E.W. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior, effects on seed set. *Ecology* 74: 2145-2160.

*Lane M.A. 1996. Pollination biology of Compositae. En: Caligari P.D.S. y D.J.N. Hind (eds.). Pp. 61-80. *Compositae: Biology and Utilization*. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew. 1994. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

*Lassaletta L. y J.V. Rovira. 2005. Agricultura industrial y cambio global. *El Ecologista* 45: 52-55.

*Laurence W.F., L.V. Ferreira, J.M. Rankin, D.E. Merona y S.G. Laurance. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2042.

- *Laurance W.F. y R.O. Bierregaard Jr. 1997. Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago.
- *Levine J.M., M. Vila, C.M. Antonio, J.S. Dukes, K. Grigulis y S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270: 775-781.
- *Lienert J. 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations—a review. *Journal for Nature Conservation* 12: 53-72.
- *Listabarth C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Acta Botanica* 106: 496-506.
- *Loveys B.R., I. Scheurwater, T.L. Pons, A.H. Fitter y O.K. Atkin. 2002. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. *Plant Cell Environ.* 25: 975–987
- *Luzuriaga A.L., A.M. Sánchez, F.T. Maestre y A. Escudero. 2012. Assemblage of a semi-arid annual plant community: abiotic and biotic filters act hierarchically. *PLoS one* 7: e41270.
- *Maass M., A. Búrquez, I. Trejo, D. Valenzuela, M.A. González, M. Rodríguez y H. Arias. 2010. Amenazas. En: Ceballos G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). Pp. 321-346. *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F
- *Maldonado-Almanza B.J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla Morelos, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- *Mares A.M y Oklahoma Museum of Natural History. 1999. *Encyclopedia of deserts*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- *Martorell C. y E.M. Peters. 2005. La medición de la alteración crónica y sus efectos en el cactus *Mammillaria pectinifera*. *Conservación Biológica* 124: 199–207.

- *Mattson W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- *McMullen C.K. y D.D. Close. 1994. Polinización por aire en las Islas Galápagos. *Noticias de Galápagos* 51-53: 32-37.
- *Menéndez P.N. 2006. Abundancia y riqueza de dípteros asociados a fragmentos de diferente tamaño de bosque maulino y plantaciones de pino aledañas. Tesis de Licenciatura, Universidad de Chile.
- *Momose K., T. Yumoto, T. Nagamitsu, M. Kato, H. Nagamitsu, S. Sakai, R.D. Harrison, T. Itioka, A.A. Hamid y T. Inoue. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85: 1477 – 1501.
- *Monroy-Vilchis O. 2003. Principios generales de biología de la conservación. En: Sánchez O., E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis. Pp. 107-116. *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, México, D.F.
- *Morales C., A. Traveset y N. Ramírez. 2009. Especies invasoras y mutualismos planta-animal. En: Zamora R., M.A. Aizen y R. Medel. Pp. 247-263. *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*. Universitaria, Santiago, Chile.
- *Morales C. y M.A. Aizen. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87-100.
- *Morales C. y M.A. Aizen. 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.
- *Mound L.A y G. Kibby. 1998. *Thysanoptera: an identification guide*. CAB International, Nueva York.
- *Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58–62.

- *Murcia C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. En: Schelhas J. y R. Greenberg (eds.). Pp. 19-36. Forest patches in tropical landscapes. Island Press, Washington, DC.
- *Murren C.J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* 90: 100-107.
- *Nagamitsu T. y T. Inoue. 1997. Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 84: 208-208.
- *Niesenbaum R.A. 1992. Sex ratio, components of reproduction and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 79: 495-500.
- *Ollerton J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los Artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 741-758.
- *Ollerton J. y S. Liede. 1997. Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 593-610.
- *Osborne J.L. e I.H. Williams. 2001. Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83: 129-141.
- *O-Toris J., B. Maldonado y C. Martínez-Garza. 2012. Efecto de la perturbación en la comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional mexicana. *Botanical Sciences* 90: 469-480.
- *Palacios R.A. y J. Genise. 1986. Biología floral de algunas especies de *Prosopis*. IV congreso Latinoamericano de Botánica. Medellín, Colombia. Pp. 305.
- *Paredes-Flores M.L., R. Saade y P. Dávila-Aranda. 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Act. Bot. Mex.* 79: 13-61.
- *Parminter J. y P. Daigle. 1997. Landscape ecology and natural disturbances: relationships to biodiversity. British Columbia Ministry of Forests Research Program. Nota de extensión 10, Parte 2 de 7.
- *Parra-Tabla V., C.F. Vargas, S. Magala-Rueda y J. Navarro. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindey (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest versus agricultural field. *Biological Conservation* 94: 335-340.

- *Pavlik, B.M., N. Ferguson y M. Nelson. 1993. Assessing limitations on the growth of endangered plant-populations, II. Seed production and seed dynamics of *Erysimum capitatum* ssp. *Anugustum* and *Oenothera deltoides* ssp. *Howellii*. *Biological Conservation* 65: 267-278.
- *Peña J.E. 2003. Insectos polinizadores de frutales tropicales; no sólo las abejas llevan la miel al panal. *Manejo integrado de plagas y agroecología (Costa Rica)* 69: 6-20.
- *Pérez V.A. y C. Landeros. 2009. Agricultura y deterioro ambiental. *Elementos: Ciencia y Cultura* 16: 19-25.
- *Pickett S.T.A. y P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.
- *Potts S.G., B. Vulliamy, A. Dafni, G. Ne'eman, C. O'Toole, S. Roberts y P. Willmer. 2003. Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* 101: 103–112.
- *Proctor M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon.
- *Quintero C., C.L. Morales y M.A. Aizen. 2010. Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. *Biodivers. Conserv.* 19: 257-274.
- *Ramawat K.G. 2010. *Desert plants. Biology and biotechnology*. Springer-Verlag, Berlín.
- *Ramírez-Morales M.C. 2013. Grupos funcionales de polinizadores y síndrome de polinización de *Allionia incarnata* y *Portulaca pilosa*. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- *Rathcke B.J. y E.S. Jules. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.
- *Renner S.S. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. En: Newbery D.M., H.H.T. Prins y N.D. Brown (eds.). Pp. 339-360. *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, Londres.
- *Reyes U.J.S., S.N. Maldonado, E.I.D.L. González, I. Rubí, R. De León, L.H. Hernández y K.Y.B. Adrián. 2012. Efecto del disturbio en la vegetación sobre la

composición de Coleoptera en un fragmento de matorral de Victoria, Tamaulipas, México. *Dugesiana* 19: 49-56.

*Richards A.J. 1986. *Plant breeding systems*. Allen y Unwin, Londres.

*Rico-Gray V. 2005. Las interacciones ecológicas y su relación con la conservación de la biodiversidad. *Cuadernos de Biodiversidad* 18: 3-8.

*Robertson K.R. 1981. The genera of *Amaranthaceae* in the southeastern United States. *Journal Arnold Arboretum* 62: 267-313.

*Rodríguez-Prilli S. y M. Velásquez. 2011. Lugares de actividad de las abejas (Hymenoptera: Apoidea) presentes en bosque seco tropical del estado Guárico, Venezuela. *Zootecnia Tropical* 29: 421-433.

*Rubio E.C., A.M. García y D.O. Piñeros. 2012. Estructura y composición de la comunidad de coleópteros del dosel en bosques altoandinos de Colombia. *Entomotropica* 27: 129-144.

*Rzedowski G.C., J. Rzedowski y colaboradores. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán.

*Salas-Araiza M.D., C.W. O'Brien y J. Romero-Nápoles. 2001. Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) from the state of Guanajuato, México. *Insecta Mundi* 15: 45-57.

*Salas-Araiza M.D. y A. Boradonenko. 2006. Insectos asociados al amaranto "*Amaranthus hypocondriacus*" L. (*Amaranthaceae*) en Irapuato, Guanajuato, México. *Acta Universitaria* 16: 50-55.

*Sánchez-Del Pino I., H. Flores y J. Valdez. 1999. La familia *Amaranthaceae* en la flora halófila y gipsófila de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 70: 29-135.

*Saunders D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32.

*Shivanna, K. R. and Sawhney, V. K. 1997. Pollen biotechnology for crop production and improvement. 28-29 pp. NO ESTA CITADO

*Silberglired R. 1979. Communication in the ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 373-398.

- *Siqueira J.C. 1992. O gênero *Gomphrena* L. (Amaranthaceae) no Brasil. *Pesq. Bot.* 43: 5-197.
- *Smale M.C., P.T. Whaley y P.N. Smale. 2001. Ecological restoration of native forest at Aratiata, North Island, New Zeland. *Restoration Ecology* 9: 28-37.
- *Smith A.H. 1999. Abejas (Hymenoptera: Apoidea) de la zona de influencia del embalse Porce II (Antioquia, Colombia). Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- *Soulé M. 1986. *Conservation biology, the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- *Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- *Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235-246.
- *Stebbins G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- *Steffan-Dewenter I., S. Potts y L. Packer. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 651–652.
- *Steffan-Dewenter I. y T Tschardtke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- *Steffan-Dewenter I. y T. Tschardtke. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands-a mini review. *Biol. Conserv.* 104: 275-284.
- *Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 235-279.
- *Tonhanasca A., J.L. Blackmer y G.S. Albuquerque. 2002. Abundance and diversity of euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 34: 416-422.
- *Tooby T.E. y D.J. Macey. 1977. Absence of pigmentation in corixid bugs (Hemiptera) after the use of the aquatic herbicide dichlobenil. *Freshwater Biology* 7: 519–525.

- *Traveset A., C. Morales, M. Nogales, B. Padron e I. Bartomeus. 2008. Los mutualismos facilitan las invasiones y las invasoras impactan sobre los mutualismos nativos. En: Vila M., F. Vallares, A. Traveset, L. Santamaría y P. Castro (eds.). Pp. 77-89. Invasiones Biológicas. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España.
- *Traveset A. y L. Santamaria. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. En: Fernández-Palacios J.M y C. Morici (eds.). Pp. 251-276. Ecología insular. Asociación Española de Ecología Terrestre, La Palma, España.
- *Traveset A. y M.D. Richardson. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216.
- *Tscharrntke T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess, y C. Thies. 2002. Contribution of small habitat fragmentation to conservation of insect communities on grassland-cropland landscapes. *Ecol. Appl.* 12: 354-363.
- *Turner I.M. y R.T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- *van der Pijl L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- *van Wilgen B.W., R.M. Cowling y C.J. Burgers. 1996. Valuation of ecosystem services. *BioScience* 46: 184-189.
- *Vandermeer J. y R. Carvajal R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist* 158: 211-220.
- *Vázquez D.P. y D. Simberloff. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters* 6: 1077-1083.
- *Vázquez D.P. y D. Simberloff. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecol. Monogr.* 74: 281-308.
- *Viejo M.J.L. 1996. Coevolución de plantas e insectos. *Bol. SEA* 13: 13-19.
- *Viejo M.J.L. y G.C. Ornos. 1997. Los insectos polinizadores: una aproximación antropocéntrica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 71 – 74.
- *Vitousek P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco y J.M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.

- *Vivanco M.A., M.I. Zamar y M.R. Sosa. 2014. Clave ilustrada para la identificación de larvas y adultos de thrips (Insecta: Thysanoptera) presentes en el cultivo de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) en Jujuy y Salta (Argentina). *Rev. Agron.* 34: 259-260.
- *Vogel S. 1990. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina* 59: 1-30.
- *Walker B. y W. Steffen. 1997. An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems. *Cons. Ecology* 1: 1-17.
- *Weberling F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- *White P.S. y A. Jentsch. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450.
- *White P.S. y T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En: Pickett S.T.A. y P.S. White (eds.). Pp. 3-13. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Nueva York.
- *Whitford W.G., G. Barness y Y. Steinberg. 2008. Effects of three species of Chihuahuan Desert ants on annual plants and soil properties. *Journal of Arid Environments* 72: 392 – 400.
- *Williamson M. 1996. *Biological invasions*. Chapman and Hall, Londres.
- *Willson P., M.C. Castellanos, J.N. Hogue, J.D. Thomson y W.S. Armbruster. 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* 104: 345 - 361.
- *Winfree R., T. Griswold y C. Kremen. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* 21: 213–223.
- *Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- *Zavala-Hurtado J.A., G. Hernández, G. López, M. Pérez, V. Guerra, M. Hernández, L. Macías, F. Catalán, J. García, E. González, B. Miranda y M. Barrios. 1999. Estudio de caracterización y diagnóstico del área propuesta como Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Autónoma Metropolitana, SEMARNAT. México.