



---

---

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA  
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“Mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) en respuesta a la variabilidad genética, características del ambiente y morfología floral”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

**M. en C. Yanin Islas Barrios**

COMITÉ TUTORAL

**Director: Dr. J. Alejandro Zavala Hurtado**

**Asesora: Dra. Alejandra Serrato Díaz**

**Asesor: Dr. Pablo Octavio Aguilar**

JURADO

**Presidente: Dr. J. Alejandro Zavala Hurtado**

**Secretario: Dr. Pablo Octavio Aguilar**

**Vocal: Dr. Armando Aguirre Jaimes**

**Vocal: Dra. Dulce María Figueroa Castro**

**Vocal: Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre**

**Iztapalapa, Ciudad de México, 02 de septiembre 2022**

CORREO: [yaninislasm@gmail.com](mailto:yaninislasm@gmail.com)  
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1258-6101>



El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados (SNP) del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo.

La alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, Yanin Islas Barrios, recibió beca CONACyT 1 de septiembre de 2016 a 31 de agosto de 2020, con número 298646.

El presente trabajo fue realizado en el “Laboratorio Divisional de Biología Molecular” ubicado en la UAM Iztapalapa. La dirección del presente trabajo estuvo a cargo del Dr. J. Alejandro Zavala Hurtado, el asesoramiento de la Dra. Alejandra Serrato Diaz del Departamento de Hidrobiología de la UAM Iztapalapa y el Dr. Pablo Octavio Aguilar de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA**  
Unidad Iztapalapa

Fecha : 01/09/2022

Página : 1/1

**CONSTANCIA DE PRESENTACION DE EXAMEN DE GRADO**

La Universidad Autónoma Metropolitana extiende la presente CONSTANCIA DE PRESENTACION DE DISERTACIÓN PÚBLICA de DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD de la alumna YANIN ISLAS BARRIOS, matrícula 2163802384, quien cumplió con los 310 créditos correspondientes a las unidades de enseñanza aprendizaje del plan de estudio, 60 créditos de TRABAJO ACEPTADO PARA SU PUBLICACION SOBRE LA MISMA TESIS y 30 créditos de PREEXAMEN DOCTORAL. Con fecha dos de septiembre del 2022 presentó la DEFENSA de su DISERTACIÓN PÚBLICA cuya denominación es:

**Mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) en respuesta a la variabilidad genética, características del ambiente y morfología floral.**

Cabe mencionar que la aprobación de la Idónea Comunicación de Resultados tiene un valor de 90 créditos y el programa consta de 360 créditos.

El jurado del examen ha tenido a bien otorgarle la calificación de:

**JURADO**

Presidente

Secretario

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

DR. PABLO OCTAVIO AGUILAR

Vocal

Vocal

DRA. ANA LAURA IBAÑEZ AGUIRRE

DRA. DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO

Vocal

DR. ARMANDO AGUIRRE JAIMES

## DEDICADA

A la investigadora con la que pude materializar todos mis proyectos profesionales hasta el día de hoy, la que con su pasión a la ciencia y muy particularmente a la ecología me involucró en estos temas, la que me salvo en la maestría.

A mi querida amiga con la que pude contar en mis mejores y peores momentos personales desde hace más de 10 años. Con la que compartir una taza de café, una charla, un abrazo, una carcajada hacia mis días en el laboratorio una verdadera maravilla.

A ti Ale que muy dolorosamente partiste.

No existen palabras suficientes para agradecer por tu existencia en mi vida.

¡Te quiero con todo mi corazón y siempre te extrañare!

A la Dra. Alejandra Serrato Díaz



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Doctorado en Ciencias Biológicas de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana por la oportunidad de realizar mis estudios de doctorado y mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca que recibí durante el doctorado.

Al Laboratorio Divisional de Biología Molecular de la UAM Iztapalapa, por permitirme realizar toda la parte experimental en sus instalaciones.

Al Dr. J. Alejandro Zavala Hurtado, por aceptar ser mi director, por sus valiosos y asertivos comentarios y porque con su respaldo siempre me sentí segura en este proceso.

A la Dra. Alejandra Serrato Díaz por su motivación, entusiasmo, su inmensa generosidad, por financiar este proyecto, pero sobre todo por su calidez y cariño.

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar por nuevamente aceptar asesorarme, por su apoyo y sus valiosos comentarios a la tesis.

A la Dra. Dulce María Figueroa Castro y al Dr. Armando Aguirre Jaimes por sus valiosos comentarios a la tesis.

Al Dr. Luis Manuel Guevara Chumacero por su asesoría en los análisis moleculares y por su motivación e interés en la última parte de este proceso.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A Carlos por ser mi amigo, mi novio, mi esposo, mi absoluto incondicional, mi científico de cabecera, gracias por tus sonrisas, tu seguridad, tu brillo ¡te amo con todo mi ser!

A mis más amadas mi mami Cristina Barrios, a mi compañera desde el principio de mi existencia Arlem, a mis grandes amores chiquitos Eny y Ren, a estas hermosas mujeres gracias por su fuerza, su genialidad, su valor, su inteligencia, sus enseñanzas y por su amor, son mi motor, por ustedes y para ustedes siempre ¡las amo!

A Tuti por su gran apoyo, por tu disposición, tu sabiduría, tu paz, tu cariño, tus enseñanzas, por tratarme como una hija ¡te quiero mucho!

A mis amados perrhijos que me hicieron más humana. Hera gracias por los 13 años que me regalaste, por tus ojitos, por tu energía, tu amor. Higgs gracias por tu personalidad y tu fuerza por estos 11 años. ¡Los amo y extraño diario!

De lo mejor que me dio el doctorado los amigos, Quique, Ivonne, Rockdrigo, Maga, Mel, Odt, Brunis, Jimenita, gracias por las terapias grupales, por el baile, por las risas, por los abrazos, por los enojos, por las lágrimas, las video-reuniones, por las asesorías, por los viajes, fueron un gran soporte es este proceso.

A los amigos-científicos que me apoyaron con traducciones, fotos, mapas o análisis, Jime, Mel, Monse, Vic, Raúl, Quique, Maga, ¡muchas gracias!

A mis amigos de toda la vida por siempre estar Mayris, Lupita, Gabas, Isra, Luis, deseo siempre sigamos compartiendo.

Al entrenador Humberto Maya porque me ha motivado a ser mejor en muchos aspectos de la vida.

<b>ÍNDICE</b>	
<b>RESUMEN</b> .....	<b>18</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>20</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>22</b>
1.1. INTERACCIONES PLANTA-ARTRÓPODO .....	22
1.2. INFLUENCIA DE LOS ATRIBUTOS FLORALES EN LAS INTERACCIONES PLANTA-ARTRÓPODO .....	23
1.3. DIVERSIDAD DE ARTRÓPODOS VISITANTES DE FLORES .....	24
1.4. MOSAICO GEOGRÁFICO DE LAS INTERACCIONES .....	26
1.5. EFECTO DE LA PERTURBACIÓN EN UN MOSAICO GEOGRÁFICO.....	27
1.6. DIVERSIDAD GENÉTICA EN LA ESTRUCTURACIÓN DE UN MOSAICO GEOGRÁFICO .....	28
1.7. ANTECEDENTES DE <i>MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS</i> : PERTURBACIÓN, MORFOLOGÍA FLORAL, DIVERSIDAD GENÉTICA Y LOS ARTRÓPODOS ASOCIADOS .....	29
<b>PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN</b> .....	<b>31</b>
<b>HIPÓTESIS</b> .....	<b>31</b>
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	<b>31</b>
<b>OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	<b>31</b>
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>33</b>
2.1. SITIOS DE ESTUDIO .....	33
2.2. DESCRIPCIÓN DE <i>MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS</i> .....	34
2.3. ANÁLISIS DE PERTURBACIÓN .....	36
2.4. OBTENCIÓN DEL MATERIAL BIOLÓGICO .....	39
<i>Recolecta de tejido vegetal para obtención de ADN.</i> .....	39
<i>Recolecta de artrópodos</i> .....	39
<i>Recolecta de flores</i> .....	40

2.5.	DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE <i>MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS</i> .....	40
	<i>Extracción de ADN.</i> .....	40
	<i>Pureza de ADN.</i> .....	41
	<i>Integridad del ADN.</i> .....	41
	<i>Amplificación de ADN.</i> .....	41
	<i>Secuenciación de región petB.</i> .....	42
2.6.	MORFOLOGÍA FLORAL .....	42
2.7.	RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ARTRÓPODOS VISITANTES DE LAS FLORES .....	44
2.8.	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	44
	<i>Análisis de perturbación</i> .....	44
	<i>Morfología floral</i> .....	45
	<i>Artrópodos visitantes de flores</i> .....	45
	<i>Diversidad y estructura genética</i> .....	46
<b>3.</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>47</b>
3.1.	PERTURBACIÓN .....	47
3.2.	MORFOLOGÍA FLORAL .....	48
3.3.	ARTRÓPODOS VISITANTES DE LAS FLORES .....	51
	<i>Recolecta 2017</i> .....	51
	<i>Recolecta 2018</i> .....	58
	<i>Diversidad y riqueza</i> .....	62
3.4.	DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE <i>MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS</i> .....	64
	<i>Análisis de correlación</i> .....	70
<b>4.</b>	<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>74</b>
	<i>Perturbación.</i> .....	74



<i>Morfología floral</i> .....	77
<i>Artrópodos</i> .....	78
<i>Diversidad y estructura genética</i> .....	80
<b>5. CONCLUSIONES</b> .....	<b>84</b>
<b>6. BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>87</b>
<b>7. ANEXOS</b> .....	<b>101</b>
<i>Anexo 1. Extracción de ADN total de plantas suculentas por el método CTAB-STE...</i>	101
<i>Anexo 2. Protocolo de extracción DNA planta Kit .....</i>	102
<i>Anexo 3. Artículo “Las flores de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Cactaceae): morfología y artrópodos visitantes en un gradiente geográfico” .....</i>	103

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Medidas utilizadas para calcular el índice de disturbio de los tres principales agentes de perturbación antrópica. Modificado de Martorell y Peters (2009) .....	37
<b>Tabla 2.</b> Concentraciones de los reactivos usados en la amplificación de <i>petB</i> intrón D4 (modificado de Arenas-Jiménez (2015) y González-Adán (2017)) .....	42
<b>Tabla 3.</b> Condiciones de reacción para la amplificación de <i>petB</i> intrón D4 (modificado de Arenas-Jiménez (2015) y González-Adán (2017)) .....	42
<b>Tabla 4.</b> Índice de disturbio re-escalado (de 0 a 100) y su desglose en sus tres componentes para los cuatro sitios.....	48
<b>Tabla 5.</b> Estructuras florales de <i>M. geometrizans</i> (media $\pm$ EE) en los cuatro sitios de estudio.....	49
<b>Tabla 6.</b> Artrópodos visitantes florales de <i>M. geometrizans</i> (clasificación taxonómica, grupo funcional y número de individuos).....	53
<b>Tabla 7.</b> Individuos agrupados para cada haplotipo de <i>M. geometrizans</i> con el marcador molecular <i>petB</i> .....	65
<b>Tabla 8.</b> Estimadores de diversidad genética total de <i>M. geometrizans</i> .....	68
<b>Tabla 9.</b> Estimadores del porcentaje de distancias genéticas, obtenida con P distancia y valores de $F_{st}$ (* = $p < 0.05$ ) expresados en porcentaje.....	69

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ubicación de los sitios de estudio.....	34
<b>Figura 2.</b> Individuo de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> en floración.....	35
<b>Figura 3.</b> Distribución de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> .....	36
<b>Figura 4.</b> Ramas recolectadas de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> .....	39
<b>Figura 5.</b> Atributos florales usados para el análisis de la morfología floral.....	43
<b>Figura 6.</b> ACP con los 14 parámetros de disturbio antrópico.....	47
<b>Figura 7.</b> Imágenes de flores de <i>M. geometrizans</i> tomadas en campo.....	48
<b>Figura 8.</b> Análisis discriminante generalizado con los atributos florales analizados .....	50
<b>Figura 9.</b> Diagrama de Venn de las morfoespecies de artrópodos que visitan las flores de <i>M. geometrizans</i> muestreadas en el 2017 compartidas en los cuatro sitios.....	51
<b>Figura 10.</b> Índices de riqueza y diversidad verdadera ( $^0D$ ) de las comunidades de artrópodos que visitan las flores de <i>M. geometrizans</i> en la recolecta 2017.....	56
<b>Figura 11.</b> Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de artrópodos visitantes de las flores de <i>M. geometrizans</i> en cuatro colectados en 2017.....	57
<b>Figura 12.</b> Dendrograma de las comunidades de artrópodos visitantes de flores de <i>M. geometrizans</i> en los cuatro sitios de estudio en la recolecta 2017.....	58
<b>Figura 13.</b> Imágenes tomadas <i>in situ</i> en las flores de <i>M. geometrizans</i> .....	59
<b>Figura 14.</b> Abundancia de los órdenes en cada uno de los sitios.....	60
<b>Figura 15.</b> Diagrama de Venn de las morfoespecies de artrópodos que visitan las flores de <i>M. geometrizans</i> muestreadas en el 2018 compartidas en los cuatro sitios.....	61
<b>Figura 16.</b> Dendrograma de las comunidades de artrópodos visitantes de flores de <i>M. geometrizans</i> en los cuatro sitios de estudio en la recolecta 2018.....	62
<b>Figura 17.</b> Índices de riqueza y diversidad verdadera (0D) de las comunidades de artrópodos que visitan las flores de <i>M. geometrizans</i> en la recolecta 2018.....	63
<b>Figura 18.</b> Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de artrópodos visitantes de las flores de <i>M. geometrizans</i> en cuatro sitios colectados en 2018.....	64
<b>Figura 19.</b> Red de haplotipos de <i>M. geometrizans</i> obtenida con el programa Network a partir de secuencias del intrón <i>petB</i> en los cuatro sitios .....	66

<b>Figura 20.</b> Red de haplotipos de <i>M. geometrizzans</i> en los cuatro sitios estudiados, obtenida con el programa TCS a partir de secuencias del intrón <i>petB</i> .....	67
<b>Figura 21.</b> Mapa de distribución de haplotipos de <i>M. geometrizzans</i> obtenidos con el intrón <i>petB</i> .....	68
<b>Figura 22.</b> Análisis de inferencia bayesiana con haplotipos de <i>M. geometrizzans</i> de secuencias del intrón <i>petB</i> .....	70
<b>Figura 23.</b> Gráfico del análisis canónico de correspondencia (ACC). Muestra los atributos relacionados a la perturbación antropogénica local, atributos florales vs estimadores de diversidad (2017).....	71
<b>Figura 24.</b> Gráfico del análisis canónico de correspondencia (ACC). Muestra los atributos relacionados a la perturbación antropogénica local vs estimadores de diversidad (2018).....	72
<b>Figura 25.</b> Representación del mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de <i>M. geometrizzans</i> .....	84

## Lista de abreviaturas

- ${}^0D$  = riqueza de morfoespecies  
 ${}^1D$  = número de morfoespecies igualmente frecuentes  
 ${}^2D$  = Número de morfoespecies abundantes  
1MMX = Matorral Xerófilo de Metztlán  
2MSB = Selva Baja de Metztlán  
3TMX = Matorral Xerófilo de Tehuacán  
4TSB = Selva Baja de Tehuacán  
a = núcleos de actividad humana  
Abs= Absorbancia  
ACC = Análisis Canónico de Correspondencia  
ACP = Análisis de Componentes Principales  
ADN = Ácido Desoxirribonucleico  
AH= Actividades Humanas  
Alt Ttl = Altura total de la flor cerrada  
*b* = plantas ramoneadas  
*c* = compactación del suelo  
cm = centímetro  
CTAB = Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide (Bromuro de hexadeciltrimetilamonio)  
 $d_c$  = excretas de ganado mayor  
 $d_g$  = excretas de ganado caprino  
DH = Deterioro del Hábitat  
Dmt Ectr Ovr = Diámetro ecuatorial ovario  
Dmt Pl Ovr = Diámetro polar del ovario  
Dmt Tb Flr = Diámetro de tubo floral  
Dmt Ttl = Diámetro de las flores durante la antesis  
dNTP's = Deoxinucleósidos trifosfato  
Dprd = Depredador  
*e* = Suelo erosionado  
E Prnt = Elementos del perianto interno  
EE = Error estándar  
*f* = evidencia de fuego  
 $F_{st}$  = Índice de fijación  
G = Ganadería  
*g* = gramos  
GE = Grupo externo  
H = Haplotipo  
*h* = número de haplotipos  
*Hd* = Diversidad haplotípica  
Hrbv= Herbívoro

Hrc = Hercogamia  
*i* = presencia/ausencia de islas erosionadas  
 ID = Índice de disturbio  
 ISSRs = Inter Simple Sequence Repeats (Inter Secuencias Simples Repetidas)  
 LDBM = Laboratorio Divisional de Biología Molecular  
 Lng Ants = Longitud máxima durante la antesis  
 Lng Estb = Longitud de estambres  
 Lng Estg = Longitud de estigma  
 Lng Estl = Longitud del estilo  
 Lng Lbs = Longitud de lóbulos  
 Lng Ttl = Longitud total de la flor  
 m = superficie totalmente modificada  
 min = minuto  
 mm = milímetro  
 Msp = Morfoespecie  
 MVSP = Multi-Variate Statical Package (Paquete estático multivariable)  
 N = Número de individuos  
 Nctrv = Nectarívoro  
 ng/ $\mu$ l = nanogramo por microlitro  
 nm = nanometro  
 No Estb = Número de estambres  
 No Lbs = Número de lóbulos  
 No Ovl = Número de óvulos  
 p = poblaciones humanas < 1km  
 pb = pares de bases  
 PCR = Polymerase Chain Reaction (Reacción en Cadena de la Polimerasa)  
*pet B* intro D4 = Region intergenica del cloroplasto  
 Plnzdr = Polinizador  
 Prst artr = Parásito de artrópodos  
 $q^0$  = riqueza de morfoespecies  
 $q^1$  = número de morfoespecies igualmente frecuentes o comunes  
 $q^2$  = número de morfoespecies abundantes  
 RBBM = Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán  
 Rbd nctr = Robador de néctar  
 RBTC = Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán  
*s* = número de sitios polimórficos o segregantes  
 $t_b$  = senderos humanos  
*Tp* = Total de plantas  
 $t_t$  = sendero de ganado  
 Ttl Ovl = Total de óvulos

u = Cambio de uso de suelo 0 y 1

UPGMA = Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic (Método de grupos de pares no ponderados con aritmética)

w = plantas macheteadas

$\mu\text{M}$  = micromolar

$\pi$  = Diversidad nucleotídica

## RESUMEN

La coexistencia de las especies varía a lo largo de gradientes geográficos y ambientales. En cada sitio las poblaciones se enfrentan a variaciones bióticas relacionadas a la dinámica poblacional, como migración, extinciones locales, fauna local o tipo de vegetación y abióticas como precipitación o perturbación. Estos factores influyen en la distribución y características de las especies que se adaptan localmente como resultado de su estructura y ecología. Las interacciones entre especies eventualmente forman distintos ensamblajes y las adaptaciones en redes locales establecen diferentes configuraciones formando un mosaico geográfico de especies con sus interacciones. Particularmente las interacciones planta-animal desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas. Específicamente los artrópodos que visitan las flores están relacionados con la adecuación de la planta. *Myrtillocactus geometrizans* es una cactácea endémica y de amplia distribución en México, se desarrolla en matorral xerófilo y selva baja caducifolia, presenta un periodo de floración que coincide con el de pocas especies de cactáceas, lo que la hace ser uno de los pocos recursos disponibles para un gran número de artrópodos durante ese periodo. Se ha reportado que *M. geometrizans* tiene diversas interacciones con artrópodos como, mutualismo, depredación, parasitismo y parasitoidismo. Por lo que *M. geometrizans* se enfrenta a factores que pueden generar un mosaico geográfico en sus poblaciones. La pregunta de investigación es ¿Cómo la estructura de la comunidad de artrópodos visitantes de las flores de diferentes poblaciones de *M. geometrizans* forman un mosaico geográfico influenciado por el tipo de vegetación, el nivel de perturbación, la morfología floral y la diversidad genética de las plantas? Se evaluaron cuatro localidades ubicadas en las Reservas de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán y Barranca de Metztitlán, en selva baja caducifolia y matorral xerófilo. Se estimó la diversidad genética de las plantas con el intrón *petB*, el índice de disturbio con el procedimiento propuesto por Martorell y Peters, se comparó la morfología floral con la evaluación de 14 variables florales y se caracterizó a la comunidad de artrópodos que llegan a las flores con claves taxonómicas y con la diversidad verdadera. Se encontraron similitudes entre sitios de la misma Reserva de la Biosfera. Los sitios menos perturbados se encontraron en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. En esos



sitios se registraron los valores más bajos de diversidad genética. Las flores más grandes, pero con menor cantidad en estructuras florales. Los sitios de la Reserva de la Biosfera de Metztitlán fueron casi 100 veces más perturbados que los ubicados en Tehuacán-Cuicatlán. Tuvieron los valores de diversidad genética más altos. Las flores más chicas, pero con mayor cantidad de estructuras florales. Por otro lado, las comunidades de artrópodos no mostraron estos patrones de similitud por Reservas de la Biósfera si no por tipo de vegetación. Los matorrales xerófilos tuvieron las comunidades de artrópodos más diversas. Contrario a lo que se esperaba los sitios más perturbados no presentaron pérdida de la diversidad genética o de la diversidad de artrópodos. Además, las flores más grandes no fueron las más atractivas para los artrópodos. El mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizzans* estuvo determinado por los valores más altos y bajos de las condiciones estimadas en este estudio. Tuvo una influencia relacionada a la diversidad genética de las poblaciones del garambullo, de la cantidad de estructuras florales y de la perturbación antropogénica local.

Palabras clave: Garambullo, visitantes florales, matorral xerófilo, selva baja caducifolia, disturbio antrópico.

## ABSTRACT

Species coexistence varies along geographic and environmental gradients. In each site, populations face to biotic variations related to population dynamics, such as migration, local extinctions, local fauna or vegetation type, and abiotic variations such as precipitation or disturbance. These factors influence the distribution and in species characteristics that adapt locally as a result of their structure and ecology, therefore, their diversification is a geographical process. The interactions eventually expand, what started as a pairwise interaction becomes a geographic mosaic of species with punctual interactions, distinct assemblages, and evolution in local networks of different phylogenetic configurations. Particularly plant-animal interactions play a fundamental role in ecosystems. Specifically, the arthropods that visit the flowers are related to the fitness of the plant. *Myrtillocactus geometrizans* is an endemic cactus with wide distribution in Mexico, it develops in xerophytic scrub and tropical deciduous forest, it has a flowering period that coincides with that of few species of cacti, which makes it one of the few resources available for a large number of arthropods during that period. It has been reported that *M. geometrizans* has various interactions with arthropods such as mutualism, predation, parasitism and parasitoidism. Therefore, *M. geometrizans* faces factors that can generate a geographic mosaic in its populations. The research question is how does the community structure of flower-visiting arthropods from different populations of *M. geometrizans* form a geographic mosaic influenced by the level of disturbance, floral morphology, and plant genetic diversity? Four locations located in the Tehuacán-Cuicatlán and Barranca de Metztitlán Biosphere Reserves, in tropical deciduous forest and xerophytic scrub, were evaluated. The genetic diversity of the plants was estimated with the *petB* intron, the disturbance index with the procedure proposed by Martorell and Peters, the floral morphology was compared with the evaluation of 14 floral structures and the flowers' visitors arthropods community was characterised with taxonomic keys and with true diversity. Similarities were found between sites in the same Biosphere Reserve. The least disturbed sites were in Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve. The lowest values of genetic diversity were recorded at those sites. The largest flowers, but with fewer floral structures. Sites in the Metztitlán Biosphere

Reserve were nearly 100 times more disturbed than those located in Tehuacán-Cuicatlán. They had the highest genetic diversity values. The smallest flowers, but with a greater number of floral structures. On the other hand, the arthropod communities did not show these patterns of similarity by Biosphere Reserves, but rather by vegetation type. Xerophytic scrubs had the most diverse arthropod communities. Contrary to what was expected, the most disturbed sites did not present loss of genetic diversity or diversity of arthropods. In addition, the largest flowers were not the most attractive to arthropods. The geographic mosaic of the arthropod communities that visit the flowers of *M. geometrizans* was determined by highest and lowest values of the conditions estimated in this study. It had an influence related to the genetic diversity of the garambullo populations, the number of floral structures and the local anthropogenic.

Keywords: Garambullo, arthropod visitors, anthropogenic disturbance, functional groups, tropical deciduous forest, xerophilous scrub.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Interacciones planta-artrópodo

Las interacciones planta-animal desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas, siendo tal vez la más obvia la polinización por insectos, aves y pequeños mamíferos (Thien et al. 2009; Rosas-Guerrero et al. 2014). Las interacciones pueden ser calificadas como positivas o negativas, dependiendo si las poblaciones de las especies involucradas son favorecidas o perjudicadas (Suweis et al. 2013). En el sistema planta-artrópodo se presentan todos los tipos de interacciones, por ejemplo, el parasitismo donde individuos de una especie viven a expensas de organismos de otra; parasitoidismo, una especie vive a expensas de otra hasta matarla una vez que han hecho uso de él; depredación, donde una especie se beneficia y otra se perjudica; comensalismo, donde una de las especies participantes se ve favorecida, sin causar daño a la otra; competencia, dos especies usan el mismo recurso o el mutualismo, donde ambas especies se benefician. Esta última es particularmente conocida y estudiada ya que la polinización es una de las interacciones más importantes (mutualismo) y de ella depende el éxito reproductivo de muchas especies vegetales (Begon et al. 1995).

La evidencia fósil indica que las angiospermas (plantas con flores) existen desde del periodo Cretácico, donde también se han reportado registros de las primeras abejas (Foster 2016; Fu et al. 2018), lo cual sugiere la coexistencia de estos grupos. Se ha documentado que en algunas selvas tropicales más del 98% de las angiospermas se relacionan con animales para su polinización y/o dispersión de semillas (Bawa 1990). Un alto porcentaje de estas plantas depende específicamente de artrópodos para la dispersión de polen y escarificación de semillas (Bascompte y Jordano 2007; Bawa 1990; Medel et al. 2009; Granados et al. 2008; Bronstein et al. 2006).

Las plantas y los artrópodos son dos de los grupos más diversos que se conocen (Gandon y Michalakis 2002; Strauss y Agrawal 1999), fenómenos evolutivos tan relevantes como la radiación de las angiospermas han dependido en gran medida de su interacción (Stachowicz, 2001). Se ha documentado que estas interacciones son clave en el

funcionamiento, estructuración, evolución de las comunidades, prestación de servicios ecosistémicos y en general para el mantenimiento de la vida en la Tierra (Bronstein et al. 2006; Bronstein 1994).

## 1.2. Influencia de los atributos florales en las interacciones planta-artrópodo

Las angiospermas son el grupo más joven de plantas que existe, han tenido una radiación rápida y extensa, con una gran diversificación en sus estructuras y formas florales, lo que las ha llevado a ser exitosas ecológica y evolutivamente (Woźniak y Sicard 2018). Los cambios en las formas florales influyen en el comportamiento de los polinizadores repercutiendo en la eficiencia reproductiva; incluso se sabe que los atributos florales, tales como el tamaño de la flor, pueden variar dentro de una especie teniendo consecuencias inmediatas sobre su éxito reproductivo (Krizek y Anderson 2013).

La mayoría de las angiospermas son hermafroditas, lo que les brinda una ventaja reproductiva; sin embargo, esta estrategia también promueve la autopolinización. Por esto, las plantas han desarrollado sistemas para disminuir estos conflictos, por medio de diferentes acomodados espaciales de las anteras y los estigmas, una de estas estrategias es la hercogamia (Mandujano et al. 2002; Lloyd y Yates 1982). Existen varias clases de hercogamia, difieren entre otras cosas en el orden en que los polinizadores contactan con los órganos florales. La hercogamia se puede presentar cuando el polinizador visitante contacta primero con el estigma, ya que este, se encuentra encima de las anteras y cuando las anteras son contactadas primero ya que se encuentran encima del estigma (Opedal 2018). Estas estrategias florales habrían sido, en gran medida, resultado de la selección ejercida por polinizadores, por lo que estos serían los responsables en la evolución de formas florales, la promoción en las visitas y la exportación del polen (Lloyd y Yates, 1982; Mandujano et al. 2002; Barrett 2010; Foster 2016; Woźniak y Sicard 2018).

La producción de estructuras reproductivas es costosa, sin embargo, de éstas depende el éxito de una especie, por lo que debe existir una óptima asignación de recursos, un balance costo-beneficio e invertir en características florales que favorezcan la adecuación (Morgan 2006; Harder y Barrett 2006). Por ejemplo, se ha documentado que

flores grandes y llamativas atraen polinizadores, además de proteger a la flor de herbivoría (Armbruster 1997). La variación en el tamaño en las estructuras reproductivas se ha atribuido a distintos factores bióticos como lo puede ser un polinizador o un herbívoro, y abióticos como el tipo de vegetación, la temperatura o los disturbios de origen antrópico que experimentan las poblaciones o los individuos. Estos factores establecen condiciones para la persistencia de la planta y sus interacciones (Chelle 2005; Herrera y Pellmyr 2009; Strauss y Agrawal 1999; Aizen 2007). Por ejemplo, el estrés hídrico presente en zonas áridas y semiáridas, asociado a la temperatura y tipo de vegetación, puede afectar el tamaño de las flores, como la longitud de la corola. *Ipomopsis longiflora* mostró corolas más pequeñas cuando la temperatura es más baja (Villarreal y Freeman 1990).

### 1.3. Diversidad de artrópodos visitantes de flores

Como ya se mencionó, la comunidad de artrópodos que visitan las flores es particularmente importantes porque la adecuación de las plantas depende en gran medida de ellos (Gómez et al. 2009). Por su parte, las flores ofrecen recompensas de alta calidad como el néctar y el polen, para atraer a los polinizadores (Corbet et al. 1979). Además, las flores son sitios donde pueden ovipositar o aparearse y, la mayoría de las veces la polinización es un subproducto de su comportamiento de forrajeo (Frame y Durou 2001; Roulston y Cane 2000; Wardhaugh 2015). Los artrópodos son el grupo de polinizadores más importantes, particularmente los lepidópteros, coleópteros, himenópteros y dípteros. Las especies dentro de estos grupos que visitan las flores tienen el potencial de ser polinizadores efectivos de al menos una de las flores que visitan. Según Ollerton (2017) la efectividad de la polinización depende de cuatro componentes: 1) la abundancia del animal; 2) que esté en contacto con las anteras, el estigma y el polen; 3) que se traslade o no a otra flor de la misma especie y 4) la distancia que recorre para hacerlo. En una revisión Ne'eman et al. (2010) comparan el desempeño de los artrópodos como polinizadores. Por un lado, está la eficacia, la deposición del polen es la contribución del polinizador, pero no significa que la planta tenga éxito reproductivo y por otro lado la eficiencia si se refiere al éxito reproductivo, deposición de polen compatible y viable en el estigma. No todos los artrópodos que visitan las flores contribuyen al éxito reproductivo incluso pueden tener un

efecto antagónico sobre la polinización, sin embargo, se deduce que a mayor diversidad de especies que visitan las flores habría una mayor redundancia funcional, que sugiere que varias especies pueden desempeñar una función ecológica similar en una comunidad; por lo que la ausencia de alguna de las especies redundantes tendría un bajo impacto en la comunidad (Ewers et al. 2015; Córdova-Tapia y Zambrano 2015).

La mayor parte de los artrópodos que visitan flores pertenecen a los cuatro órdenes de insectos más grandes: hormigas, abejas y avispas (Hymenoptera), moscas (Diptera), escarabajos (Coleoptera) y mariposas (Lepidoptera) (Basset et al. 2012; Wardhaugh 2015). Los estudios realizados a nivel mundial sobre la riqueza y abundancia de artrópodos se han centrado principalmente en bosques y selvas (Basset et al. 2012). Por otro lado, los estudios en zonas áridas y semiáridas son escasos y los trabajos realizados se han especializado en comunidades de escarabajos, hormigas, sírfidos y arañas y, menos frecuentes, a comunidades completas asociadas con alguna planta abarcando muy pocas taxa de artrópodos.(Rosano-Hinojosa et al. 2019; Martínez-Falcón et al. 2017; Orendain-Méndez et al. 2016; Navarrete-Jiménez et al. 2007; Jiménez-Sánchez et al.2013; Moreno et al. 2007; Sanjuan-Trejo et al. 2021). En menor medida se han realizado estudios en comunidades de artrópodos asociados a las flores en estos sistemas (Córdova-Acosta et al. 2017; Aguilar-García et al. 2022; Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero 2018).

Conocer la diversidad ayuda a entender, entre otras cosas, qué procesos la generan y su posible relación con el funcionamiento de los ecosistemas para poder conservarla de forma eficiente. De manera simplista, en la diversidad biológica se mide la riqueza (número de especies) y la abundancia relativa de las especies a diferentes escalas geográficas. La diversidad alfa estima la diversidad de especies a nivel local mientras que la beta describe el recambio de especies entre diferentes localidades y la diversidad gamma estima la diversidad regional total (Balsega y Gómez-Rodríguez 2019; García-Morales et al. 2011; Halffter y Moreno 2005). Sin embargo, los diferentes índices y medidas usados comúnmente para estimar la diversidad carecen de unidades claras que son difíciles de comparar ya que la mayoría de los índices de diversidad son medidas de entropía (Cultid-Medina y Escobar 2019; García-Morales et al. 2011; Jost 2006). Recientemente se han

propuestas medidas para estimar y comparar la diversidad en unidades con sentido ecológico, como la “diversidad verdadera” (true diversity) que pretende expresar la diversidad de una comunidad en números efectivos de especies con los valores obtenidos mediante los números de Hill ( $q : {}^qD$ ), con los índices de diversidad  $q = 0, 1$  y  $2$ . La diversidad de orden 0 representada por  ${}^0D$  es la riqueza de número de especies,  ${}^1D$  indica el número efectivo de especies igualmente frecuentes o comunes y  ${}^2D$  indica el número efectivo de especies muy abundantes (Jost 2006; Cultid-Medina y Escobar 2019).

#### 1.4. Mosaico geográfico de las interacciones

La diversidad, como la conocemos, es el resultado de la coexistencia e interacción de innumerables especies que forman lo que Darwin (1859) denominó “la ribera enmarañada”. Los individuos de estas especies se alimentan, viven, depredan y participan en la reproducción de individuos de otras especies. Estas relaciones son conocidas como interacciones biológicas, las cuales sustentan la biodiversidad y funcionalidad de las comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre (Chamberlain et al. 2014; Ehrlich y Raven 1964; Thompson 1994; Bronstein et al. 2006).

Las especies se adaptan localmente a otras por lo que las interacciones son inherentemente un proceso geográfico (Thompson 2005). En cada sitio las poblaciones se enfrentan a variaciones bióticas relacionadas a la dinámica poblacional, como migraciones o extinciones locales, la fauna local o el tipo de vegetación, y abióticas como la precipitación o perturbación, de tal forma que poblaciones de la misma especie se diferencian en cada escenario (Chamberlain et al. 2014; Bronstein et al. 2006; Thompson 2005). Las interacciones se moldean a lo largo de escalas paisajistas y regionales ya que las especies interactuantes no tienen los mismos rangos de distribución, por lo que se genera un recambio entre poblaciones (Thompson 1994). Eventualmente las interacciones se expanden, lo que empezó como una interacción por pares se convierte en un mosaico geográfico de especies con interacciones puntuales, ensamblajes distintos y evolución en redes locales, regionales y globales de diferentes tamaños y configuraciones filogenéticas (Thompson 2005; Strauss y Agrawal 1999; Thompson et al. 2017). Además, los rangos



geográficos están en constante expansión y reducción, lo que contribuye al incremento de la complejidad (Ehrlich y Raven 1964; Rey et al. 2009; Thompson 1994; 2005; Barbour et al. 2009; Bronstein et al. 2006). Por todo lo anterior se puede decir que el mosaico geográfico describe cómo el dinamismo de los paisajes moldea la distribución de las especies y sus interacciones en un espectro paisajista.

### 1.5. Efecto de la perturbación en un mosaico geográfico

La perturbación es el resultado de uno o varios disturbios (evento nuevo y puntual en un ecosistema). Un disturbio es un fenómeno o fuerza externa que causa una alteración en el sistema. En consecuencia a esta alteración se modifica alguna propiedad en el sistema lo que se denomina perturbación (Rykiel 1985; Pickett et al. 1989). Estos eventos impactan directamente la biodiversidad de las comunidades y la persistencia de las poblaciones, incluyendo aspectos demográficos y genéticos.

Los efectos de la perturbación ha cobrado gran relevancia ya que modifican la estructura de los ecosistemas (Pickett et al. 1989). La acumulación de disturbios antrópicos como la construcción de un camino, la fundación de una población humana o la pérdida y degradación del hábitat, tienen efectos diferenciales en los ecosistemas (Martorell y Peters 2009). Se ha visto que la perturbación influye en la riqueza y abundancia de especies, algunas pueden ser resilientes e incluso verse beneficiadas; sin embargo, en otros casos las especies pueden desaparecer (Sagar et al. 2003; Islas-Barrios et al. 2021). Por lo tanto, la intervención humana puede influir en las interacciones, modificando los rangos geográficos de las especies (Assis et al. 2020; Thompson 2005; 1988). La perturbación antrópica es considerada una de las principales causas de extinción de polinizadores (Valiente-Banuet et al. 2015). De tal forma que la extinción de las especies incluso puede preceder la extinción de las interacciones en las que participan, lo que representa un eventual colapso funcional en el ecosistema (Valiente-Banuet et al. 2015; Aizen 2012; Rey et al. 2009).

Las presiones de selección impuestas por la perturbación pueden conducir a la disminución de la diversidad de especies y genética a través de la supervivencia diferencial de ciertos genotipos y especies (Evanno et al. 2009; Vellend y Geber 2005). La diversidad genética y de especies comparten patrones similares, Evanno et al. (2009) vieron que la

diversidad local, genética y de especies disminuye paralelamente después de una perturbación. Estos eventos pueden ser impulsor de la biodiversidad a nivel comunidad genético y especies. De tal forma que pueden ser determinantes la estructuración de un mosaico geográfico.

#### 1.6. Diversidad genética en la estructuración de un mosaico geográfico

La dinámica en una comunidad está determinada tanto por la diversidad de especies como por su diversidad genética. Conocer como la diversidad genética entre especies covaría resulta fundamental para comprender los procesos ecológicos y evolutivos que determinan la estructura y las redes de interacciones en las comunidades (Vellend y Geber 2005).

A través del tiempo, las interacciones que se dan dentro de una comunidad se enfrentan a extinciones, recolonización, deriva y flujo de genes entre poblaciones. Por lo tanto, la estructura demográfica, la comunidad ecológica y/o la diversidad genética, serán diferentes (Thompson 2005). Las fuerzas evolutivas, como el flujo de genes, modifican el mosaico geográfico de las interacciones, debido a que los caracteres se mezclan y forman un paisaje genético (Rey et al. 2009); de tal manera que la estructura de las poblaciones a nivel comunitario es impulsada por la variación genética (Barbour et al. 2009). Además el flujo génico homogeniza la variación genética entre poblaciones, lo cual promueve la adaptación de las especies (Thompson 2005).

Por otro lado, la variación fenotípica determinada genéticamente, está relacionada con el potencial adaptativo y evolutivo de las poblaciones (Kahilainen et al. 2014). Los rasgos fenotípicos de muchas especies han evolucionado a través de la selección impuesta por las interacciones ecológicas (Medeiros et al. 2018). El fenotipo tradicional es la suma de influencias genéticas y ambientales, mientras que el fenotipo comunitario surge de interacciones con otras especies que actúan sobre la expresión de rasgos individuales (Whitham et al. 2006). Las interacciones frecuentemente están mediadas por múltiples rasgos que promueven o limitan el contacto entre especies (Assis et al. 2020).

Durante décadas los biólogos han tratado de evaluar los acervos genéticos para la conservar la diversidad fenotípica y la aptitud evolutiva, ya que está bien documentado que los efectos de la diversidad genética sobre diversidad de las especies puede aumentar el

número de descendientes de la población y por lo tanto disminuir el riesgo de extinción (Vellend y Geber 2005; Barbour et al. 2009; Assis et al. 2020). El conocimiento de la diversidad genética ayuda a respaldar (fundamentar) uno de los objetivos centrales de la genética de la conservación que es mantener relación positiva entre la diversidad genética y la aptitud. Se ha visto que las plantas tienen mayor producción de flores y viabilidad de polen a mayor variación genérica (Willis 1993). Por otro lado, la endogamia tiene efectos perjudiciales en la producción de flores y calidad de la planta. La homocigocidad resultado de la depresión por endogamia, produce cambios que afectan los rasgos morfológicos de las plantas que influye en la preferencia y desempeño de los insectos que las visitan (Carr y Eubanks 2002).

#### 1.7. Antecedentes de *Myrtillocactus geometrizans*: Perturbación, morfología floral, diversidad genética y los artrópodos asociados

*Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console es una cactácea endémica de amplia distribución en México, mejor conocida como garambullo. Presenta un periodo de floración (de febrero a abril) desfasado con la mayoría de especies de cactáceas del lugar, lo que la hace ser uno de los pocos recursos disponibles para un gran número de artrópodos visitantes florales durante ese periodo (Arias-Montes et al. 1997; Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero 2017; Rosas-Guerrero et al. 2014; Aguilar-García et al. 2022). Su periodo de fructificación es de marzo a septiembre (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet 2009). Las flores y frutos se producen en las areolas, principalmente en los dos tercios superiores de las ramas (Ponce-Bautista et al. 2017). Además de ser una de las cactáceas más representativas en México, es conocida por su importancia ecológica. Incrementa la cantidad de materia orgánica en los suelos evitando la erosión (Sanjuan-Trejo et al. 2021). Es una especie arborescente que puede brindar protección a otras especies. Sus frutos son comestibles tienen un alto contenido en minerales y fibra, por lo que tiene algún uso y grado de manejo y domesticación. Además se hacen emplastos medicinales del tallo (Casas 1999; Luna-Morales y Aguirre 2001; García-Morales et al. 2011).

Se han estudiado factores abióticos, que podrían tener efectos sobre la biología reproductiva del garambullo como la radiación fotosintética (orientación de las ramas)

(Ponce-Bautista et al. 2017; Aguilar-García et al. 2018) , ya que está relacionada con la disponibilidad de recursos para producir flores, frutos y gametos (Zhang et al. 2005). Estas recompensas también podrían tener un efecto en la frecuencia de visitas a las flores (Stanton y Galen 1989) y por lo tanto favorecer el éxito reproductivo. Sin embargo, en *M. geometrizzans* no se vió que la orientación de las flores tuviera influencia sobre la comunidad completa de visitantes florales, en grupos específicos como los coleópteros si se vió que la abundancia fue del doble en flores orientadas hacia el ecuador (Aguilar-García et al. 2022). Otro aspecto abiótico que se ha estudiado en el garambullo es el efecto de la perturbación antrópica en las comunidades de artrópodos asociados a sus frutos, se observó que las comunidades menos diversas en morfoespecies frecuentes o comunes ( $q = 1$ ) y muy abundantes ( $q = 2$ ) se encuentran cerca de construcciones humanas (Sanjuan-Trejo et al. 2021).

En *M. geometrizzans* se han reportado interacciones con artrópodos que visitan las flores como, mutualismo, depredación, parasitismo y parasitoidismo, representadas por siete órdenes diferentes, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Psocoptera y Thysanoptera y la clase Araneae (Callejas-Chavero et al. 2011; Islas-Barrios et al. 2021; Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero 2017; Aguilar-García et al. 2022).

Por otro lado, en estudios realizados sobre los atributos florales del garambullo han revelado que este cactus columnar arborescente presenta mayor producción y tamaño de algunos atributos florales en ramas orientadas hacia el Ecuador. Algunos rasgos asociados al función masculina (anteras y granos de polen) y femenina (número y tamaño de óvulos) fueron mayores (Aguilar-García et al. 2022). Se sabe que los rasgos florales de estas plantas influyen de manera directa o indirecta sobre el patrón de los visitantes (Gómez et al. 2009). Sin embargo, como se mencionó no hubo influencia en comunidades completas de visitantes florales.

Con respecto a la diversidad genética de *M. geometrizzans* aún no hay estudios reportados.

## PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo la estructura de la comunidad de artrópodos visitantes de las flores de diferentes poblaciones de *M. geometrizans* forman un mosaico geográfico influenciado por el nivel de perturbación, la morfología floral y la diversidad genética de las plantas?

## HIPÓTESIS

Si la diversidad de la comunidad de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans* está relacionada con la estructura genética de las poblaciones del garambullo, de la morfología de las flores, del tipo de vegetación y de la perturbación del ambiente, se espera encontrar que:

- Las zonas con mayor perturbación presentan pérdida de la diversidad lo cual generará una disminución en la abundancia y/o diversidad de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans* de esas regiones.
- Se espera encontrar una mayor abundancia y diversidad de artrópodos en flores más grandes y atractivas debido a que podrían ofrecer mayor calidad y cantidad de recompensas a artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizans*.
- Las poblaciones de *M. geometrizans* con mayor diversidad genética ofrecen mayor gama de recursos para los artrópodos, lo cual podría favorecer una comunidad de visitantes de las flores más diversa y abundante.

## OBJETIVO GENERAL

Identificar y comparar las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans* en cuatro sitios con características ecológicas y genéticas contrastantes para caracterizar al mosaico geográfico de interacciones que forman.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar el ambiente por tipo de vegetación y grado de perturbación en los cuatro sitios de estudio de *M. geometrizans*.

- Analizar la composición y diversidad verdadera de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores en las cuatro poblaciones de *M. geometrizzans* en un gradiente geográfico, con diferente tipo de vegetación y perturbación.
- Evaluar el efecto del tamaño de las flores sobre las comunidades de artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizzans*.
- Estimar la diversidad y estructura genética de *M. geometrizzans* en las poblaciones estudiadas y su relación con las comunidades de artrópodos visitantes de sus flores.

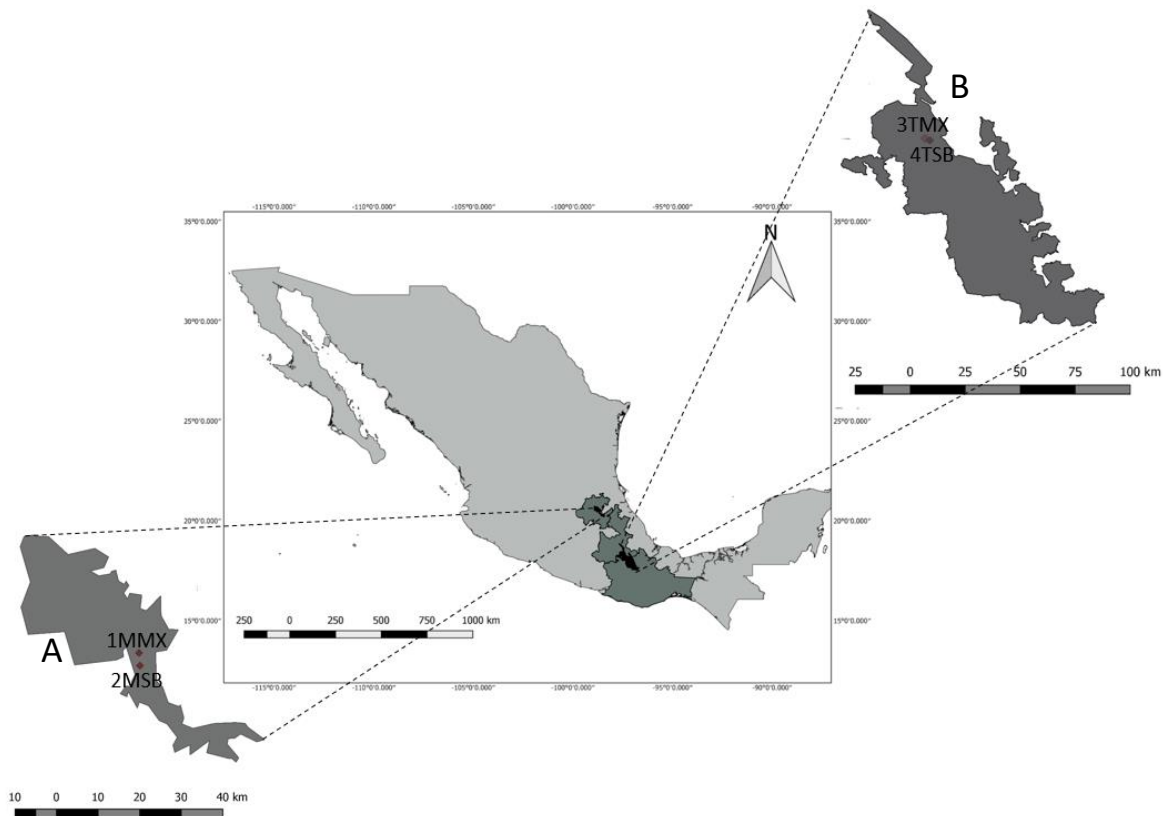
## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Sitios de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en dos Reservas de la Biósfera en el centro de México, en las que se distribuye *M. geometrizzans*, que se caracterizan por tener una gran densidad de cactáceas. La Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán (RBBM), se localiza al centro del estado de Hidalgo, en los límites de los estados de San Luis Potosí, Veracruz, Puebla, Tlaxcala y Querétaro. Se caracteriza por tener un clima semiárido (CONANP 2003), con una precipitación media anual de 427 mm y una temperatura media anual de 22 °C (SEMARNAT-CONANP 2013). En esta zona se ubicaron los dos primeros sitios de estudio, el primero en matorral xerófilo (1MMX) (20°26'48.3" N, 98°40'30.72" O, 1611 m s.n.m.) y el segundo en selva baja caducifolia (2MSB) (20°28'33.492" N, 98°40'38.46" O, 1316 m s.n.m.).

En la RBBM, además de *Myrtillocactus geometrizzans*, se encuentran poblaciones de las cactáceas *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff. (viejito), cactus columnar endémico; *Neobuxbaumia polylopha* (DC.) Backeb (órgano dorado); poblaciones importantes de *Isolatocereus dumortieri* (Scheidw.) Backeb (candelabro) y *Marginatocereus marginatus* (DC.) Backeb. (chilayo o malinche); una gran variedad de biznagas como la biznaga grande *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (biznaga gigante); otras del género *Ferocactus*, y algunas especies de globosas pequeñas de los géneros *Mammillaria* y *Coryphantha*, muchas de la cuales son endémicas de esta zona (Jiménez-Sierra 2011).

La Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), se localiza al sureste del estado de Puebla, en los límites con Oaxaca ( Valverde et al. 2009) . Se caracteriza por un clima semiárido en la mayor parte de su extensión ( Valverde et al. 2007). El valle de Zapotitlán tiene una precipitación media anual de 380 mm y temperatura media anual de 21 °C (Arias-Montes, Gama-López, y Guzman-Cruz 1997; Rzedowski 2006). En esta zona se ubicaron los sitios tres y cuatro; el tercero se localizó en matorral xerófilo (3TMX) (18° 19' 43.68" N, 97° 27' 9.50" O, 1438 m s.n.m.) y el cuarto en selva baja caducifolia (4TSB) (18° 20' 04.34" N, 97° 26' 52.29" O, 1709 m s.n.m.) (Figura 1).



**Figura 1.** Ubicación de los sitios de estudio. A) Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán donde se encuentran los sitios 1MMX y 2MSB y B) Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán donde se encuentran los sitios 3TMX y 4TSB (Modificado de Andrade-Muñiz 2021).

En la RBTC se presentan poblaciones de viejitos (*Cephalocereus columna-trajani*), así como las poblaciones de las columnares tetetzos o teteches (*C. macrocephala*, *C. mezcalaensis* y *C. tetetzo*), además de otras especies de cactáceas como pitayas comestibles como *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton y Rose, xoconoxtles (*Stenocereus spp.*), chendes (*Polaskia spp.*), además de la especie de estudio *M. geometrizarans* (Jiménez-Sierra 2011).

## 2.2. Descripción de *Myrtillocactus geometrizarans*

*Myrtillocactus geometrizarans* (Mart. ex Pfeiff.) Console, es un cactus arborescente (2-5 m de altura), endémico y ampliamente distribuido en todo México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978). Su tallo principal es corto y ramificado, cada rama tiene entre cinco y siete costillas (Arias-Montes, Gama-López, y Guzman-Cruz 1997). Presenta espinas radiales entre 4-5 (-9) de 0.2 a 1.0 (-3.0) cm. En cada areola (ápices florales sobre las costillas donde también se encuentran las espinas en forma de racimos) se pueden desarrollar de una a



varias flores. Tiene flores hermafroditas, blancas con tintes purpúreos, con antesis (apertura de la corola) diurna (propia de plantas polinizadas por abejas) de  $\approx$  07:00 a 14:00 h, aun que recientemente Aguilar-García et al. (2022) reportaron un periodo de antesis distinto, de  $\approx$  04:30 a 12:00 h. Antesis de un solo día; de 2-3 cm de largo y 2.5-3.5 cm de ancho a (Arias-Montes et al. 1997; Rosas-García 2010). Florece de febrero a abril, y se ha documentado que sus principales polinizadores son abejas (Arias-Montes et al. 1997; Rosas-García 2010; Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero 2017) (Figura 2).



**Figura 2.** Individuo de *Myrtillocactus geometrizans* en floración. Imagen de sus flores y de sus areolas con espinas (Imágenes de Islas-Barrios).

Se distribuye en los estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Guanajuato, Aguascalientes, Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas, a elevaciones de 770 a 2120 m.s.n.m. (Arias-Montes et al. 1997; Rzedowski 2006)(Figura 3).



**Figura 3.** Distribución de *Myrtillocactus geometrizans*. Los triángulos azules muestran la distribución de la especie y las ecorregiones donde se distribuye (Modificado de Flamenco Sandoval 2016).

### 2.3. Análisis de perturbación

En cada sitio se realizó un análisis de perturbación para zonas áridas siguiendo el protocolo de Martorell y Peters (2009) el cual permite el cálculo de un índice de disturbio (ID) a partir de la estimación de 13 parámetros, divididos en tres categorías: actividades humanas (AH), ganadería (G) y deterioro del hábitat (DH) (Tabla 1).

En cada uno de los sitios se trazaron tres transectos aleatoriamente (considerando el área donde estaban los garrambulos muestreados) a una distancia mínima de 50 m entre ellos, cada uno con una longitud de 50 m por 1 m de ancho.

**Tabla 1.** Medidas utilizadas para calcular el índice de disturbio de los tres principales agentes de perturbación antrópica. Modificado de Martorell y Peters (2009).

<b>Agente</b>	<b>Medida</b>	<b>Significado</b>
<b>Actividades humanas</b>		<b>Plantas macheteadas</b>
	<b>w</b>	Cantidad total de plantas con cortes por machete entre el total de árboles y arbustos dentro del mismo transecto de 50 m de largo por 1 m de ancho. El proceso se realizó en los tres transectos para obtener un promedio.
		<b>Núcleos de actividad &lt;100 m</b>
	<b>a</b>	Proporción de núcleos de actividad humana cercanos a los transectos (distancia < 100 m). Se consideraron milpas, minas, carreteras y todas aquellas donde se haya modificado el uso de suelo. Se estableció la distancia de las áreas modificadas con relación a un transecto dentro de las poblaciones de <i>M. geometrizans</i> . El proceso se realizó en los tres transectos para obtener un promedio.
		<b>Senderos humanos</b>
	<b>t<sub>b</sub></b>	Proporción de senderos humanos que cruzan los transectos de 50 m. Si se encuentra más de un camino, se divide entre el total de número de intersecciones. El proceso se realizó en los tres transectos para obtener un promedio.
		<b>Evidencia de fuego</b>
<b>f</b>	Proporción de evidencia de fuego (presencia/ausencia) sobre los transectos de 50 m. Se identificaron cortezas quemadas, carbón y fogatas. El proceso se realizó en los tres transectos para obtener un promedio.	
	<b>Poblaciones humanas &lt; 1km</b>	
<b>p</b>	Presencia/ausencia de poblaciones humanas a menos de un kilómetro de distancia de las poblaciones de <i>M. geometrizans</i> . Si la población se encuentra menor a un kilómetro $p=1$ .	
	<b>Cambio de uso de suelo 0 y 1</b>	
<b>u</b>	Presencia/ausencia de cambio de uso de suelo sobre el transecto. Se registró la fracción de la superficie con cambio de uso de suelo por actividades humanas en los últimos 10 años, basados en información y observación directa, en los sitios de estudios de <i>M. geometrizans</i> .	

Agente	Medida	Significado
Actividad ganadera		<b>Plantas ramoneadas</b>
	<i>b</i>	Proporción de plantas ramoneadas por actividad ganadera sobre los transectos de 50 m, fue dividido entre el total de plantas registradas en el transecto.
		<b>Sendero de ganado</b>
	<i>t<sub>t</sub></i>	Número de senderos utilizados por el ganado para alimentarse sobre los transectos de 50 m. Se cuantificó el total de caminos utilizados por el ganado, no incluyendo menores a 5 m.
		<b>Excretas de ganado mayor</b>
	<i>d<sub>c</sub></i>	En 20 cuadrados de 1 x 1 m distribuidos aleatoriamente a lo largo de los transectos de 50 m se buscaron excretas de ganado mayor. La proporción se definió dividiendo el número de cuadros con excretas entre el total de cuadros cuantificados.
		<b>Excretas de ganado caprino</b>
	<i>d<sub>g</sub></i>	En 20 cuadrados de 1 x 1 m distribuidos aleatoriamente a lo largo de los transectos de 50 m se buscaron excretas de ganado caprino. La proporción se definió dividiendo el número de cuadros con excretas entre el total de cuadros cuantificados.
		<b>Compactación del suelo</b>
	<i>c</i>	Estimación de compactación del suelo por ganado, mediante la filtración de agua, dentro y fuera del sendero. Se introdujo un embudo en el suelo, en el que vertieron 250 ml de agua en suelo compactado y no compactado. Se calculó la relación entre el tiempo registrado de absorción en el sendero y en el terreno no transitado.
		<b>Suelo erosionado</b>
	<i>e</i>	Proporción de suelo erosionado por sobrepastoreo y actividades humanas, medido con la fracción de 20 puntos aleatorios dentro de cada transecto. Se consideraron sitios con evidente erosión en los 20 puntos aleatorios a lo largo del transecto.
Deterioro del hábitat		<b>Presencia/ausencia de islas erosionadas</b>
	<i>i</i>	Presencia/ausencia de islas erosionadas dentro de los transectos de 50 m. Identificada como los montículos sobre los suelos retenidos principalmente en las raíces de los arbustos.
		<b>Superficie totalmente modificada</b>
	<i>m</i>	Proporción de superficie totalmente modificada; donde ya no hay crecimiento vegetal (pavimento). Se identificaron estas superficies a lo largo del transecto de 50 m.

#### 2.4. Obtención del material biológico

*Recolecta de tejido vegetal para obtención de ADN.* Se seleccionaron 30 individuos de *M. geometrizans* en cada sitio, asegurando que tuvieran una distancia mayor a 5 m entre ellos, para disminuir la probabilidad de parentesco. De cada individuo se recolectó una rama de entre 5 cm a 10 cm de largo (Figura 4). La superficie de donde se cortó la muestra fue cubierta con cera de Campeche para evitar la entrada de patógenos. El tejido se transportó en bolsas de papel, se etiquetaron y se almacenaron en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular (LDBM) de la UAM-Iztapalapa en un ultracongelador a  $-80^{\circ}\text{C}$  hasta ser procesado.



**Figura 4.** Ramas recolectadas de *Myrtillocactus geometrizans*. Algunos individuos recolectados para extracción de ADN y procesamiento en el laboratorio.

*Recolecta de artrópodos.* La recolecta de artrópodos se realizó en los sitios 1MMX y 2MSB el 25 y 26 de marzo de 2017 y 3 y 4 de marzo de 2018, para los sitios 3TMX y 4TSB los días 11 y 12 de marzo de 2017 y 10 y 11 de febrero de 2018, durante el pico de floración de *M. geometrizans* (comunicación personal con pobladores de la región). En cada una de las localidades se seleccionaron al azar cinco individuos de garambullo que se encontraran en floración. Se seleccionaron los que tuvieran la mayor cantidad de flores en antesis (observación cualitativa) de una altura máxima de 2 metros (altura promedio de los individuos reproductivos más pequeños), se asignó un recolector para cada uno. Se recolectó de manera continua (sin periodos de descanso) a todos los artrópodos visitantes de las flores de todos los sectores acimutales. Se usaron aspiradores, redes entomológicas, pinceles y recolectas directas, durante dos días en un horario de 7:00 a 13:00 h (periodo de antesis reportado por Arias et al. 1997). Se realizaron 60 horas continuas de recolecta por sitio, alcanzando un total de 240 horas. Se conservaron en alcohol etílico al 70% a  $-20^{\circ}\text{C}$ ,

los lepidópteros se colectaron en seco en bolsas de papel glasé. Durante la colecta 2017 se observó que dentro de las flores había gran cantidad de artrópodos que estaban visitando las flores difíciles de recolectar con redes, aspiradores o pinceles. En la recolecta del 2018 el esfuerzo de muestreo fue mayor, para poder obtener los artrópodos dentro de las flores, al final de la antesis se recolectaron cinco flores de cada garambullo observado y se sacudieron en alcohol etílico al 70% para obtener todos los artrópodos que se encuentran dentro de la flor (se descartaron huevos, larvas o ninfas en toda la colecta). Todos los artrópodos fueron almacenados en botes de plástico de 1.5 ml y 5 ml. Los botes fueron etiquetados por sitio, hora de recolecta y nombre del recolector.

*Recolecta de flores.* Para estimar los atributos florales en el laboratorio, se recolectaron las flores durante el pico de floración con la finalidad de contar con un mayor número de flores. En los sitios 1MMX y 2MSB el 25 y 26 de marzo, mientras que para los sitios 3TMX y 4TSB los días 11 y 12 de marzo de 2017. En cada sitio se seleccionaron al menos siete garambullos que tuvieran por lo menos cinco flores a una altura máxima de 2 metros (altura promedio de los individuos reproductivos más pequeños), se recolectaron de tres a cinco flores por individuo, sin importar el sector acimutal donde se encontraban hasta completar 30 flores por sitio, para caracterizar el promedio de las flores sin considerar diferencias intraindividuales. Las flores se almacenaron en tubos de 50 ml con glicerina:alcohol 50:50 (Páez-Gerardo et al. 2005) hasta su procesamiento en el laboratorio.

## 2.5. Diversidad y estructura genética de *Myrtillocactus geometrizans*

Para conocer la diversidad y estructura genética de *M. geometrizans* se realizó la extracción de ADN genómico mediante dos estrategias, CTAB y Kit. Posteriormente se realizaron pruebas de integridad y pureza del ADN. Finalmente, se realizó la amplificación de secuencias de gen de cloroplasto *PetB*. Toda la parte experimental se realizó en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular (LDBM) de la UAM-Iztapalapa.

*Extracción de ADN.* Se usó el método orgánico CTAB modificado de Doyle (1991) y Falcón y Varela (2007) (Anexo 1) y por kit DNeasy Plant Mini Kit Extraction de QIAGEN (Anexo2). En el momento de la extracción se sacó el tejido del ultracongelador. Se realizó un corte longitudinal con un bisturí (previamente desinfectado con etanol al 70%) de

aproximadamente 3 mm de profundidad para quitar la capa cerosa de la cutícula. Del tejido de la epidermis que queda expuesto se tomaron 0.5 gramos. Se molió el tejido en un mortero estéril adicionando nitrógeno líquido hasta obtener un polvo fino. Una vez que se obtuvo el polvo fino se procedió a realizar el protocolo, explicado a detalle en los Anexos 1 y 2. Las extracciones de ADN se mantuvieron a 4°C hasta su procesamiento.

**Pureza de ADN.** La determinación de la pureza de las muestras se cuantificó mediante el uso de un espectrofotómetro (Nanodrop modelo 2000), que permitió estimar la concentración en ng/ $\mu$ l de ADN por muestra, además de la pureza de éstas usando la relación entre la Abs a 260 nm (ADN) dividida entre la Abs a 280 nm (Proteínas); se consideró aceptable un coeficiente mayor a 1.7 (Wilfinger et al. 1997). Además, se determinó la posible presencia de sales y compuestos orgánicos cuando se midió la Abs a 230 nm, la relación 260/230 debió ser mayor a 1.5 para garantizar la pureza de las muestras (Bravo et al. 2012), ya que la presencia de estas sustancias podría inhibir la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR).

**Integridad del ADN.** Para confirmar que la integridad del ADN fuera adecuada para hacer la PCR, se realizaron electroforesis en geles de agarosa al 1 %, a 80 volts, durante 40 min. Se usó un marcador de peso molecular de 100 pb (Bioline) teñidos con GelRed (BIOTUM) al 0.3  $\mu$ M y visualizados en un transiluminador (MINILUMI 2.0). Se observaron bandas de calidad suficiente para realizar la PCR.

**Amplificación de ADN.** Se realizó la PCR de una región de cloroplasto que ya ha sido usada para cactáceas con resultados polimórficos (Arenas-Jiménez 2015). La región que se amplificó fue el intron D4 del fragmento *petB* que está en la sección larga de copia única. Los oligonucleótidos usados fueron Sak23F (exón/D1) GGARTATGAGTGTGTGACTTG y Sak24R (D5) ATRTGAGANTTTCATCTCGTAC (5'-3') (Taberlet et al. 1991).

La preparación de la solución de reacción fue con Master Mix Promega que contiene una mezcla predeterminada de fábrica de Buffer, dNTP's, Coactivador y Taq-Polimerasa; adicionando únicamente los primers mencionados en el párrafo anterior (forward y reverse) (Tabla 2) y se estandarizó la temperatura de alineamiento para la región de interés (Tabla 3).

**Tabla 2.** Concentraciones de los reactivos usados en la amplificación de *petB* intrón D4 (modificado de Arenas-Jiménez (2015) y González-Adán (2017)).

Reactivos	[Inicial]	[Final]	Volumen
Master Mix	2X	1X	6.25 $\mu$ L
Primer F	10 $\mu$ M	0.3 $\mu$ M	0.5 $\mu$ L
Primer R	10 $\mu$ M	0.3 $\mu$ M	0.5 $\mu$ L
DNA	$\approx$ 10 ng/ $\mu$ L	$\approx$ 0.5 ng/ $\mu$ L	1 $\mu$ L
H <sub>2</sub> O			4.25 $\mu$ L
Vol. Final			12.5 $\mu$ L

Para confirmar la amplificación, se realizaron electroforesis en geles de agarosa al 1 %, a 80 volts, durante 40 min. Se usó un marcador de peso molecular de 50 pb (Bioline) teñidos con GelRed (BIOTUM) al 0.3  $\mu$ M y visualizados en un transiluminador (MINILUMI 2.0).

**Tabla 3.** Condiciones de reacción para la amplificación de *petB* intrón D4 (modificado de Arenas-Jiménez (2015) y González-Adán (2017)).

Desnaturalización inicial	Desnaturalización	Alineamiento	Extensión	Extensión final
92 °C 5 min		35 ciclos		72 °C 5 min
	94 °C 30 seg	58°C 50 seg	72 °C 1 min	

**Secuenciación de región *petB*.** Los productos de PCR fueron purificados por columnas Centrisep con Shephadex<sup>TM</sup> G-50 fine DNA Grade (100 g), de acuerdo con el protocolo del fabricante. Las reacciones de secuenciación se llevaron a cabo con Big Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems). El producto se purificó en columnas Centrisep (Invitrogen) con sephadex. Las muestras fueron secuenciadas automáticamente en sentido 3'-5' y 5'-3' en el equipo ABI PRISM 3130XL (Applied Biosystems Hitachi).

## 2.6. Morfología floral

Para registrar el diámetro (Dmt Ttl) de las 120 flores durante la antesis, a cada una se le tomó una fotografía *in situ*, de frente, montada en una base con referencia métrica (cm) para que todas estuvieran en un mismo plano, ya que al ser almacenadas se pierde el máximo de apertura floral (Martínez-Ramos et al. 2017). Posteriormente, las flores se almacenaron en tubos de 50 ml con glicerina:alcohol 50:50 (Páez-Gerardo et al. 2005). En



el laboratorio se registraron todas las características morfométricas de las estructuras florales. Se determino el tamaño de las flores para definir si eran grande o chicas tomando las medidas de diámetro de la flor (Dmt Ttl) de las imágenes tomadas *in situ* mediante el software ImageJ 1.5 (Rasband 1997). Con un vernier digital, de 0.01 mm de resolución (Mitutuyo, Japón), se midió altura total de la flor cerrada (Alt Ttl), diámetro del tubo floral (Dmt Tb Flr), se midió la parte interna de la cavidad del ovario, diámetro ecuatorial del ovario (Dmt Ectr Ovr), diámetro polar del ovario (Dmt Pl Ovr), longitud de estambres (Lng Estb), longitud del estilo (Lng Estl) y longitud de lóbulos (Lng Lbs). Para determinar la producción de estructura florales con ayuda de un microscopio estereoscópico Leica EZ4, se contabilizó el número de estambres (No Estb), de lóbulos (No Lbs), de elementos de perianto interno (E Prnt) y de óvulos (No Ovl). La determinación del tipo de hercogamia (Hrc) se realizó en las flores conservadas en glicerina:alcohol 50:50, se midió la longitud del estilo más el estigma y estambres (Figura 5), se registró la diferencia.



**Figura 5.** Atributos florales usados para el análisis de la morfología floral: número de estambres (No Estb), diámetro máximo durante la antesis (Dmt Ttl), elementos de perianto interno (E Prnt), longitud total de la flor (Alt Ttl), número de lóbulos (No Lbs), longitud de estambres (Lng Estb), diámetro de tubo floral (Dmt Tb Flr), longitud de estilo (Lng Estl), longitud de lóbulos (Lng Lbs), diámetro ecuatorial ovario (Dmt Ectr Ovr), diámetro polar del ovario (Dmt Pl Ovr) y número de óvulos (No Ovl).

## 2.7. Riqueza y diversidad de artrópodos visitantes de las flores

Los artrópodos se separaron por morfoespecie (*Msp*) con ayuda de un microscopio estereoscópico Leica EZ4. Se registraron todos los individuos colectados en bases de datos para estimar riqueza y abundancia. Las recolectas 2017 y 2018 fueron identificadas independientemente ya que la mayoría de las morfoespecies fueron diferentes por años. La recolecta 2017 se identificó con claves taxonómicas (Triplehorn et al. 2005) y con la ayuda del especialista Jorge Orendain-Méndez de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa; todas las especies colectadas fueron identificadas hasta familia. Se revisó bibliográficamente el grupo funcional al que pertenecen las familias de las morfoespecies identificadas (Toft y Kimsey 1982; Morón-Ríos y Terrón 1988; Borror et al. 1989; Cardel et al. 1997; Terrón et al. 1998; Moya-Raygoza et al. 2004; Ríos-Casanova et al. 2004; Farrell y Erwin 1988; Martínez-Hernández y Callejas-Chavero 2015; Luna-De la Torre et al. 2016; Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero 2018; Orendain-Méndez et al. 2016) y se registraron las abundancias por morfoespecies. En la colecta 2018, los artrópodos se separaron por morfoespecies con ayuda de claves taxonómicas a orden (Triplehorn 2005) y se estimó la diversidad de especies (verdadera) con base en la riqueza y número de morfoespecies efectivas (Jost 2006) de los cuatro sitios en ambas colectas.

## 2.8. Análisis estadísticos

*Análisis de perturbación.* Para estimar el Índice de Disturbio (ID) se elaboró una matriz con los datos de los 14 parámetros obtenidos en el análisis de perturbación en los tres transectos de cada uno de los cuatro sitios y se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) estandarizado ( $z = \frac{(x-\mu)}{\sigma}$ ), siguiendo el procedimiento propuesto por Martorell y Peters (2009), en el paquete estadístico MVSP 3.13 (Kovach 1999). Como el ACP centrado genera valores negativos y positivos, el primer eje se re-escaló para obtener un ID que abarcara un rango de 0 a 100, donde el 0 corresponde al transecto que presentó el menor disturbio antrópico y el 100 al que presentó el mayor. Se promedió el valor de ID para los tres transectos de cada sitio. Dado que los puntajes del ACP para cada sitio integran una combinación lineal de los valores registrados para cada variable, se desglosó la contribución al ID de cada categoría de disturbio (AH: actividades humanas, G: actividades

ganaderas y DH: deterioro del hábitat) al sumar los términos lineales correspondientes a cada una de ellas (Martorell y Peters 2005).

*Morfología floral.* Para evaluar las diferencias entre las flores de los cuatro sitios en función de las 14 estructuras evaluadas e identificar cuáles de ellas determinan las diferencias entre las flores de los diferentes sitios, se realizó un análisis discriminante generalizado con el software SPSS Base Statistics v. 19 (Norušis 2012). Para comparar las estructuras florales de los cuatro sitios, se utilizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. En los casos en que se detectaron diferencias significativas, se realizaron comparaciones pareadas con pruebas de U de Mann-Whitney, estimando los valores de p con la corrección de Bonferroni en el paquete estadístico PAST (Hammer et al. 2001). Se analizó la normalidad de los datos de la longitud del estilo más el estigma y la longitud de los estambres con la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de las varianzas con la prueba de Levene en el software SPSS Base Statistics v. 19 (Norušis 2012). Para determinar la hercogamia se comparó, con una prueba de t-Student pareada, la longitud del estilo más estigma con la de los estambres en el paquete estadístico PAST v. 4.04 (Hammer et al. 2001).

*Artrópodos visitantes de flores.* Se evaluó la similitud entre las comunidades de artrópodos de los cuatro sitios mediante un agrupamiento con el método de Bray-Curtis con el algoritmo UPGMA, utilizando un procedimiento de remuestreo con 1,000 repeticiones bootstrap para tener el valor de soporte de cada rama (Sneath y Sokal 1973), en el paquete estadístico PAST v. 4.04 (Hammer et al. 2001).

Los valores de diversidad para cada sitio se calcularon mediante las medidas de diversidad verdadera ( ${}^qD$ ), integrando una serie numérica. Los análisis de riqueza y diversidad de artrópodos se realizaron mediante los números de Hill (Jost 2006), con los órdenes de diversidad  $q = 0, 1$  y  $2$  (Cultid-Medina y Escobar 2019; Jost 2006) en el paquete iNEXT (Hsieh et al. 2016). Los análisis de diversidad verdadera se realizaron en el paquete estadístico Vegetarian en R versión 1.3.1093 y las gráficas en Ggplot2 (Charney y Record 2015; Wickham 2011). Se realizaron tres Análisis Canónico de Correspondencia (ACC), con el paquete MVSP 3.13 (Kovach 1999), 1) Para analizar la correlación entre abundancia y riqueza de la comunidad de artrópodos (diversidad verdadera) respecto al gradiente de

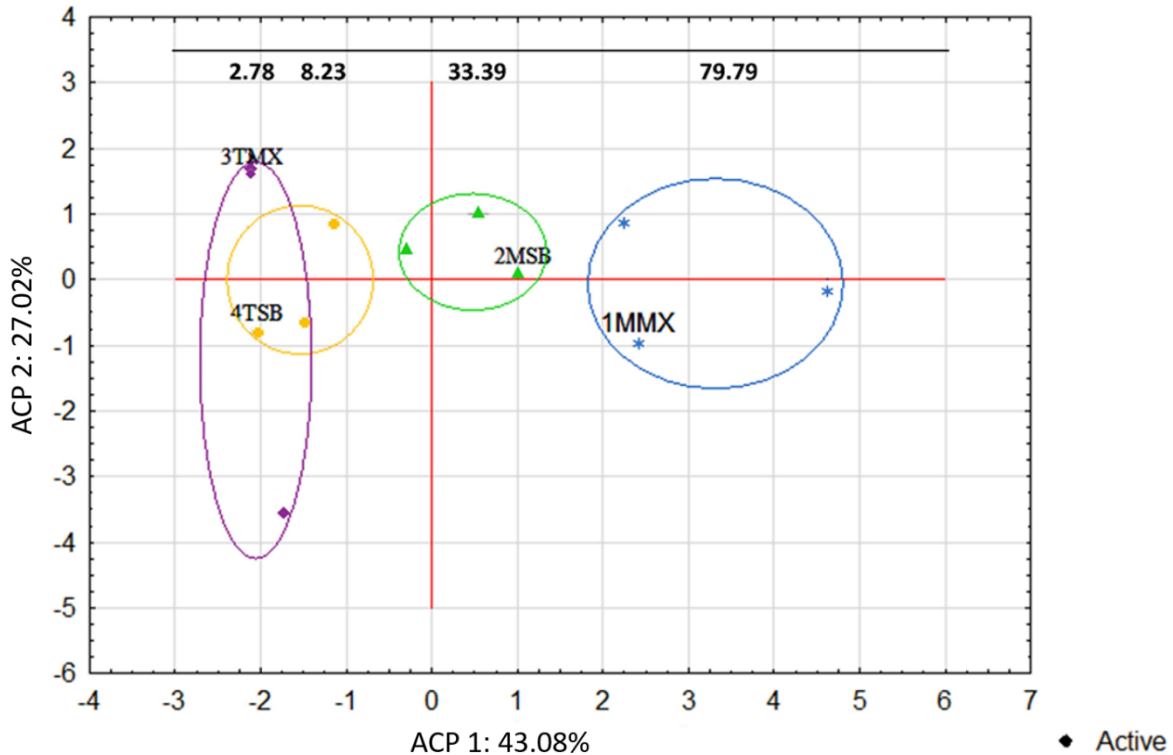
disturbio de los cuatro sitios, 2) La diversidad genética de *M. geometrizzans* en el gradiente de perturbación y 3) La relación de los gremios de artrópodos respecto al morfología floral.

**Diversidad y estructura genética.** Las secuencias de ADN de cloroplasto fueron editadas y alineadas manualmente con el software Bioedit 7.2.5 (Hall 1999). La diversidad genética fue analizada con el programa DNAsp v6.0 (Librado y Rozas 2009). Se estimó la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) que es el número promedio de diferencias nucleotídicas por sitio entre dos secuencias escogidas al azar; la diversidad haplotípica ( $h$ ) que es la probabilidad de que dos haplotipos tomados al azar en región sean diferentes y el número de sitios polimórficos o segregantes ( $s$ ) que es el número o proporción de sitios variables en las secuencias (Nei 1987; Nei 1972; Librado y Rozas 2009). Para determinar la red de haplotipos y sus relaciones se generaron redes con el método median-joining con el programa Network v. 4.2.0 (Bandelt et al. 1999) y con el programa TCS (Clement et al. 2000) y se compararon los resultados de los enfoques metodológicos. TCS estima las redes mediante parsimonia estadística y Network se basa en distancias medias. El estimador de diferenciación genética  $F_{st}$  mide la variación de las frecuencias alélicas entre poblaciones y por tanto la diferenciación genética entre ellas (Wright 1951). Da valores de 0 a 1, donde 0 significa que no hay diferenciación entre poblaciones y 1 que son diferentes. Para estimar la estructura genética ( $F_{st}$ ) se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA), mediante el programa ARLEQUIN 3.0 (Excoffier et al. 2005) con 1000 permutaciones. La estimación de las distancias genéticas se realizó con el programa Mega X (Kumar et al. 2018). Se realizó un árbol filogenético por el método de inferencia Bayesiana construida en PhyDE v.0.997; se usó de grupo externo *Stenocereus thurberi* con ID KU131549.1 de GenBank. Para el análisis, la matriz fue exportada a formato Nexus (Ronquist y Huelsenbeck 2003).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Perturbación

El ACP mostró que el primer y segundo eje explicaron el 43.08 % y 27.02 % (eigenvalores 5.62 y 2.29, y varianza acumulada 40.14% y 56.51%) de la varianza total respectivamente, generándose un gradiente de perturbación en el que se ordenaron los cuatro sitios estudiados (Figura 6).



**Figura 6.** ACP con los 14 parámetros de disturbio antrópico. Mostró un gradiente de perturbación entre los cuatro sitios. El sitio 1MMX se identifica en azul, 2MSB en verde, 3TMX en amarillo y 4TSB en morado (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán; 4TSB, Selva Baja de Tehuacán). En la línea superior se encuentran los valores del índice de disturbio re-escalado de 0 a 100 de cada uno de los sitios.

Los factores antrópicos que más contribuyen a la dispersión de los datos son en el ACP 1 senderos de ganado (*tt*), excretas de ganado mayor (*dc*) y ganado caprino (*dg*) y plantas macheteadas (*w*) y en ACP 2 plantas ramoneadas (*b*), cercanía a núcleos de actividad humana (*a*), superficie totalmente modificada (*m*), evidencia de fuego (*f*) y senderos humanos (*tb*).

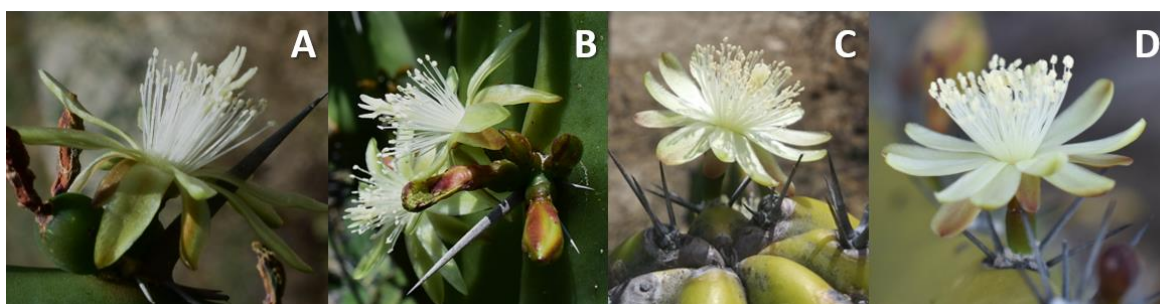
El re-escalamiento del valor del ID obtenido para los cuatro sitios mostró que los valores más altos se presentaron en la Reserva de Metztlán, el sitio 1MMX (ID = 79.79), donde la ganadería fue el principal agente de disturbio, seguido por el sitio 2MSB (ID = 33.39), donde el principal agente de disturbio fue el de las actividades humanas. En la Reserva de Tehuacán el sitio 4TSB presentó un ID casi cinco veces menor (ID = 8.23), con una contribución similar de actividades humanas y ganadería, y el sitio menos perturbado fue 3TMX con un ID de apenas 2.78, donde todos sus componentes presentaron valores similares (Tabla 4).

**Tabla 4.** Índice de disturbio re-escalado (de 0 a 100) y su desglose en sus tres componentes para los cuatro sitios ubicados en las Reservas de la Biósfera de Metztlán (1MMX = Matorral Xerófilo; 2MSB = Selva Baja) y Tehuacán (3TMX = Matorral Xerófilo; 4TSB = Selva Baja). ID = Índice de Disturbio, AH = Actividades Humanas, G = Ganadería y DH = Deterioro del Hábitat. El valor más bajo y alto se marcaron en negritas.

	AH	G	DH	ID
1MMX	27.59	31.82	20.37	<b>79.79</b>
2MSB	12.89	8.51	11.99	33.39
3TMX	0.80	0.94	1.03	<b>2.78</b>
4TSB	2.27	2.56	3.40	8.23

### 3.2. Morfología floral

Los datos obtenidos de la morfología de las flores de *M. geometrizzans* indican que son flores hermafroditas con separación entre anteras y estigma (hercogamia) (Figura 7).



**Figura 7.** Imágenes de flores de *M. geometrizzans* tomadas en campo. A y B flores pertenecientes a la de la Reserva de la Biósfera de Metztlán con el estilo sobre anteras, flores C y D pertenecientes a la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán con anteras sobre estigma (Imágenes Islas-Barrios y Serrato-Díaz).

Con las medias de todos los atributos florales se determinó que las flores más grandes se encuentran en 4TSB con mayor Alt Ttl, Dmt Tb Flr, Lng Lbs, Lng Estl y Lng Estb.

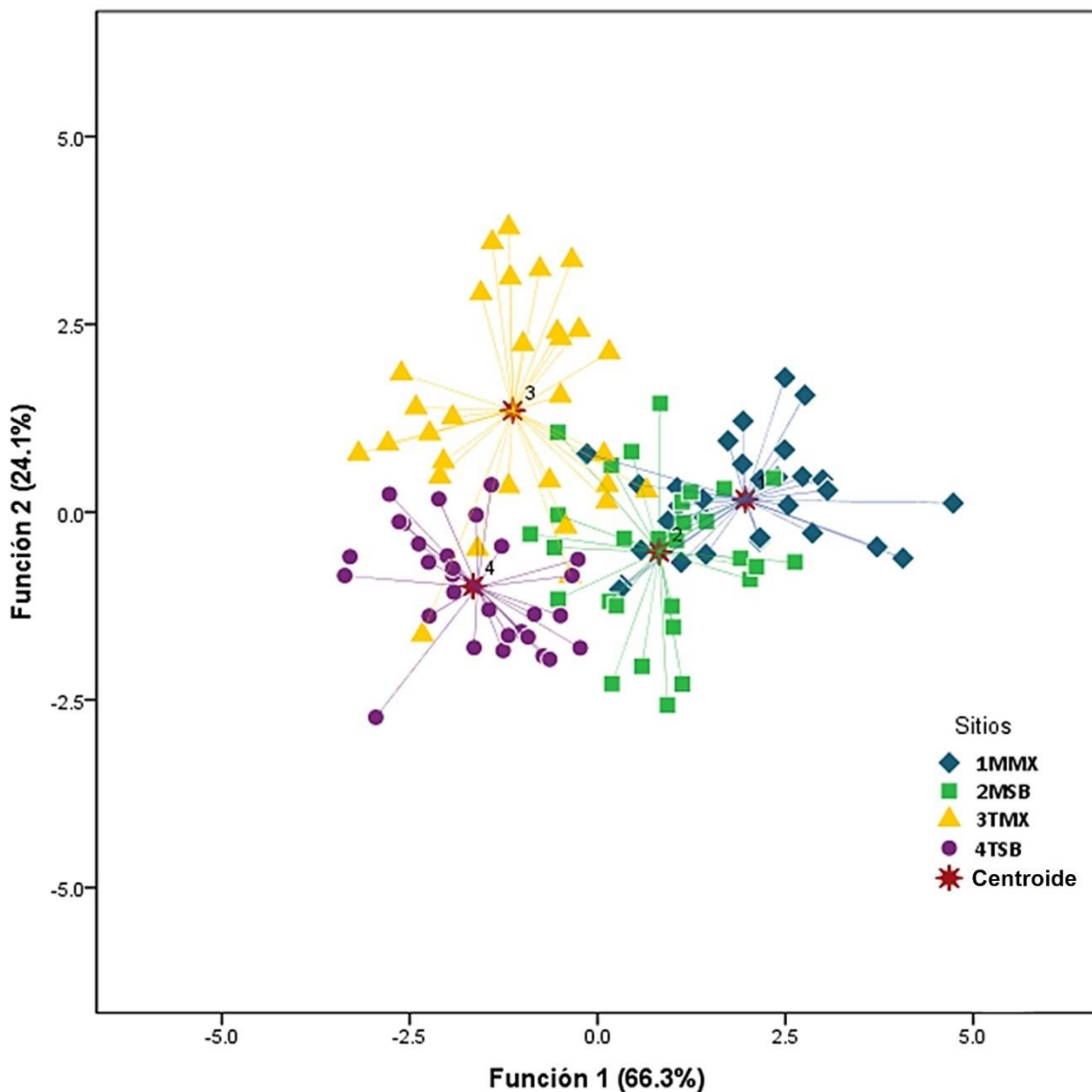
Los sitios de matorral xerófilo 1MMX ( $p=0.0014$ ) y 3TMX ( $p=0.011$ ) presentaron hercogamia ambas con un 63% del morfo estambres más largos que estilo más estigma, mientras que, en la selva baja, 2MSB ( $p=0.080$ ) y 4TSB ( $p=0.15$ ), el morfo de estilo más estigma más largo que los estambres fue predominante con 46% y 30% respectivamente (Tabla 5).

**Tabla 5.** Estructuras florales de *M. geometrizzans* (media  $\pm$  EE) en los cuatro sitios de estudio ubicados en las Reservas de la Biósfera de Metztitlán (1MMX, Matorral Xerófilo; 2MSB, Selva Baja) y Tehuacán (3TMX, Matorral Xerófilo; 4TSB, Selva Baja). Estb/Estl= estambres sobre estilo y Estl/Estb= estilo sobre estambres. En negritas se presentan los valores más altos. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Estructuras florales	1MMX	2MSB	3TMX	4TSB
	Media $\pm$ EE	Media $\pm$ EE	Media $\pm$ EE	Media $\pm$ EE
Altura total (cm)	2.49 <sup>a</sup> $\pm$ 0.041	2.65 <sup>a</sup> $\pm$ 0.067	2.92 <sup>b</sup> $\pm$ 0.054	<b>3.04<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.036
Diámetro total (cm)	3.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.63	<b>3.70<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.092	3.50 <sup>bc</sup> $\pm$ 0.065	3.41 <sup>ac</sup> $\pm$ 0.044
Diámetro del tubo floral (cm)	0.31 <sup>a</sup> $\pm$ 0.014	0.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.016	0.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.014	<b>0.41<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.014
Diámetro ecuatorial del ovario (cm)	0.22 <sup>ac</sup> $\pm$ 0.009	0.20 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.011	<b>0.29<sup>c</sup></b> $\pm$ 0.022	0.18 <sup>b</sup> $\pm$ 0.007
Diámetro polar del ovario (cm)	0.30 <sup>a</sup> $\pm$ 0.012	0.31 <sup>a</sup> $\pm$ 0.012	0.32 <sup>a</sup> $\pm$ 0.036	<b>0.33<sup>a</sup></b> $\pm$ 0.013
Longitud de estambres (cm)	1.23 <sup>a</sup> $\pm$ 0.020	1.21 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.042	1.27 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.033	<b>1.32<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.024
Longitud de estigma (cm)	1.17 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.022	1.26 <sup>bc</sup> $\pm$ 0.043	1.16 <sup>b</sup> $\pm$ 0.045	<b>1.36<sup>c</sup></b> $\pm$ 0.036
Longitud de lóbulos (cm)	0.47 <sup>a</sup> $\pm$ 0.017	0.46 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.026	0.54 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.029	<b>0.56<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.020
Número de estambres	<b>92.60<sup>a</sup></b> $\pm$ 3.93	80.37 <sup>a</sup> $\pm$ 3.34	89.17 <sup>a</sup> $\pm$ 2.32	86.90 <sup>a</sup> $\pm$ 2.13
Número de lóbulos	<b>4.67<sup>a</sup></b> $\pm$ 0.120	4.50 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.133	4.40 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.140	4.03 <sup>b</sup> $\pm$ 0.131
Elementos de perianto interno	<b>19.13<sup>a</sup></b> $\pm$ 0.39	16.90 <sup>b</sup> $\pm$ 0.44	16.60 <sup>b</sup> $\pm$ 0.499	15.80 <sup>b</sup> $\pm$ 0.326
Número de óvulos	<b>101.77<sup>a</sup></b> $\pm$ 4.57	94.20 <sup>ac</sup> $\pm$ 5.41	72.73 <sup>b</sup> $\pm$ 4.91	75.63 <sup>bc</sup> $\pm$ 3.370
Hercogamia	<b>Estb/Estl</b> ( $p=$ 0.0014)	<b>Estl/Estb</b> ( $p=$ 0.0808)	<b>Estb/Estl</b> ( $p=$ 0.0119)	<b>Estl/Estb</b> ( $p=$ 0.254)

El análisis discriminante generalizado reveló que existen diferencias significativas entre los atributos de las flores de las cuatro localidades analizadas, explicadas por dos funciones discriminantes (Eigenvalor F1: 2.2, Lambda de Wilks, 0.131,  $P < 0.0001$ ; Eigenvalor F2: 0.8, lambda de Wilks 0.421,  $P < 0.0001$ , varianza acumulada 90.5 %). Aún cuando todas las flores se asignaron correctamente a su población (100% de discriminación usando tres funciones discriminantes), solo el primer eje retiene variación entre grupos con importancia para la clasificación, los otros ejes muestran variación intragrupo (Figura 8). La matriz de estructura indicó que los atributos florales que más contribuyen a las diferencias entre

localidades son en la función 1: Altura total de la flor ( $r = -0.865$ ), total de elementos de perianto interno ( $r = 0.769$ ) y total de óvulos ( $r = 0.510$ ); en la función 2 fueron: Diámetro ecuatorial del ovario ( $r = 0.866$ ) y longitud de los estambres ( $r = -0.601$ ). Los resultados indican que en 1MMX, las flores tienen más elementos de perianto y óvulos, pero son menos altas; mientras que en 3TMX y 4TSB tiene flores pequeñas con menor producción de atributos florales.



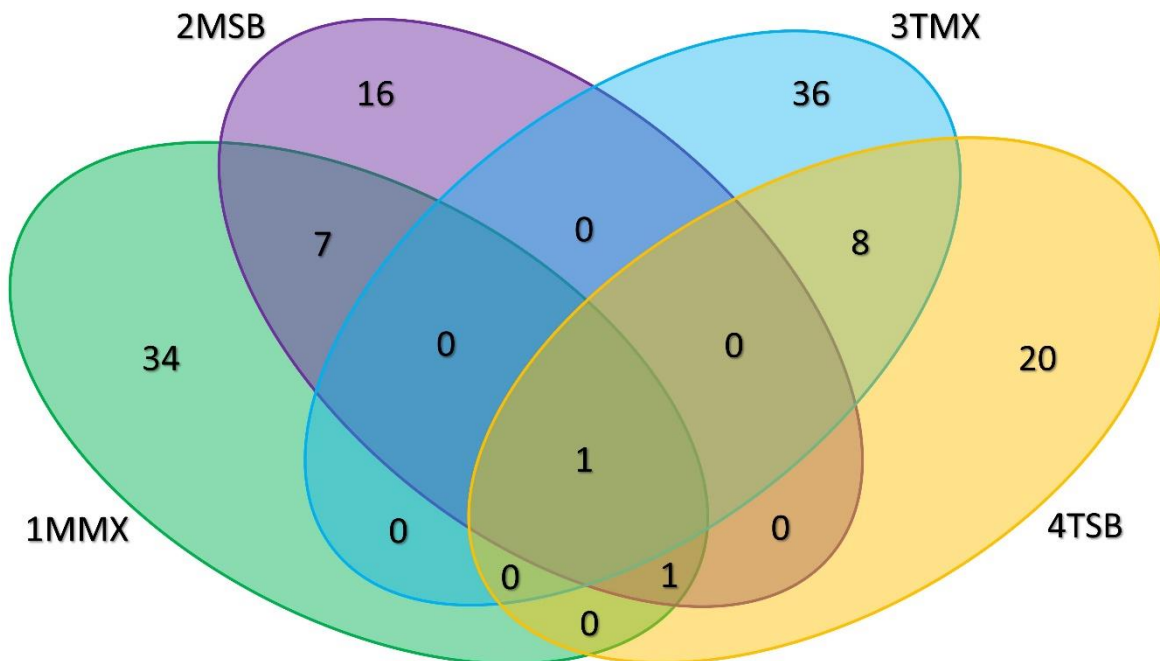
**Figura 8.** Análisis discriminante generalizado con los atributos florales analizados. Indicó diferencias significativas entre los atributos florales. Los sitios se agruparon por sus de la siguiente manera: 1MMX (Matorral Xerófilo de Metztitlán) rombos azules, 2MSB (Selva Baja de Metztitlán) cuadrados verdes, 3TMX (Matorral Xerófilo de Tehuacán) triángulos amarillos y 4TSB (Selva Baja de Tehuacán) círculos morados.



### 3.3. Artrópodos visitantes de las flores

*Recolecta 2017.* Se registró un total de 329 artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizzans*, 126 en el sitio 1MMX, 63 en 2MSB, 81 en 3TMX y 59 en 4TSB. Se identificaron 106 morfoespecies, pertenecientes a 4 órdenes, Hymenoptera (N=259), Diptera (N=40), Coleoptera (N=23), Thysanoptera (N=1) y clase Araneae (N=7).

El diagrama de Venn indicó que, de las 106 morfoespecies encontradas, los sitios 3TMX y 4TSB que se encuentran en la reserva de Tehuacán-Cuicatlán son los que mayor número de morfoespecies comparten (8 morfoespecies), seguido de los sitios 1MMX y el 2MSB que se encuentran en la reserva de Metztlán (7 morfoespecies). El sitio 3TMX tiene la mayor cantidad de morfoespecies únicas. La morfoespecie 1 identificada como *Apis mellifera*, es la única que compartieron los cuatro sitios en esta recolecta (Figura 9).



**Figura 9.** Diagrama de Venn de las morfoespecies de artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizzans* muestreadas en el 2017 compartidas en los cuatro sitios. Elipse verde sitio 1MMX (Matorral Xerófilo de Metztlán), morada 2MSB (Selva Baja de Metztlán), azul 3TMX (Matorral Xerófilo de Tehuacán) y amarilla 4TSB (Selva Baja de Tehuacán).

Las morfoespecies fueron identificadas hasta el nivel de familia. Del orden Hymenoptera se identificaron nueve familias: Anthophoridae, Apidae, Chalcididae, Formicidae, Halictidae, Ichneumonidae, Pseudomyrmicinae, Sphecidae, Vespidae; del

orden Diptera cinco: Apioceridae, Dolichopodidae, Muscidae, Pipunculidae y Syrphidae; y del orden Coleoptera dos: Chrysomelidae y Scarabaeidae; de Thysanoptera: Thripidae y de la clase Araneae 2: Salticidae y Thomisidae (Tabla 9). Se identificaron distintos gremios de artrópodos por su grupo funcional, el más representativo fue el de los polinizadores en los que se encuentran las familias Anthophoridae, Apidae, Halictidae y Vespidae del orden Hymenoptera; y la familia Syrphidae del orden Diptera. Entre los nectarívoros se identificaron las familias Formicidae y Halictidae del orden Hymenoptera. En los herbívoros se encontró a la familia Chrysomelidae del orden Coleoptera. En los depredadores se identificaron individuos de la familia de Sphecidae, Formicidae y Vespidae del orden Hymenoptera, que se alimentan principalmente de Chrysomelidae y Dolichopodidae que a su vez se alimentan de Thysanoptera; también, se registraron las familias Muscidae y Sphecidae del orden Diptera, las familias Salticidae y Thomisidae del orden Araneae. En el gremio de parasitoides de artrópodos se encontraron Pipunculidae perteneciente al orden Diptera e Ichneumonidae y Chalcididae del orden Hymenoptera (Tabla 6).

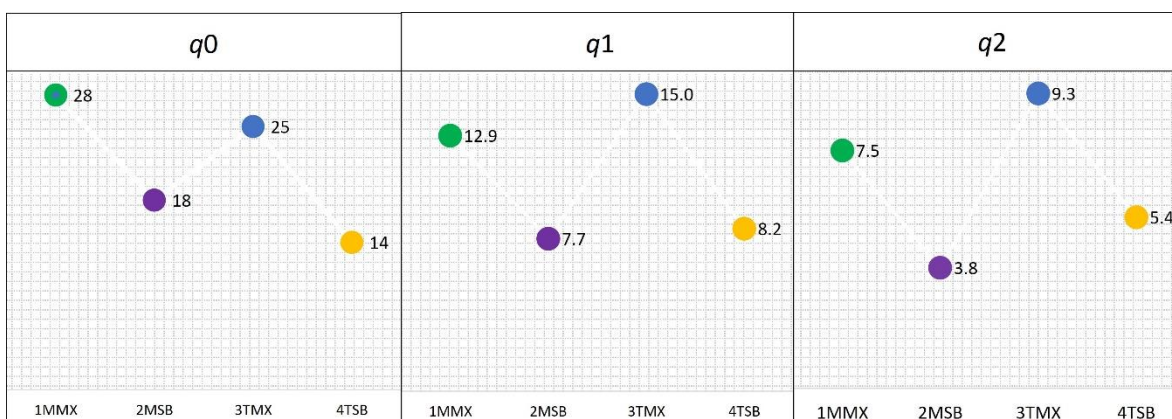
**Tabla 6.** Artrópodos visitantes florales de *M. geometrizzans* (clasificación taxonómica, grupo funcional y número de individuos) registrados en cada uno de los sitios (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán). Los grupos funcionales se identificaron de la siguiente manera: Polinizador (Plnzdr); Nectarívoro (Nctrv); Parásito de artrópodos (Prst artr); Depredador (Dprd); Herbívoro (Hrbv); Robador de néctar (Rbd nctr); Depredador, Nectarívoro (Dprd, Nctrv); Depredador, Parasitoide de artrópodos (Dprd, Prst artr); Depredador, Polinizador (Dprd, Plnzdr).

Sitio	Orden	Familia	Morfoespecie	Grupo funcional	Total
1MMX	Araneae	Salticidae	<i>Msp. 62., Msp. 59, Msp. 60</i>	Dprd	3
	Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Melolonthinae sp. 72</i>	Hrbv	1
		Chrysomelidae	<i>Msp. 2, Msp. 70, Msp. 71</i>	Hrbv	7
	Diptera	Pipunculidae	<i>Msp. 37, Msp.38</i>	Prst artr	6
		Syrphidae	<i>Msp. 44, Msp. 45, Msp. 57, Msp. 68, Msp. 73, Msp. 36, Msp. 65</i>	Plnzdr	17
	Hymenoptera	Anthophoridae	<i>Msp. 50</i>		3
			<i>Apis sp. 1</i>	Plnzdr	25
		Apidae	<i>Msp. 40, Msp. 41, Msp. 48, Msp. 51, Msp. 69, Msp. 99</i>		15
			<i>Msp. 14</i>	Rbd nctr	1
		Formicidae	<i>Camponotus sp. 32</i>		1
			<i>Brachymyrmex sp. 33</i>	Nctrv	3
			<i>Brachymyrmex sp. 76</i>		
			<i>Crematogaster sp. 30</i>		1
			<i>Pseudomyrmex sp. 4, P. sp. 66, P. sp. 74</i>	Dprd, Nctrv	5
			<i>Msp. 5, Msp. 6, Msp. 16, Msp. 39, Msp. 55, Msp. 46</i>	Plnzdr	17
	Ichneumonidae	<i>Msp. 47</i>	Prst artr	1	
	Sphecidae	<i>Msp. 53</i>	Dprd, Prst artr	2	
Vespidae	<i>Msp. 56, Msp. 67</i>	Plnzdr	16		

		<i>Msp.</i> 102	Rbd nctr	1	
	Thysanoptera	Thripidae <i>Msp.</i> 58	Nctrv	1	
	<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Grupo funcional</b>	
2MSB		Dolochopodidae	<i>Msp.</i> 43	Dprd	1
	Diptera	Pipunculidae	<i>Msp.</i> 38	Prst artr	2
		Syrphidae	<i>Msp.</i> 22, <i>Msp.</i> 23	Plnzdr	3
		Apidae	<i>Apis</i> sp. 1	Plnzdr	19
			<i>Msp.</i> 41, <i>Msp.</i> 79		13
		Chalcididae	<i>Msp.</i> 54	Prst artr	1
			<i>Msp.</i> 25, <i>M</i> sp. 93	Nctrv	2
	Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp. 32	Nctrv	3
			<i>Crematogaster</i> sp. 30	Dprd, Nctrv	1
			<i>Pseudomyrmex</i> sp. 42	Dprd, Nctrv	3
		Halictidae	<i>Msp.</i> 5, <i>Msp.</i> 16, <i>Msp.</i> 77	Plnzdr	7
		Ichneumonidae	<i>Msp.</i> 78	Prst artr	1
		Vespidae	<i>Msp.</i> 64	Rbd nctr	7
	<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Grupo funcional</b>	
3TMX	Araneae	Thomisidae	<i>Msp.</i> 71	Dprd	1
	Coleoptera	Chysomelidae	<i>Msp.</i> 2, <i>Msp.</i> 95, <i>Msp.</i> 12, <i>Msp.</i> 20, <i>Msp.</i> 21	Hrbv	7
		Apioceridae	<i>Msp.</i> 18		1
	Diptera	Muscidae	<i>Msp.</i> 80, <i>Msp.</i> 8, <i>Msp.</i> 9	Dprd	3
		Pipunculidae	<i>Msp.</i> 37, <i>Msp.</i> 17, <i>Msp.</i> 19	Prst artr	3
		Apidae	<i>Msp.</i> 81	Plnzdr	1
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis</i> sp. 1	Plnzdr	15
		Apidae	<i>Msp.</i> 7, <i>Msp.</i> 81	Plnzdr	4
	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp. 32, <i>C.</i> sp. 94, <i>C.</i> sp. 97	Nctrv	9	

		<i>Msp. 25</i>	Nctrv	2	
		<i>Msp. 15, Msp. 24, Msp. 29</i>	Dprd, Nctrv	7	
		<i>Pseudomyrmex sp. 27</i>	Dprd, Nctrv	2	
		<i>P. sp. 26, P. sp. 31</i>	Dprd, Nctrv	4	
		<i>Msp. 28, Msp. 98</i>	Nctrv	2	
	Halictidae	<i>Msp. 5, Msp. 6</i>	Plnzdr	6	
	Vespidae	<i>Msp. 34, Msp. 35, Msp. 96, Msp. 83</i>	Dprd, Plnzdr	14	
Orden	Familia	Morfoespecie	Grupo funcional	Total	
Araneae	Salticidae	<i>Msp.88</i>	Dprd	1	
Coleoptera	Chysomelidae	<i>Msp.2, Msp.92</i>	Hrbv	7	
Diptera	Pipunculidae	<i>Msp.37, Msp.4</i>	Prst artr	2	
	Muscidae	<i>Msp.87, Msp.8, Msp.9, Msp.11</i>	Dprd	4	
4TSB		<i>Msp.7</i>	Plnzdr	2	
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis sp.1</i>	Plnzdr	7
			<i>Msp. 89, Msp. 82, Msp. 85, Msp. 100</i>	Plnzdr	15
		<i>Msp. 25, Msp. 101</i>	Nctrv	5	
		Formicidae	<i>Msp. 75, Msp. 84</i>	Dprd, Nctrv	3
			<i>Pseudomyrmex sp. 10, P. sp. 86</i>	Dprd, Nctrv	6
		Halictidae	<i>Msp. 5</i>	Plnzdr	2
		Vespidae	<i>Msp. 34, Msp. 35, Msp. 90, Msp. 91, Msp. 89</i>	Dprd, Plnzdr	6

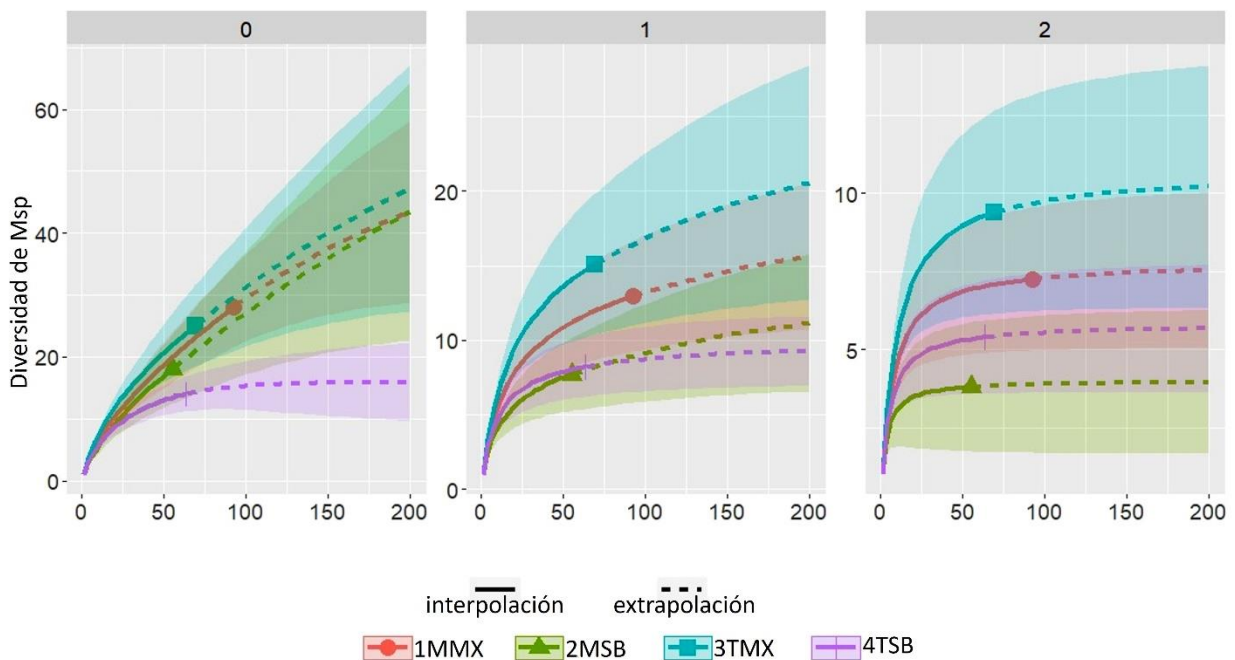
Las unidades de número efectivo de morfoespecies según la serie de Hill ( ${}^qD$ ) con los 329 individuos muestreados de la colecta 2017, indicaron que los sitios con la mayor riqueza específica observada ( ${}^0D$  diversidad de orden  $q = 0$ ) fueron los que se encuentran en el tipo de vegetación matorral xerófilo (1MMX=28 y 3TMX=25), los sitios que se encuentran en las selvas bajas obtuvieron los valores más bajos de riqueza específica (2MSB=18 y 4TSB=14). Con respecto a los valores de  $q1$  los sitios con mayor número de morfoespecies comunes son los sitios que se encuentran en los matorrales (1MMX=12.9 y 3TMX=15). Por otro lado, las selvas presentan los valores más bajos de morfoespecies comunes (2MSB=7.7 y 4TSB). Por último,  $q2$  también muestra una tendencia similar con respecto a los tipos de vegetación, indicando que los sitios con mayor número efectivo de morfoespecies muy abundantes son los matorrales (1MMX=7.5 y 3TMX=9.3) y las selvas presentan los valores más bajos (2MSB=3.8 y 4TSB=5.4) (Figura 10).



**Figura 10.** Índices de riqueza y diversidad verdadera ( ${}^0D$ ) de las comunidades de artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizzans* en la recolecta 2017. Diversidad de orden  $q = 0$  riqueza de morfoespecies,  $q = 1$  número de morfoespecies igualmente frecuentes o comunes y  $q = 2$  número de morfoespecies muy abundantes, en los cuatro sitios. 1MMX = Matorral Xerófilo de Metztitlán. 2MSB = Selva Baja de Metztitlán, 3TMX= Matorral Xerófilo de Tehuacán, 4TSB = Selva Baja de Tehuacán.

Las curvas de interpolación y extrapolación de la riqueza y diversidad de artrópodos que visitan las flores en el orden  $q=0$  ( ${}^0D$ ) mostraron que los sitios 1MMX, 2MSB y 3TMX no son significativamente diferentes ya que la parte observada o interpolada (línea continua) y en la parte extrapolada después del punto de observación (líneas punteadas) estos sitios están sobrelapados. Por otro lado, la curva de interpolación y extrapolación el sitio 4TSB no se sobrepone con los otros sitios lo que nos indica que la riqueza encontrada en este sitio

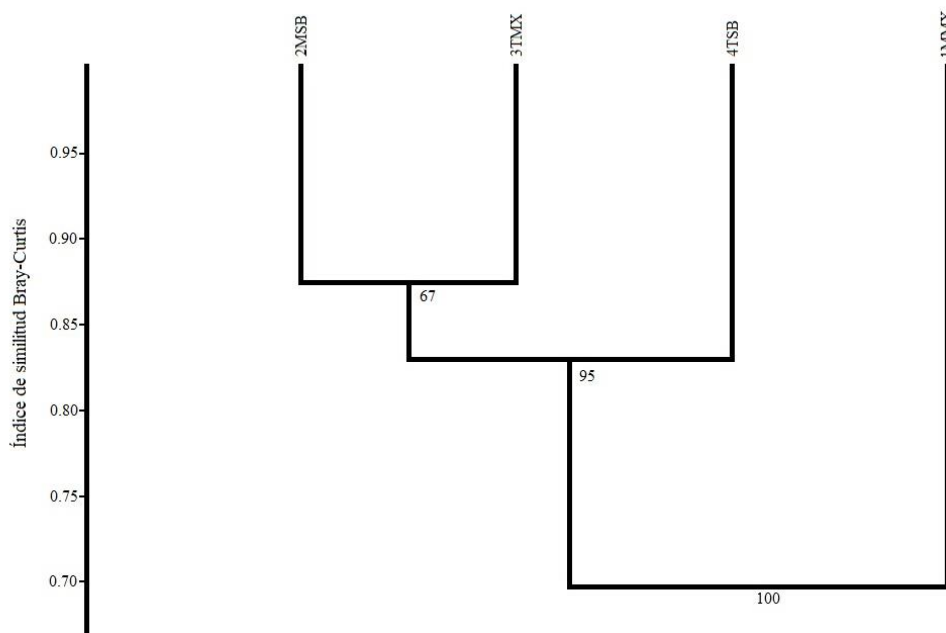
es significativamente diferente a los otros. Las curvas de la diversidad  ${}^1D$  (diversidad de orden  $q = 1$ ) y  ${}^2D$  (diversidad de orden  $q = 2$ ) revelaron una tendencia por el tipo de vegetación en el que se encuentran. Existe mayor cantidad de morfoespecies frecuentes o comunes ( $q = 1$ ) en los matorrales xerófilos (1MMX y 3TMX), que en las selvas bajas (2MSB y 4TSB) además en estas no hay diferencias significativas ya que las curvas están sobrelapadas. En el caso del número de morfoespecies muy abundantes ( $q = 2$ ) nuevamente los matorrales presentaron los valores más altos a diferencia de las selvas. Los sitios que no se sobrelapan son el 2TSB y 3TMX, por lo que presenta diferencias significativas en  $q = 2$ . Los intervalos superior e inferior de las curvas tienen un 95% de intervalo de confianza (Figura 11).



**Figura 11.** Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans* en cuatro sitios (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán) colectados en 2017. Las líneas continuas indican el área de interpolación para cada una de las poblaciones, el símbolo marca la diversidad observada y las líneas punteadas indican el área de extrapolación. El área sombreada en cada curva de los cuatro sitios representa el intervalo inferior y superior con un 95% de confianza. El gráfico indicado con 0 es  ${}^0D$ : riqueza de morfoespecies, el 1 es  ${}^1D$ : número de morfoespecies igualmente frecuentes y 2 es  ${}^2D$ : número de morfoespecies muy abundantes.

El análisis de agrupamiento con las morfoespecies de artrópodos para la recolecta 2017 indicó que la composición no depende del tipo de vegetación ni de la separación

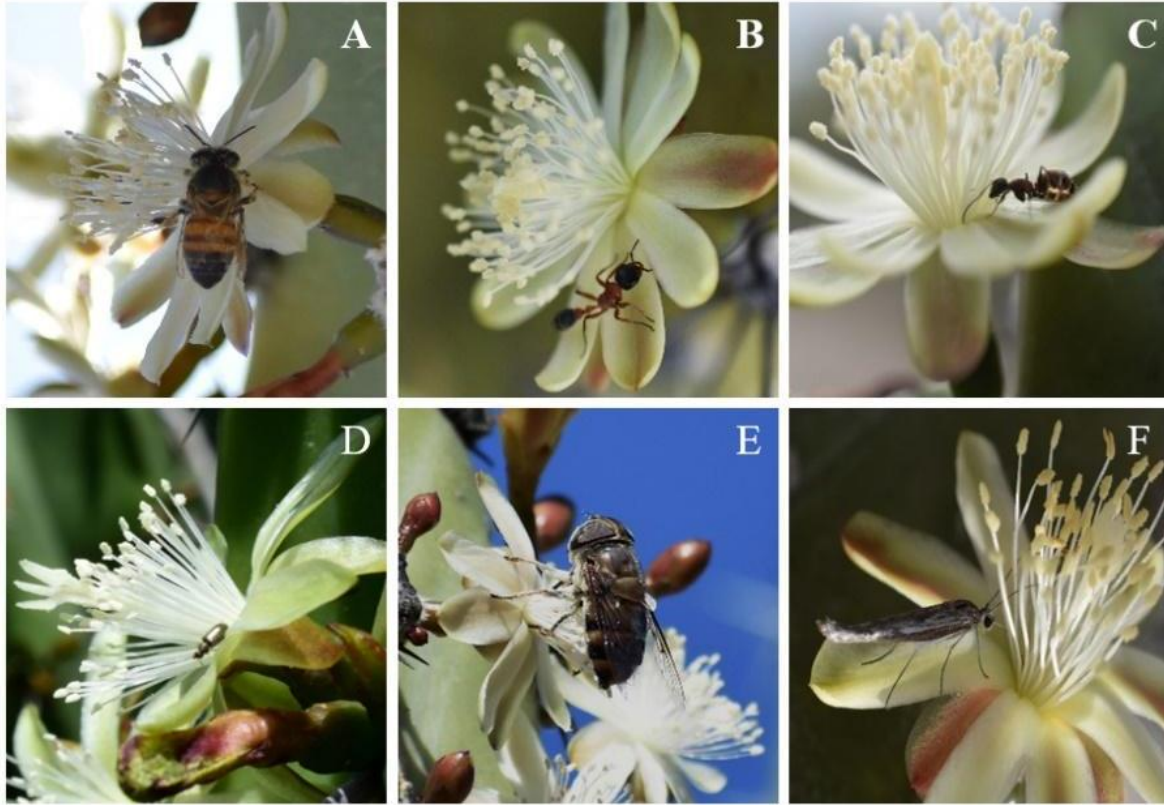
geográfica. Este análisis separó al sitio 1MMX del resto (correlación cofenética de 0.85), el cual se caracterizó por ser el más perturbado y presentar mayor abundancia de artrópodos. Agrupo al resto de los sitios, el matorral de Tehuacán (3TMX) y la selva de Metztlán (2MSB) fueron los que quedaron más cercanos (Figura 12).



**Figura 12.** Dendrograma de las comunidades de artrópodos visitantes de flores de *M. geometrizans* en los cuatro sitios de estudio en la recolecta 2017. Resultado de un análisis de clasificación jerárquica con el método UPGMA basado en la similitud de Bray-Curtis entre (correlación cofenética de 0.85). Se indica el valor de soporte de cada rama.

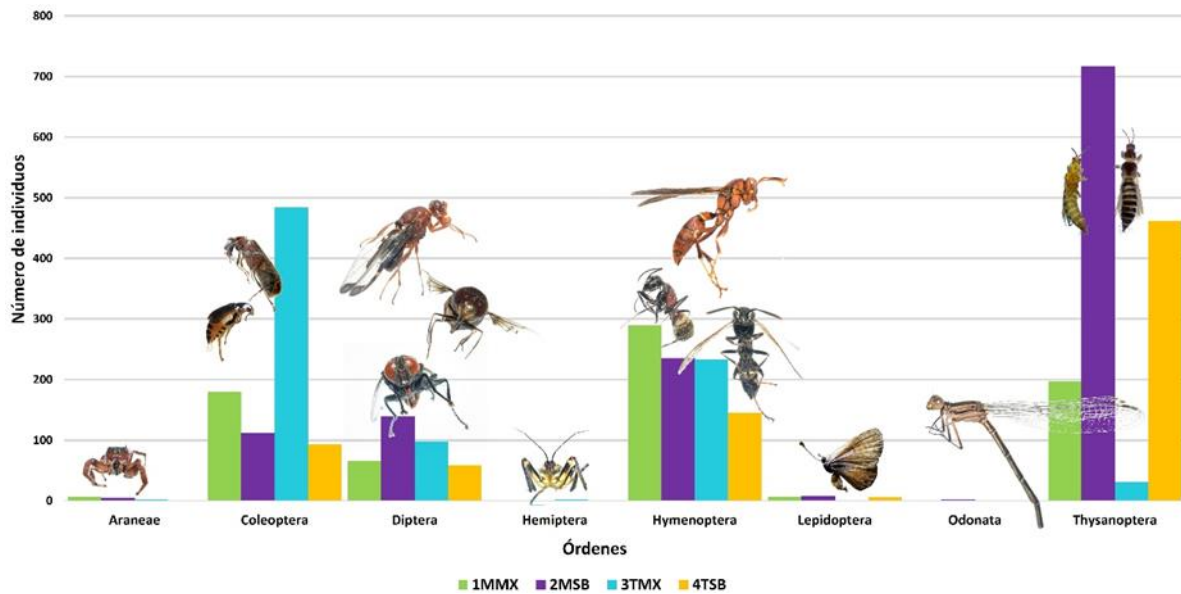
**Recolecta 2018.** Se recolectaron en total 3580 individuos de artrópodos en las flores de *M. geometrizans*, 748 en el sitio 1MMX, 1216 en 2MSB, 851 en 3TMX y 765 en 4TSB. Esta colecta fue más de 1000 veces mayor por el esfuerzo de muestreo, ya que se recolectaron los artrópodos que se encontraban dentro de las flores. Se identificaron 184 morfoespecies que pertenecen a 7 órdenes, Coleoptera (N=869), Diptera (N=362), Hemiptera (N=3), Hymenoptera (N=903), Lepidoptera (N=22), Odonata (N=2), Thysanoptera (N=1406) y la clase Araneae (N=13), algunos ejemplos de los visitantes florales encontrados en este estudio se muestran en la Figura 13. Thysanoptera fue el de mayor abundancia, seguido por Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Araneae, Hemiptera y Odonata.





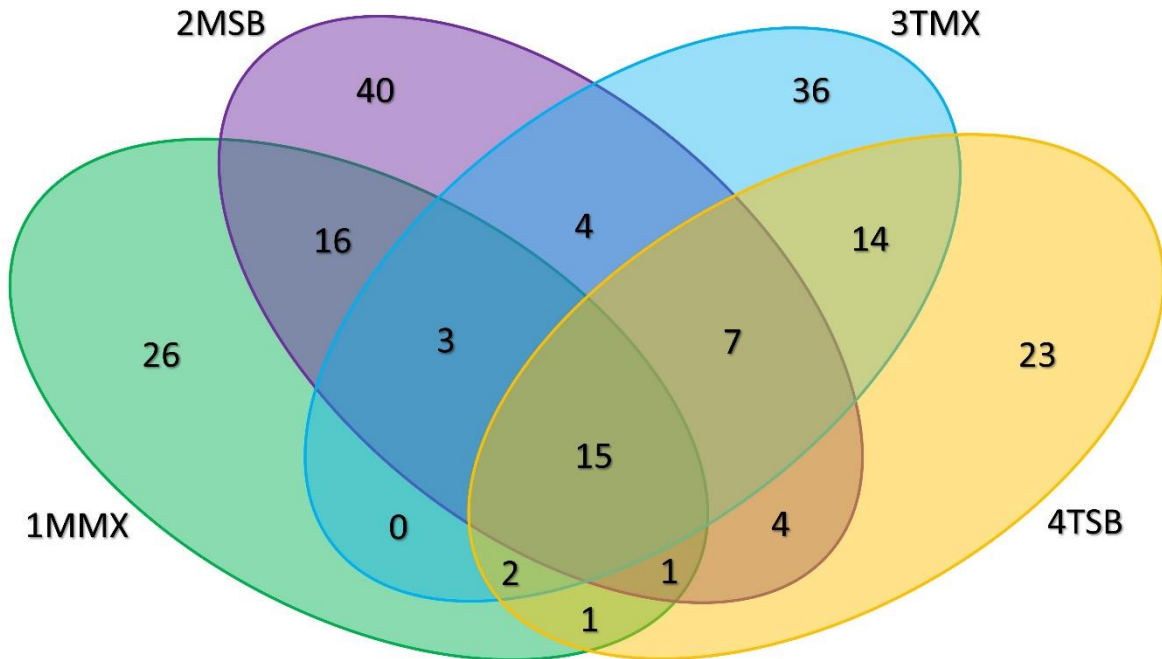
**Figura 13.** Imágenes tomadas *in situ* en las flores de *M. geometrizzans*. A) Morfoespecie 1 (Hymenoptera), B) Morfoespecie 20 (Hymenoptera), C) Morfoespecie 28 (Hymenoptera), D) Morfoespecie 83 (Coleoptera), E) Morfoespecie 107 (Diptera), F) Morfoespecie 133 (Lepidoptera) (Fotos Islas-Barrios).

El orden donde se registró mayor número de morfoespecies fué Hymenoptera con 76, seguido por Diptera con 54, Coleoptera con 16, Lepidoptera con 12, la clase Araneae con 8, Thysanoptera con 5 y Hemiptera con 3. En la Figura 14 se muestra la abundancia de los órdenes agrupados por sitio. Thysanoptera fue más abundante en los sitios de selva baja caducifolia mientras que Coleoptera lo fue en los sitios de matorral xerófilo. Hymenoptera fue más abundante en los sitios de Metztiltán, mientras que Diptera lo fue en el sitio 2MSB (Figura 14).



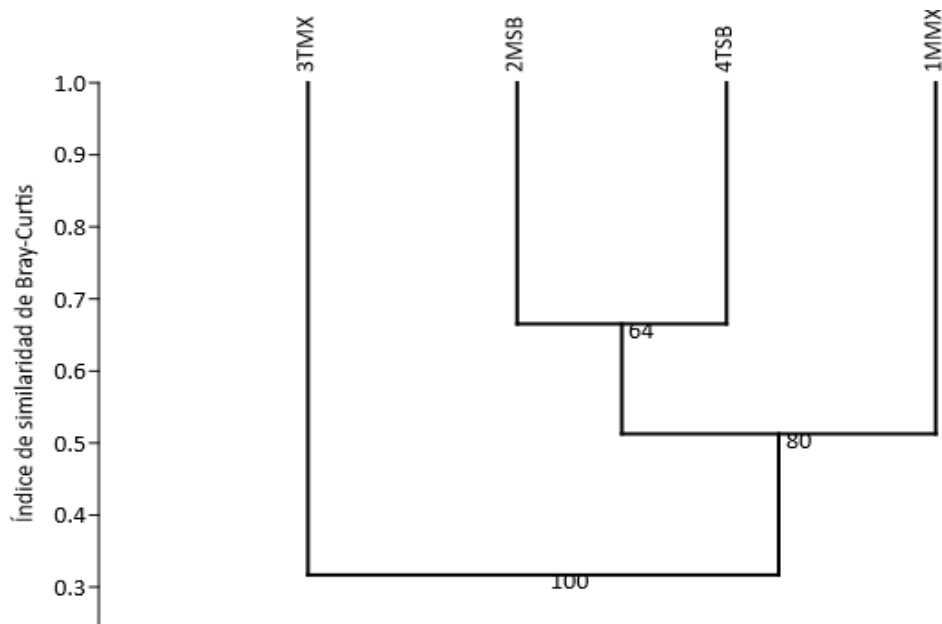
**Figura 14.** Abundancia de los órdenes en cada uno de los sitios. 1MMX = Matorral Xerófilo de Metztlán, 2MSB = Selva Baja de Metztlán, 3TMX= Matorral Xerófilo de Tehuacán, 4TSB = Selva Baja de Tehuacán (Imágenes Hernández-Munguía).

El diagrama de Venn para agrupar las morfoespecies en los cuatro sitios estudiados indicó que, de las 184 morfoespecies, 15 son comunes a todos los sitios; 16 se comparten en los sitios de Metztlán (1MMX y 2MSB), seguidos por los sitios 3TMX y 4TSB que se encuentran en la reserva de Tehuacán-Cuicatlán (14 morfoespecies). El sitio 2MSB tiene la mayor cantidad de morfoespecies únicas. Los matorrales son los únicos sitios que no comparten ninguna morfoespecie y las selvas comparten cuatro (Figura 15).



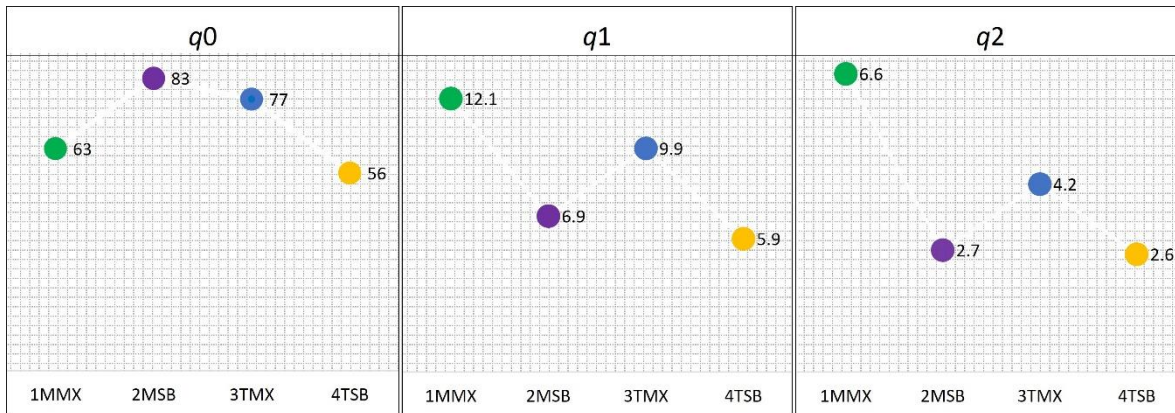
**Figura 15.** Diagrama de Venn de las morfoespecies de artrópodos que visitan las flores de *M. geometriza* muestreadas en el 2018 compartidas en los cuatro sitios. Elipse verde sitio 1MMX (Matorral Xerófilo de Metztlán), morada 2MSB (Selva Baja de Metztlán), azul 3TMX (Matorral Xerófilo de Tehuacán) y amarilla 4TSB (Selva Baja de Tehuacán).

El análisis de agrupamiento de las comunidades de artrópodos para la recolecta 2018 indicó que la composición no depende de la separación geográfica sino del tipo de vegetación. Este análisis separó al sitio 3TMX del resto (correlación cofenética de 0.96), el cual se encuentra en la reserva menos perturbada y presentó la menor abundancia de artrópodos (Figura 16).



**Figura 16.** Dendrograma de las comunidades de artrópodos visitantes de flores de *M. geometrizans* en los cuatro sitios de estudio en la recolecta 2018. Resultado de un análisis de clasificación jerárquica con el método UPGMA basado en la similitud de Bray-Curtis entre (correlación cofenética de 0.85). Se indica el valor de soporte de cada rama

**Diversidad y riqueza.** La estimación de la diversidad se realizó con los 3580 individuos de las 184 morfoespecies en los cuatro sitios estudiados. La riqueza específica observada  $q_0$  indicó que el sitio con el valor más alto fue la selva baja de Metztitlán (2MSB = 83), seguido por el matorral xerófilo de Tehuacán (3TMX = 77), el matorral xerófilo de Metztitlán (1MMX = 63) y por último la selva baja de Tehuacán presentó el valor más bajo (4TSB = 56). Con respecto a los valores de  $q_1$  los sitios con el mismo tipo de vegetación presenta una tendencia similar en la mayor cantidad de morfoespecies comunes ya que los matorrales xerófilos se registraron los valores más altos (1MMX = 12.1 y 3MX = 9.9), en contraste con las selvas bajas que tuvieron la menor cantidad de especies comunes (2MSB = 6.9 y 4TSM = 5.9). Por otro lado, los valores de  $q_2$  también muestran una tendencia con respecto al tipo de vegetación, los matorrales xerófilos presentaron la mayor cantidad de morfoespecies muy abundantes (1MMX = 6.6 y 3TMX = 4.2), particularmente el matorral de Metztitlán tiene un valor casi tres veces mayor que el sitio con el valor más bajo. Las selvas bajas presentaron valores similares 2MSB con 2.7 y 4TSB con 2.6 (Figura 17).

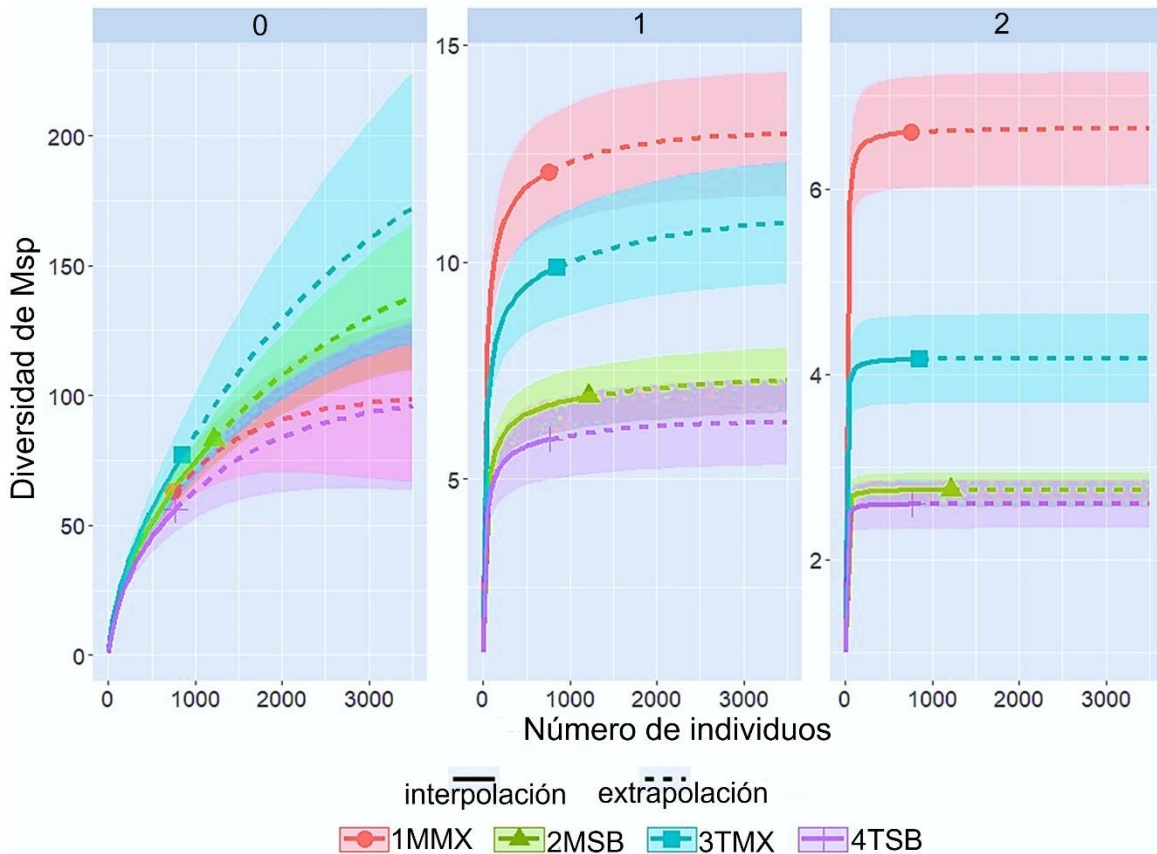


**Figura 17.** Índices de riqueza y diversidad verdadera ( ${}^0D$ ) de las comunidades de artrópodos que vistieron las flores de *M. geometrizarans* en la recolecta 2018. Diversidad de orden  $q = 0$  riqueza de morfoespecies,  $q = 1$  número de morfoespecies igualmente frecuentes o comunes y  $q = 2$  número de morfoespecies muy abundantes, en los cuatro sitios. 1MMX = Matorral Xerófilo de Metztlán. 2MSB = Selva Baja de Metztlán, 3TMX= Matorral Xerófilo de Tehuacán, 4TSB = Selva Baja de Tehuacán.

Las curvas de interpolación y extrapolación indican que, de la riqueza y diversidad de artrópodos en el orden  $q = 0$  ( ${}^0D$ ) no hay diferencias entre los sitios de la Reserva de la Biósfera de Metztlán (1MMX y 2MSB) ya que en la interpolación se encuentran totalmente sobrepuestas. A diferencia de los sitios que se encuentran en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán (3TMX y 4TSB), los intervalos superior e inferior con un 95% de confianza muestra un solapamiento mínimo, los intervalos se encuentran separados casi en su totalidad. Sin embargo, los sitios 1MMX y 4TSB si muestran una estructura similar de la misma forma que 3TMX y 2MSB, que se encuentran en diferentes reservas y tipo de vegetación (Figura 18).

La gráfica de  ${}^1D$  (diversidad de orden  $q = 1$ ) indica que existen diferencias significativas en el número de morfoespecies igualmente frecuentes o comunes entre tipos de vegetación. Las curvas de interpolación y extrapolación muestran que los matorrales (1MMX y 3TMX) muestran solapamiento y son significativamente distintos a las selvas. Por otro lado, las selvas (2MSB y 4TSB) se encuentran solapadas y tienen los valores más bajos de  $q = 1$  (Figura 18). La gráfica de  ${}^2D$  (diversidad de orden  $q = 2$ ) indica que el número efectivo de morfoespecies muy abundantes en las selvas bajas estudiadas (2MSB y 4TSB) no muestran diferencias significativas entre ellas ya que se encuentran solapadas, sugiriendo que la estructura de la comunidad entre estos sitios es similar. Por otro lado, los

sitios de los matorrales xerófilos (1MMX y 3TMX) para  $q = 2$  muestran diferencias significativas. Las comunidades de los sitios de matorrales xerófilos muestran diferencias significativas entre ellos. El sitio 1MMX es el que presenta una comunidad más diferenciada con los valores más elevados, seguido por el 3TMX. (Figura 18).



**Figura 18.** Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizzans* en cuatro sitios (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán) recolectados en 2018. Las líneas continuas indican el área de interpolación para cada una de las poblaciones, el símbolo marca la diversidad observada y las líneas punteadas indican el área de extrapolación. El área sombreada en cada curva de los cuatro sitios representa el intervalo inferior y superior con un 95% de confianza. El gráfico indicado con 0 es OD: riqueza de morfoespecies, el 1 es 1D: número de morfoespecies igualmente frecuentes y 2 es 2D: número de morfoespecies muy abundantes.

### 3.4. Diversidad y estructura genética de *Myrtillocactus geometrizzans*

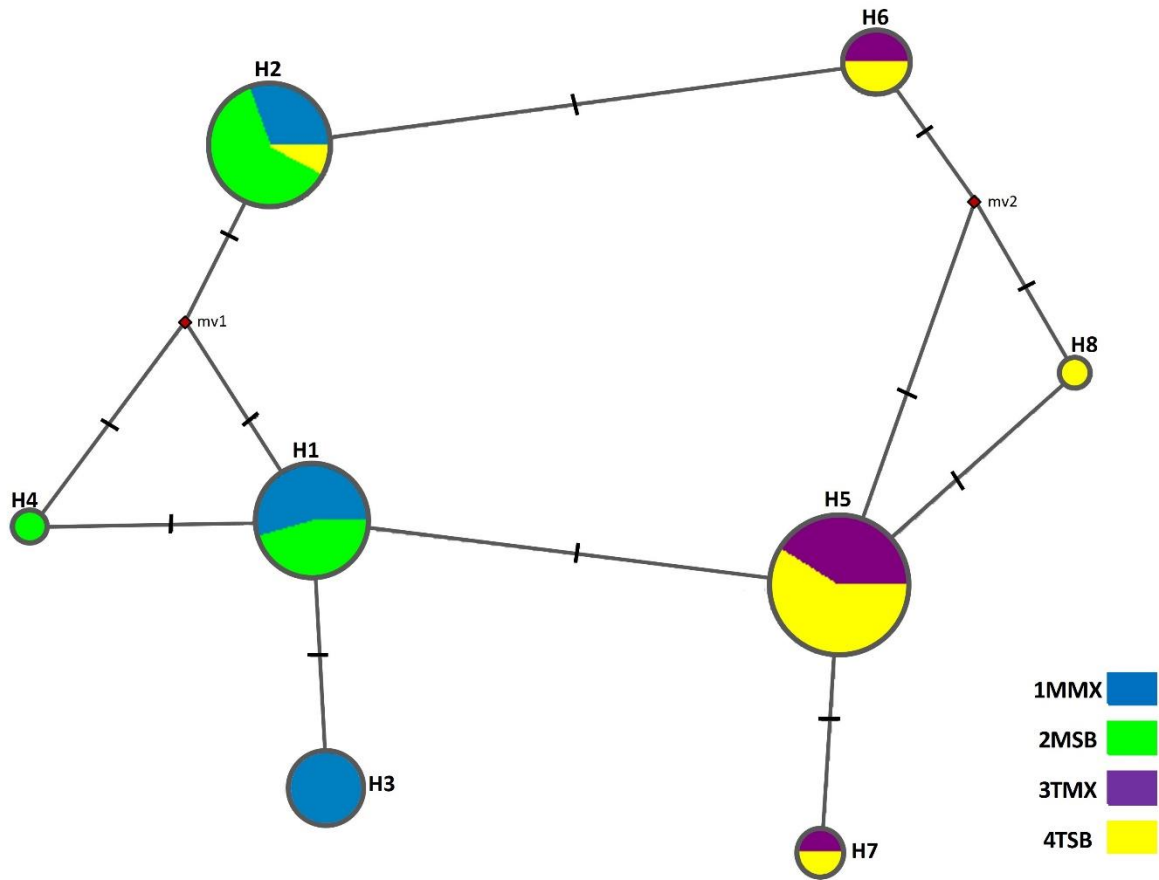
Se obtuvieron secuencias de ADN de cloroplasto del gen *petB* intrón D4 de los cuatro sitios. Se amplificaron 15 individuos del sitio 1MMX, 14 de 2MSB, 10 de 3TMX y 15 de 4TSB. La longitud de las secuencias analizadas fue de 488 pb. Se encontraron ocho haplotipos, cinco de ellos son compartidos entre sitios y tres son únicos. Los sitios 1MMX y 2MSB comparten

dos haplotipos y uno con 4TSB. Los sitios 3TMX y 4TSB comparten tres. Mientras que los sitios 1MMX, 2MSB y 4TSB tienen haplotipos únicos (Tabla 7).

**Tabla 7.** Número de Individuos agrupados para cada haplotipo de *M. geometrizans* con el marcador molecular *petB* del gen de cloroplasto en los sitios 1MMX y 2MSB ubicados en la Reserva de la Biósfera de Metztitlán y 3TMX y 4TSB en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán.

	Haplotipo 1	Haplotipo 2	Haplotipo 3	Haplotipo 4	Haplotipo 5	Haplotipo 6	Haplotipo 7	Haplotipo 8
<b>1MMX</b>	6	4	5					
<b>2MSB</b>	5	8		1				
<b>3TMX</b>					7	2	1	
<b>4TSB</b>		1			10	2	1	1

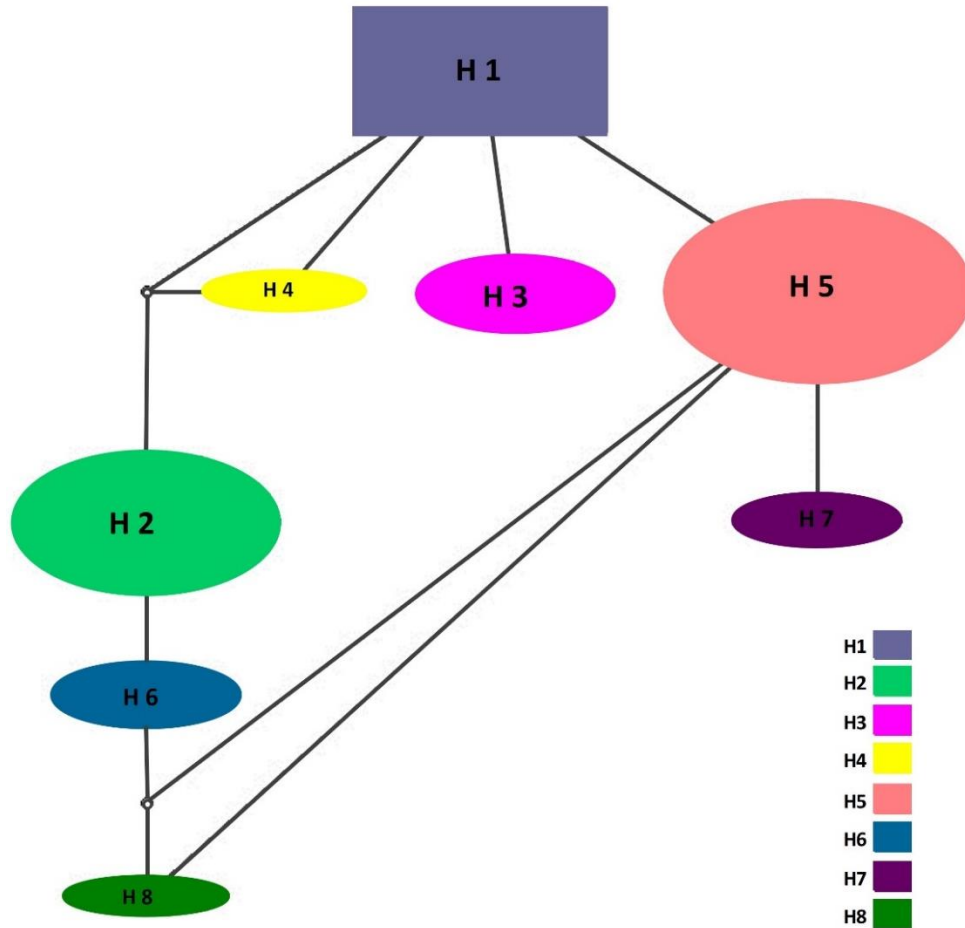
La red de haplotipos de *M. geometrizans* generada en los programas Network y TCS agrupan a los individuos por la reserva de procedencia. En la red generada con el programa Network, muestra que los sitios de la Reserva de Metztitlán comparten los haplotipos H1, H3 y H4 y solo H2 con la Reserva de Tehuacán. En el caso de H5, H6, H7 y H8, solo se encuentran en la Reserva de Tehuacán. Se encontró un paso mutacional (líneas diagonales) entre haplotipos. Se identificaron haplotipos no encontrados (rombos rojos), uno entre los haplotipos H1, H2 y H4 y otro entre los haplotipos H5, H6 y H8 (Figura 19).



**Figura 19.** Red de haplotipos de *M. geometrizans* obtenida con el programa Network a partir de secuencias del intrón *petB* en los cuatro sitios 1MMX (azul), 2MSB (verde), 3TMX (morado) y 4TSB (amarillo). El tamaño de los círculos corresponde a la frecuencia haplotípica, el color indica el color del sitio al que pertenecen los individuos que presentan el haplotipo, los rombos rojos son haplotipos hipotéticos y las líneas entre los haplotipos los pasos mutacionales.

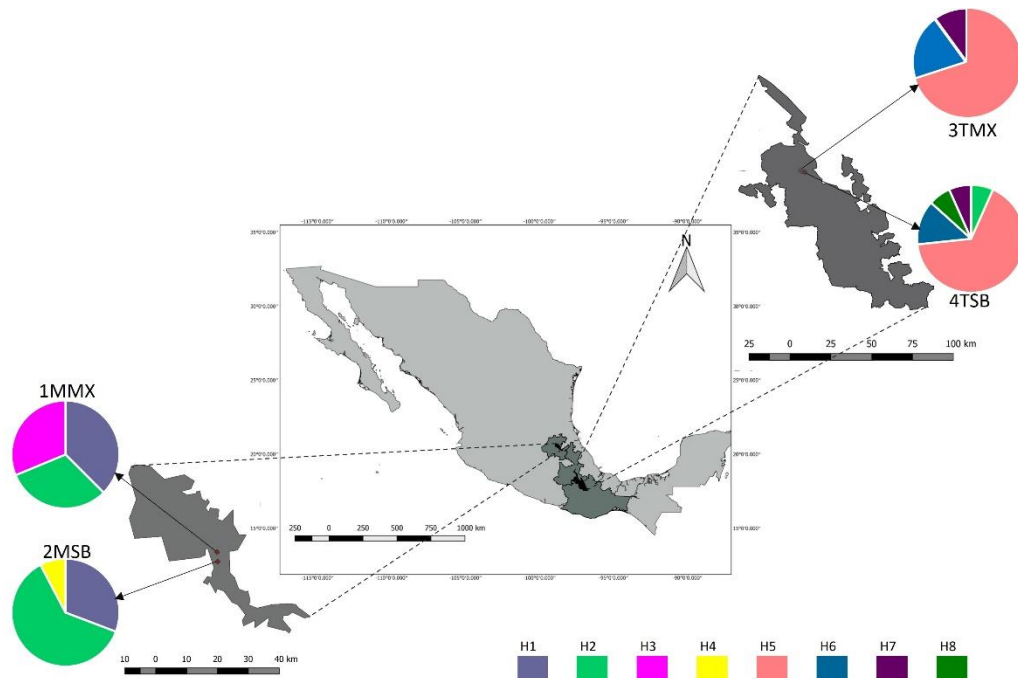
La red generada con el programa TCS indica el mismo patrón de relación entre haplotipos y que el haplotipo 1 (H1) podría ser el ancestral, identificándose con un rectángulo (Figura 20).





**Figura 20.** Red de haplotipos de *M. geometrizans* en los cuatro sitios estudiados, obtenida con el programa TCS a partir de secuencias del intrón *petB*. El tamaño de las figuras geométricas corresponde a la frecuencia haplotípica. El rectángulo representa el que podría ser un haplotipo ancestral.

Las dos redes muestran que los haplotipos de *M. geometrizans* encontrados en la reserva de Metztlán (sitios 1MMX y 2MSB), se comparten H1, H2, H3 y H4. En esta reserva el haplotipo que se encuentra en mayor cantidad es el H2 en 30 individuos. En la reserva de Tehuacán-Cuicatlán los sitios 3TMX y 4TSB comparten los haplotipos H5, H6, H7 y H8. El haplotipo único que se encontró en mayor proporción fue el H5 en 24 individuos. El H2 es el único haplotipo que tiene un individuo de la otra reserva (Figura 21).



**Figura 21.** Mapa de distribución de haplotipos de *M. geometrizarans* obtenidos con el intrón *petB*. En la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán se encuentran los sitios 1MMX (matorral xerófilo) y 2MSB (selva baja caducifolia) y Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán donde se encuentran los sitios 3TMX (matorral xerófilo) y 4TSB (selva baja caducifolia). H1 lila, H2 verde agua, H3 rosa, H4 amarillo, H5 rosa claro, H6 azul, H7 morado, H8 verde.

Los resultados de diversidad genética general expresada en porcentaje fueron: diversidad haplotípica ( $Hd$ ) 63.3% y diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) 0.241%. La diversidad genética entre sitios indicó que el sitio 1MMX tuvo una mayor  $Hd$  con 70.50%, los sitios 2MSB, 3TMX y 4TSB presentaron valores intermedios de  $Hd$  que van desde 51.10% hasta 58.20% (Tabla 8). Con respecto a  $\pi$  los sitios de la Reserva de la Biósfera de Metztitlán 1MMX y 2MSB tienen valores similares de 0.26% y 0.27% respectivamente; en el caso de los sitios de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán, ambos tienen el mismo valor de 0.19% (Tabla 8).

**Tabla 8.** Estimadores de diversidad genética total de *M. geometrizarans* en los sitios 1MMX (matorral xerófilo) y 2MSB (selva baja caducifolia) ubicados en Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán y sitios 3TMX (matorral xerófilo) y 4TSB (selva baja caducifolia), en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, obtenidas intrón *petB*. N número de individuos,  $h$  = número de haplotipos,  $Hd$  = Diversidad haplotípica,  $\pi$  = Diversidad nucleotídica. Los valores más altos se marcaron en negritas.

	<b>N</b>	<b><math>h</math></b>	<b><math>Hd</math></b>	<b><math>\pi</math></b>
1MMX	15	3	<b>70.50%</b>	<b>0.26%</b>
2MSB	14	3	58.20%	<b>0.27%</b>
3TMX	10	3	51.10%	0.19%
4TSB	15	4	54.30%	0.19%

El análisis de varianza molecular (AMOVA) en el programa Arlequín no indicó una diferenciación genética entre poblaciones ( $F_{st} = 0.103$ ,  $p < 0.05$ ). Expresado en porcentaje, las poblaciones tienen un 10.3% de diferenciación entre sitios por lo que no están estructuradas, aun cuando los sitios se encuentren en distintas reservas. Dentro de las poblaciones se concentra la mayor diversidad con un 86.69% de la variación. El análisis de las  $F_{st}$  pareadas indicó que los sitios 3TMX y 4TSB no tienen diferenciación genética ya que tienen el valor de 0 en, sin embargo, no tuvo diferencias significativas ( $p = 1$ ). Los sitios que mostraron el valor más alto, con 16% de diferenciación genética fueron los 1MMX y 2MSB ( $F_{st} = 0.164$ ,  $p < 0.05$ ) aun cuando se encuentran en la misma Reserva de la Biósfera.

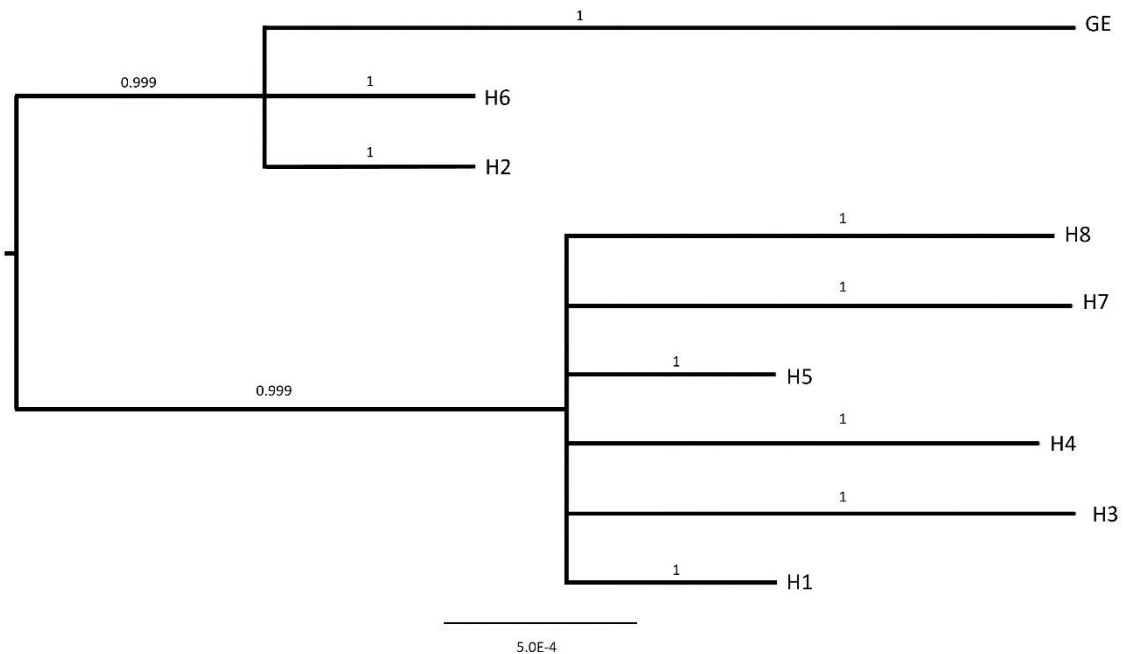
Los resultados de la divergencia evolutiva mostraron la misma tendencia que con  $F_{st}$  pareadas. Los sitios 1MMX y 2MSB que se encuentran en la reserva de la Reserva de la Biosfera de Metztitlán muestran la mayor diferenciación genética, mientras que 3TMX y 4TSB que se encuentran en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán son los más parecidos (Tabla 7).

**Tabla 9.** Estimadores del porcentaje de distancias genéticas, obtenida con P distancia y valores de  $F_{st}$  (\* =  $p < 0.05$ ) expresados en porcentaje. Sitios 1MMX (matorral xerófilo) y 2MSB (selva baja caducifolia) ubicados en Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán y sitios 3TMX (matorral xerófilo) y 4TSB (selva baja caducifolia), en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, obtenidas intrón *petB*. En la parte superior se encuentran los valores de  $F_{st}$  y en la parte inferior las distancias genéticas. Las letras negritas indican los valores más bajos y altos.

	1MMX	2MSB	3TMX	4TSB
1MMX	0	16%*	2.8%	<b>4.2%</b>
2MSB	<b>29%</b>	0	1.8%*	1.7%*
3TMX	23%	25%	0	<b>0</b>
4TSB	24%	25%	<b>17%</b>	0

Del análisis de inferencia bayesiana resultaron dos haplogrupos. Uno de ellos agrupó a los haplotipos H2 que se encuentra en individuos de la Reserva de Biósfera de Metztitlán y en un individuo del sitio 4TMX que se encuentra en la Reserva de Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán y el haplotipo H6 que se encuentra solo en individuos de la Reserva de Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán; este mismo haplogrupo se encuentra el grupo externo (GE) *Stenocereus thurberi*. El otro haplogrupo está formado de los haplotipos H1, H3, H4, que se encuentran solo en individuos de la Reserva de la Biósfera de Metztitlán y los haplotipos

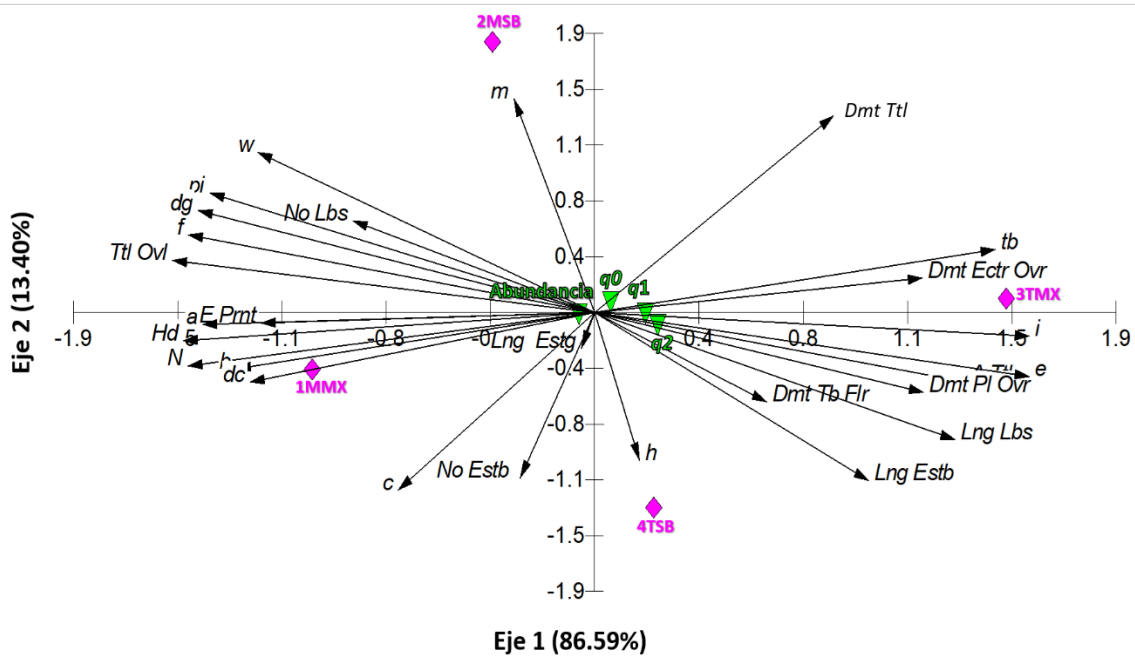
H5, H7 y H8 que se encuentra solo en individuos de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (Figura 22).



**Figura 22.** Análisis de inferencia bayesiana con haplotipos de *M. geometrizzans* de secuencias del intrón *petB* usando como grupo externo (GE) *Stenocereus thurberi*, obtenido en el programa MrBayes.

**Análisis de correlación.** Los resultados del ACC con los índices de diversidad (Números de Hill) en los cuatro sitios de la colecta 2017  $q = 0$  (riqueza de morfoespecies),  $q = 1$  (número de morfoespecies igualmente frecuentes) y  $q = 2$  (número de morfoespecies muy abundantes) respecto a la diversidad genética de los garambullos, 13 atributos florales y 13 parámetros de disturbio antrópico explicó un 99.99% de la correlación. El eje 1 explica un 86.59 % y el eje 2 el 13.40 % de la variación, a una escala de 1.62 para mejor visualización de los puntos. Los sitios de la Reserva de la Biosfera de Metztlán (1MMX y 2MSB) están más relacionados con los eventos de perturbación antropogénica local, la producción de atributos florales, diversidad haplotídica y nucleotídica y la abundancia total de la comunidad de artrópodos. Específicamente el sitio 1MMX está más correlacionado con disturbios de tipo: excretas de ganado mayor ( $d_c$ ), plantas ramoneadas ( $b$ ), compactación del suelo ( $c$ ); producción de atributos florales como: elementos de perianto, número de estambres y total de óvulos. El sitio 2MSB está relacionado con eventos de disturbio como:

superficie totalmente modificada (*m*), plantas macheteadas (*w*), excretas de ganado caprino (*dg*) y evidencia de fuego (*f*), con la cantidad de lóbulos y la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), total de plantas (*Tp*). Los sitios de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán (3TMX y 4TSB) están relacionados al tamaño de las flores, al número de haplotipos, a la riqueza de morfoespecies ( $q = 0$ ), morfoespecies igualmente frecuentes ( $q = 1$ ) y muy abundantes ( $q = 2$ ). El sitio 3TMX muestra correlación con el diámetro ecuatorial del ovario, polar del ovario, del tubo floral y diámetro total, altura total de la flor, longitud del lóbulos y estambres. Con respecto a disturbio está relacionado a presencia/ausencia de islas erosionadas (*i*), senderos humanos (*tb*) y suelo erosionado (*e*). El sitio 4TSB muestra relación con número de haplotipos (Figura 23).

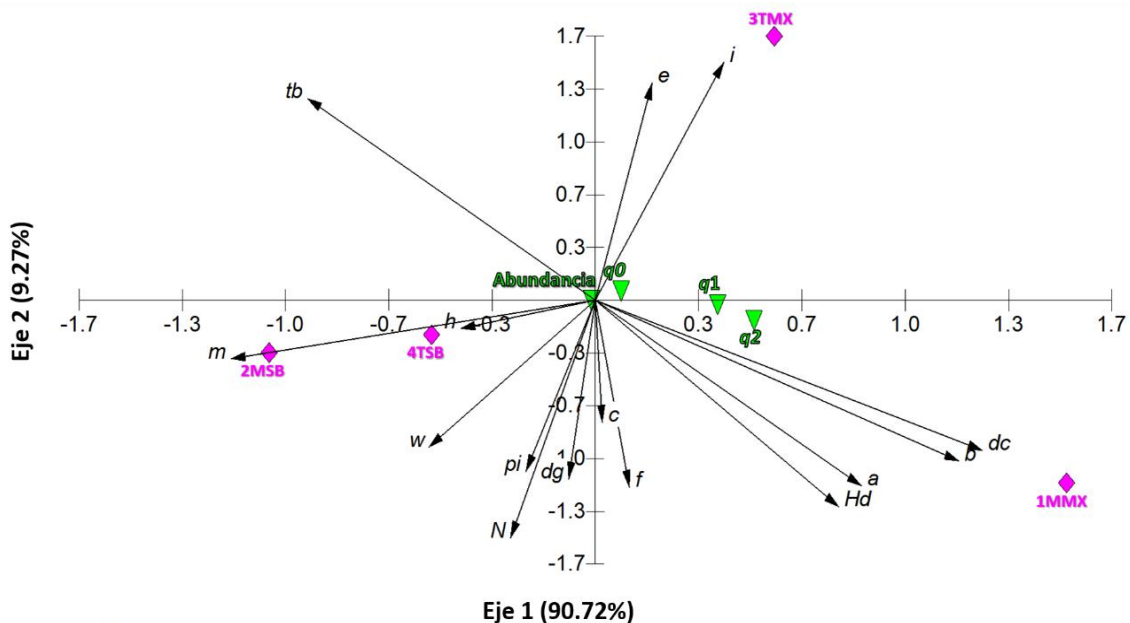


Vector scalina: 1.62

**Figura 23.** Gráfico del análisis canónico de correspondencia (ACC). Muestra los atributos relacionados a la perturbación antropogénica local *dc* (excretas de ganado mayor), *dg* (excretas de ganado caprino), *b* (plantas ramoneadas), *f* (evidencia de fuego), *w* (plantas macheteadas), *m* (superficie totalmente modificada), *i* (presencia/ausencia de islas erosionadas), *e* (suelo erosionado), *tb* (senderos humanos) y *c* (compactación del suelo); los atributos florales, *Dmt Ttl* (diámetro de la flor), *Alt Ttl* (altura total de la flor cerrada), *Dmt Tb Flr* (diámetro del tubo floral), *Dmt Ectr Ovr* (diámetro ecuatorial del ovario), *Dmt Pl Ovr* (diámetro polar del ovario), *Lng Estb* (longitud de estambres), *Lng Estl* (longitud del estilo), *Lng Lbs* (longitud de lóbulos), *No Estb* (número de estambres), *No Lbs* (número de lóbulos), *E Prnt* (elementos de perianto interno) y *No Ovl* (número de óvulos) y los estimadores de la diversidad genética  $\pi$  (diversidad nucleotídica), *Hd* (diversidad haplotípica), *N* (número de individuos analizados) y *h* (número de haplotipos) (vectores) respecto a los valores de la riqueza y diversidad en términos de  $^qD$ ,  $q = 0$  (riqueza de morfoespecies),  $q = 1$  (número de morfoespecies igualmente frecuentes),  $q = 2$  (número de morfoespecies muy

abundantes) y abundancia total de los artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizzans* (triángulos verdes). La ubicación de los sitios en el espacio está identificada con rombos morados (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán). La longitud de los vectores a escala de 1.62 para facilitar su visibilidad con respecto a la dispersión de los puntos en el espacio de ordenación.

El ACC con los índices de diversidad  $q = 0$ ,  $q = 1$  y  $q = 2$  en los cuatro sitios de la colecta 2018 respecto a la diversidad genética de los gámbulos y 13 parámetros de disturbio antrópico explicó un 99.54% de la correlación. El eje 1 explica un 90.72 % y el eje 2 el 9.27 % de la variación, a una escala de 1.58 para mejor visualización de los puntos. Los sitios que se encuentran en las selvas bajas (2MSB y 4TSB) están relacionados con dos parámetros de disturbio, superficie totalmente modificada ( $m$ ) y plantas macheteadas ( $w$ ), tres estimadores de diversidad genética haplotipos ( $h$ ), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) número de individuos analizados genéticamente ( $N$ ), además estos sitios están relacionados con. Por otro lado, el matorral de Metztlán (1MMX) esta muestra relación con tres parámetros de perturbación, excretas de ganado mayor ( $dc$ ), plantas ramoneadas ( $b$ ) y núcleos de actividad humana ( $a$ ) y una estimador de la diversidad genética, la diversidad haplotípica ( $Hd$ ). El matorral de la Reserva de Tehuacán (Figura 24).



Vector scalina: 1.58

**Figura 24.** Gráfico del análisis canónico de correspondencia (ACC). Muestra los atributos relacionados a la perturbación antropogénica local  $dc$  (excretas de ganado mayor),  $dg$  (excretas de ganado caprino),  $b$  (plantas ramoneadas),  $f$  (evidencia de fuego),  $w$  (plantas macheteadas),  $m$  (superficie totalmente modificada),  $i$  (presencia/ausencia de islas erosionadas),  $e$  (suelo

erosionado), *tb* (senderos humanos) y *c* (compactación del suelo) y los estimadores de la diversidad genética  $\pi$  (diversidad nucleotídica), *Hd* (diversidad haplotípica), *N* (número de individuos analizados) y *h* (número de haplotipos) (vectores) respecto a los valores de la riqueza y diversidad en términos de  ${}^qD$ ,  $q = 0$  (riqueza de morfoespecies),  $q = 1$  (número de morfoespecies igualmente frecuentes),  $q = 2$  (número de morfoespecies muy abundantes) y abundancia total de los artrópodos que visitan las flores de *M. geometrizzans* (triángulos verdes), la ubicación de los sitios en el espacio están identificados con rombos morados (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztitlán; 2MSB, Selva Baja de Metztitlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán). La longitud de los vectores a escala de 1.62 para facilitar su visibilidad con respecto a la dispersión de los puntos en el espacio de ordenación.

#### 4. DISCUSIÓN

*Perturbación.* La Barranca de Metztitlán se caracterizó por tener la mayor perturbación antropogénica. A pesar de ser una Reserva de la Biósfera, se han reportado áreas de cultivo (principalmente maíz, frijol, calabaza, chile, tomate verde, jitomate y agave) e ingreso de ganado (cabras, ovejas y vacas) (Moreno *et al.* 2007) que hacen que los sitios estudiados tengan altos valores de perturbación. Estas actividades productivas como la ganadería y la agricultura promueve la expansión acelerada de paisajes antrópicos (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2019). En contraste, los sitios que se encuentran dentro de la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán registraron valores de perturbación antropogénica muy bajos (Tabla 4) en gran medida debido a que los sitios se encuentran dentro del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” donde no hay ingreso de ganado, ni zonas de cultivo.

En un estudio donde también estimaron los 13 parámetros de disturbio en la región de Tehuacán-Cuicatlán, se evaluaron cuatro poblaciones de *Mammillaria pectinifera* (Stein) F.A.C. Weber in Bois, dos de las cuales están en zonas urbanizadas, la población más perturbada de estas alcanza un valor re-escalado de 100 (Valverde *et al.* 2009). En el presente estudio el sitio con el valor re-escalado más alto de ID fue de 79.79, por lo que podemos decir que los sitios aquí evaluados podrían describirse como niveles medio-alto a bajo de perturbación con el análisis de Martorell y Peters (2009), con respecto a las poblaciones de *M. pectinifera*. Ambos trabajos coinciden en la región, por lo que podemos inferir que existe un mosaico mayor de variación en los niveles de perturbación localizados en esta reserva poblana, aunque con un espectro menos amplio que en Hidalgo.

Las actividades humanas como la integración de tierras productivas en ecosistemas nativos, genera heterogeneidad ambiental. Esto genera debates sobre si esta heterogeneidad contribuye a preservar especies de diferentes comunidades. Además incrementa la conectividad del paisaje y movimiento de individuos (Fahrig 2017; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2019), como lo propone la hipótesis del disturbio intermedio muy aceptada en los años 90. Sin embargo, se ha visto que no siempre se cumple la predicción propuesta por esta hipótesis y las relaciones diversidad-perturbación son complejas e intervienen varios factores (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2019). Específicamente en comunidades de



artrópodos se ha documentado que la perturbación antropogénica resulta en la creación de hábitat por ejemplo, después de la tala se favorece la colonización, aunque Thompson (2005) menciona que es poco probable que estas comunidades se mantengan estables en un mosaico geográfico de selección. Además, se ha argumentado que el "aumento de diversidad" en paisajes expuestos a disturbios antropogénicos es ilusorio ya que muchas especies están destinadas a desaparecer porque sus tamaños poblacionales no serán viables a largo plazo (Janzen 2001; Arroyo-Rodríguez et al. 2019). Considerando que los sitios se encuentran en Reservas de la Biosfera la perturbación no es tan alta pero tampoco nula. Específicamente en los sitios de Metztitlán podría ser un caso de disturbio intermedio donde están coexistiendo mayor número de morfoespecies.

En este estudio el sitio de matorral en Tehuacán (3TMX) con el ID más bajo es el que tiene el mayor número de morfoespecies comunes y abundantes ( $q_1$  y  $q_2$ ), con respecto a la riqueza o número de morfoespecies ( $q_0$ ) muestra una tendencia a incrementar su valor en la recolecta de 2017, lo que apoya la hipótesis sobre el efecto negativo de la perturbación sobre la diversidad de artrópodos visitantes de las flores. Sin embargo, el año 2018 el sitio de matorral de Metztitlán tuvo los valores más altos de morfoespecies comunes y abundantes, este sitio es donde se registró el ID más alto, por lo que no se cumple del todo la hipótesis de que a mayor perturbación hay una pérdida de diversidad. Este resultado también puede estar influenciado por el esfuerzo de muestreo de 2018, las morfoespecies 2 y 3 que fueron recolectadas dentro de las flores de los garambullos. La morfoespecie 3 del orden Thysanoptera familia Thripidae (1400 individuos) y la morfoespecie 2 del orden Coleoptera familia Melyridae (705 individuos) tuvieron una gran relevancia, aunque como nos dice la teoría (Thompson 2005), estas morfoespecies no necesariamente se podrían mantener a lo largo del tiempo, con tendencia a decaer dado su gran tamaño poblacional.

La morfoespecie 2 (familia Melyridae) se caracteriza por ser fitófago y alimentarse de larvas y huevos de familias como Thripidae, que es considerada como oportunista o plaga (Mound 2005; Reitz y Stuart 2022; Najera-Rincon y Souza 2010); estos dos grupos pueden estar fuertemente relacionados debido al rol ecológico que tienen dentro de las flores. El ACC de los atributos relacionados a la perturbación en correspondencia con la diversidad

de artrópodos ( $^qD$ ) en la recolecta del año 2018 indicó que la mayoría de los parámetros que se estimaron están relacionados con las morfoespecies abundantes y comunes ( $q_1$  y  $q_2$ ). Por lo que la perturbación podría estar favoreciendo la presencia de especies consideradas como plaga u oportunistas, como lo han planteado algunos autores (Yang et al. 2015; Sánchez et al. 2016; Juarez-Sotelo 2018).

Adicional a los objetivos de este estudio, no se encontró una relación clara entre los agentes de perturbación estimados y la diversidad genética (Figura 23), se detectó una tendencia de mayor diversidad genética ( $\pi$ ) con respecto a los sitios más perturbados (1MMX y 2MSB). Los estudios sobre efectos de la diversidad genética-perturbación generalmente indican una menor diversidad genética en sitios más perturbados particularmente en la riqueza alélica. La perturbación provoca una disminución en los tamaños poblacionales y pérdida de la heterocigosidad (Banks et al. 2013; Hughes et al. 2008; Aguilar et al. 2008). También se ha detectado que algunos marcadores moleculares son más sensibles a la perturbación. Por ejemplo en una revisión hecha por Almeida-Rocha et al. (2020) mencionan que la variación evaluada con microsatélites muestran efectos negativos en la diversidad genética cuando las poblaciones son expuestas a perturbación. La recuperación de estas poblaciones dependerá en gran medida de la diversidad genética existente, previa al evento puntual (Hughes et al. 2008; Hughes y Stachowicz 2004).

Aunque existen pocos trabajos que analicen el efecto del disturbio sobre la morfología floral, Jones *et al.* (2013) reportaron en *Viola praemorsa* un incremento en 61% de la producción de flores que se autofecundan bajo disturbio antrópico. Sin embargo, no están claras las consecuencias que puede traer consigo este fenómeno ya que no se registraron diferencias respecto al tamaño del fruto y semilla de la progenie. Como se mencionó anteriormente la perturbación puede tener un efecto en las comunidades de artrópodos, por lo que fecundación cruzada también puede verse afectada en presencia de disturbio. En este estudio debido a que la perturbación está altamente relacionada con las reservas, Metztlán tiene los sitios más perturbados a diferencia de Tehuacán. La morfología floral se relaciona de la misma manera que lo hace con las reservas. Los sitios más perturbados (1MMX y 2MSB) presentaron las flores más chicas en comparación con los

menos perturbados, pero mostraron mayor producción de atributos florales (Tabla 5). Sin embargo, la evidencia disponible no nos permite discernir si tiene alguna relación causal con el disturbio.

*Morfología floral.* Los resultados de este estudio indican que la morfología floral de *M. geometrizzans* es diferente entre las Reservas de la Biósfera que se incluyeron en este trabajo. En Metztitlán, sitios 1MMX y 2MSB, se encontraron las flores más pequeñas, pero con mayor producción en óvulos, lóbulos, estambres y elementos de perianto interno ( $Z > 1.96$ ). En contraste, en Tehuacán, sitios 3TMX y 4TSB, se registraron las flores más grandes, con la mayor longitud total de la flor, mayores lóbulos, estambres y mayor diámetro de tubo floral y polar del ovario; sin embargo, presentaron menor cantidad de atributos florales con respecto a las flores de Metztitlán (Tabla 5). Este resultado indica un posible compromiso entre tamaño floral y número de elementos florales, lo cual coincide con otros sistemas en los que se ha documentado que el aumento en la inversión a una función puede disminuir la inversión en otras, debido a que el costo energético por flor es siempre similar y el tamaño no es lo único costoso (Vasconcelos y Proença, 2015; Harder y Barrett 2007). Sin embargo, ambas estrategias pueden favorecer el éxito reproductivo debido a lo atractivo que resultan para los visitantes florales, incluyendo a los polinizadores (Friedman y Barrett 2011). Este compromiso entre cantidad y tamaño floral ha sido ampliamente analizado en inflorescencias (Arroyo y Herrera 1988; Sargent et al. 2007; Delph y Herlihy 2012; Vasconcelos y Proença 2015), pero es la primera vez que se reporta a nivel interpoblacional en cactáceas que se caracterizan por presentar flores solitarias.

Las flores también presentaron características en relación con los tipos de vegetación, independientemente de la reserva, en los que se encuentran. En las selvas bajas (2TSB y 4MSB) predominó el morfo de estilo más estigma más largo que los estambres y en los matorrales (1MMX y 3TMX) el morfo estambres más largos que estilo más estigma (Tabla 3); como consecuencia, la proporción de ambos morfos no fue 1:1 como se ha reportado para otros sistemas (Ornduff 1970; Hernández-Ramírez 2018). Se ha reportado que el morfo estambres más largos que estilo más estigma puede estar favoreciendo la exportación de polen y el morfo con estilo más estigma más largo que los estambres la

recepción de éste, por lo que la variación de los morfos puede estar sujeta a selección dependiendo del resto de los componentes bióticos y abióticos relacionados con el éxito reproductivo (Martínez-Ramos et al. 2017). En este caso, el morfo puede estar respondiendo a factores relacionados con el tipo de vegetación en el que se encuentran como la estructura florística y faunística, incluyendo a los visitantes florales y la temperatura, que en promedio fue más alta en los matorrales, se ha reportado que las morfologías florales responden a las condiciones ambientales que enfrentan (Galen 1990), debido a procesos de regulación epigenética (Cubas et al. 1999; Li et al. 2010).

En los matorrales fue en donde se detectaron las temperaturas más elevadas de la recolecta; al respecto, se ha reportado que, en algunas especies de climas extremos, un aumento en la temperatura interna de la flor favorece una mayor producción de néctar y polen (Kudo 1995; Patiño et al. 2002), promoviendo mayor atracción de polinizadores y probablemente de visitantes en general; en estos sitios fue en los que las flores presentaron un mayor número de estambres (Tabla 5), que son un atractivo para los artrópodos. Otra característica importante en las flores de estos sitios es la dominancia del morfo de estambres más largos que estilo más estigma, al respecto, se ha reportado en otros sistemas que este morfo recibe un mayor número de visitantes florales a pesar de presentar una proporción 1:1 con morfo el con estilo más estigma más largo que los estambres (Hernández-Ramírez 2018).

En este trabajo encontramos que el tamaño de las flores no es el mayor atrayente de artrópodos del garambullo, al parecer, la comunidad de visitantes depende más de otras características, como el tipo de vegetación, ya que las flores de los matorrales son las que recibieron más artrópodos. A pesar de esto, se detectó que las flores más chicas fueron las que recibieron mayor número de artrópodos del gremio de polinizadores; al respecto se ha detectado una correlación relativa entre tamaño de la flor y producción de néctar, la cual podría estarse dando en este sistema, pero se requieren experimentos adicionales para probar esta hipótesis.

*Artrópodos.* La comunidad de artrópodos recolectada en 2017 fue muy diversa en relación con la reportada para otras especies de cactáceas diurnas (Vázquez et al. 2016; Córdova-

Acosta et al. 2017) y similar al que Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero (2018) reportan también para *M. geometrizzans* en un matorral al oeste de la Reserva de la Biosfera de Metztitlán. Sin embargo, nosotros encontramos una mayor riqueza de morfoespecies agrupadas en solo cuatro órdenes, a diferencia de los siete que ellas reportan. El orden Hymenoptera fue predominante en las flores del garambullo, seguido por Diptera y Coleoptera, lo cual coincide con lo reportado por Maqueda-Díaz y Callejas-Chavero (2018) quienes explican que esta diversidad puede deberse a que *M. geometrizzans* presenta su periodo de floración en una etapa del año diferente a la mayoría de las especies. Las flores de los matorrales xerófilos, independientemente de la Reserva de la Biósfera en la que se ubican, fueron las que presentaron mayor abundancia de artrópodos visitantes, particularmente, el sitio 1MMX tuvo la comunidad de artrópodos más compleja, representada por 13 familias, siete gremios y la mayor abundancia de grupos polinizadores.

La recolecta 2018 (N = 3580) fue más diversa y abundante que la 2017 (N = 330) esto debido a que en la primera recolecta solo se capturaron artrópodos que llegaban a las flores, sin embargo, notamos que dentro de ellas también había algunos visitantes florales no muestreados, por lo que en la segunda recolecta se seleccionaron flores de donde se obtuvieron los artrópodos que estaban dentro (ver metodología) para tener un mayor esfuerzo de muestreo. La comunidad de artrópodos visitantes de *M. geometrizzans* dentro de las flores está compuesta principalmente por dos órdenes Thysanoptera, específicamente la familia Thripidae que se caracteriza por ser invasiva, alimentarse del nectar y ovopositar dentro de las flores; y Coleoptera, particularmente la familia Melyridae que se caracteriza por alimentarse de larvas, huevos y/o pupas (Audisio et al. 2015; Nájera y Souza 2010; Ramírez et al. 2010). Los roles funcionales que están cumpliendo estos dos grupos dentro de las flores pueden ser complementarios, sin embargo, hay que tener cautela y realizar estudios sobre los grupos funcionales de estas comunidades de artrópodos.

Las familias mejor representadas en ambas recolectas fueron Thripidae, Melyridae, Apidae, Formicidae, Sphecidae, Syrphidae, Vespidae, Halictidae, Chrysomelidae y Pipunculidae. En este trabajo se identificaron como principales polinizadores a las familias

Apidae, Bombyliidae y Halictidae; consumidores de néctar a Vespidae, Formicidae, Thripidae y Syrphidae; como consumidores de pétalos a Scarabaeidae y Chysomelidae; consumidores de polen a la familia Melyridae; y miembros de la familia Formicidae que brindan protección a la planta contra herbívoros. Cada grupo de artrópodos que visita las flores tiene un papel funcional que podría ser determinante en el equilibrio de la comunidad; sin embargo, como se comentó anteriormente, hay que tener cautela y realizar estudios específicos con los grupos funcionales. Se sabe que los artrópodos que visitan las flores del garambullo utilizan diferentes recursos de manera eficiente, como los mutualistas, o provocan un impacto negativo, como los antagonistas. Sin embargo, la flor también sirve como un sitio de reproducción, cacería o solo para descansar. Identificar el papel funcional de las especies involucradas resulta fundamental para conocer el funcionamiento, estabilidad y equilibrio de las comunidades (Lara-Rodríguez et al. 2012; Jordano y Bascompte 2008; Solé y Bascompte 2008).

Por otro lado, el estado de conservación de los sitios, también puede ser un factor que esté influyendo en la comunidad de visitantes florales. Se observó que las flores de los sitios más perturbados en conjunto (1MMX y 2MSB), fueron los que presentaron mayor abundancia de visitantes florales en ambas recolectas, aunque no así de riqueza. Se ha sugerido que hay especies de artrópodos que se favorecen del disturbio antropogénico por su conducta de anidación, comportamiento social y hábitos alimenticios generalistas (Sánchez-Echeverría et al. 2016), así como de los cambios provocados por la perturbación antropogénica que generan heterogeneidad de microhábitats que favorecen la colonización eficiente de diversas especies de este grupo (Yang et al. 2015; Juárez-Sotelo et al. 2018). Sin embargo, el sitio 3TMX con menor grado de perturbación (ID 2.78) indicó la riqueza más alta ( $^0D$  77). Este resultado congruente con el reportado por Juárez-Sotelo *et al.* (2018) en selvas bajas caducifolias donde el sitio menos perturbado fue el que tuvo mayor diversidad de artrópodos, así como en el caso de las abejas visitadoras de *Opuntia heliabravoana* que presentaron menor abundancia en sitios más perturbados (Sánchez-Echeverría et al. 2016).

**Diversidad y estructura genética.** Se han realizado estudios de análisis genéticos en cactáceas con el marcador *petB* intrón *D4*, lo que permite hacer comparaciones con los resultados

obtenidos en este estudio. Sin embargo González-Adán (2017) y Arenas-Jiménez (2015) amplificaron 748pb y 657pb respectivamente, es decir que la longitud de las secuencias que ellos analizaron fueron 260pb y 169pb mayor a la de este estudio. Después de recortar las regiones iniciales y finales de las secuencias donde la secuenciación no fue de suficiente calidad, se trabajó con secuencias de 488pb. Este es el primer trabajo sobre diversidad genética de *M. geometrizzans* por lo que esta primera aproximación brindará información para entender procesos ecológicos y evolutivos de esta cactácea.

En estudios realizados con secuencias de cloroplasto en otras plantas se han encontrado desde dos haplotipos en *Agave stricta* (N=54) o *Cephalocereus senilis* (N=55) (Martinez-Ainsworth 2013; González-Adán 2017) hasta 12 haplotipos en *Stenocereus thurberi* (N=165) (Arenas-Jiménez 2015). En el estudio de Arenas-Jimenez (2015), el resultado pertenece a un grupo de secuencias concatenadas (*trnL-trnF*, *rpl32-trnL* y *petB* intrón D4) con una longitud total de 2338 pb; en el análisis se encontraron ocho haplotipos, lo que es un valor alto considerando la longitud de las secuencias analizadas en los otros trabajos. Con respecto a los valores de *Hd* con regiones de cloroplasto concatenadas en *Agave kerchovei*, *Agave striata* y *Fouquieria shrevei* se obtuvieron valores altos y similares entre ellos 71.8%, 71.3% y 74.3%, respectivamente (Parra-Leyva 2015; Martinez-Ainsworth 2013; Aguirre-Liguori 2012), mientras que en este estudio se obtuvo 63.3% que es un valor cercano a lo que ellos reportan. Para  $\pi$  los estudios reportan entre 0.014% y 0.16% (Parra-Leyva 2015; González-Adán 2017; Aguirre-Liguori 2012; Martinez-Ainsworth 2013; Arenas-Jiménez 2015) y en este estudio se reporta 0.241%, por lo que la diversidad genética del garambullo puede considerarse elevada, tal como se espera para una especie de amplia distribución (Hamrick y Godt 1996). La alta diversidad genética está relacionada con la capacidad que tiene la planta para adaptarse a las distintas variaciones a las que está expuesta, incluyendo el disturbio antrópico, por lo que la alta diversidad encontrada en el garambullo con *Hd* y  $\pi$  con un solo marcador molecular podría mantenerla fuera de alguna categoría de riesgo por la IUCN (Red List of Threatened Species), como el caso de *Agave kerchovei*, *Agave striata* y *Fouquieria shrevei* que presentaron una diversidad genética inferior a *M. geometrizzans* y ninguna de ellas se encuentra en peligro crítico de extinción.

Una baja diversidad genética contribuye a una disminución en la resiliencia de las poblaciones (Hughes y Stachowicz 2004). Una alta diversidad genética ayuda a las especies a resistir las diferentes perturbaciones a las que se enfrenta; particularmente los cactáceas se enfrentan a la extracción ilegal y alteración del hábitat.

*Myrtillocactus geometrizans* es una de las cactáceas que pertenece a la tribu Pachycereeae, este grupo se caracteriza por ciclos de vida largos donde predomina el entrecruzamiento y presenta alta diversidad genética, como lo encontrado en este estudio a diferencia de las cactáceas globosas con ciclos de vida cortos (Mandujano et al. 2010; Cornejo-Romero et al. 2013). Esta tribu se caracteriza porque las cactáceas muestran una alta diversidad genética y un nivel de estructuración bajo (Mandujano et al. 2010). Esto es congruente con lo reportado en este estudio ( $F_{st} = 0.103$ ). Estos niveles de estructuración también están reportados para especies leñosas dispersadas y polinizadas por animales de baja vagilidad (Hamrick et al. 2002; Cornejo-Romero et al. 2013), como los artrópodos. Este cruzamiento tiene ventajas a largo plazo ya que las poblaciones pueden mantener altos niveles de diversidad genética y una progenie diversa.

Los sistemas más diversos pueden ser más productivos, estables, resistentes y resilientes a invasiones, por lo que la reducción de la diversidad genética estaría relacionada con un mayor riesgo de extinción. Se ha documentado que la estructura de las comunidades de artrópodos es sensible a la disminución de la diversidad genética intrapoblacional de las plantas. La diversidad genética de las plantas huésped incluso influye positivamente en la diversidad y abundancia de artrópodos y altera las interacciones planta-artrópodo. Considerando que las comunidades co-ocurren en un espacio y tiempo dado, factores ambientales que experimentan las especies impulsan tanto la diversidad taxonómica como la diversidad genética. En este estudio se encontró que el matorral de la Reserva de Metztlán (1MMX) mostró la mayor diversidad genética ( $Hd$  y  $\pi$ ) y la colecta de artrópodos del año 2018 también tuvo el mayor número de morfoespecies efectivas, igualmente frecuentes ( $q1$ ) y muy abundantes ( $q2$ ) de artrópodos. Podríamos decir que la diversidad genética del hospedero *M. geometrizans* tuvo influencia positiva en la diversidad de artrópodos visitantes de las flores. Como ya se ha documentado en otros trabajos, donde

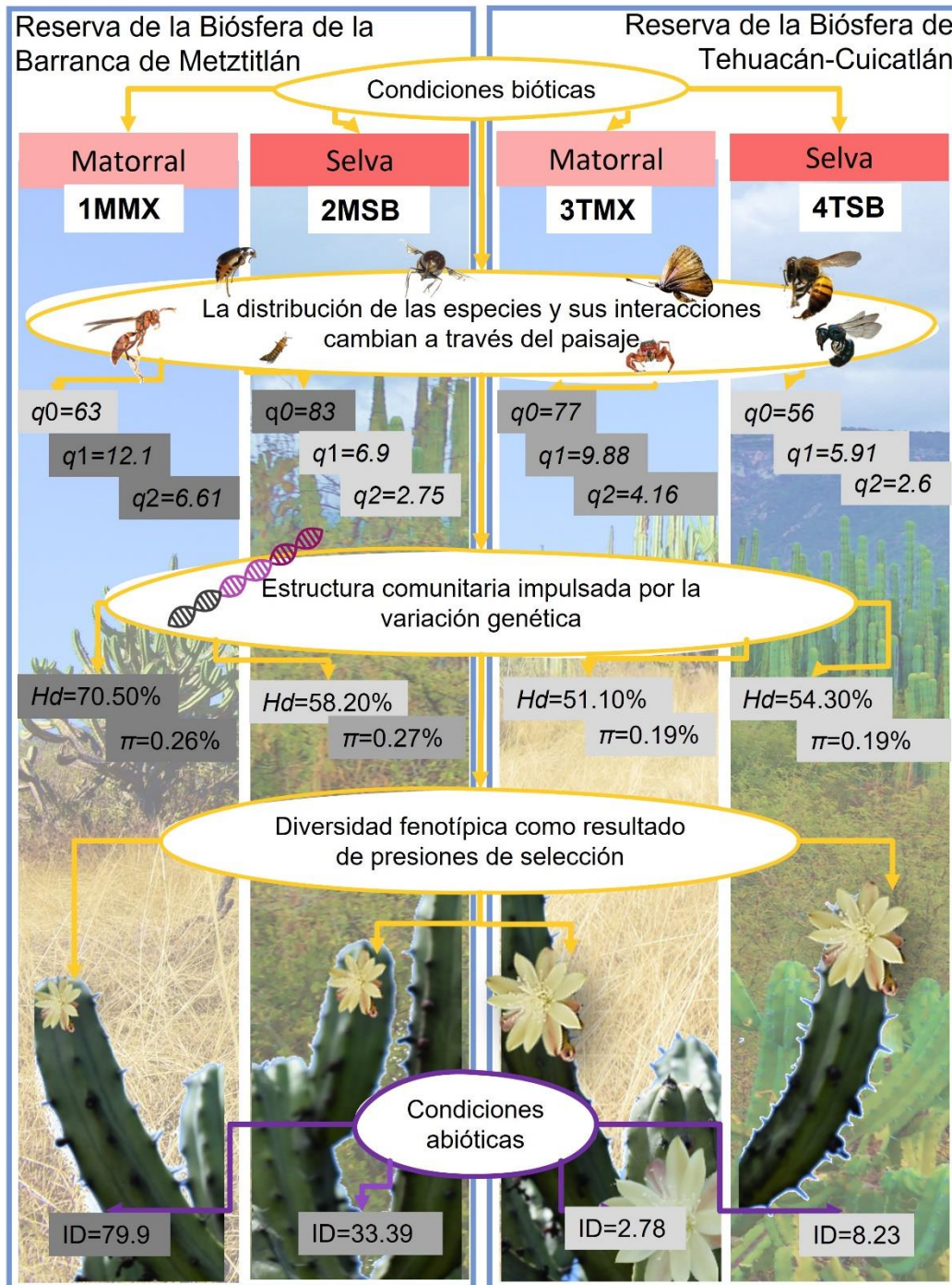


identificaron que la diversidad genética del hospedero influye positivamente en comunidad de artrópodos (Tovar-Sánchez et al. 2015). Sin embargo, en el presente trabajo se encontraron diferencias interanuales en la diversidad de artrópodos. Aunque el matorral de la Reserva de Tehuacán (3TMX) mostró mayor riqueza de morfoespecies, mayor número de morfoespecies frecuentes y muy abundantes en la colecta 2017, presentó la diversidad genética más baja de los cuatro sitios, lo cual puede ser efecto del efecto de muestreo. Por lo anterior no es clara la relación entre la diversidad genética de *M. geometrizans* y la comunidad de artrópodos que visitan sus flores con el marcador molecular de cloroplasto *petB*.

Con respecto a la morfología floral, el tamaño y la producción de los atributos florales puede ser resultado de la similitud genética entre las localidades en una misma Reserva, ya que  $Hd$  y  $\pi$  son similares entre reservas. Al parecer la hercogamia no tiene un efecto en la autofecundación o en la polinización cruzada, sin embargo, los resultados no son lo suficientemente claros, por lo que es necesario hacer más estudios sobre la diversidad genética con mayor número de marcadores moleculares (Tabla 5). Ya que en este estudio solo se analizó una región de 488 pb de longitud y es limitada la cantidad de información obtenida. Explorar otras regiones de cloroplasto, nucleares o marcadores hipervariables (ISSRs o SSRs) ayudaría a encontrar mayor cantidad patrones genéticos que confirmen los hallazgos de este estudio.

## 5. CONCLUSIONES

El mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans* en los cuatro sitios estudiados tuvo una influencia relacionada a la diversidad genética de las poblaciones del garrapalito, de las estructuras florales y de la perturbación antropogénica local (Figura 25).



**Figura 25.** Representación del mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans*. Dos sitios ubicados en la Reserva de Biósfera de Metztitlán con dos tipos de vegetación 1MMX (matorral xerófilo) y 2MSB (selva baja caducifolia) y dos sitios ubicados en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán. Condiciones bióticas consideradas: tipo de vegetación, diversidad verdadera de artrópodos ( $q_0$ ,  $q_1$  y  $q_2$ ), diversidad genética del garambullo ( $Hd$  y  $\pi$ ) y morfología floral. Condiciones abióticas: índice de disturbio (ID). Los recuadros grises oscuro tienen los valores más altos y los gris claro más bajos.

La población de *M. geometrizans* de matorral xerófilo que se encuentra en la Reserva de la Biosfera de Metztitlán tuvo mayor diversidad genética y presentó una comunidad de artrópodos visitantes más diversa durante el año de mayor esfuerzo de muestreo, específicamente en  $q_1$  y  $q_2$ . Esta población también presentó mayor gama de recursos para los artrópodos, aunque presentó las flores de menor tamaño, tuvo un número relativamente mayor de estructuras florales que fueron las más visitadas. Por otro lado, se vio que contrario a lo que se esperaba en la hipótesis planteada en este estudio, los sitios con mayor perturbación no presentaron pérdida de la diversidad de artrópodos ni diversidad genética, ya que el sitio de matorral de Metztitlán tuvo los valores más altos de perturbación antropogénica, diversidad genética y estructuras florales. Por lo tanto, el tamaño de la flor no fue la característica más atractiva para los artrópodos visitantes florales como se esperaba. Quizá la generación de microambientes que se crean por la perturbación antropogénica favorece el establecimiento de algunas especies. Además *M. geometrizans* presentó mayor similitud en la morfología de sus flores y diversidad genética, al parecer relacionada la cercanía geográfica, por lo que, el tipo de vegetación no influye en estas características. Es probable que el flujo genético homogenizó la diversidad genética de las plantas entre los sitios de las mismas reservas e influyó en diversidad fenotípica de las flores. Con respecto a la influencia del tipo de vegetación en las comunidades de artrópodos, los matorrales mantuvieron los valores más altos y las selvas los valores más bajos en la colecta de mayor esfuerzo de muestreo.

Un hallazgo importante en el presente trabajo, adicional a nuestras hipótesis de investigación, fue la manera en que *M. geometrizans* maneja un balance costo/beneficio en su morfología floral al presentar un compromiso entre el tamaño de la flor y el número de estructuras florales durante el pico de floración.

Finalmente, este estudio se complementaría con: 1) Un análisis de la diversidad y estructura genética con mayor número de marcadores y con mayor variabilidad como los ISSRs o SSRs. 2) Un estudio sobre la frecuencia en las visitas la biología de los visitantes florales. 3) Realizar un análisis sobre las redes de interacción del garambullo con sus visitantes y entre estos. 4) Investigar la variación intra- e inter-anual de la morfología floral y de las relaciones con sus visitantes durante todo el periodo de floración de *M. geometrizers*, para conocer completa la dinámica de este sistema.

## 6. BIBLIOGRAFIA

- Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro, D. M., Valverde, P. L. y Vite, F. 2018. Effect of flower orientation on the male and female traits of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). *Plant Biology* 20 (3): 531–36. <https://doi.org/10.1111/plb.12713>.
- Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro D. M., Valverde P.L., Vite F., López-Ortega, G. y Pérez-Hernández, M.A. 2022. Reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) flowers with contrasting orientation. *Plant Species Biology*, 37(3), 243-256. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12371>.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y. y Lobo J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17 (24): 5177–88. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x>.
- Aguirre-Liguori, J. 2012. *Genética de poblaciones y filogeografía de Fouquieria shrevei (Fouquieriaceae), especie gipsófila endémica de Coahuila*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Aizen, M. A. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. *Ecología austral* 17 (1): 7–20.
- Aizen, M. A., Sabatino, M. y Tylianakis J. M. 2012. Specialization and Rarity Predict Nonrandom Loss of Interactions from Mutualist Networks. *Science* 335 (6075): 1486–89. <https://doi.org/10.1126/science.1215320>.
- Almeida-Rocha, J. M., Soares, L. S., Andrade, E. R., Gaiotto, F.A. y Cazetta E. 2020. The impact of anthropogenic disturbances on the genetic diversity of terrestrial species: A global meta-analysis. *Molecular Ecology* 29 (12): 4812–22. <https://doi.org/10.1111/mec.15688>.
- Arenas-Jiménez, S. 2015. *Dispersión a larga distancia vs vicarianza: variación genética en un cactus columnar (Stenocereus thurberi) con distribución insular, peninsular y continental en el Golfo de California*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arias-Montes, S., Gama-López, S. y Guzman-Cruz, L. U. 1997. *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. 1ª ed. México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Armbruster, W S. 1997. Exaptations link evolution of plant–herbivore and plant–pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78 (6): 1661–72.
- Arroyo-Rodríguez, V., Arasa-Gisbert, R., Arce-Peña, N., Cervantes-López M. J., Cudney-Valenzuela, S. J., Galán-Acedo, C., Hernández-Ruedas, M. A., Rito, K. F. y San-José M. 2019. Determinantes de la biodiversidad en paisajes antrópicos: Una revisión teórica. En Moreno, C. E.(eds.). *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp.65-112). Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ediciones Libermex.

- Assis, A. P., Thompson, J.N., Santana, P. C., Jordano, P., Bascompte, J. y Guimarães, P. R. 2020. Genetic correlations and ecological networks shape coevolving mutualisms. *Ecology Letters* 23 (12): 1789–99. <https://doi.org/10.1111/ele.13605>.
- Audisio, P., Zarazaga, M. A. A., Slipinski, A., Nilsson, A., Jelínek, J., Taglianti, A. V. y Jong, Y. 2015. Fauna Europaea: Coleoptera 2 (excl. series Elateriformia, Scarabaeiformia, Staphyliniformia and superfamily Curculionoidea). *Biodiversity Data Journal* 3(1). <https://doi.org/10.3897/BDJ.3.e4750>
- Balsega, A. y Gómez-Rodríguez, C. 2019. Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas? *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 26: 39–45.
- Bandelt, H. J., Forster, P. y Röhl, A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1): 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>.
- Banks, S. C., Cary, G. J., Smith, A. L., Davies, I. D., Driscoll, D. A., Gill, A. M., Lindenmayer, D. B. y Peakall, R. 2013. How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends in Ecology y Evolution* 28 (11): 670–79. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.08.005>.
- Barbour, R. C., O'Reilly-Wapstra, J. M., De Little, D. W., Jordan, G. J., Steane, D. A., Humphreys J.R., Bailey, J. K. Whitham, T. G. y Potts, B. M. 2009. A geographic mosaic of genetic variation within a foundation tree species and its community-level consequences. *Ecology* 90 (7): 1762–72. <https://doi.org/10.1890/08-0951.1>.
- Barrett, S. C. H. 2010. Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1537): 99–109. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0199>.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1): 567–93. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa, O., Novotny, V. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 338 (6113): 1481–84. <https://doi.org/10.1126/science.1226727>.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual review of Ecology and Systematics* 21 (80): 399–422.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1995. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. (2ª ed.) Barcelona: Omega.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. y Johnson, N. F. 1989. *An introduction to the study of insects*. 6ª ed. Florence, Kentucky E.U.A: Brooks/Cole Publishing Company.

- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. R. 1978. *Las cactáceas de México*. 2<sup>da</sup> ed. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bravo, A., González, C. y Borgne, S. 2012. *Material Didáctico Manual De Prácticas De Molecular*. Ciudad de México, Cuajimalpa: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology y Evolution* 9 (6): 214–17. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90246-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90246-1).
- Bronstein, J. L., Alarcón, R. y Geber M. 2006. The evolution of plant – insect mutualisms. *New Phytologist* 172: 412–28. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01864.x>.
- Cardel, Y., Rico-Gray, V., García-Franco, J. G. y Thien L. B. 1997. Ecological Status of *Beaucarnea gracilis*, an Endemic Species of the Semiarid Tehuacán Valley, México: Situación Ecológica de *Beaucarnea gracilis*, una Especie Endémica del Valle Semiárido de Tehucán, Mexico. *Conservation biology* 11 (2): 367–74.
- Carr, D. E., y Eubanks, M. D. 2002. Inbreeding alters resistance to insect herbivory and host plant quality in *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae). *Plant Quality in Mimulus Society* 56 (1): 22–30. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00846.x>.
- Casas, A. 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: a historical perspective. *Ethnobiology* 19 (1): 71–95.
- Chamberlain, S. A., Bronstein, J. L. y Rudgers, J. A. 2014. How context dependent are species interactions? *Ecology Letters* 17 (7): 881–90. <https://doi.org/10.1111/ele.12279>.
- Charney, N. y Record, S. 2015. Package Vegetarian. Recuperado el 5 febrero del 2019 en <https://cran.r-project.org/web/packages/vegetarian/vegetarian.pdf>
- Chelle, M. 2005. Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is it? How to model it? What for? *New Phytologist* 166 (3): 781–90.
- Clement, M., Posada, D. y Crandall, K. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657–60.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2003. *Programa de manejo Reserva de la Biosfera de la Barranca de Metztitlán*. 1<sup>ra</sup> ed. México: CONANP
- Corbet, S. A., Unwin, D. M. y Prÿs-Jones, O. E. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecological Entomology* 4 (1): 9–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1979.tb00557.x>.
- Córdova-Acosta, E., Zavala-Hurtado, J. A., Golubov, J. y Casas, A. 2017. Reproductive biology of *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg subsp. *recurvus* (Cactaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Plant Biology* 19 (5): 798–805. <https://doi.org/10.1111/plb.12585>.

- Córdova-Tapia, F., y Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas* 24 (3): 78-87-87. <https://doi.org/10.7818/re.2014.24-3.00>.
- Cornejo-Romero, A., Vargas-Mendoza C. F., Valverde, P. y Rendón-Aguilar B. 2013. Estructura genética y filogeografía en cactáceas. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 58: 4-28.
- Crawford, K. M., y Rudgers, J. A. 2013. Genetic diversity within a dominant plant outweighs plant species diversity in structuring an arthropod community. *Ecology* 94 (5): 1025-35.
- Cruz-Salazar, B., Ruiz-Montoya, L., Ramírez-Marcial, N. y García-Bautista, M. 2021. Relationship Between Genetic Variation and Diversity of Tree Species in Tropical Forests in the El Ocote Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Tropical Conservation Science* 14: 1-14. <https://doi.org/10.1177/1940082920978143>.
- Cultid-Medina, C., y Escobar, F. 2019. Pautas para la estimación y comparación estadística de la diversidad biológica (qD). En Moreno, C. E. (Ed). *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 175-202). Hidalgo, México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Doyle, J. 1991. CTAB Total DNA Isolation. En Hewitt, G. M., Johnston, A.W.B. y Young J.P.W (Eds). *Molecular Techniques in Taxonomy* (pp. 283-93). Berlin, Heidelberg: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7\\_18](https://doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7_18).
- Ehrlich, P. R., y Raven, P.H. 1964. Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. *Evolution* 18 (4): 586-608. <https://doi.org/10.2307/2406212>.
- Evanno, G., Castella, E., Antoine, C., Paillat, G. y Goudet, J. 2009. Parallel changes in genetic diversity and species diversity following a natural disturbance. *Molecular Ecology* 18 (6): 1137-44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04102.x>.
- Ewers, R. M., Boyle, M. J.W., Gleave, R. A., Plowman, N. S., Benedick, S., Bernard, H., Bishop, T.R., et al. 2015. Logging cuts the functional importance of invertebrates in tropical rainforest. *Nature Communications* 6: 1-7. <https://doi.org/10.1038/ncomms7836>.
- Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. 2005. Arlequin 3.01: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47-50.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 1-23.
- Falcon, L. I., y Varela, A. 2007. Extracción de ácidos nucleicos. En Eguiarte L-E., Sousa V. y Aguirre, X. (Eds.). *Ecología Molecular* 1ª ed (pp. 592). Ciudad de México: SEMARNAT, INE, UNAM y CONABIO.
- Farrell, B. D., y Erwin, T. L. 1988. Leaf-beetle community structure in an amazonian rainforest canopy. En Jolivet, P., Petitpierre, E., Hsiao, T.H. (eds.). *Biology of*



- Chrysomelidae*. Series Entomológicas, vol 42 (pp. 73–90). Dordrecht, Países Bajos: Springer.
- Foster, C. S. P. 2016. The evolutionary history of flowering plants. En *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 149:65–82.
- Frame, D. y Durou, S. 2001. Morphology and Biology of *Napoleonaea vogelii* (Lecythidaceae) Flowers in Relation to the Natural History of Insect Visitors. *Biotropica* 33 (3): 458. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0458:mabonv\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0458:mabonv]2.0.co;2).
- Fu, Q., Diez J. B., Pole, M., Ávila, M., Liu, Z., Chu, H., Hou, Y., et al. 2018. An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. *eLife* 7: 1–24. <https://doi.org/10.7554/eLife.38827>.
- Gandon, S., y Michalakis, Y. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: Interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology* 15 (3): 451–62. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00402.x>.
- García-Morales, R., Moreno, C.E. y Bello-Gutiérrez J. 2011. Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: El número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya* 2 (3): 205–15. <https://doi.org/10.12933/therya-11-47>.
- Gómez, J. M., Abdelaziz, M., Camacho, J. P. M., Muñoz-Pajares, A. J., y Perfectti, F. 2009. Local adaptation and maladaptation to pollinators in a generalist geographic mosaic. *Ecology Letters* 12(7): 672–682. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01324.x>
- González-Adán, M. A. 2017. Genética poblacional de *Turbinicarpus horripilus* (Cactaceae); una cactácea microendémica de la Barranca de Metztlán, Hgo. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Granados, D., Ruiz, P. y Barrera, E. 2008. Ecología de la Herbívoria. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14 (1): 51–63.
- Halffter, G. y Moreno, C. E. 2005. Significado Biológico De Las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. En Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (Eds.), 2005. *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (pp. 5–18). España: Gorfi.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium*. 41: 95–98.
- Hammer, O. D., Harper, A. T. y Ryan, P. D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 1–9.
- Hamrick, J. L. y Godt, M. J. W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Royal Society* 351: 1291–1298. <https://doi.org/https://doi.org/10.1098>

- Hamrick, J. L., Nason, J. D. y Fleming, T. H. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. En Fleming, T. y Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists* (p.p 371). Arizona: Arizona University Press.
- Harder, L. D. y Barrett, S. C. H. 2006. Lloyd and the evolution of floral biology: from natural history to strategic analysis. En Harder, L. y Barrett, S. C. H. (Eds.). *Ecology and evolution of flowers* (pp. 1–21). New York: Oxford University Press.
- Hernández-Ramírez, A. M. 2018. Buscando al polinizador eficiente: variación temporal en el gremio de visitantes florales y carga polínica estigmática en la especie distíllica *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 412-420. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2369>
- Herrera, M., y Pellmyr, O. 2009. *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. John Wiley y Sons.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7 (12): 1451–56. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N. y Vellend, M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology letters* 11 (6): 609–23.
- Hughes, A. R., y Stachowicz, J. J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 (24). <https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.0402642101>.
- Islas-Barrios, Y., Serrato-Díaz, A., Zavala-Hurtado A., Octavio-Aguilar, P., Callejas-Chavero, A. y Cornejo-Romero, A. 2021. The flowers of *Myrtillocactus geometrizans* (cactaceae): Morphology and arthropod visitors in a geographical gradient. *Botanical Sciences* 99 (1): 28–42. <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2515>.
- Janzen, D. H. 2001. *Latent Extinction-The Living Dead. Encyclopedia of Biodiversity* (2<sup>da</sup> Ed.). Estados Unidos de America: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00085-X>.
- Jiménez-Sánchez, E., Quezada-García, R. y Padilla-Ramírez J. 2013. Diversidad de escarabajos necrófilos (coleoptera: Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae y Trogidae) en una región semiárida del valle de zapotitlán de las salinas, Puebla, México. *Revista de Biología Tropical* 61 (3): 1475–91. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i3.11978>.
- Jiménez-Sierra, C. L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria* 12 (1): 1–23. Recuperado el 25 de septiembre del 2020 en <http://www.revista.unam.mx/vol.12/num1/art04/art04.pdf>.
- Jordano, P. y Bascompte, J. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, num: 384. Recuperado mayo 2020 en [http://www.investigacionyciencia.es/Archivos/09-08\\_Bascompte.pdf](http://www.investigacionyciencia.es/Archivos/09-08_Bascompte.pdf).

- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 2: 363–75. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>.
- Juárez-Sotelo, L. E. 2018. Comunidades de artrópodos terrestres en sitios perturbados de Selva Baja Caducifolia del ejido San José Tilapa, Coxcatlán, Puebla, México. *Entomología mexicana*, núm. 5: 294–300.
- Kahilainen, A., Puurtinen, M. y Kotiaho, J. S. 2014. Conservation implications of species-genetic diversity correlations. *Global Ecology and Conservation* 2: 315–23. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.013>.
- Kovach, W. L. 1999. MVSP-A multivariate statistical Package for Windows, ver. 3.1. Gales, Reino Unido: Kovach Computing Services.
- Krizek, B. A. y Anderson, J. T. 2013. Control of flower size. *Journal of Experimental Botany* 64 (6): 1427–37. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert025>.
- Kudo, G. 1995. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae). *Oikos* 72, 14–20. <https://doi.org/10.2307/3546032>.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. y Tamura, K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–49. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>.
- Lara-Rodríguez, N. Z., Díaz-Valenzuela, R., Martínez-García, V., Mauricio-López, E., Anaid-Díaz, S., Valle, O. I., Fisher-de León, A. D., Lara, C. y Ortiz-Pulido, R. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 569–77.
- Librado, P. y Rozas, J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25 (11): 1451–52. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>.
- Lloyd, D. G. y Yates, J. M. A. 1982. Intrasexual Selection and the Segregation of Pollen and Stigmas in Hermaphrodite Plants, Exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36 (5): 903–13. <https://doi.org/10.2307/2408071>.
- Luna-De la Torre, P., Castro-Leal, L., Contreras-Cerón, R. y Castillo-Meza, A.L. 2016. Actividad de formícidos en *Ferocactus latispinus* (Cactaceae) en una zona semiárida del centro de México. *Entomología Mexicana* 3: 530–36.
- Luna-Morales, C. y Aguirre, R. J. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución ecológica de la pitaya mixteca en México. *Interciencia* 26: 18–24. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33905204>.
- Mandujano, M. C, Flores-Martínez, A., Golubov, J., y Ezcurra, E. 2002. Spatial Distribution of Three Globose Cacti in Relation to Different Nurse-Plant Canopies and Bare Areas. *The Southwestern Naturalist* 47 (2): 162–68. <https://doi.org/10.2307/3672902>.

- Mandujano, M. C., Carrillo-Angeles, I., Martínez-Peralta, C. y Golubov, J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. En Ramawat, R.K.(Ed.). *Desert Plants Biology. Biology and Biotechnology* (pp. 508). Berlin Heidelberg: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1>.
- Maqueda-Díaz, E., y Callejas-Chavero, A. 2017. Riqueza y composición de artrópodos asociados a las flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console, 1897 en Huichapan, Hidalgo. *Entomología mexicana* 5 (2448-475X): 267–73.
- Martinez-Ainsworth, N. E. 2013. Genética de poblaciones de *Agave stricta* Salm-Dyck, especie endémica al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de México.
- Martínez-Falcón, A. P., Moreno, C.E. y Marcos-García, M. A. 2017. Las relaciones secretas entre cactus, sírfidos y bacterias contribuyen al mantenimiento del ecosistema semiárido mexicano. *Cuadernos de biodiversidad* 52: 12–17. <https://doi.org/10.14198/cdbio.2017.52.03>.
- Martínez-Hernández, D. G., y Callejas-Chavero, A. 2015. Efecto mutualista de *Liometopum apiculatum* (Hymenoptera: Formicidae) sobre la tasa de parasitoidismo en *Toumeyella martinezi* (Hemiptera: Coccidae) asociados a *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). En Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-Heredia, J.L., Quiroz-Rocha, G.A., Alcalá-Martínez, I. (eds). *Avances de Formicidae de México* (pp. 109-120). Guadalajara, Jalisco, México: Astra.
- Martínez-Ramos, L .M., Mejía-Rojas, M., Rojas-Aréchiga, M. y Mandujano, M. C. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Theolocactus leucacanthus* spp. *schmollii*. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 62: 13–22.
- Martorell, C. y Peters, E. M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124 (2): 199–207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.025>.
- Martorell, C., y Peters, E. M. 2009. Disturbance-Response Analysis: a Method for Rapid Assessment of the Threat to Species in Disturbed Areas. *Conservation Biology* 23 (2): 377–87. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01134.x>.
- Medel, R., Aizen, M., y Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagnyrol, B. y Mooney, K. A. 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: Current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science* 14: 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.10.003>.
- Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., Verdú, J. R., Numa, C., Marcos-García, M. A., Martínez-Falcón, A. P., Galante, E. y Halffter, G. 2007. Biodiversidad en ambientes agropecuarios semiáridos en la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán, México. En Halffter, G.,

- Guevara, S. y Melic, A. (Eds.) *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica* (pp. 97–107). Zaragoza, España: Monografías Tercer Milenio.
- Morgan, M. T. 2006. Selection on reproductive characters: conceptual foundations and their extension to pollinator interactions. En Harder, L. y Barrett, S. *Ecology and evolution of flowers 1<sup>ra</sup> ed.* (pp. 25–40). New York: Oxford University Press Oxford.
- Morón, M. A. y Terrón, R. A. 1988. Entomología práctica: una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica de México.
- Mound, L. A. 2005. THYSANOPTERA: Diversity and Interactions. *Annual Review of Entomology* 50 (6). <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123318>.
- Moya-Raygoza, G., Kathirithamby, J. y Larsen, K. J. 2004. Dry season parasitoids of adult corn leafhoppers (Hemiptera: Cicadellidae) on irrigated maize in Mexico. *The Canadian Entomologist* 136 (1): 119–27.
- Najera-Rincon, M. B. y Souza, B. 2010. *Insectos benéficos. Guía para su identificación*. 1<sup>ra</sup> ed. Ciudad de México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, INIFAP.
- Navarrete-Jiménez, A., Herrera-Fuentes, M. C., Bazán-Morales, A., Zavala-Hurtado, J. A. y Campos-Serrano, J. 2007. Listado preliminar del orden araneae en el jardín botánico de zapotitlán, puebla. *Sistemática y morfología*, 576–79.
- Ne'eman, G., Andreas, J., Newstrom-Lloyd, L. y Potts S. 2010. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* 85: 435–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00108.x>.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106 (949): 283–92. <https://doi.org/141.218.001.105>.
- Norušis, M. J. 2012. *IBM SPSS statistics 19 statistical procedures companion*. 1<sup>ra</sup> Ed. New York, USA: Pearson
- Ollerton, J. 2017. Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 353–376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>
- Opedal, Ø. H. 2018. Herkogamy, a principal functional trait of plant reproductive biology. *International Journal of Plant Sciences* 179 (9): 677–87. <https://doi.org/10.1086/700314>.
- Orendain-Méndez, J., Navarrete-Jiménez, A., Herrera-Fuentes, M. C., Zavala-Hurtado, J. A y Monserrat-Jiménez, M. J. 2016. Artrópodos asociados a calehuales de *Lemaireocereus hollianus* (F. A. C. Weber ex J. M. Coult.) Britton y Rose (Cactaceae) del Valle de Zapotitlán, Puebla". *Entomología mexicana* 3: 570–75.

- Páez-Gerardo, L. E., Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T., Huidobro-Salas, M. E. y Aguirre-León, E. 2005. Cambios anatómicos en la corteza de *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Hawkins causados por la epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeriaceae)". *Botanical Sciences* 77: 59–64.
- Parra-Leyva, J. G. 2015. Variación genética y diferenciación en poblaciones de *Agave kerchovei* Lem. usando marcadores de cloroplasto. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de México.
- Patiño, S., Jeffree C. y Grace J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia*. 130(3): 373-379. <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0824-1>.
- Pérez-Villafaña, M. G., y Valiente-Banuet, A. 2009. Effectiveness of Dispersal of an Ornithocorous Cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a Patchy Environment. *The Open Biology* 2 (1): 101–13.
- Pickett, S. T., Kolasa, J., Armesto, J. J. y Collins, S. L. 1989. The Ecological Concept of Disturbance and Its Expression at Various Hierarchical Levels. *Oikos* 54 (2): 129–36. <https://doi.org/10.2307/3565258>.
- Ponce-Bautista, A., Valverde, P. L., Flores J., Zavala-Hurtado, A., Vite, F., López-Ortega, G. y Pérez-Hernández, M. A. 2017. Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruits. *Plant Biology* 19 (2): 279–85. <https://doi.org/10.1111/plb.12530>.
- Ramírez, L., Alanís, G., Alvarado, M., Quiroz, H., y Velazco, C. 2010. Polinización de *Stenocactus multicosatus* (Hildmann ex K. Schumann) A. Berger en el municipio de García, N.L. *Ciencia UANL* 13(2): 184–190.
- Rasband, W. 1997. Software ImageJ 1.50i. *National Institutes of Health*.
- Reitz, A., y Stuart, R. 2022. Biology and Ecology of the Western Flower Thrips (Thysanoptera: Thripidae) The Making of a Pest. *Florida Entomologist* 92 (1): 7–13. <https://doi.org/10.1653/024.092.0102>.
- Rey, P. J., Alcántara, J. M., Manzaneda, A. J., Garrido, J.L. y Ramirez, J. M. 2009. Variación geográfica y mosaicos de selección en las interacciones planta-animal. En Medel, R., Aizen, M. A. y Zamora, R. *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal* 1<sup>ra</sup> ed. (pp. 399). Santiago de Chile: Universitaria.
- Ríos-Casanova, L., Valiente-Banuet, A. y Rico-Gray, V. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta zoológica mexicana* 20 (1): 37–54.
- Ronquist, E., y Huelsenbeck, J. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–74.

- Rosano-Hinojosa, A.M., Martínez-Falcón, A. P., Martínez-Hernández, S. y Ramírez-Hernández, A. 2019. Temporal Shifts and Cactus-Beetle Networks in an Intertropical Semiarid Zone in Mexico. *Environmental Entomology* 48 (1): 88–96. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy175>.
- Rosas-García, E. M. 2010. Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, L., Ashworth, S., Lopez-Araiza, M. y Bastida, J. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17: 388–400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>.
- Roulston, T. H., y Cane, J. H. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222 (1–4): 187–209. <https://doi.org/10.1007/BF00984102>.
- Rykiel, J. y Edward, J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10: 361–65. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1985.tb00897.x>.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1<sup>ra</sup> Ed. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sagar, R., Raghubanshi, A. S. y Singh, J. S. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186: 61–71. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00235-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00235-4).
- Sánchez, K., Castellanos, I. y Mendoza, L. 2016. Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas* 18 (1): 27–34.
- Sanjuan-Trejo, G., Mejía-Segovia, D. M., y Moreno, C. E. 2021. Ensamblajes de artrópodos asociados a los frutos de garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*) en dos localidades del valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.348>.
- Sargent, R.D. 2004. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Biological Sciences* 271: 306–308. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2644>
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2013. *Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán*. 1<sup>ra</sup> ed. México: SEMARNAT-CONANP. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.
- Sneath, P. H. A. y Sokal, R. R. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. San Francisco, E.U.A: Freeman.
- Solé, V. R. y Bascompte, J. 2008. *Self-Organization in Complex Ecosystems*. Vol. 83. Chicago: The University of Chicago Press.

- Stanton, M. L., y Galen, C. 1989. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia* 78 (4): 477–85. <https://doi.org/10.1007/BF00378737>.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51(3): 235–246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
- Strauss, S. Y. y Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14 (5): 179–85. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6).
- Suweis, S., Simini, F., Banavar, J. y Maritan, A. 2013. Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks. *Nature* 500: 449–452. <https://doi.org/10.1038/nature12438>.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. y Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–9. <https://doi.org/10.1007/BF00037152>.
- Terrón, S.R., Urbán, C.G. y Rodríguez, N.S. 1998. *Ordenes de insectos con importancia agrícola: guía diagnóstica y morfología general*. 1<sup>ra</sup> ed. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Thien, L. B., Bernhardt, P., Devall, M. S., Chen, Z. D., Luo, Y. B., Fan, J. H., Lian-Chen Y., y Williams, J. H. 2009. Pollination biology of basal angiosperms. *American Journal of Botany* 96 (1): 166–82. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800016>.
- Thompson, J. N. 1988. Coevolution and Alternative Hypotheses on Insect-Plant Interactions. *Ecological Society of America* 69 (4): 893–95. <https://doi.org/10.2307/1941238>.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Thompson, J. N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Thompson, J. N., Schwind, C. y Friberg, M. 2017. Diversification of trait combinations in coevolving plant and insect lineages. *American Naturalist* 190 (2): 171–84. <https://doi.org/10.1086/692164>.
- Toft, C. A. y Kimsey, L. S. 1982. Habitat and behavior of selected Apiocera and Rhaphiomidas (Diptera, Apioceridae), and descriptions of immature stages of *A. hispida*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 177–86.
- Tovar-Sánchez, E., Valencia-Cuevas, L., Mussali-Galante, P., Ramírez-Rodríguez, R. y Castillo-Mendoza, E. 2015. Effect of host-plant genetic diversity on oak canopy arthropod community structure in central Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 88 (1). <https://doi.org/10.1186/s40693-015-0042-6>.



- Triplehorn, C. A., Johnson, N. F., y Borror, D. J. 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Minnesota, E.U.A.:Thompson Brooks-Cole.
- Valverde, L. P., Vite, F., Pérez-Hernández, M. A. y Zavala-Hurtado, J. A. 2007. Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology* 188 (1): 17–27. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9144-1>.
- Valverde, P. L., Zavala-Hurtado, J. A., Jiménez-Sierra, C. L., Rendón-Aguilar, B., Cornejo-Romero, A., Rivas-Arancibia, S., López-Ortega, G. y Pérez-Hernández, M. A. 2009. Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista mexicana de biodiversidad* 80 (1): 219–30.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., et al. 2015. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29 (3): 299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>.
- Vasconcelos T. N. y Proença, C. E. 2015. Floral cost vs. floral display: insights from the megadiverse Myrtales suggest that energetically expensive floral parts are less phylogenetically constrained. *American Journal of Botany* 102: 900-909. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400509>
- Vázquez, E., Sánchez, E. y Aguilar, M. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 61: 12-28.
- Vellend, M., y Geber, M.A. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8: 767–81. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00775.x>.
- Villarreal, A. G. y Freeman, C. E. 1990. Effects of temperature and water stress on some floral nectar characteristics in *Ipomopsis longiflora* (Polemoniaceae) under controlled conditions. *Botanical Gazette* 151 (1): 5–9.
- Wardhaugh, C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interactions* 9 (6): 547–65. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4>.
- Wickham, H. 2011. “Ggplot2”. Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics. <https://doi.org/10.1002/wics.147>
- ilfinger, W. W., Mackey, K. y Chomczynski, P. 1997. Effect of pH and ionic strength on the Spectro- photometric assessment of nucleic acid purity. *BioTechniques* 22 (3): 474–81. <https://doi.org/10.2144/97223st01>.
- Willis, J. H. 1993. Effects of different levels of inbreeding on fitness components in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 47 (3): 864–76. <https://doi.org/doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01240.x>.

- Whitham, T. G., Bailey, J. K., Schweitzer, J. A., Shuster, S. M., Bangert, R. K., Leroy, C. J. y Wooley, S. C. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: From genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 26(1): 510-523. <https://doi.org/10.1038/nrg1877>
- Woźniak, N. J. y Sicard, A. 2018. Evolvability of flower geometry: Convergence in pollinator-driven morphological evolution of flowers. *Seminars in Cell y Developmental Biology* 79: 3–15. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.09.028>.
- Yang, Z., Liu, X., Zhou, M., Ai, D., Wang, G., Wang, Y., Chu, C. y Lundholm, J. T. 2015. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports* 5 (03): 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep15723>.
- Zhang, S., Hu, H., Zhou, Z., Xu, K., Yan, N. y Li, S. 2005. Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany* 96 (1): 43–49. <https://doi.org/10.1093/aob/mci146>.

## 7. ANEXOS

### *Anexo 1. Extracción de ADN total de plantas suculentas por el método CTAB-STE*

1. Moler 0.5 g de tejido fresco con nitrógeno líquido hasta obtener un polvo fino. De ser posible, tratar de moler en un solo evento y no remoler la muestra excesivamente (esto provoca que el ADN se fraccione).
2. Agregar **260 µl de CTAB** y **975 µl de STE**, agitando hasta obtener un jarabe.
3. Agregar **120 µl de SDS al 10%** agitando vigorosamente por 5 minutos e incubar a 65°C por 10 minutos.
4. Agregar **325 µl de acetato de potasio 5M** frío e incubar a -20°C por 40 minutos.
5. Centrifugar los tubos a 12 000 xg por 30 minutos.
6. Agregar 2/3 del volumen de sobrenadante obtenido con **isopropanol** frío (-20°C), agitar suavemente e incubar a -20°C por 1 hr.
7. Mezclar suavemente, y centrifugar los tubos a 12 000 xg a 6°C por 10 minutos. Eliminar el sobrenadante, dejar secar el botón de ADN y resuspender en 0.5 ml de agua ultrapura.
8. Agregar **20 µl de proteinasa K** e incubar a 65°C por 10 min.
9. Centrifugar a 12 000 xg por 10 minutos y transferir el sobrenadante a un tubo nuevo.
10. Agregar **30 µl de acetato de sodio 3M** y **300 µl de isopropanol** frío (-20°C) y mezclar suavemente. Incubar a -20°C por 30 minutos.
11. Mezclar suavemente y centrifugar a 6°C por 10 minutos, se formará un botón pequeño traslucido.
12. Limpiar el botón con etanol frío (-20°C) al 80 %, mezclando suavemente hasta soltar el botón. Si lo considera necesario se puede repetir el lavado con alcohol al 80%.
13. Centrifugar a 1000 x g y eliminar el sobrenadante.
14. Rehidratar el ADN con agua ultra 50 µl.

*Anexo 2. Protocolo de extracción DNA planta Kit*  
**Kit QIAGEN (AW1 y AW2)**

1. Tomar aproximadamente 0.5 gramos de tejido vegetal, previamente desinfectado con etanol al 70%, moler en el mortero estéril adicionando nitrógeno líquido hasta obtener un polvo fino.
2. Agregar al mortero 400 µl del buffer de **AP1** y 4 µl de RNAsa A, recuperar la mezcla en un microtubo de 1.5 ml. Mezclar en vortex e incubar a 60° C durante 30 min, invertir 2-3 veces durante la incubación.
3. Agregar 130 µl de buffer **P3**, mezclar e incubar 5 min en hielo.
4. Centrifugar durante 15 min a 13000 RPM.
5. Transferir la mezcla a la columna **QIAshredder** (columna lila) y poner el tubo colector, centrifugar 2 min a 13000 RPM.
6. Transferir el sobrenadante a un nuevo tubo y agregar 1.5 volúmenes de Buffer **AW1** y mezclar pipeteando.
7. Transferir 650 µl de la mezcla en la columna **DNeasy** (columna blanca) con el tubo colector, centrifugar 1 min a 8000 RPM, descartar el contenido del tubo colector y repetir si es necesario.
8. Pasar la columna a un microtubo de 1.5 ml, adicionar 500 µl de buffer **AW2**, centrifugar 1 min a 8000 RPM, descartar el contenido.
9. Agregar nuevamente 500 µl de buffer **AW2**, centrifugar 2 min a 13000.
10. Transferir la columna a un nuevo microtubo de 1.5 ml.
11. Adicionar 30 µl de buffer AE para eluir el DNA, incubar 5 min a temperatura ambiente (15-25°C), centrifugar 1 min a 8000 RPM.
12. Repetir el paso 11.

## Anexo 3. Artículo “Las flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae): morfología y artrópodos visitantes en un gradiente geográfico”



Botanical Sciences 99(1): 28-42. 2021  
DOI: [10.17129/botsci.2515](https://doi.org/10.17129/botsci.2515)

Recibido: 22 de noviembre de 2019, Aceptado: 31 de julio de 2020  
Primero en línea: 27 de octubre de 2020

Ecología / Ecology

### LAS FLORES DE *MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS* (CACTACEAE): MORFOLOGÍA Y ARTRÓPODOS VISITADORES EN UN GRADIENTE GEOGRÁFICO

### THE FLOWERS OF *MYRTILLOCACTUS GEOMETRIZANS* (CACTACEAE): MORPHOLOGY AND ARTHROPOD VISITORS IN A GEOGRAPHICAL GRADIENT

YANIN ISLAS-BARRIOS<sup>1</sup>, ALEJANDRA SERRATO-DÍAZ<sup>2\*</sup>, J. ALEJANDRO ZAWALA-HURTADO<sup>3</sup>, PABLO OCTAVIO ÁGUILAR,  
ALICIA CALLEJAS-CHAVERO<sup>2</sup>, AMELIA CORNEJO-ROMERO<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México

<sup>2</sup>Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Colonia Vicentina, México.

<sup>3</sup>Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Colonia Vicentina, México.

<sup>4</sup>Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Laboratorio de Genética, Centro de Investigaciones Biológicas, Hidalgo México.

<sup>5</sup>Laboratorio de Ecología Vegetal, Departamento de Botánica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. Ciudad de México, México.

\*Autor para correspondencia: [alej@xanum.uam.mx](mailto:alej@xanum.uam.mx)

#### Resumen

**Antecedentes:** Las flores son elementos reproductivos costosos que presentan balances costo/beneficio en sus estructuras. La diversidad de éstas se ha atribuido a factores bióticos como las interacciones con sus visitantes florales y abióticos como las características del ambiente.

**Preguntas:** ¿La morfología floral de *M. geometrizans* está relacionada con los tipos de vegetación? ¿La comunidad de artrópodos visitantes florales se relaciona con la morfología floral y/o el tipo de vegetación? ¿La morfología floral y la comunidad de artrópodos tendrán relación con la perturbación del ambiente?

**Especie de estudio:** *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console

**Sitio de estudio y fecha:** Selva Baja Caducifolia y Matorral Xerófilo en las Reservas de la Biosfera: Tehuacán-Cuicatlán, Puebla y Barranca de Metztlán, Hidalgo, México, Marzo 2017.

**Métodos:** En los cuatro sitios (dos días por sitio), durante el pico de floración de *M. geometrizans*, se calculó el índice de disturbio, se recolectaron 30 flores (N = 120) y los artrópodos visitantes florales. Se determinaron la morfología floral y los artrópodos.

**Resultados:** Los sitios de la Barranca de Metztlán presentaron el mayor índice de disturbio, las flores más chicas y mayor número de estructuras florales. Los visitantes florales fueron más abundantes en los matorrales xerófilos, particularmente en el sitio más perturbado donde el grupo funcional más relevante fue el de los polinizadores.

**Conclusiones:** Se encontraron diferencias significativas en la morfología floral de *M. geometrizans* relacionadas a los tipos de vegetación y ubicación geográfica. Se reportó una compensación entre tamaño y producción de estructuras florales.

**Palabras clave:** Disturbio antrópico, garambullo, grupos funcionales, matorral xerófilo, selva baja caducifolia.

#### Abstract

**Background:** Flowers are expensive reproductive elements that have cost/benefit balances in their characters. The diversity of the floral structures has been attributed to biotic factors such as the interactions with their floral visitors and abiotic factors such as the characteristics of the environment.

**Question:** Is there a relationship between the floral morphology of *M. geometrizans* and the vegetation type? Is the community of arthropod floral visitors associated with floral morphology and/or the vegetation type? Will the floral morphology and the community of arthropod floral visitors be associated with the disturbance level of the environment?

**Studied species:** *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console

**Study site and dates:** Tropical deciduous forest and xerophilous scrub in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Puebla, and in the Barranca de Metztlán Biosphere Reserve, Hidalgo, Mexico. March 2017.

**Methods:** At the four sites (two days per site), during the flowering peak of *M. geometrizans*, the disturbance index was calculated, 30 flowers (N = 120) and the arthropods floral visitors were collected. Floral morphology and arthropods were determined.

**Results:** Barranca de Metztlán sites showed the highest disturbance index, the smallest flowers, and the highest production of floral structures. Flower visitors were more abundant in xerophilous scrubs, particularly in the most disturbed site, where the most relevant functional group was the pollinators.

**Conclusions:** Significant differences were found in the floral morphology of *M. geometrizans* related to vegetation types and geographic location. A trade-off between the size and production of floral characters was reported.

**Keywords:** Anthropogenic disturbance, garambullo, functional groups, tropical deciduous forest, xerophilous scrub.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



En México, cerca del 60 % del territorio está compuesto por zonas áridas y semiáridas con una alta diversidad biológica y endemismos (Rzedowski 2006). Estas regiones han sido centro de diversificación de muchos grupos, entre los que se encuentran las cactáceas (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991). Actualmente, en México, se tiene un registro de alrededor de 52 géneros y 850 especies de cactáceas, de las cuales aproximadamente el 84 % son endémicas (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991, Arias *et al.* 2005). Este grupo de plantas presenta características morfológicas y fisiológicas que responden a la baja disponibilidad de agua, lo que le ha permitido ser exitoso en estos ambientes (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

Dentro de las cactáceas endémicas de México, se encuentra *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console, 1897, comúnmente conocida como garambullo. Esta especie resulta particularmente interesante porque, a diferencia de la mayoría de las cactáceas endémicas, presenta una amplia distribución en el país (Casas *et al.* 1999). Presenta un periodo de floración (febrero a abril) que coincide con el de pocas especies, lo que la hace ser uno de los pocos recursos disponibles para un gran número de artrópodos visitantes florales (Arias *et al.* 1997, Rosas-García 2010, Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero 2018).

Las flores son elementos reproductivos costosos, que presentan balances costo/beneficio entre sus estructuras, por ejemplo, el tamaño y cantidad de elementos de perianto, de estambres y el estigma, con la finalidad de favorecer la reproducción (Harder & Barrett 2006). Existen numerosos estudios que demuestran que las plantas invierten en flores con elementos de perianto grandes y llamativos o en un incremento en el número de estambres o polen, para atraer a los polinizadores (Armbruster 1997, Harder & Barrett 2006). La morfología de las flores es en gran medida el resultado de la presión selectiva ejercida por los polinizadores para beneficiar las estructuras florales que favorecen la exportación y recepción del polen (Mandujano *et al.* 2010, Barrett 2010, Woźniak & Sicard 2018). Incluso en plantas hermafroditas, que pudieran no necesitar de polinizadores, se han desarrollado sistemas para favorecer la exportación de polen (Mandujano *et al.* 2010). Por ejemplo, ciertos acomodados espaciales de anteras y estigmas, conocidos como hercogamia, evitan la autopolinización (Ganders 1979, Mandujano *et al.* 2010). Así, las flores con estilo largo y estambres cortos (morfo Pin) reciben polen; mientras que flores con estilo corto y estambres largos (morfo Thrum) lo donan (Ganders 1979, Mandujano *et al.* 2010).

La diversidad de estructuras florales también está relacionada a otros factores bióticos, como lo son los visitantes florales no polinizadores, entre los que se encuentran artrópodos depredadores y parasitoides de los polinizadores, robadores de néctar y de polen (Geber & Moeller 2006, Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero 2018).

También, se ha documentado variación en la morfología floral relacionada a condiciones ambientales que enfrentan las poblaciones como temperatura y radiación solar (Aguilar-García *et al.* 2018) y eventos como el disturbio que pueden influir sobre las estructuras florales, al cambiar las condiciones físicas del ambiente, modificar la composición de las comunidades, la diversidad y las relaciones interespecíficas (Strauss & Whittall 2006, Aizen 2007, Krishnadas *et al.* 2018). Estudios intrapoblacionales realizados sobre las flores de *M. geometrizans* han mostrado variaciones morfológicas en respuesta a microambientes (Aguilar-García *et al.* 2018), además de una diversa comunidad de artrópodos visitantes florales (Rosas-García 2010, Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero 2018). Sin embargo, no se ha estudiado si existe variación en la morfología floral de esta especie en diferentes tipos de vegetación, ni bajo diferentes grados de perturbación antrópica y si estos factores influyen en la composición de los visitantes florales.

En el presente trabajo se estudió, durante el pico de floración, la morfología floral de *M. geometrizans* en dos tipos de vegetación (selva baja y matorral xerófilo) de las Reservas de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán y Barranca de Metztitlán, México. Se analizó si la comunidad de artrópodos visitantes florales responde a la morfología floral y si el índice de disturbio antrópico influye en este sistema. Se plantearon las siguientes hipótesis: 1) Debido a que enfrentan presiones de selección parecidas, las flores tendrán mayor similitud morfológica relacionada al tipo de vegetación, independiente a la cercanía geográfica de los sitios; 2) Las flores grandes, por ser más atractivas, tendrán una comunidad de artrópodos con mayor riqueza y abundancia; 3) La perturbación genera nuevas condiciones microambientales que pueden favorecer el establecimiento de especies; como consecuencia, se espera que los sitios más perturbados presenten mayor abundancia de artrópodos visitantes florales.

## Material y métodos

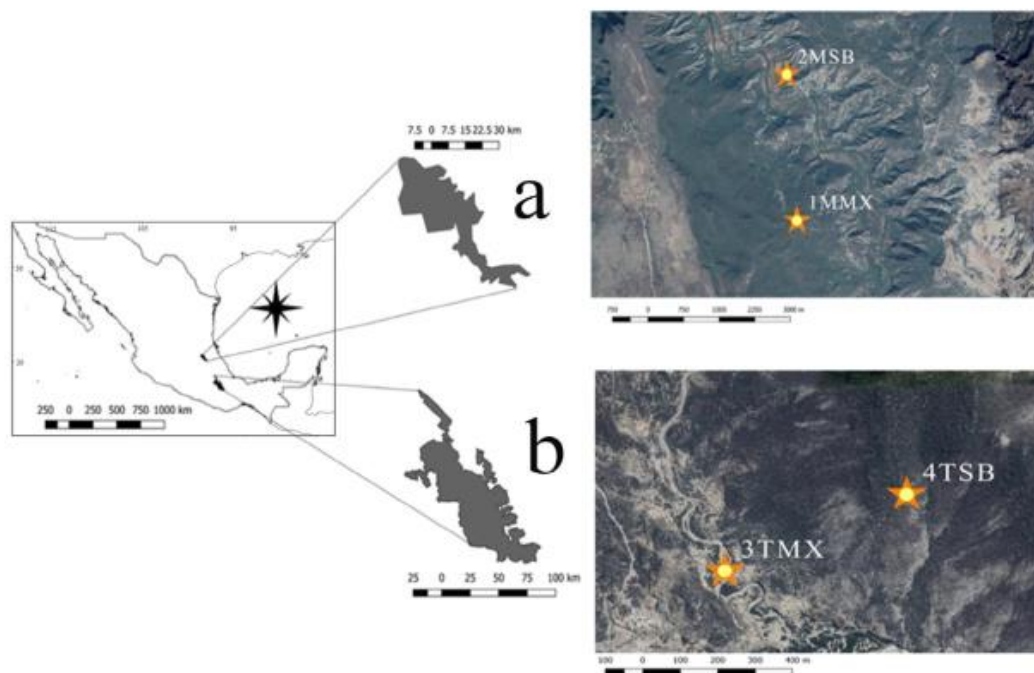
*Área de estudio.* Este trabajo se llevó a cabo en dos Reservas de la Biosfera en las que se distribuye *M. geometrizans*. En la Reserva de la Biosfera de la Barranca de Metztitlán (RBBM), Hidalgo, que se caracteriza por tener clima semiárido (CONANP 2003), con una precipitación media anual 427 mm y temperatura media anual de 22 °C (SEMARNAP 1999); se ubicaron los sitios uno y dos. El primer sitio se ubicó en matorral xerófilo (IMMX) (20° 26' 48.3" N 98° 40' 30.72" O, 1,611 m) y el segundo en selva baja caducifolia (2MSB) (20° 28' 33.492" N 98° 40' 38.46" O, 1,316 m). En la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), Oaxaca, que también se caracteriza por su clima semiárido (Valverde *et al.* 2007), con una precipitación media anual de 380 mm y

temperatura media anual de 21 °C (Arias *et al.* 1997, Rzedowski 2006); se ubicaron los sitios tres y cuatro. El tercer sitio se localizó en matorral xerófilo (3TMX) (18° 19' 43.68" N 97° 27' 9.50" O, 1,438 m) y el cuarto en selva baja caducifolia (4TSB) (18° 20' 04.34" N 97° 26' 52.29" O, 1,709 m) (Figura 1).

**Sistema de estudio.** *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console es un cactus arborescente (2-5 m de altura), endémico y ampliamente distribuido en todo México (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978). Su tallo principal es corto y ramificado (Arias *et al.* 1997). Cada rama tiene entre cinco y siete costillas (Arias *et al.* 1997). Presenta entre 4 a 9 espinas radiales de 0.2 a 5.0 cm. En la areola se pueden desarrollar de una a varias flores (Arias *et al.* 1997). Tiene flores hermafroditas, blancas con tintes púrpuros, con antesis diurna ( $\approx$  07:00 a 14:00 h), de un solo día, de 2-3 cm de largo y 2.5-3.5 cm de ancho (Arias *et al.* 1997, Rosas-García 2010). La especie florece de febrero a abril, y se ha documentado que sus principales polinizadores son abejas (Arias *et al.* 1997, Rosas-García 2010, Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero 2018).

**Caracterización del ambiente.** En cada sitio se realizó un análisis de perturbación siguiendo el procedimiento que Martorell & Peters (2009) desarrollaron para evaluar ambientes áridos. Este método permite el cálculo de un índice de disturbio (ID) a partir de la estimación de 13 parámetros, divididos en tres categorías: actividades humanas (AH), ganadería (G) y deterioro del hábitat (DH). Estos parámetros se registraron en tres transectos de 50 m de largo por 1 m de ancho para cada uno de los sitios de estudio.

**Morfología floral.** Se evaluó la morfología floral durante el pico de floración (comunicación personal con la gente local) con la finalidad de contar con un mayor número de flores. En los sitios 1MMX y 2MSB se realizó el 25 y 26 de marzo, mientras que para los sitios 3TMX y 4TSB los días 11 y 12 de marzo del año 2017. En cada sitio se seleccionaron al menos siete garrambullos. A una altura máxima de 2 metros (altura promedio de los individuos reproductivos más pequeños), se recolectaron de 3 a 5 flores por individuo, considerando todos los sectores acimutales (30 flores por sitio) para caracterizar el promedio de las



**Figura 1.** Ubicación de los sitios de estudio, a) Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán donde se encuentran los sitios 1MMX, Matorral Xerófilo de Metztitlán; y 2MSB, Selva Baja de Metztitlán; y b) Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán donde se encuentran los sitios 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán.

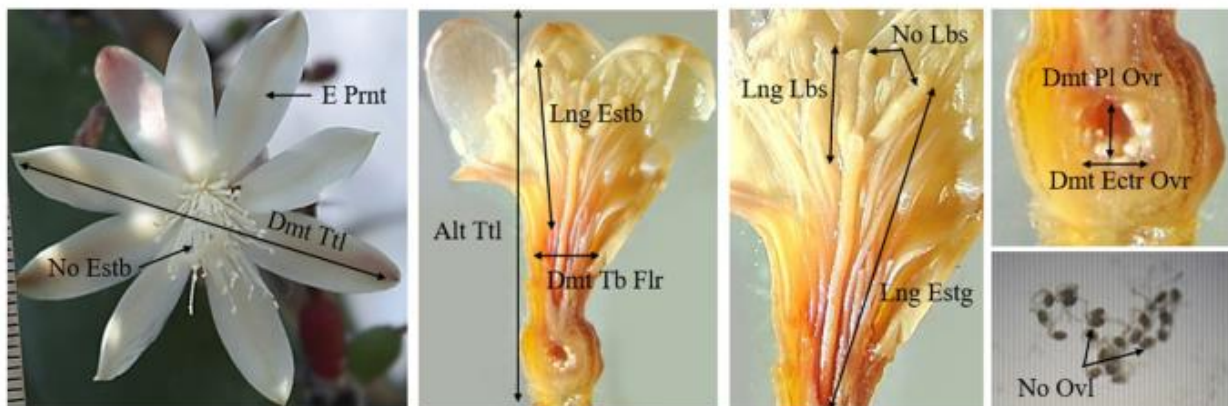
flores, sin considerar diferencias intraindividuales. Para registrar el diámetro de las 120 flores durante la antesis (Dmt Ttl), a cada una se le tomó una fotografía *in situ*, de frente, montada en una base con referencia métrica para que todas estuvieran en un mismo plano (porque al ser almacenadas se pierde el máximo de apertura floral) (Martínez-Ramos *et al.* 2017). Posteriormente, las flores se almacenaron en tubos de 50 ml con glicerina:alcohol 50:50 (Páez-Gerardo *et al.* 2005). En el laboratorio se registraron las características morfométricas de las estructuras florales. Se tomaron medidas de diámetro de la flor (Dmt Ttl) en las imágenes tomadas *in situ* mediante el software ImageJ 1.5 (Rasband 1997). Con un vernier digital, de 0.01 mm de resolución (Mitutuyo, Japón), se midió altura total de la flor (Alt Ttl), diámetro del tubo floral (Dmt Tb Flr), diámetro ecuatorial del ovario (Dmt Ectr Ovr), diámetro polar del ovario (Dmt Pl Ovr), longitud de estambres (Lng Estb), longitud del estigma (Lng Estg) y longitud de lóbulos (Lng Lbs). Con ayuda de un microscopio estereoscópico Leica EZ4, se contabilizó el número de estambres (No Estb), de lóbulos (No Lbs), de elementos del perianto (E Prnt) y de óvulos (No Ovl). Además, para la determinación del tipo de hercogamia (Hrc) se midió la longitud del estilo más el estigma y de los estambres (Figura 2).

*Artrópodos visitantes de las flores.* Durante los días de recolecta, en cada sitio se seleccionaron al azar tres individuos de garambullo. Se recolectaron todos los artrópodos visitantes de las flores con aspiradores, redes entomológicas, pinceles y recolecta directa. La recolecta se realizó durante dos días en cada sitio, de 7:00 a 14:00 h, de manera continua durante las 7 horas, por 5 recolectores en cada sitio (60 h de recolecta por sitio). Los ejemplares recolectados se conservaron en alcohol etílico al 86 %

(Morinière *et al.* 2017). Los artrópodos se separaron por morfoespecie (*Msp*) con ayuda de un microscopio estereoscópico Leica EZ4 y se identificaron con claves taxonómicas (Triplehorn & Johnson 2005) y con la ayuda del especialista Jorge Orendain-Méndez de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Se revisó bibliográficamente el grupo funcional al que pertenecen las *Msp* identificadas (Toft & Kimsey 1982, Morón & Terrón 1988, Borror *et al.* 1989, Cardel *et al.* 1997, Terrón *et al.* 1998, Moya-Raygoza *et al.* 2004, Ríos-Casanova *et al.* 2004, Strauss 2012, Martínez-Hernández & Callejas-Chavero 2015, Luna de la Torre *et al.* 2016, Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero 2018, Navarrete-Jiménez 2018).

*Análisis estadísticos.* Para estimar el ID se elaboró una matriz con los datos de los 13 parámetros obtenidos en el análisis de perturbación y se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) centrado, siguiendo el procedimiento propuesto por Martorell & Peters (2009), en el paquete estadístico MVSP 3.13 (Kovach 2004). Como el ACP centrado genera valores negativos y positivos, el primer eje se re-escaló para obtener un ID que abarcara un rango de 0 a 100, donde el 0 corresponde al transecto que presentó el menor disturbio antrópico y el 100 al que presentó el mayor. Se promedió el valor de ID para los tres transectos de cada sitio. Dado que los puntajes del ACP para cada sitio integran una combinación lineal de los valores registrados para cada variable, se desglosó la contribución al ID de cada categoría de disturbio (AH, G y DH) al sumar los términos lineales correspondientes a cada una de ellas (Martorell & Peters 2005).

Para identificar si había diferencias entre las flores de los cuatro sitios en función de las 14 estructuras florales, se realizó un análisis discriminante generalizado con el



**Figura 2.** Estructuras florales usadas para el análisis de la morfología floral: número de estambres (No Estb), elementos del perianto (E Prnt), número de óvulos (No Ovl) y número de lóbulos (No Lbs). Se tomaron medidas del diámetro total durante la antesis (Dmt Ttl), longitud de lóbulos (Lng Lbs), longitud de estigma (Lng Estg), longitud de estambres (Lng Estb), diámetro de tubo floral (Dmt Tb Flr), diámetro polar del ovario (Dmt Pl Ovr), diámetro ecuatorial ovario (Dmt Ectr Ovr) y altura total de la flor (Alt Ttl).



software SPSS Base Statistics v.19 (Norusis 2011). Para comparar las estructuras florales de los cuatro sitios, se utilizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. En los casos en que se detectaron diferencias significativas, se realizaron comparaciones pareadas con pruebas de U de Mann-Whitney, estimando los valores de  $p$  con la corrección de Bonferroni en el paquete estadístico PAST (Hammer *et al.* 2001). Se analizó la normalidad de los datos de la longitud del estilo más el estigma y la longitud de los estambres con la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de las variaciones con la prueba de Levene en el software SPSS Base Statistics v.19 (Norusis 2011). Para determinar la hercogamia se comparó, con una prueba de  $t$ -Student pareada, la longitud del estilo más el estigma con la de los estambres en el paquete estadístico PAST (Hammer *et al.* 2001).

Para evaluar la similitud entre las comunidades de artrópodos de los cuatro sitios se realizó un agrupamiento con el método de Bray-Curtis con el algoritmo UPGMA, utilizando un procedimiento de remuestreo con 1,000 repeticiones bootstrap para tener el valor de soporte de cada rama (Sneath & Sokal 1973), en el paquete estadístico PAST (Hammer *et al.* 2001). Para analizar la correlación entre la comunidad de artrópodos y las estructuras florales se realizó un análisis canónico de correspondencia (ACC). Finalmente, se estimó la correlación entre la comunidad de artrópodos y el índice de disturbio de los sitios, con un ACC. Estos análisis se realizaron con el paquete MVSP 3.13 (Kovach 2004).

## Resultados

**Caracterización del ambiente.** El primer y segundo eje del análisis de componentes principales explicaron el 43.08 y 27.02 % de la varianza total. Este análisis mostró un gradiente a lo largo del cual se ordenaron los cuatro sitios estudiados. Se encontraron diferencias muy marcadas en los valores del índice de disturbio (ID) entre las reservas de Metztlán y de Tehuacán (Tabla 1). El valor más alto de ID se presentó en el sitio 1MMX (ID = 79.79), donde la ganadería fue el principal agente de disturbio, seguido por el sitio 2MSB (ID = 33.39), donde el principal agente de disturbio fue el de las actividades humanas. El sitio de 4TSB presentó un ID casi cinco veces menor (ID = 8.23), con una contribución similar de actividades humanas y ganadería. Finalmente, el sitio menos perturbado fue el 3TMX con un ID de apenas 2.78, donde todos sus componentes presentaron valores similares (Tabla 1).

**Morfología floral.** El análisis discriminante generalizado reveló que existen diferencias significativas entre las estructuras de las flores de *M. geometrizans* entre los cuatro sitios (Lambda de Wilks = 0.08;  $p < 0.001$ ) (Figura 3). La

matriz de estructura, integrada por los valores de correlación entre las variables y las funciones discriminantes, indicó que las estructuras florales que más contribuyeron a las diferencias entre sitios en la función 1 fueron: diámetro total de la flor (-0.522), número de óvulos (0.322) y longitud de lóbulos (-0.205). Mientras que en la función 2 fueron: diámetro ecuatorial del ovario (0.609), longitud de estigma (0.381) y diámetro del tubo floral (0.272).

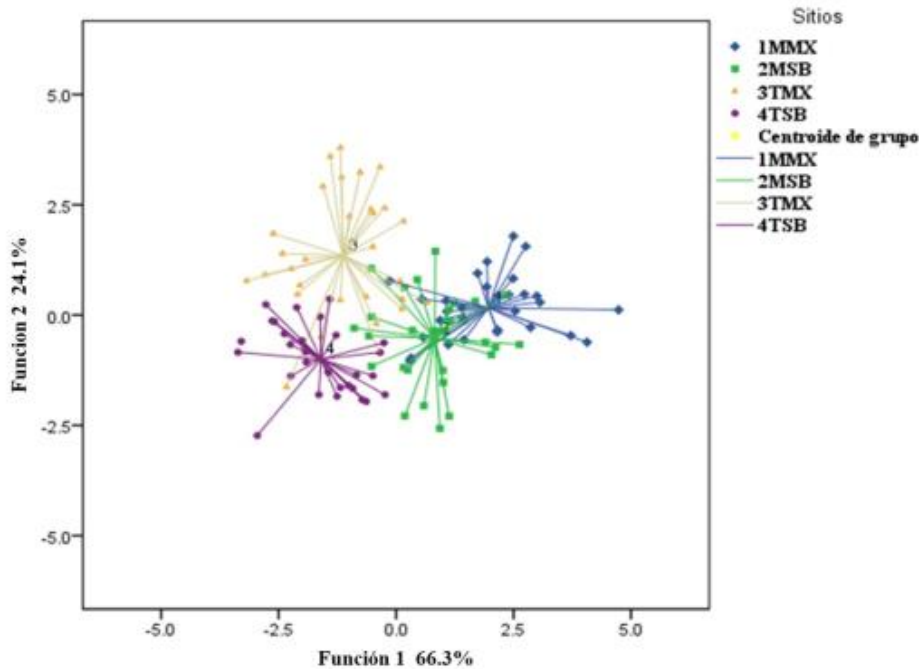
**Tabla 1.** Índice de disturbio re-escalado (de 0 a 100) y su desglose en sus tres componentes para los cuatro sitios ubicados en las Reservas de la Biosfera de Metztlán (1MMX = Matorral Xerófilo; 2MSB = Selva Baja) y Tehuacán (3TMX = Matorral Xerófilo; 4TSB = Selva Baja). ID = Índice de Disturbio, AH = Actividades Humanas, G = Ganadería y DH = Deterioro del Hábitat.

	AH	G	DH	ID
1MMX	27.59	31.82	20.37	79.79
2MSB	12.89	8.51	11.99	33.39
3TMX	0.80	0.94	1.03	2.78
4TSB	2.27	2.56	3.40	8.23

En la Reserva de la Barranca de Metztlán se encontraron flores con los valores más bajos en altura total, longitud de estambres y longitud de lóbulos. Pero con mayor número de óvulos, estambres y elementos del perianto (Tabla 2). En la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán las flores mostraron la mayor altura total de la flor, de lóbulos y estambres. Pero, menor número de óvulos, estambres y elementos del perianto (Tabla 2).

De acuerdo con la prueba de  $t$ -Student pareada, las flores de los sitios de matorral xerófilo presentaron hercogamia (1MMX  $t = -3.46$ ,  $p = 0.001$  y 3TMX  $t = -2.68$ ,  $p = 0.011$ ). En el 63 % de los casos los estambres fueron más largos que el estilo más estigma (morfo Thrum). Mientras que, en la selva baja, las flores no presentaron hercogamia a pesar de que predominó el morfo del estigma más estilo más largo que los estambres (2MSB  $t = 1.81$ ,  $p = 0.081$  y 4TSB  $t = 1.16$ ,  $p = 0.25$ ) (morfo Pin) (Tabla 2).

**Artrópodos visitantes de las flores.** Se registraron 329 individuos de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans*. En el sitio 1MMX se recolectaron 126 individuos; en el 2MSB, 63; en el 3TMX, 81 y en el 4TSB, 59. Se separaron en 106 *Msp* pertenecientes a 5 órdenes, Hymenoptera (N = 259), Diptera (N = 40), Coleoptera (N = 22), Thysanoptera (N = 1) y Araneae (N = 7) (Apéndice 1).



**Figura 3.** Diagrama de dispersión generado por análisis discriminante generalizado, que indicó diferencias significativas de las flores entre sitios. 1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán; 4TSB, Selva Baja de Tehuacán.

El orden con mayor número de familias fue Hymenoptera con ocho, seguido por Diptera (5), Coleoptera (3) y Araneae (2) (Apéndice 1). La familia con mayor número de individuos recolectados fue Formicidae con 130, seguida de Apidae con 48 y Vespidae con 37 (Apéndice 1). Estas familias también presentaron el mayor número de *Msp*, Formicidae con 30, Apidae con 21 y Vespidae con 14.

Se identificaron bibliográficamente nueve grupos funcionales de artrópodos, el más representativo fue el de los polinizadores con el 56.1 % de la recolecta, pertenecientes a las familias Anthophoridae, Apidae, Halictidae, Syrphidae y Vespidae. El segundo grupo funcional más abundante fue el de los depredadores-nectarívoros con el 10.4 %, registrados en la familia Formicidae; seguidos de los nectarívoros con el 8.5 %, donde se identificaron las familias Formicidae y Thripidae (Apéndice 1).

El análisis de agrupamiento de las comunidades de artrópodos de los cuatro sitios indicó que la composición no depende del tipo de vegetación ni de la separación geográfica. Este análisis separó al sitio 1MMX del resto (correlación cofenética de 0.85), el cual se caracterizó por ser el más perturbado y presentar mayor abundancia de artrópodos (Figura 4).

Los resultados de los análisis de correspondencia explicaron en un 95.1 % que los visitantes florales

presentaron mayor abundancia en el sitio 1MMX que se caracteriza por tener el mayor ID (Figura 5 A). Por otro lado, indicaron en un 97.52 % que los órdenes de visitantes florales se correlacionan únicamente con la hercogamia y no con el resto de las estructuras florales (Figura 5 B).

## Discusión

Los resultados de este estudio indican que los sitios de la Barranca de Metztlán presentan la mayor perturbación antrópica. En contraste, los sitios de la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán registraron valores de perturbación muy bajos. A pesar de ser una Reserva de la Biósfera, en Metztlán se han reportado áreas de cultivo (principalmente maíz, frijol, calabaza, chile, tomate verde, jitomate y agave) e ingreso de ganado (cabras, ovejas y vacas) (Moreno *et al.* 2007) que contribuyen al disturbio de los sitios. En contraste, los sitios de estudio de Tehuacán se encuentran dentro del área de conservación del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” donde no hay ingreso de ganado, ni zonas de cultivo. Por lo que, en los sitios de la Reserva de Metztlán, las especies, incluyendo a *M. geometrizans*, enfrentan presiones de selección como mayor riesgo de desecación, mayor radiación solar e incremento del viento (Krishnadas *et al.* 2018, Stone *et al.* 2018).

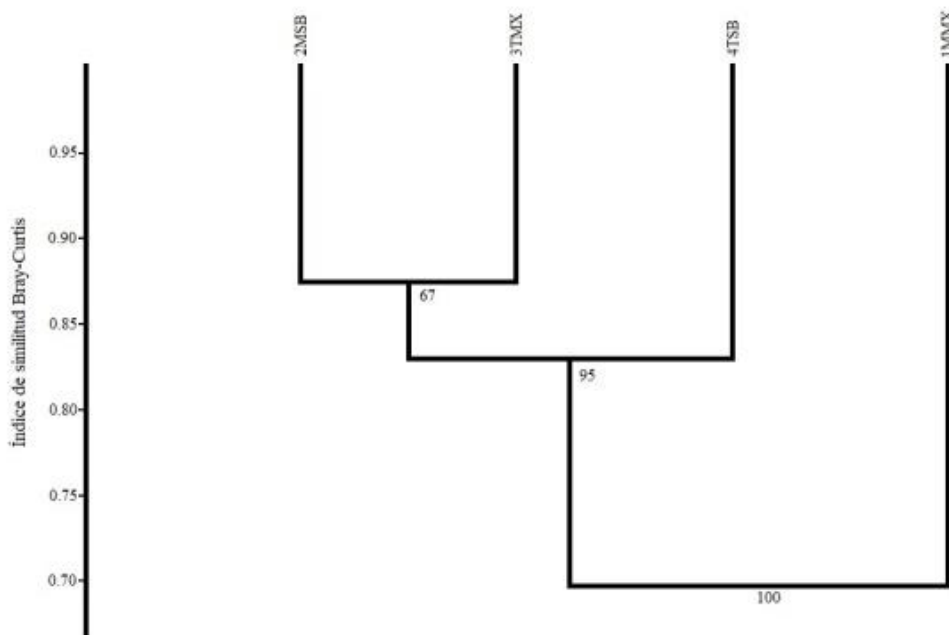
**Tabla 2.** Estructuras florales de *M. geometrizans* (media  $\pm$  EE) en cuatro sitios ubicados en las Reservas de la Biosfera de Metztlán (1MMX, Matorral Xerófilo; 2MSB, Selva Baja) y Tehuacán (3TMX, Matorral Xerófilo; 4TSB, Selva Baja). En negritas se presentan los valores más altos. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Estructuras florales	1MMX	2MSB	3TMX	4TSB
	Media $\pm$ EE	Media $\pm$ EE	Media $\pm$ EE	Media $\pm$ EE
Altura total (cm)	2.49 <sup>a</sup> $\pm$ 0.041	2.65 <sup>a</sup> $\pm$ 0.067	2.92 <sup>b</sup> $\pm$ 0.054	3.04 <sup>b</sup> $\pm$ 0.036
Diámetro total (cm)	3.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.63	<b>3.70<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.092	3.50 <sup>c</sup> $\pm$ 0.065	3.41 <sup>a</sup> $\pm$ 0.044
Diámetro del tubo floral (cm)	3.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.014	0.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.016	0.34 <sup>a</sup> $\pm$ 0.014	<b>0.41<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.014
Diámetro ecuatorial del ovario (cm)	0.22 <sup>a</sup> $\pm$ 0.009	0.20 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.011	<b>0.29<sup>c</sup></b> $\pm$ 0.022	0.18 <sup>b</sup> $\pm$ 0.007
Diámetro polar del ovario (cm)	0.30 <sup>a</sup> $\pm$ 0.012	0.31 <sup>a</sup> $\pm$ 0.012	0.32 <sup>a</sup> $\pm$ 0.036	<b>0.33<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.013
Longitud de estambres (cm)	1.23 <sup>a</sup> $\pm$ 0.020	1.21 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.042	1.27 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.033	<b>1.32<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.024
Longitud de estigma (cm)	1.17 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.022	1.26 <sup>bc</sup> $\pm$ 0.043	1.16 <sup>b</sup> $\pm$ 0.045	<b>1.36<sup>c</sup></b> $\pm$ 0.036
Longitud de lóbulos (cm)	0.47 <sup>a</sup> $\pm$ 0.017	0.46 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.026	0.54 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.029	<b>0.56<sup>b</sup></b> $\pm$ 0.020
Número de estambres	<b>92.60<sup>a</sup></b> $\pm$ 3.93	80.37 <sup>a</sup> $\pm$ 3.34	89.17 <sup>a</sup> $\pm$ 2.32	86.90 <sup>a</sup> $\pm$ 2.13
Número de lóbulos	<b>4.67<sup>a</sup></b> $\pm$ 0.120	4.50 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.133	4.40 <sup>ab</sup> $\pm$ 0.140	4.03 <sup>b</sup> $\pm$ 0.131
Número de elementos de perianto	<b>19.13<sup>a</sup></b> $\pm$ 0.39	16.90 <sup>b</sup> $\pm$ 0.44	16.60 <sup>b</sup> $\pm$ 0.499	15.80 <sup>b</sup> $\pm$ 0.326
Número de óvulos	<b>101.77<sup>a</sup></b> $\pm$ 4.57	94.20 <sup>a</sup> $\pm$ 5.41	72.73 <sup>b</sup> $\pm$ 4.91	75.63 <sup>bc</sup> $\pm$ 3.370
Hercogamia	<b>Sí</b> ( $p = 0.0014$ )	<b>No</b> ( $p = 0.0808$ )	<b>Sí</b> ( $p = 0.0119$ )	<b>No</b> ( $p = 0.254$ )

Estudios realizados en cactáceas han detectado variación intraespecífica e intrapoblacional en las estructuras florales relacionadas a factores abióticos (Schlumpberger *et al.* 2009, Gutiérrez-Flores *et al.* 2017, Aguilar-García *et al.* 2018). Durante el pico de floración de *M. geometrizans* encontramos variación en la morfología floral entre reservas. En general, en la Reserva de Metztlán, hubo flores de menor tamaño, con mayor número de estructuras florales. Mientras que, en la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán se encontraron flores más grandes con menor número de estructuras florales. Estos resultados indican un posible compromiso, en las flores de *M. geometrizans*, entre tamaño floral y número de estructuras florales, lo que coincide con otros sistemas en los que se ha documentado que el aumento en la inversión a una función puede disminuir la inversión en otras (Harder & Barrett 2006, Vasconcelos & Proença 2015). Ambas estrategias (tamaño vs número de estructuras florales) pueden favorecer el éxito reproductivo de las plantas debido a lo atractivo que resultan para los visitantes florales, incluyendo a los polinizadores (Friedman & Barrett 2011). Al respecto, Gutiérrez-Flores *et al.* (2017) sugieren que, bajo condiciones estresantes, las flores decrecen en tamaño, pero incrementan el número de sus estructuras asociadas a las funciones reproductivas. Este resultado coincide con nuestros datos, porque las flores de la Reserva de la Barranca de Metztlán se enfrentan a mayor disturbio antrópico lo cual podría implicar mayor estrés, a diferencia de las flores de Tehuacán que son más grandes, con menos estructuras florales y menor estrés antrópico.

Con respecto a la hercogamia, las flores de *M. geometrizans* también presentaron características que se relacionan con el tipo de vegetación en el que se encuentran. En las selvas bajas (2TSB y 4MSB) predominó el morfo Pin y en los matorrales (1MMX y 3TMX) el morfo Thrum. En el caso del morfo Thrum se ha reportado que puede estar favoreciendo la exportación de polen (Martínez-Ramos *et al.* 2017). Por lo anterior, sería interesante evaluar si existe una relación entre este morfo y la función masculina en *M. geometrizans*, debido a que en este trabajo se identificó mayor número de estambres en las flores con morfo Thrum. El morfo Pin, que favorece la función femenina de las flores, fue más abundante en las selvas bajas. Sin embargo, la diferencia no fue significativa, por lo anterior, sería recomendable ampliar el muestreo para confirmar este resultado.

La riqueza de la comunidad de artrópodos recolectada en este trabajo fue mayor a la reportada para otras especies de cactáceas con antesis diurna (Blair & Williamson 2008, Martínez-Adriano *et al.* 2015, Vázquez *et al.* 2016, Córdova-Acosta 2017). Sin embargo, a diferencia de *M. geometrizans*, estas especies presentan flores más grandes y menor cantidad de flores por planta. Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero (2018), en un estudio realizado en una localidad del estado de Hidalgo, reportaron una riqueza de artrópodos similar. En ambos trabajos, el orden Hymenoptera fue el visitante predominante en las flores del garambullo, seguido por Diptera y Coleoptera. La alta diversidad de artrópodos encontrada en este sistema puede



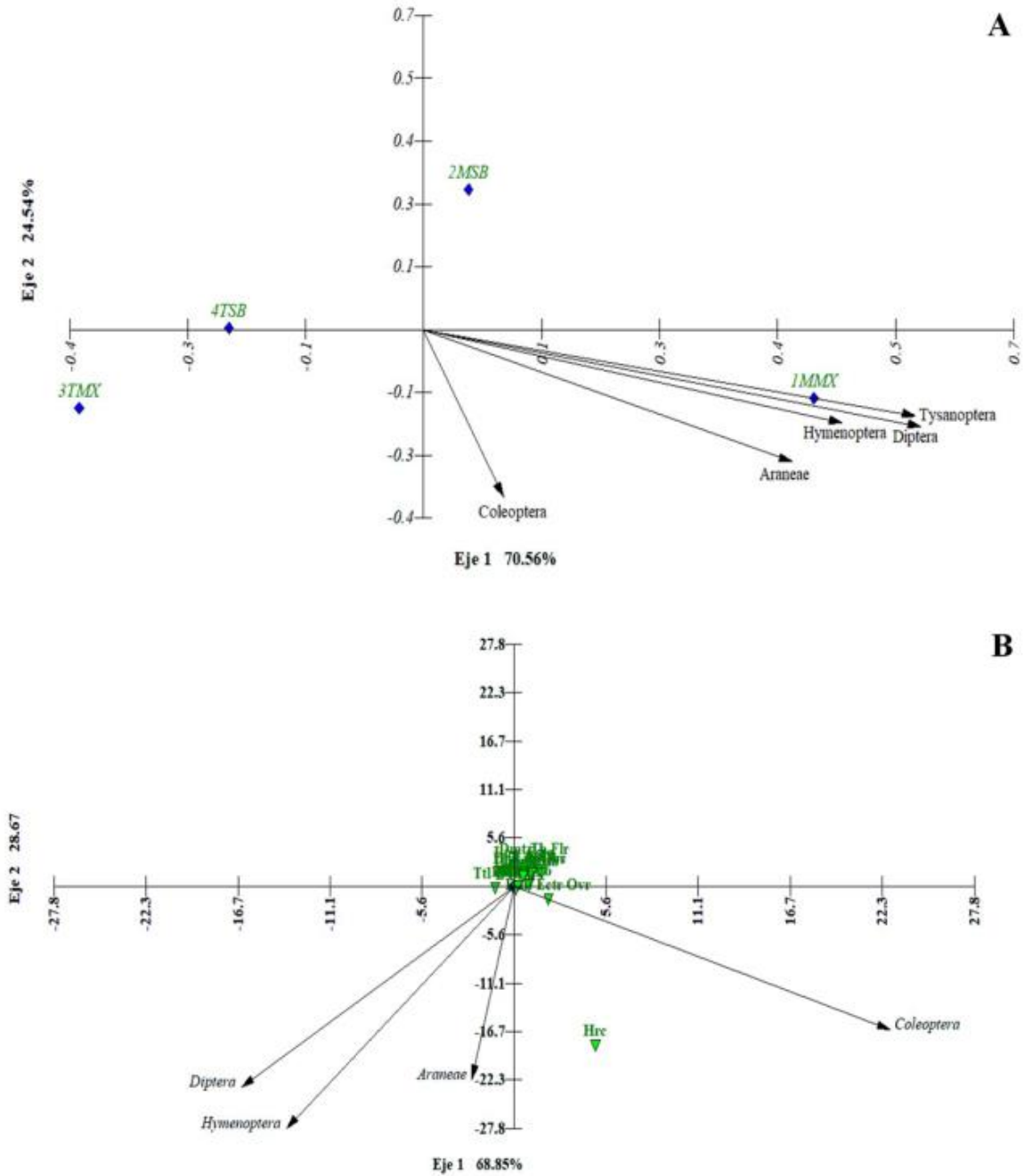
**Figura 4.** Dendrograma resultado de un análisis de clasificación jerárquica con el método UPGMA basado en la similitud de Bray-Curtis entre las comunidades de artrópodos visitantes de flores de *M. geometrizans* en los cuatro sitios de estudio (correlación cofenética de 0.85). Se indica el valor de soporte de cada rama.

deberse a que *M. geometrizans* presenta su periodo de floración en una etapa del año diferente a la mayoría de las especies, por lo que es un recurso importante para la comunidad de artrópodos (Maqueda-Díaz & Callejas-Chavero 2018).

Las comunidades de artrópodos visitantes presentaron mayor abundancia en los matorrales, particularmente en el sitio 1IMMX. Las flores de las selvas bajas de ambas reservas presentaron el menor número de visitantes, particularmente el sitio 4TSB. Las flores de los matorrales xerófilos en ambas reservas tuvieron la comunidad de artrópodos más compleja, con el mayor número de familias y grupos funcionales. El número de grupos funcionales fue similar al encontrado por Martínez-Adriano *et al.* 2015 en las flores de *Astrophytum myriostigma*. Una característica importante en las flores de los matorrales es la dominancia del morfo Thrum. En este morfo el polen queda más expuesto, lo cual es atractivo para los artrópodos (Hernández-Ramírez 2018). Al respecto, se ha reportado en otros sistemas que este morfo recibe un mayor número de visitantes florales (Hernández-Ramírez 2018). El sitio 4TSB fue el que tuvo menos visitantes, en este sitio se presentó una mayor abundancia de depredadores, lo que puede estar ejerciendo un control de las poblaciones del resto de artrópodos. El ID de los sitios, también puede ser

un factor que esté influyendo en la comunidad de visitantes florales. Las flores del sitio más perturbado, 1IMMX, fueron las que recibieron un mayor número de visitantes florales, mientras que las del sitio 4TSB, que es de los menos perturbados, presentó menos visitantes. Este resultado contrasta con el que reportaron Juárez-Sotelo *et al.* (2018) en selvas bajas caducifolias, donde el sitio menos perturbado fue el que tuvo mayor diversidad de artrópodos. También, difiere con el caso de las abejas visitadoras de *Opuntia heliabravoana* Scheinvar 1974, que presentaron menor abundancia en sitios más perturbados (Sánchez-Echeverría *et al.* 2016). Sin embargo, se ha documentado que los cambios provocados por la perturbación antrópica generan diversos microambientes que favorecen la colonización de especies de artrópodos (Yang *et al.* 2015, Juárez-Sotelo *et al.* 2018). Sobre todo, de aquellas que presentan conducta de anidación, comportamiento social y hábitos alimenticios generalistas (Sánchez-Echeverría *et al.* 2016).

En conclusión, los resultados de este estudio indicaron que las flores de *M. geometrizans* no tienen mayor similitud morfológica relacionada al tipo de vegetación como lo planteado en nuestra hipótesis. Al parecer la cercanía geográfica influye más que el tipo de vegetación en la morfología floral. También, se identificó que el tamaño de



**Figura 5.** Gráfico del análisis canónico de correspondencia (ACC) que muestra la abundancia de los órdenes de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans* (vectores) con respecto a los sitios que se encuentran en un gradiente de disturbio (rombos azules) (A) y la abundancia de los órdenes de artrópodos (vectores) con respecto a las estructuras florales (triángulos verdes) (B). La longitud de los vectores está escalada por un factor de 2.00 (A) y 626.26 (B) para facilitar su visibilidad con respecto a la dispersión de los puntos en el espacio de ordenación.

la flor no fue la característica más atractiva para los artrópodos visitantes florales como se esperaba, porque las flores de menor tamaño, pero con un número relativamente mayor de estructuras florales fueron las más visitadas. Además, de acuerdo con nuestra hipótesis, el sitio más perturbado presentó mayor abundancia de artrópodos y de morfoespecies de visitantes florales, quizá por la generación de microambientes que favorecen el establecimiento de algunas especies.

Un hallazgo importante en el presente trabajo, adicional a nuestras hipótesis de investigación, fue la manera en que *M. geometrizans* maneja un balance costo/beneficio en su morfología floral al presentar un compromiso entre el tamaño de la flor y el número de estructuras florales durante su pico de floración.

Finalmente, en este estudio se revelaron aspectos interesantes sobre la morfología floral y la comunidad de artrópodos visitantes de las flores de *M. geometrizans*, durante el pico de floración, en dos Reservas de la Biósfera de México. Sin embargo, consideramos que se complementaría con: 1) Un análisis de la diversidad y estructura genética en relación con las características florales. 2) Un estudio detallado sobre la biología de los visitantes florales. 3) Realizar un análisis sobre las redes de interacción del garrapal con sus visitantes y entre estos. 4) Investigar la variación intra- e inter-anual de la morfología floral y de las relaciones con sus visitantes durante todo el periodo de floración de *M. geometrizans*, para conocer completa la dinámica de este sistema.

#### Agradecimientos

La primera autora agradece el apoyo al Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (298646). Agradecemos a las personas que nos ayudaron en campo y/o en el laboratorio para obtener los datos, A. Orozco Robles, C. Fernández Rendón, C. Rubín Sánchez, L.M. Andrade Muñiz, L. Esquibel Suárez, L.E. Soto Cortes, M.A. González Adán; al guía de la Reserva Tehuacán-Cuicatlán, P. Miranda; al editor asociado y a dos revisores anónimos que ayudaron a mejorar el escrito.

#### Literatura citada

Aguilar-García SA, Figueroa-Castro DM, Valverde PL, Vite F. 2018. Effect of flower orientation on the male and female traits of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). *Plant Biology* **20**: 531-536. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12713>

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

Arias S, Gamma-López S, Guzmán LU. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Cactaceae A.L. Juss. Fascículo 14. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México ISBN: 968-36-3108-8.

Arias S, Guzmán U, Mandujano MC, Soto M, Golubov J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La lista Roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**: 100-125

Ambruster WS. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* **78**: 1661-1672. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1661:ELEOPH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1661:ELEOPH]2.0.CO;2)

Barrett SC. 2010. Understanding plant reproductive diversity. *Biological Sciences* **365**: 99-109. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0199>

Blair AW, Williamson PS. 2008. Effectiveness and importance of pollinators to the star cactus (*Astrophytum asterias*). *The Southwestern Naturalist* **53**: 423-430. DOI: <https://doi.org/10.1894/JB-04.1>

Borror DJ, Triplehorn CA, Johnson NF. 1989. *An introduction to the study of insects*. Philadelphia, USA: Saunders College Publishing. ISBN: 0030253977

Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada R. 1978. Datos acerca de la ecología de las cactáceas y de su distribución en los tipos de vegetación en México. In: Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada R, eds. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. México: Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 84-123. ISBN: 9683617581, 9789683617583.

Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada R. 1991. Tribu V Cactaceae. In: Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada R, eds. *Las Cactáceas de México*. Vol. II. México: Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 102-122. ISBN: 968361759X, 9789683617590.

Cardel Y, Rico-Gray V, García-Franco JG, Thien LB. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacán Valley, México. *Conservation Biology* **11**: 367-374. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95322.x>

Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A. 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: A historical perspective. *Journal of Ethnobiology* **19**: 71-95.

CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2003. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. *Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. ISBN: 968-817-592-7

- Córdova-Acosta E, Zavala-Hurtado JA, Golubov J, Casas A. 2017. Reproductive biology of *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg subsp. *recurvus* (Cactaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Plant Biology* **19**: 798-805. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12585>
- Friedman J, Barrett SC. 2011. The evolution of ovule number and flower size in wind-pollinated plants. *The American Naturalist* **177**: 246-257. DOI: <https://doi.org/10.1086/657954>
- Ganders FR. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* **17**: 607-635. DOI: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
- Geber MA, Moeller DA. 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for reproductive character evolution. In: Harder LD, Barrett SC, eds. 2006. *Ecology and Evolution of Flowers*. United States, New York: Oxford University Press. pp. 2-42. ISBN: 0-19-857085-6.
- Gutiérrez-Flores C, Cota-Sánchez JH, León-de la Luz JL, García-De León FJ. 2017. Disparity in floral traits and breeding systems in the iconic columnar cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Flora* **235**: 18-28. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.08.007>
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* **4**: 1-9.
- Harder LD, Barrett SC. 2006. David G. Lloyd and the evolution of floral biology: from natural history to strategic analysis. In: Harder LD, Barrett SC, eds. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press on Demand, pp. 2-42. ISBN: 0-19-857085-6.
- Hernández-Ramírez AM. 2018. Buscando al polinizador eficiente: variación temporal en el gremio de visitantes florales y carga polínica estigmática en la especie distilica *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **89**: 412-420. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2369>
- Juárez-Sotelo LE, Olalde-Estrada I, Castellanos-Vargas I, Cano-Santana Z. 2018. Comunidades de artrópodos terrestres en sitios perturbados de selva baja caducifolia del ejido San José Tilapa, Coxcatlán, Puebla, México. *Entomología Mexicana* **5**: 294-300.
- Kovach WL. 2004. MVSP-A MultiVariate Statistical Package for Windows, Version 3.13. Pentraeth, Wales: Kovach Computing Services.
- Krishnadas M, Bagchi R, Sridhara S, Comita LS. 2018. Weaker plant-enemy interactions decrease tree seedling diversity with edge-effects in a fragmented tropical forest. *Nature Communications* **9**: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06997-2>
- Luna de la Torre P, Castro-Leal L, Contreras-Cerón R, Castillo-Meza AL. 2016. Actividad de formicidos en *Ferocactus latispinus* (Cactaceae) en una zona semiárida del centro de México. *Entomología Mexicana* **3**: 530-536.
- Mandujano MC, Carrillo-Ángeles IG, Martínez-Peralta C, Golubov J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat KG, ed. *Desert Plants Biology and Biotechnology*. Berlin, Germany: Springer, pp. 197-230. ISBN: 978-3-642-02550-1.
- Maqueda-Díaz E, Callejas-Chavero A. 2018. Riqueza y composición de artrópodos asociados a las flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console, 1897 en Huichapan, Hidalgo. *Entomología Mexicana* **5**: 267-273.
- Martínez-Adriano CA, Romero-Méndez U, Flores J, Jurado E, Estrada-Castillón E. 2015. Floral visitors of *Astrophytum myriostigma* in La Sierra El Sarnoso, Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist* **60**: 158-165. DOI: <https://doi.org/10.1894/FMO-12.1>
- Martínez-Hernández DG, Callejas-Chavero A. 2015. Efecto mutualista de *Liometopum apiculatum* (Hymenoptera: Formicidae) sobre la tasa de parasitoidismo en *Toumeyella martinezi* (Hemiptera: Coccidae) asociados a *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). In: Castaño-Meneses G, Vásquez-Bolaños M, Navarrete-Heredia JL, Quiroz-Rocha GA, Alcalá-Martínez I, eds. *Avances de Formicidae de México*. Guadalajara, Jalisco, México: Astra Editores. pp. 109-120. ISBN: 978-607-9450-01-4.
- Martínez-Ramos LM, Mejía-Rojas M, Rojas-Aréchiga M, Mandujano MC. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **62**: 13-22.
- Martorell C, Peters EM. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**: 199-207.
- Martorell C, Peters EM. 2009. Disturbance-response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology* **23**: 377-387. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01134.x>
- Moreno CE, Sánchez-Rojas G, Verdú JR, Numa C, Marcos-García MA, Martínez-Falcón AP, Galante E, Halfiter G. 2007. Biodiversidad en ambientes agropecuarios semiáridos en la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, México. *Hacia una Cultura de la Conservación de la Diversidad Biológica* **6**: 97-107.
- Morinière J, Hendrich L, Balke M, Beermann AJ, König T, Hess M, Hausmann, A. 2017. A DNA barcode library for Germany' s mayflies, stoneflies and caddisflies (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). *Molecular Ecology Resources* **17**: 1293-1307. DOI: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12683>

- Morón MA, Terrón RA. 1988. *Entomología Práctica: una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica de México*. México DF: Instituto de Ecología, A.C. ISBN: 9687213086, 9789687213088
- Moya-Raygoza G, Kathirithamby J, Larsen KJ. 2004. Dry season parasitoids of adult corn leafhoppers (Hemiptera: Cicadellidae) on irrigated maize in Mexico. *The Canadian Entomologist* **136**: 119-127. DOI: <https://doi.org/10.4039/n03-038>
- Navarrete-Jiménez A, Herrera-Fuentes MC, Bazán-Morales A, Zavala-Hurtado JA, Campos-Serrano J. 2018. Listado preliminar del orden Araneae en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla. *Entomología Mexicana* **5**: 576-579.
- Norusis MJ. 2011. *IBM SPSS Statistics 19 Statistical Procedures Companion*. Vol. 496. New Jersey, USA: Education Upper Saddle River. Prentice Hall Pearson.
- Páez-Gerardo LE, Aguilar-Rodríguez SA, Terrazas T, Huidobro-Salas ME, Aguirre-León EA. 2005. Cambios anatómicos en la corteza de *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Hawkins causados por la epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **77**: 59-64. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1713>
- Rasband W. 1997. Software ImageJ 1.50i. USA: National Institutes of Health,
- Ríos-Casanova L, Valiente-Banuet A, Rico-Gray V. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**: 37-54.
- Rosas-García EM. 2010. *Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en Myrtillocactus geometrizans*. MSc. Thesis. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sánchez-Echeverría K, Castellanos I, Mendoza-Cuenca L. 2016. Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas* **18**: 27-34.
- Schlumpberger BO, Cocucci AA, Moré M, Sérsic AN, Raguso RA. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* **103**: 1489-1500. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp075>
- SEMARNAP [Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca]. 1999. Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Documento técnico justificativo para la creación de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hgo. Pachuca, Hidalgo, México: SEMARNAP.
- Sneath PHA, Sokal RR. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. United States, San Francisco: Freeman. ISBN: 0716706970.
- Stone MJ, Catterall CP, Stork NE. 2018. Edge effects and beta diversity in ground and canopy beetle communities of fragmented subtropical forest. *Plos One* **13**: 3. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193369>
- Strauss SY. 2012. Leaf-Beetle community structure in an Amazonian rainforest canopy. In: Jolivet P, Petitpierre E, Hsiao TH, eds. *Biology of Chrysomelidae*. Dordrecht, The Netherlands: Springer Science and Business Media. pp. 73. e-ISBN 978-94-009-3105-3; DOI: [https://doi.org/10.1007/978-94-009-3105-3\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-009-3105-3_5)
- Strauss SY, Whittall JB. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In: Harder, LD, Barrett SC, eds. *Ecology and Evolution of Flowers*. United States, New York: Oxford University Press pp. 120-138. ISBN: 0-19-857085-6.
- Terrón SR, Urbán CG, Rodríguez NS. 1998. Ordenes de insectos con importancia agrícola: guía diagnóstica y morfología general. México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Toft CA, Kimsey, LS. 1982. Habitat and behavior of selected *Apiocera* and *Rhaphiomidas* (Diptera, Apioceridae), and descriptions of immature stages of *A. hispida*. *Journal of the Kansas Entomological Society* **55**: 177-186.
- Triplehorn CA, Johnson NF. 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. United States, Pacific Grove: Brooks/Cole Thomson Learning. ISBN: 0-03-096835-6.
- Valverde PL, Vite F, Pérez-Hernández MA, Zavala-Hurtado JA. 2007. Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology* **188**: 17-27. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9144-1>
- Vasconcelos TN, Proença CE. 2015. Floral cost vs. floral display: insights from the megadiverse Myrtales suggest that energetically expensive floral parts are less phylogenetically constrained. *American Journal of Botany* **102**: 900-909. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400509>
- Vázquez E, Sánchez E, Aguilar M. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **61**: 12-28.



Woźniak NJ, Sicard A. 2018. Evolvability of flower geometry: convergence in pollinator-driven morphological evolution of flowers. *Seminars in Cell & Developmental Biology* **79**: 3-15. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.09.028>

Yang Z, Liu X, Zhou M, Ai D, Wang G, Wang Y, Chu C, Lundholm JT. 2015. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports* **5**: 15723. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep15723>

---

**Editor de sección:** Joel Flores

**Contribución de los autores:** YIB concibió la idea, diseñó el estudio, realizó el trabajo de campo, analizó los datos y escribió el manuscrito; ASD concibió la idea, consiguió financiamiento, diseñó el estudio, participó en el análisis de los datos y en la escritura del manuscrito; JAZH participó en el diseño del estudio, en el análisis de los datos y en la escritura del manuscrito; POA participó en el diseño del estudio, trabajo de campo, en el análisis estadístico y en la revisión del manuscrito; ACC participó en el desarrollo de la idea y diseño del estudio. ACR participó en el desarrollo de la idea y diseño del estudio.

Flores de *Myrtillocactus geometrizans*: morfología y sus visitantes

**Apéndice 1.** Artrópodos visitantes florales de *M. geometrizans* (clasificación taxonómica, grupo funcional y número de individuos) registrados en cada uno de los sitios (1MMX, Matorral Xerófilo de Metztlán; 2MSB, Selva Baja de Metztlán; 3TMX, Matorral Xerófilo de Tehuacán y 4TSB, Selva Baja de Tehuacán). Los grupos funcionales se identificaron de la siguiente manera: Polinizador (Plnzdr); Nectarívoro (Nctrv); Parásito de artrópodos (Prst artr); Depredador (Dprd); Herbívoro (Hrbv); Robador de néctar (Rbd nctr); Depredador, Nectarívoro (Dprd, Nctrv); Depredador, Parásito de artrópodos (Dprd, Prst artr); Depredador, Polinizador (Dprd, Plnzdr).

Sitio	Orden	Familia	Morfoespecie	Grupo funcional	Total
1MMX	Araneae	Salticidae	Msp. 62., Msp. 59, Msp. 60	Dprd	3
	Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Melolonthinae</i> sp. 72	Hrbv	1
		Chrysomelidae	Msp. 2, Msp. 70, Msp. 71	Hrbv	7
	Diptera	Pipunculidae	Msp. 37, Msp.38	Prst artr	6
		Syrphidae	Msp. 44, Msp. 45, Msp. 57, Msp. 68, Msp. 73, Msp. 36, Msp. 65	Plnzdr	17
	Hymenoptera	Anthophoridae	Msp. 50		3
		Apidae	<i>Apis</i> sp. 1	Plnzdr	25
				Msp. 40, Msp. 41, Msp. 48, Msp. 51, Msp. 69, Msp. 99	
			Msp. 14	Rbd nctr	1
		Fomicidae	<i>Camponotus</i> sp. 32	Nctrv	1
			<i>Brachymyrmex</i> sp. 33		3
			<i>Brachymyrmex</i> sp. 76		
			<i>Crematogaster</i> sp. 30	Dprd, Nctrv	1
			<i>Pseudomyrmex</i> sp. 4, <i>P.</i> sp. 66, <i>P.</i> sp. 74		5
		Haliictidae	Msp. 5, Msp. 6, Msp. 16, Msp. 39, Msp. 55, Msp. 46	Plnzdr	17
		Ichneumonidae	Msp. 47	Prst artr	1
		Sphecidae	Msp. 53	Dprd, Prst artr	2
		Vespidae	Msp. 56, Msp. 67	Plnzdr	16
			Msp. 102	Rbd nctr	1
	Thysanoptera	Thripidae	Msp. 58	Nctrv	1
2MSB	Diptera	Dolichopodidae	Msp. 43	Dprd	1
		Pipunculidae	Msp. 38	Prst artr	2
		Syrphidae	Msp. 22, Msp. 23	Plnzdr	3
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis</i> sp. 1	Plnzdr	19
			Msp. 41, Msp. 79		13
		Chalcididae	Msp. 54	Prst artr	1
		Fomicidae	Msp. 25, M sp. 93	Nctrv	2
	<i>Camponotus</i> sp. 32		Nctrv	3	
			<i>Crematogaster</i> sp. 30	Dprd, Nctrv	1
			<i>Pseudomyrmex</i> sp. 42	Dprd, Nctrv	3
		Haliictidae	Msp. 5, Msp. 16, Msp. 77	Plnzdr	7
		Ichneumonidae	Msp. 78	Prst artr	1
		Vespidae	Msp. 64	Rbd nctr	7

Sitio	Orden	Familia	Morfoespecie	Grupo funcional	Total
3TMX	Araneae	Thomisidae	Msp. 71	Dprd	1
	Coleoptera	Chysomelidae	Msp. 2, Msp. 95, Msp. 12, Msp. 20, Msp. 21	Hrbv	7
	Diptera	Apioceridae	Msp. 18		1
		Muscidae	Msp. 80, Msp. 8, Msp. 9	Dprd	3
	Hymenoptera	Pipunculidae	Msp. 37, Msp. 17, Msp. 19	Prst artr	3
		Apidae	Msp. 81	Plnzdr	1
		Apidae	<i>Apis</i> sp. 1	Plnzdr	15
		Apidae	Msp. 7, Msp. 81	Plnzdr	4
		Formicidae	<i>Camponotus</i> sp. 32, <i>C.</i> sp. 94, <i>C.</i> sp. 97	Netrv	9
			Msp. 25	Netrv	2
			Msp. 15, Msp. 24, Msp. 29	Dprd, Netrv	7
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. 27		Dprd, Netrv	2	
	<i>P.</i> sp. 26, <i>P.</i> sp. 31		Dprd, Netrv	4	
	Msp. 28, Msp. 98	Netrv	2		
	Halictidae	Msp. 5, Msp. 6	Plnzdr	6	
Vespidae	Msp. 34, Msp. 35, Msp. 96, Msp. 83	Dprd, Plnzdr	14		
4TSB	Araneae	Salticidae	Msp. 88	Dprd	1
	Coleoptera	Chysomelidae	Msp. 2, Msp. 92	Hrbv	7
	Diptera	Pipunculidae	Msp. 37, Msp. 4	Prst artr	2
		Muscidae	Msp. 87, Msp. 8, Msp. 9, Msp. 11	Dprd	4
	Hymenoptera	Apidae	Msp. 7	Plnzdr	2
		<i>Apis</i> sp. 1	Plnzdr	7	
		Msp. 89, Msp. 82, Msp. 85, Msp. 100	Plnzdr	15	
		Formicidae	Msp. 25, Msp. 101	Netrv	5
		Msp. 75, Msp. 84	Dprd, Netrv	3	
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. 10, <i>P.</i> sp. 86	Dprd, Netrv	6		
	Halictidae	Msp. 5	Plnzdr	2	
Vespidae	Msp. 34, Msp. 35, Msp. 90, Msp. 91, Msp. 89	Dprd, Plnzdr	6		



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

# ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00132

Matrícula: 2163802384

Mosaico geográfico de las comunidades de artrópodos visitantes de las flores de *Myrtillocactus goemetrizans* (Cactaceae) en respuesta a la variabilidad genética, características del ambiente y morfología floral.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:00 horas del día 2 del mes de septiembre del año 2022 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO  
DRA. ANA LAURA IBAÑEZ AGUIRRE  
DRA. DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO  
DR. ARMANDO AGUIRRE JAIMES  
DR. PABLO OCTAVIO AGUILAR

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: YANIN ISLAS BARRIOS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

*Aprobar*

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



YANIN ISLAS BARRIOS  
ALUMNA

REVISÓ  
  
MTRA. ROSALÍA BERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL

DRA. ANA LAURA IBAÑEZ AGUIRRE

VOCAL

DRA. DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO

VOCAL

DR. ARMANDO AGUIRRE JAIMES

SECRETARIO

DR. PABLO OCTAVIO AGUILAR