



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

**ECOLOGÍA DE ANIDACIÓN DE ABEJAS Y AVISPAS  
SOLITARIAS EN OASIS DE LA PENÍNSULA DE BAJA  
CALIFORNIA: UNA APROXIMACIÓN  
EXPERIMENTAL**

**T E S I S**

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Ecología )

P r e s e n t a

**Armando Falcón Brindis**

La Paz, Baja California Sur, agosto de 2019

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las\_09:00\_horas del día\_26\_del Mes de junio del 2019, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"ECOLOGÍA DE ANIDACIÓN DE ABEJAS Y AVISPAS SOLITARIAS EN OASIS DE LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA: UNA APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL"**

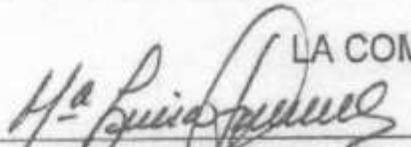
Presentada por el alumno:

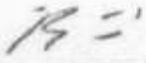
Armando Falcón Brindis

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Ecología

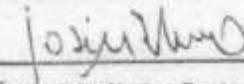
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

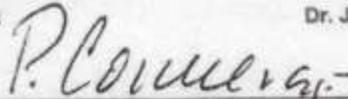
LA COMISIÓN REVISORA

  
Dra. María LUISA Jiménez Jiménez  
Co-Director de Tesis

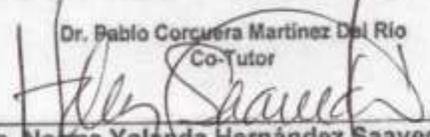
  
Dr. Ricardo Rodríguez Estrella  
Co-Director de Tesis

  
Dr. Ricardo Ayala Barajas  
Co-Tutor

  
Dr. José Mauricio Simões Bento  
Co-Tutor



Dr. Pablo Corcuera Martínez Del Río  
Co-Tutor

  
Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

## **Conformación de Comités**

### **Comité Tutorial**

Dra. María Luisa Jiménez Jiménez  
Co-Directora de Tesis  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella  
Co-Director de Tesis  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Ricardo Ayala Barajas  
Co-Tutor  
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)

Dr. José Mauricio Simões Bento  
Co-Tutor  
Universidade de São Paulo (USP/ESALQ)

Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río  
Co-Tutor  
Universidad Autónoma Metropolitana (UAM)

### **Comité Revisor de Tesis**

Dra. María Luisa Jiménez Jiménez  
Dr. Ricardo Rodríguez Estrella  
Dr. Ricardo Ayala Barajas  
Dr. José Mauricio Simões Bento  
Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río

### **Jurado de Examen**

Dra. María Luisa Jiménez Jiménez  
Dr. Ricardo Rodríguez Estrella  
Dr. Ricardo Ayala Barajas  
Dr. José Mauricio Simões Bento  
Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río

### **Suplentes**

Dra. Yolanda Lourdes Maya Delgado  
Dra. Patricia Galina Tessaro

## Resumen

Los oasis de la península de Baja California (PBC) en México, se consideran *hotspots* para la biodiversidad. Estos hábitats méxicos ofrecen alimento y refugio a un gran número de especies en medio de las condiciones xéricas presentes en la PBC. Sin embargo, aún se desconocen una gran cantidad de interacciones biológicas en los oasis y su conexión con la zona desértica en la que están inmersos, especialmente las relaciones entre grupos clave como son las abejas y avispas (Hymenoptera). Estos insectos ofrecen servicios ambientales vitales para el funcionamiento de los ecosistemas. Es de particular preocupación que las actividades humanas están provocando fragmentación y pérdida de hábitat, lo cual está afectando negativamente a las poblaciones y comunidades de estos insectos. En este trabajo, se estudiaron las comunidades de abejas y avispas que anidan en cavidades preexistentes en seis oasis de la PBC. Se evaluaron efectos biogeográficos, climáticos, de hábitat (oasis-desierto) y nivel de disturbio humano sobre la riqueza y abundancia de abejas, avispas y sus enemigos naturales en seis oasis y su respectiva zona desértica circundante. Se utilizaron modelos lineales generales mixtos (GLMM) para identificar las variables que explican la abundancia de las especies, así como análisis de diversidad bajo las distintas condiciones hábitat (oasis-desierto) y nivel de disturbio humano. En total se encontraron 40 especies ocupando los nidos artificiales, las cuales incluyeron a los órdenes: Hymenoptera (33 especies), Diptera (5), Lepidoptera (1) y Coleoptera (1). La abundancia de nidos varió entre abejas y avispas, pero la radiación solar (GLMM<sub>abejas</sub>=3.83, g.l.=1,  $p<0.01$ ; GLMM<sub>avispas</sub>=3.17, g.l.=1,  $p=0.01$ ) y la humedad relativa (GLMM<sub>abejas</sub>=3.74, g.l.=1,  $p=0.002$ ; GLMM<sub>avispas</sub>=4.99, g.l.=1,  $p<0.01$ ) influyeron sobre la abundancia de ambos grupos. El 60% de la anidación de ambos grupos ocurrió en los oasis y dentro de un radio de 350 m respecto al cuerpo de agua. En general, la abundancia y riqueza fueron mayores dentro de los oasis ( $\chi^2_1 = 18.7$ ,  $p<0.01$ ). Las abejas no discriminaron entre oasis y desierto para anidar ( $\chi^2_1 = 0.028$ ,  $p=0.866$ ). En contraste, las avispas mostraron una alta dependencia hacia los oasis ( $\chi^2_1 = 38.5$ ,  $p<0.01$ ). No obstante, hubo excepciones en ambos grupos. La diversidad de especies fue significativamente mayor en los oasis ( $t = 4.95$ , g.l. = 324,  $p<0.001$ ) y en sitios con nivel de disturbio bajo ( $t = 4.12$ , g.l. = 316.8,  $p<0.001$ ). El grado de disturbio antropogénico (PERMANOVA: 2.7, g.l. = 2,  $p=0.001$ ) y el tipo de hábitat (PERMANOVA:  $F = 3.4$ , g.l. = 1,  $p=0.007$ ) afectaron la composición de especies, la riqueza y la estructura de la comunidad. En los oasis y en los sitios con bajo disturbio humano, la estructura de la comunidad es más compleja y equitativa en comparación con los desiertos y sitios

menos conservados respectivamente. Para estos insectos, los oasis de la PBC funcionan de manera análoga a islas méxicas en medio de las condiciones desérticas de la península. En general se observó una elevada disimilitud de especies entre sitios ( $\beta_{\text{SOR}} = 0.70$ ) y hábitats ( $\beta_{\text{SOR}} = 0.86$ ). El recambio de especies fue el principal componente que explicó esta disimilitud tanto en sitios ( $\beta_{\text{SIM}} = 0.59$ ,  $\beta_{\text{NES}} = 0.11$ ) como hábitats ( $\beta_{\text{SIM}} = 0.78$ ,  $\beta_{\text{NES}} = 0.07$ ). Cerca del 65% de la abundancia y 50% de las especies ocurrieron exclusivamente en los oasis, por lo que al menos 21 especies se verían amenazadas si los oasis desaparecen en el futuro. Asimismo, especies con alta dependencia a los oasis conservados, tales como la abeja *Ashmeadiella curriei* (IndVal = 0.96,  $p = 0.01$ ) y la avispa *Leptochilus* sp2 (IndVal = 0.98,  $p = 0.04$ ) podrían verse amenazadas si se continúan degradando estos ambientes méxicos. Factores como la sobrepoblación humana, fragmentación y cambio climáticos son amenazas potenciales que podrían hacer desaparecer a los oasis de Baja California. Las comunidades de estos insectos están moldeadas por las condiciones locales de cada sitio. Sin embargo, los efectos climáticos y biogeográficos a mayor escala son los que rigen la estacionalidad y los patrones de distribución de este grupo de himenópteros en la península. Se presentan recomendaciones prácticas para la conservación de estos insectos clave en los oasis y desiertos en los que están embebidos.

**Palabras clave:** abejas, avispas, desierto sonorense, nidos trampa, polinizadores.

## Summary

The oases of Baja California peninsula (BCP) in Mexico are considered biodiversity hotspots. These mesic habitats provide food and refuge to a number of species in the middle of the desert conditions present in the BCP. However, a large number of biological interactions occurring in the oases and their link with the surrounding desert in which they are immerse remain unknown, especially the relationships among keystone groups such as bees and wasps (Hymenoptera). These insects provide environmental services that are pivotal to maintain the ecosystem's functioning. It is of particular concern that human activities causing fragmentation and habitat loss, are negatively affecting the populations and communities of these insects. In this work, we studied the communities of cavity-nesting bees and wasps at six localities of the BCP. We evaluated the responses of trap-nesting bees, wasps and their natural enemies to habitat (oasis-desert) and anthropogenic disturbance, as well as climatic and biogeographical factors along six oases of the BCP. We used generalized linear mixed models (GLMM) to find the variables controlling the nest abundance and diversity analyses to determine the habitat effect on species richness under different conditions of habitat and human disturbance. In total, 40 species of cavity-nesting dwellers were found, including Hymenoptera (33 species), Diptera (5), Lepidoptera (1) and Coleoptera (1). The nest abundance varied between bees and wasps, but solar irradiation (GLMM<sub>bees</sub>=3.83, d.f.=1,  $p<0.01$ ; GLMM<sub>wasps</sub>=3.17, d.f.=1,  $p=0.01$ ) and relative humidity (GLMM<sub>bees</sub>=3.74, d.f.=1,  $p=0.002$ ; GLMM<sub>wasps</sub>=4.99, d.f.=1,  $p<0.01$ ) influenced on the abundance of both groups. The 60% of nesting occurred within oases and a 350-m radius with respect to the water body. In general, abundance and richness were higher in oases ( $\chi^2_1 = 18.7$ ,  $p<0.01$ ). Bees did not discriminate between oasis and desert habitats to nest ( $\chi^2_1 = 0.028$ ,  $p=0.866$ ). In contrast, wasps were highly dependent of oases ( $\chi^2_1 = 38.5$ ,  $p<0.01$ ). However, there were exceptions in both groups. The species diversity was significantly higher in the oases ( $t = 4.95$ , d.f. = 324,  $p<0.001$ ) and between the sites with low level of human disturbance ( $t = 4.12$ , d.f. = 316.8,  $p<0.001$ ). The degree of anthropogenic disturbance (PERMANOVA: 2.7, d.f. = 2,  $p=0.001$ ) and habitat (PERMANOVA:  $F = 3.4$ , d.f. = 1,  $p=0.007$ ) type affected the species composition, richness, and community structure. We found that in both oases and sites with low human disturbance, the community is more complex and even if compared with deserts and less preserved sites respectively. For these insects, the oases of the BCP are analogs to mesic islands in the middle of the desert conditions of the peninsula. Moreover, each oasis hosts a great and unique richness of cavity-nesting taxa. There was a high dissimilarity of species between sites ( $\beta_{SOR} = 0.70$ ) and habitats ( $\beta_{SOR} = 0.86$ ). Species turnover was the main component of dissimilarity in both

sites ( $\beta_{\text{SIM}} = 0.59$ ,  $\beta_{\text{NES}} = 0.11$ ) and habitats ( $\beta_{\text{SIM}} = 0.78$ ,  $\beta_{\text{NES}} = 0.07$ ). About 65% of nest abundance and 50% of species occurred exclusively in the oasis. Thus, at least 21 species could be threatened if the oases of BCP disappear in the future. Species with a high dependence for preserved oases such as the bee *Ashmeadiella curriei* (IndVal = 0.96,  $p = 0.01$ ) and the eumenid wasp *Leptochilus* sp2 (IndVal = 0.98,  $p = 0.04$ ), could be threatened if these mesic habitats are disrupted. Factors such as human overpopulation, fragmentation and climate change, are potential threats that could make the oases of BCP disappear. Local conditions present in each site are shaping the community structure of species. However, large-scale factors such as climate and biogeographic patterns determine the seasonality and distributional patterns of these groups of hymenopterans along the peninsula. We propose practical recommendations to maintain these keystone insects at both the oases and the deserts in which they are embedded.

**Key words:** bees, wasps, Sonoran desert, trap nests, pollinators.

## **Dedicatoria**

Agradezco a Dios por haberme guiado en todo momento y puesto en mi camino a mi esposa Gaby y nuestra hija Alessandra, quienes fueron mi motor e inspiración durante esta travesía. Gracias por haber compartido esta etapa de crecimiento personal y profesional juntos. Gracias Gaby porque apoyaste este sueño, que desde el inicio implicó un gran sacrificio para ambos. Porque eres y seguirás siendo una excelente esposa, madre y amiga ¡Las amo!

A mi abuelita Candita, quien partió al inicio del doctorado, pero que con mucho cariño recuerdo sus consejos y sé que debe estar orgullosa de este logro.

A mi madre, Dinora por darme la vida, compartirme sus bellas lecciones y apoyarme en todos mis sueños.

A mi suegro, Juan Manuel quien apoyó en todo momento y confió en mis capacidades para salir adelante. Con cariño a Angie, quien también dio su apoyo y cariño siempre.

A mis hermanos Male y Fran que me alentaron y brindaron su enorme cariño. A mi compadre y hermano Toño, por compartir su alegría y afecto en todo momento.

A mi familia elegida: mi suegra Gaby Lugo y Denise Rawberry por su apoyo. En especial a mi cuñado Frank Segura, muchas gracias por tu apoyo y respaldo.

A mis amigos del doctorado: Cristina Hernández, Raúl Badillo y Luis Quijano por todos los momentos agradables y de aprendizaje que compartimos.

A mis amigos de la Rondalla Mar y Tierra del CIBNOR: Sergio Casillas, Julián Zumaya, Marco Nuñez, Ariel Cruz, Jorge Cobos, Askary Saucedo, Oscar Arredondo y Gil Ceseña por aceptarme como integrante y por tantos momentos agradables como buenos amigos.

## Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca de doctorado No. 273254. Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) como institución receptora para mi formación doctoral y por todos los apoyos necesarios para desarrollar este trabajo de investigación.

Al proyecto “Biodiversidad de México” a cargo del Dr. Ricardo Rodríguez Estrella por su aportación para salidas y materiales de campo.

A mi co-directora de tesis, la Dra. María Luisa Jiménez Jiménez por su apoyo, atenciones y amistad que siempre me brindó. Por sus palabras de aliento en momentos críticos para que se desarrollara este trabajo. En especial, por haber aceptado el reto y depositar su confianza en un servidor para llevar a cabo esta investigación. Para mí la Dra. Jiménez es un ejemplo a seguir como futuro investigador, siempre cordial y apasionada por su trabajo.

A mi co-director de tesis, el Dr. Ricardo Rodríguez Estrella por su respaldo y orientación en decisiones críticas. Por creer en mi capacidad para desarrollar este trabajo y concederme su tiempo para escuchar mis inquietudes en la investigación. Más allá de la co-codirección del trabajo, un amigo, me brindó su confianza, consejos y comentarios que han marcado mi visión profesional. Sin duda, el Dr. Ricardo es un ejemplo a seguir en este camino tan apasionante como es la investigación.

Al Dr. Ricardo Ayala Barajas por sus consejos y orientación que intensificaron mi gusto por el estudio de las abejas. Por ser el pilar en la taxonomía de abejas. Agradezco que haya participado en este trabajo y por brindarme su atención siempre cordial, así como el respaldo necesario en momentos críticos en esta etapa de mi formación profesional.

Al Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río y Dr. José Mauricio Simões Bento por ser co-tutores de esta tesis y cuyas ideas y sugerencias contribuyeron en la mejora del trabajo. Por brindarme su valioso tiempo y comentarios durante las reuniones semestrales.

A mi amigo, el M. C. Carlos Palacios Cardiel por ser el compañero que me apoyó en cada salida de campo y en el trabajo de laboratorio. Por haberme brindado su amistad y apoyo durante estos cuatro años. Siempre contagiando su buen humor y energía, así como su curiosidad por los insectos: un gran amigo y ser humano.

Al Dr. Terry Griswold de la USDA, Estados Unidos, por haberme aceptado gentilmente en la estancia en el Bee Lab en Utah State University, y enseñado mucho sobre la taxonomía de abejas y avispa. Por haberme brindado su amistad, hospitalidad y calidad humana durante esos tres meses de mucho aprendizaje.

Al Sr. Bruno y la Sra. Lupita del Rancho el Sauzal, la Sra. Lolita y Sra. Berta del oasis La Purísima, al Sr. José del oasis San Borja, al Sr. Guadalupe del oasis El Pilar y Enrique Cota del oasis Santiago. A todos ellos por su enorme hospitalidad y permitirnos explorar la diversidad de los oasis.

Al equipo de trabajo del Taller de Maquinados del CIBNOR, Guillermo García Cortéz y Carlos Soto Carrasco por su apoyo para elaborar los nidos trampa que se utilizaron en este trabajo. En especial a mi amigo Jorge Cobos Anaya, quien además de su apoyo con la elaboración de trampas, me brindó su amistad e ideas para el ensamble de las mismas.

Al equipo de trabajo de la Subdirección de Recursos Materiales, Emmanuel Gutiérrez Rojas, Carlos Martín Thomas Duron y Carlos Francisco Samartín Oviedo por su apoyo en la requisición de materiales para el experimento del trabajo.

Al Dr. Enrique Morales Bojórquez y la M.C. Claudia Jeannette Pérez Estrada del Laboratorio de Ecología Pesquera Cuantitativa por facilitarme el equipo de microscopía y capacitarme para el uso del mismo. Lo cual fue de suma importancia para el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Reymundo Domínguez Cadena y al Dr. Alfonso Medel Narvaez de la Colección del Herbario del CIBNOR por su apoyo gentil con la identificación taxonómica de las especies de plantas y brindar orientación precisa sobre cuestiones ecológicas de las comunidades de plantas presentes en la península de Baja California.

Al Ing. Julio Egrén Félix Domínguez del Laboratorio Modelación Espacial y Sensores Remotos de la Unidad del CIBNOR en Guaymas, Sonora; quien gentilmente me facilitó datos climáticos provenientes de la Comisión Nacional del Agua y el Sistema Meteorológico Nacional que fueron importantes en los análisis de modelación de este trabajo.

Al personal de Posgrado: Dra. Norma Hernández, Lic. Osvelia Ibarra, Lic. Leticia González, Tania Núñez, Lic. Claudia Olachea e Ing. Horacio Sandoval por su apoyo y orientación.

Al personal de la biblioteca del CIBNOR, Lic. Ana María Talamantes Cota, María Esther Ojeda Castro y Susana Luna García por su atento apoyo con material bibliográfico.

A mis amigos Leilani Medrano Gallegos y Daniel E. Garavito H., por su compañerismo, excelente actitud y gratos momentos en campo.

A la Sra. Natalia Carbajal Ramírez. Gracias Doña Naty por su amistad y cordialidad en el Laboratorio de Entomología y Aracnología del CIBNOR y por donar gentilmente algunos ejemplares de insectos.

## Contenido

Resumen .....	i
Summary .....	iii
Dedicatoria.....	v
Agradecimientos .....	vi
Contenido .....	viii
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas .....	xiv
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	<b>4</b>
2.1 Taxonomía y origen de Hymenoptera .....	4
2.2 Biología y ecología de anidación .....	7
2.3 Estudios de Hymenoptera solitarios en México .....	11
2.4 Estudios en los oasis de la PBC .....	14
2.5 Historia geológica y cultural de los oasis de Baja California .....	16
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>18</b>
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	<b>19</b>
<b>5. OBJETIVOS</b> .....	<b>20</b>
5.1 Objetivo general .....	20
5.2 Objetivos particulares.....	20
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>21</b>
6.1 Área de estudio .....	21
6.1.1 Santiago .....	23
6.1.2 El Pilar .....	24
6.1.3 La Purísima .....	25
6.1.4 El Sauzal .....	25
6.1.5 San Borja.....	26
6.1.6 San Fernando.....	26
6.2 Diseño experimental .....	28
6.3 Nidos trampa.....	30
6.4 Muestreo con red aérea .....	32
6.5 Caracterización de los oasis .....	33
6.6 Análisis de datos .....	37
6.7 Indicadores de conservación .....	39
6.8 Análisis de diversidad .....	39
6.9 Análisis de la estructura de la comunidad.....	41
6.10 Presas de avispas loderas .....	43
6.11 Identificación taxonómica.....	44
<b>7. RESULTADOS</b> .....	<b>46</b>
7.1 Ocupación de nidos .....	46
7.2 Uso de recursos.....	52
7.2.1 Abejas .....	52
7.2.2 Avispas.....	55
7.2.3 Véspidos.....	56
7.2.4 Avispas cazadoras de arañas .....	56

7.2.5	Esfécidos.....	66
7.3	Enemigos naturales .....	67
7.4	Interacciones con otros Taxa .....	69
7.5	Dinámica de anidación.....	70
7.6	Respuesta al hábitat y perturbación humana.....	72
7.7	Efectos en la diversidad de especies.....	77
7.8	Riqueza de géneros de abejas y avispas en la península de Baja California.....	89
<b>8.</b>	<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>96</b>
8.1	Ocupación de trampas.....	97
8.2	Anidación y alimento.....	98
8.3	Estacionalidad.....	101
8.4	Fenómenos particulares de anidación .....	102
8.5	Efecto del hábitat .....	104
8.6	Efectos a mayor escala.....	108
8.7	Riqueza de géneros de abejas y avispas en la península .....	109
8.8	Implicaciones y recomendaciones para la conservación .....	111
<b>9.</b>	<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>122</b>
<b>10.</b>	<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>124</b>
<b>11.</b>	<b>ANEXOS</b> .....	<b>144</b>

## Lista de figuras

- Figura 1.** Clasificación para el orden Hymenoptera. No todas las familias de Aculeata están incluidas. Las flechas indican el orden hacia los taxa inferiores (modificado de Sharkey, 2007).....5
- Figura 2.** Corte longitudinal de fuste de *Yucca baccata* Torr. A la derecha se aprecian las celdas de un nido de abeja carpintera (*Xylocopa varipuncta*) y del lado izquierdo, se observan fibras de pasto seco, que son la preparación de un nido de avispa cazadora de saltamontes (*Isodontia* sp.). Arizona, EUA. ....8
- Figura 3.** Nido construido bajo el suelo. Hembra de la abeja *Lasioglossum (Dialictus)* sp. emergiendo de una celda de crianza, construida a 22 cm de profundidad bajo suelo. La Paz, Baja California Sur, 2016. ....9
- Figura 4.** Esquema de nido de avispa lodera. La celda vestibular puede estar o no presente. En cada celda, la hembra deposita un huevo en el exterior de una de las presas (parte inferior). Las larvas se alimentan de la provisión, que en este caso son arañas paralizadas con la toxina de la avispa (modificado de Bohart y Menke, 1976). .... 10
- Figura 5.** Esquema de nido de abeja, hembra de *Megachile* sp. provisionando una celda con polen. Las divisiones en color oscuro señalan la presencia de resina como material de revestimiento. En cada celda se encuentra depositado un huevo y la masa de polen que requiere cada individuo para alimentarse en etapa larvaria (diseñó Falcón-Brindis, 2017). .... 10
- Figura 6.** Área de estudio con los sitios de muestreo. Cada mapa representa valores anuales promedio de precipitación (**A**), temperatura (**B**) y radiación solar (**C**). Los datos de precipitación y temperatura se obtuvieron de WorldClim (Hijmans *et al.* 2015), la radiación solar se consultó en NOAA (DIVER, 2017). Provincias biogeográficas sensu Arriaga *et al.*, (1997) (**D**). 1 = Santiago, 2 = El Pilar, 3 = La Purísima, 4 = El Sauzal, 5 = San Borja, 6 = San Fernando. Mapas elaborados con el software libre QGIS (QGIS Development Team, 2016)..... 22
- Figura 7.** Variación climática latitudinal a lo largo del área de estudio. Los gráficos representan la relación lineal entre las variables. Se presentan las observaciones (círculos), el modelo lineal (línea verde), los intervalos de confianza al 95% (línea punteada) y el valor promedio (línea roja). Los valores de  $R^2$  y probabilidad aparecen para cada comparación..... 23
- Figura 8.** Mapa de áreas destinadas a la conservación terrestre en la Península de Baja California. No se consideraron las islas que rodean a la península. 1 = Santiago, 2 = El Pilar, 3 = La Purísima, 4 = El Sauzal, 5 = San Borja, 6 = San Fernando. Mapa modificado de la CONANP (2019). .... 27

- Figura 9.** Esquema del sitio de muestreo y la distribución de trampas en la zona métrica (oasis) y xérica (desierto). .....29
- Figura 10.** Colocación de trampas para el monitoreo de abejas y avispas. Las trampas se sujetan bajo las ramas de árboles o arbustos para evitar el calentamiento por la sobreexposición a la luz solar. ....30
- Figura 11.** Esquema detallado de los nidos trampa utilizados en este estudio. **A.** Vista frontal de trampa individual. **B.** Vista superior y lateral. **C.** Vista frontal de bloque con tres trampas. ....31
- Figura 12.** Muestreo sobre planta en floración con red entomológica. Durante 10-15 min, se recolectaban abejas y avispas que visitaban las flores de la planta muestreada. ....33
- Figura 13.** Análisis de Correspondencias Canónicas. Se muestran los sitios (rojo) y las variables asociadas a la perturbación humana (negro). Las flechas indican la dirección y ubicación de cada sitio de muestreo con respecto a un plano de dos dimensiones.....36
- Figura 14.** Análisis Cluster de similitud.  $K=3$ . Se muestra el agrupamiento de los oasis con respecto a la categoría de disturbio humano estimado a partir de la similitud de perturbación obtenida con las 10 variables antropogénicas, las cuales fueron medidas con distancias euclidianas. ....36
- Figura 15.** Abundancia de nidos de abejas, avispas y enemigos naturales en oasis (**A**) y desiertos (**B**). Las barras en color amarillo representan a las especies de abejas, azul a las avispas y verde a los enemigos naturales.....50
- Figura 16.** Abundancia de nidos de abejas, avispas y enemigos naturales en cada localidad de muestreo. Las barras en color amarillo representan a las especies de abejas, azul a las avispas y verde a los enemigos naturales. ....51
- Figura 17.** Vista transversal de nidos del género *Megachile*. **A.** Nido de *Megachile gentilis* en orificio de 6.3 mm. **B.** Nido de *Megachile occidentalis* con disposición de larvas en celdas individuales. La seda de los capullos se removió para observar el interior de las celdas (excepto en celda de la parte inferior). Las dos especies elaboran un capullo en estado pupario. **C.** Sobrelapamiento de nidos de ambas especies.....53
- Figura 18.** Hembra de *Euglossa viridissima* dentro de nido trampa utilizando resina para elaborar una celda de crianza. ....54
- Figura 19.** Estructura de nidos de las abejas del género *Xylocopa*. Se muestran las larvas de *X. varipuncta* en último instar de desarrollo, las cuales no formarán capullo antes de pupar.....54
- Figura 20.** Interior de nidos de avispas loderas. **A.** Pupas de *Trypoxylon (Trypargilum) dubium*. **B.** Adultos y pupas de *Trypoxylon (Trypoxylon) bridwelli*. **C.** Pupa de *Leptochilus acolhuus*. **D.** Celda de *Auplopus* sp.....57
- Figura 21.** Abundancia total de arañas presa capturada por avispas del género *Trypoxylon*. **A.** Abundancia de presas por etapa de desarrollo. **B.** Abundancia de presas

- por mes. Dependiendo el color, las barras representan a los machos (negro), hembras (gris) o arañas juveniles (blanco)..... 60
- Figura 22.** Gremios de arañas capturados. Se presenta la abundancia y gremios de las arañas capturadas por cada especie de avispas..... 61
- Figura 23.** Interacción bipartita entre avispas y arañas. Cada gremio contiene el número total de especies de arañas capturadas (barras derechas) por las tres especies de avispas (barras izquierdas). La altura de las barras indica la abundancia de presas y depredadores respectivamente. El grosor de las líneas de la red indica la abundancia de las presas capturadas por las avispas..... 62
- Figura 24.** Escalamiento multidimensional no métrico de la composición de arañas presa. La figura muestra las diferencias la similitud de la composición de arañas capturada por *Trypoxylon dubium*, *T. bridwelli* y *T. tridentatum*..... 63
- Figura 25.** Diferencias morfológicas asociadas a la selección de presas por *Trypoxylon bridwelli*, *T. dubium* y *T. tridentatum*. **A.** Diferencias en el tamaño corporal entre las tres especies de avispas. **B.** Diferencias en el tamaño de arañas presa. **C.** Rango de tamaños de presa seleccionadas por las avispas. El tamaño de las arañas corresponde al largo del cefalotórax. .... 65
- Figura 26.** Nidos de *Isodontia elegans*. La entrada de los nidos se señala en la parte anterior. Se observa la diferencia en los trozos de pasto más pequeños como división de las celdas. En la parte posterior se muestran los saltamontes capturados como presas. .67
- Figura 27.** Larva de *Spodoptera* sp. (Lepidoptera: Noctuidae)..... 68
- Figura 28.** Evidencia de ataque por *Baryscapus* sp. **A.** Celda de *Megachile gentilis* atacada por *Baryscapus* sp. **B.** Conglomerado de adultos de *Baryscapus* muertos por la imposibilidad de escapar del nido..... 69
- Figura 29.** Abundancia promedio de nidos de abejas (fondo negro), avispas (gris oscuro) y enemigos naturales (gris claro) durante el período activo en las localidades muestradas. .... 71
- Figura 30.** Ocupación general de nidos por grupo de Hymenoptera y tipo de hábitat. .... 72
- Figura 31.** Efectos en la abundancia de nidos y celdas. **A.** Efecto del tipo de hábitat sobre la abundancia de nidos. **B.** Efecto del disturbio antropogénico sobre el número de celdas de crianza. Abejas (barra color negro), avispas (gris) y enemigos naturales (blanco). Las barras se muestran  $\pm$  el error estándar..... 73
- Figura 32.** Representación espacial simplificada de la agregación de nidos de himenópteros alrededor del cuerpo de agua respecto a: **A.** Oasis y desierto. **B.** Abejas y avispas. **C** Rango de distancias de ocurrencia de nidos. Los círculos de cada figura tienen el mismo arreglo jerárquico y concéntrico respecto al cuerpo de agua. Cada círculo individual representa la suma de ocurrencias de nidos de abejas y avispas a diferentes distancias del cuerpo de agua. El diámetro indica la abundancia de cada observación. Para esta representación, todos los oasis y desiertos fueron considerados. .... 74

- Figura 33.** Riqueza de especies (S) y abundancia de nidos en respuesta a la distancia al cuerpo de agua perenne dentro del oasis. **A.** Abejas y avispas. **B.** Abejas. **C.** Avispas. La línea roja punteada indica el promedio de la distancia del borde del oasis (i.e.  $\approx 350$  m). 75
- Figura 34.** Curva de acumulación de especies por localidad. SA=Santiago, EP=El Pilar, LP= La Purísima, ES=El Sauzal, SB=San Borja, SF=San Fernando. .... 77
- Figura 35.** Acumulación de especies en oasis y desiertos de acuerdo a los sitios muestreados (**A**) y al número de individuos recolectados en los nidos (**B**). .... 78
- Figura 36.** Estimación de la riqueza total mediante Chao-1. Se muestran los intervalos de confianza (95%) en el lado superior e inferior a la línea central de acumulación de especies. En el eje de las abscisas se indica el número de eventos de muestreos acumulados en los oasis ( $n = 6$ ) y desiertos ( $n = 6$ ). .... 79
- Figura 37.** Estructura de la comunidad en respuesta a: **A.** Tipo de hábitat y **B.** Nivel de disturbio humano utilizando Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS). .... 81
- Figura 38.** Modelos de dominancia por tipo de hábitat (**A**) y nivel de perturbación humana (**B**). Se muestran los mejores modelos con base a los valores de AIC. .... 83
- Figura 39.** Modelos de dominancia por localidades muestreadas (**A**) y por hábitat en cada localidad (**B**). No hubo anidación en la zona desértica de Santiago. Se muestran los mejores modelos con base a los valores de AIC. .... 84
- Figura 40.** Dendrograma de similitud de especies entre sitios medido con distancias de Jaccard. SF = San Fernando, ES = El Sauzal, SB = San Borja, LP = La Purísima, SA = Santiago. Se consideró el total de especies. .... 86
- Figura 41.** Cambios en la riqueza de especies, abundancia y diversidad de Shannon con respecto a: **A.** Tamaño del oasis, **B.** Latitud y longitud. Abejas = barras en amarillo, avispas = azul, enemigos naturales = verde. Círculo negro = Índice de Shannon-Wiener, triángulo = abundancia absoluta (eje derecho). .... 87
- Figura 42.** Diversidad beta de la riqueza de especies encontradas en los oasis y desiertos.  $a'$  = especies compartidas,  $b'$  = especies ganadas,  $c'$  = especies perdidas. Los valores de los ejes corresponden a la diversidad  $\beta$  de Whittaker. Los círculos representan las comparaciones pareadas entre las muestras de cada hábitat. .... 88
- Figura 43.** Proyección de puntos de muestreo de himenópteros con red. Los muestreos abarcaron ambos estados de la península. .... 89

## Lista de tablas

<b>Tabla I.</b> Estudios de diversidad de abejas en México. Modificado de Bonet y Vergara (2016).....	12
<b>Tabla II.</b> Caracterización de los oasis. TO = Tamaño del oasis. CA = área del cuerpo de agua perenne dentro del oasis. DC = distancia a la costa más cercana. NA = número de plantas angiospermas registradas. La temperatura (°C), precipitación (mm), humedad relativa (HR) y radiación solar (kW/m <sup>2</sup> ) se representan en valores promedio anuales para cada sitio (INEGI, 2016; SMN, 2016). .....	34
<b>Tabla III.</b> Variables asociadas a la perturbación humana (antrópica). Los datos de población y densidad humana fueron obtenidos del INEGI (2016). Las distancias y superficies se obtuvieron mediante sistemas de información geográfica (QGIS, 2016). Los datos de las actividades agropecuarias fueron recavados durante las visitas a cada localidad por observación y consulta con los habitantes. ....	35
<b>Tabla IV.</b> Selección de modelos. $\Delta$ AIC = Cambio en el AIC respecto al modelo nulo. <i>D</i> = Devianza total. ....	38
<b>Tabla V.</b> Especies de abejas, avispas y enemigos naturales (EN) por localidad y hábitat. La distribución representa la(s) provincia(s) biogeográfica(s) de ocurrencia por especie (tomado de Ayala <i>et al.</i> 1996; Schuh <i>et al.</i> , 2010). SA=Santiago, EP=El Pilar, LP= La Purísima, ES=El Sauzal, SB=San Borja, SF=San Fernando. Ocurrencia en oasis (○), desierto (△) o en ambos ambientes (□).....	47
<b>Tabla VI.</b> Recursos utilizados para la preparación de nidos de abejas. Ø = diámetro del orificio de los nidos que ocuparon las especies. La especialización indica la categoría donde se encuentra cada especie respecto al número de especies plantas que visita (obtenido de Krombein, 1979; Michener 2007). Poliléctica: generalista (obtienen polen y/o néctar de muchas especies de plantas pertenecientes a más de una familia). Oligoléctica: obtienen polen y/o néctar de muchas especies de plantas de una sola familia. ....	52
<b>Tabla VII.</b> Demanda de recursos para la anidación de avispas. El sustrato indica el material utilizado para forrar las celdas de crianza. La provisión refiere al grupo de presas para alimentar a la progenie. Ø = diámetro del orificio de los nidos que ocuparon las especies.....	55
<b>Tabla VIII.</b> Lista de especies de arañas capturadas por cada especie de avispa lodera. Cada especie araña se presenta con su respectiva categoría de gremio trófico. AH = cazador de emboscada, OW = red orbicular, SW = red espacial, ST = asechador, GH = cazador de suelo y SP = especialista ( <i>sensu</i> Cardoso et al. 2011).....	58
<b>Tabla IX.</b> Diversidad y parámetros funcionales de las avispas <i>Trypoxylon bridwelli</i> , <i>T. dubium</i> y <i>T. tridentatum</i> . El hábitat indica dónde la especie de avispa construyó sus nidos.	

Los estimadores de diversidad se calcularon en función de las presas capturadas. El tamaño de la avispa es la medida de la cabeza hasta el último segmento del metasoma (solo hembras). .....	64
<b>Tabla X.</b> Comparación pareada del solapamiento de nicho entre <i>Trypoxylon bridwelli</i> , <i>T. dubium</i> y <i>T. tridentatum</i> utilizando el índice de Pianka. Los valores del índice cuantitativo de similaridad de Sorensen se muestran en negritas. ....	64
<b>Tabla XI.</b> Listado de enemigos naturales encontrados en nidos trampa. Cl= Cleptoparásito, Pa= Parasitoide, De= Depredador. ....	68
<b>Tabla XII.</b> Modelos GLMM más parsimoniosos que explican la abundancia de abejas y avispas. HR = humedad relativa, Hábitat = oasis o desierto, DCA = distancia al cuerpo de agua. Rad. Sol = Radiación solar; El estimador (Est.) indica el valor del coeficiente de la regresión, así como su dirección (positiva o negativa); E.E. = error estándar, g.l. = grados de libertad. Los valores $P < 0.05$ se muestran en negritas. ....	72
<b>Tabla XIII.</b> Riqueza y abundancia de abejas, avispas y enemigos naturales entre hábitats, niveles de disturbio humano y sitios. $N$ = abundancia total, $S$ = Riqueza. $S_{abe}$ = riqueza de abejas, $S_{avi}$ = riqueza de avispas, $S_{ene}$ = riqueza de enemigos naturales. $S_T$ = riqueza total para cada sistema. Caho-1 = estimador de riqueza de especies. $Q_1$ = Números de Hill de primer orden representando el número efectivo de especies. $\lambda$ = Dominancia de Simpson. $E$ = Equidad. Las localidades siguen un orden latitudinal de menor a mayor. ....	80
<b>Tabla XIV.</b> Comparación pareada de la diversidad y similitud entre oasis y desiertos de cada localidad. SA=Santiago, EP=El Pilar, LP= La Purísima, ES=El Sauzal, SB=San Borja, SF=San Fernando. $H'$ = Shannon-Wiener, $C_N$ = Índice de Sørensen cuantitativo, g.l. = grados de libertad. Solo las comparaciones con valores de $p < 0.05$ se muestran en la tabla. ....	85
<b>Tabla XV.</b> Comparación pareada entre oasis y desierto de cada localidad. Los valores se obtuvieron con el Índice de Sørensen cuantitativo.....	86
<b>Tabla XVI.</b> Listado de plantas visitadas por abejas y avispas. En color gris se resaltan las especies exóticas a la península. † = Endémicas de la península.....	90
<b>Tabla XVII.</b> Listado de géneros de abejas capturados con red entomológica. La información sobre la anidación se obtuvo de Michener (2007). ....	92
<b>Tabla XVIII.</b> Listado de géneros de avispas capturadas con red. La información de las presas se obtuvo de Bohart y Menke (1976). ....	94

## 1. INTRODUCCIÓN

Las abejas y avispas (Hymenoptera: Apoidea) juegan un papel fundamental debido a los servicios ambientales que proporcionan (Gullan y Cranston, 2014; Triplehorn y Johnson, 2005; Winfree *et al.*, 2018). Estos insectos se encuentran dentro de los grupos tróficos clave para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Soliveres *et al.*, 2016). Por un lado, las abejas polinizan entre 60 y 90% de las angiospermas alógamas (silvestres y cultivadas), que dependen exclusivamente de estos insectos para su reproducción (Ashman, 2004; Crepet, 1984; Garibaldi *et al.*, 2014; Pellmyr y Thien, 1986; Wilson 2004). Por otra parte, cerca del 75% de las avispas participan activamente en la depredación y son controladoras naturales de poblaciones de numerosos insectos y arácnidos, además de participar también como polinizadores (Bohart y Menke, 1976; Goulet y Huber, 1993; O'Neill, 2001, Shuttleworth y Johnson, 2009). El tipo de alimentación coloca a estos himenópteros en grupos tróficos distintos, cuyas funciones ecológicas están claramente definidas dentro de la comunidad biótica: polinización y depredación (Tscharntke *et al.*, 1998). Esto se puede traducir en que gran parte de las abejas están ligadas a los recursos florales y las avispas a la presencia de otros artrópodos en el ecosistema (Bohart y Menke, 1976; Michener, 2007). Debido a que son insectos especializados, se ha sugerido utilizarlos como indicadores de diagnóstico ambiental, en planes de manejo a largo mediante el monitoreo de sus comunidades (Tejada-Cruz *et al.*, 2008).

Contrario a lo que se piensa, aproximadamente un 95% de abejas y 90% de las avispas son solitarias. Esto significa que no se establecen en colonias ni exhiben un comportamiento social o eusocial con división de tareas y presencia de castas (Arnett, 2000). Además, se estima que una proporción baja (ca. 5%) de las especies de ambos grupos no construyen sus propios nidos, sino que utilizan o modifican cavidades u orificios tales como oquedades de rocas, túneles

barrenados por otros insectos, ramas y troncos huecos para anidar (Krombein, 1967; Michener, 1964).

Se ha demostrado que estos himenópteros solitarios son susceptibles a los disturbios antropogénicos, que producen cambios en la cobertura y estructura vegetal. De manera que la estructura de las comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales se ven afectadas en gran medida por la simplificación del hábitat y modificación de la cobertura vegetal (Gonçalves *et al.*, 2014; Morato y Campos 2000; Morato y Martins 2006). Asimismo, el clima juega un papel central en la fisiología de estos insectos, ya que controlan la fenología y ocurrencia de las especies (Greenleaf *et al.*, 2007; Loyola y Martins, 2008; Srba y Heneberg, 2012). A pesar de que se conoce aun poco el efecto de los factores bióticos y abióticos sobre estos insectos, existen herramientas de modelación que permiten evaluar los efectos de dichos factores sobre las comunidades de abejas y avispas (Bartomeus *et al.*, 2011; Collado *et al.*, 2019; Flores *et al.*, 2018).

A pesar de la importancia en la polinización y depredación, y de los intentos por conservar a los polinizadores nativos en varios países del mundo (Altieri *et al.*, 2015, Biesmeijer *et al.*, 2006; Murray *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010), en México el conocimiento sobre ambos grupos es incipiente y existe muy poca información para zonas áridas. En la Península de Baja California (PBC) existen numerosos parches de vegetación relictual aislados que se encuentran embebidos en grandes áreas desérticas. Estos ambientes, conocidos como oasis (también tratados como zona métrica o hábitat métrico en este trabajo), ofrecen condiciones únicas, que son aprovechadas por diversas especies como áreas de refugio, de reproducción, anidación y fuentes de alimento (Clague, 2009). Esto los convierte en hábitats críticos para el desarrollo y conservación de numerosas especies de flora y fauna, muchas de ellas endémicas (De Grenade y Nabhan, 2013; Grismer, 2000; Grismer y Mcguire, 1993; Rodríguez-Estrella *et al.*, 2005).

A pesar de la importancia potencial de estos insectos, no hay estudios básicos de riqueza ni de interacciones ecológicas y sus implicaciones para mantener el equilibrio en estos oasis.

Muchas abejas y avispas se pueden capturar y observar con facilidad mediante nidos artificiales. Esto facilita el estudio sobre su alimentación, depredación, parasitismo y otros aspectos intrínsecos a la historia de vida de cada especie y de sus interacciones con el medio (De Souza *et al.*, 2010; Meléndez *et al.*, 2014; Urbini *et al.*, 2006).

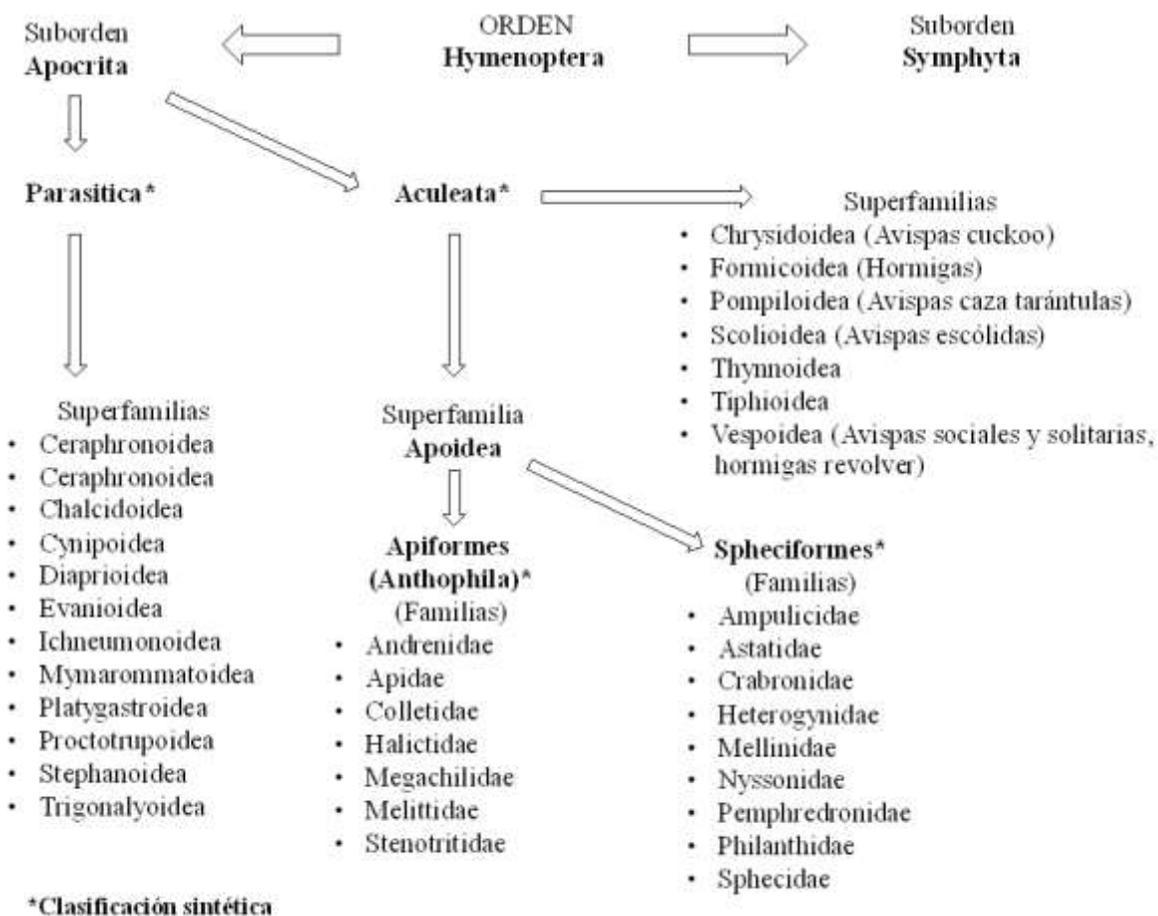
El objetivo principal de este proyecto de tesis, fue estudiar la ecología de anidación de las abejas y avispas solitarias que ocupan cavidades pre-existentes en distintos oasis y su zona desértica circundante en la PBC. Se buscó comparar la riqueza y diversidad de abejas, avispas y sus enemigos naturales, que ocurren en seis oasis y el desierto que hay alrededor. Asimismo, se buscó explicar la estructura de las comunidades de estos insectos, en respuesta a variables ambientales, del habitat (oasis, desierto), nivel de disturbio antropogénico a lo largo un gradiente latitudinal y por efecto estacional en la península. Además, se realizó un estudio para brindar una aproximación de la riqueza faunística de abejas y avispas solitarias en distintos puntos de la Península.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Taxonomía y origen de Hymenoptera

El orden Hymenoptera incluye una gran diversidad de insectos como son las hormigas, las abejas, los abejorros, las avispas y los sínfitos (Resh y Cardé, 2009). Este orden es el tercero en diversidad global después de Coleoptera y Lepidoptera (Grimaldi y Engel, 2005). Abarca alrededor de 115,000 especies a nivel mundial, de las cuales, 6,313 se encuentran en México (Krombein, 1979; Llorente y Ocegueda, 2008; Naturalista, 2018).

Su complejidad filogenética ha llevado a establecer agrupaciones sintéticas para hacer más comprensible a un número creciente de organismos con muy distintas formas, hábitats e historias de vida (Davis *et al.*, 2010). Como característica diagnóstica para los Hymenoptera, se tiene la presencia de dos pares de alas membranosas (hymen = membrana, pteros =ala), con el par posterior más pequeño (Triplehorn y Johnson, 2005). Su clasificación ha experimentado varios reordenamientos taxonómicos, pues existen al menos una decena de hipótesis que intentan explicar las relaciones filogenéticas con base en el cladismo entre los 8,423 géneros en las 132 familias reconocidas (Alexander, 1990; Brothers, 1975; 1999; Brothers y Carpenter, 1993). Para fines de este estudio, se utilizan las jerarquizaciones de Sharkey (2007) y Davis *et al.* (2010) con algunas modificaciones para su síntesis (Fig. 1).



**Figura 1.** Clasificación para el orden Hymenoptera. No todas las familias de Aculeata están incluidas. Las flechas indican el orden hacia los taxa inferiores (modificado de Sharkey, 2007).

Esta investigación comprende algunas avispas de la superfamilia Vespoidea y principalmente a los grupos los taxa Anthophila (abejas) y Spheciformes (avispa).

Además de los registros fósiles (Brothers, 2003; Brothers y Rasnitsyn, 2003; Dlussky *et al.*, 2004; Goulet y Huber, 1993), existen algunos aspectos que demuestran las relaciones evolutivas entre antófilos y esfécidos. Éstos aspectos incluyen características etológicas, estructura de los nidos y los lugares donde son establecidos son algunos ejemplos (Gullan y Cranston, 2014). A pesar de las hipótesis de que las avispas de las familias Crabronidae o Pemphredoninae

podieron originar a las abejas en el período Triásico (Evans, 1966; Malyshev, 1968), actualmente se considera a Sphecidae como las avispa que antecieron a los Apiformes (Grimaldi y Engel, 2005; Michener, 2007). Inclusive las abejas más antiguas (Colletidae y Andrenidae) poseen una probosis (lengua) corta, al igual que sus ancestros las avispa (Brothers, 1975). Sin embargo, esta característica fue cambiando conforme las plantas evolucionaron, ocasionando un alargamiento en las partes bucales para alcanzar el néctar de flores con corolas cada vez más diversas y profundas (Roubik, 1989). No obstante, la escasez de hallazgos fósiles ha hecho muy difícil hacer más introspecciones en el tema (Michener, 2000).

Anteriormente se creía que la tendencia evolutiva de los himenópteros era hacia la socialización (Fernández, 1999). En efecto, se ha encontrado que la cooperación social implica un grado más complejo de organización para otros organismos (Alexander, 1974; Anderson, 1984). Sin embargo, hay evidencia que señala lo opuesto, algunas especies de abejas de la familia Halictidae, quienes han experimentado múltiples avances y retrocesos sociales a lo largo de su historia evolutiva (Brady *et al.*, 2006; Bradley *et al.*, 2009; Danforth *et al.*, 2003). Lo anterior puede cambiar el sentido de este paradigma evolutivo, ya que la tendencia a ser más organizado socialmente no es una regla en los himenópteros. A su vez, esto nos da la pauta para enmarcar lo que implica ser un insecto social o solitario.

De acuerdo con Crozier y Pamilo (1996), los insectos solitarios son aquellos que no reúnen ninguna de las siguientes características:

- Cuidado continuo de juveniles
- Cooperación en el cuidado de la descendencia (cuidados parentales)
- División de labores reproductoras
- Establecimiento de colonias con al menos dos generaciones de adultos
- Diferenciación morfológica entre castas (reina, obrera, zángano)

Con esta información se puede inferir que, conforme estas características se van presentando en una especie, su grado de socialización va en aumento hasta alcanzar el máximo, la eusocialidad. Además, pueden existir niveles intermedios subsociales.

## **2.2 Biología y ecología de anidación**

Las aportaciones sobre la biología y ecología de anidación de las abejas, han servido como base para comprender aspectos relevantes como son las adaptaciones evolutivas, las estrategias reproductivas, los mecanismos de defensa e incluso la filogenia de Apoidea (Michener, 2007). Por un lado, la biología de anidación permite conocer aspectos que ocurren dentro de los nidos y que son intrínsecos a cada especie (e.g. fenología y estados inmaduros, proporción de sexos, tipo de alimento, etología, estructura de nidos y celdas) (Batra, 1978). Por otra parte, aportan información sobre las interacciones que acontecen dentro de los nidos, especialmente con enemigos naturales (e.g. depredadores y parásitos). Además, se complementa con información del medio físico para explicar el efecto sobre procesos de selección de alimento y hábitat (Batra, 1984).

Tanto en antófilos como esfeciformes, el aprovisionamiento del alimento es una actividad de las hembras, que se encargan de la recolección para abastecer a la progenie. No obstante, se debe considerar que las abejas proveen polen, néctar o aceites esenciales a su descendencia, mientras que las avispas suministran a sus crías presas vivas (aunque paralizadas) de arañas, saltamontes, cucarachas, larvas de lepidópteros, entre otros artrópodos.

Los sitios de anidación tanto de abejas como avispas solitarias pueden variar desde simples orificios en la madera, oquedades de rocas (difíciles de encontrar), hasta galerías de túneles bajo el suelo (Figs. 2 y 3). Este último caso es el muy común en muchos de los Apoidea (Michener, 1964). Dependiendo de la especie,

los nidos pueden ser contruidos (generalmente por la hembra) y en algunos casos reutilizados (Malishev, 1935). Los himenópteros que usan cavidades preexistentes, establecen sus nidos incluso en aquellas cavidades fabricadas exprofeso por el hombre (Michener, 1974). El uso de estas cavidades es muy práctico en la investigación de estos himenópteros, ya que los nidos artificiales simulan una condición natural vital en el ciclo reproductivo, es decir, un sitio para anidar. A su vez, esto permite realizar manipulación experimental y ofrecer nidos que al ser ocupados por estos insectos producen información útil para evaluar aspectos biológicos ecológicos (Tscharntke *et al.*, 1998).

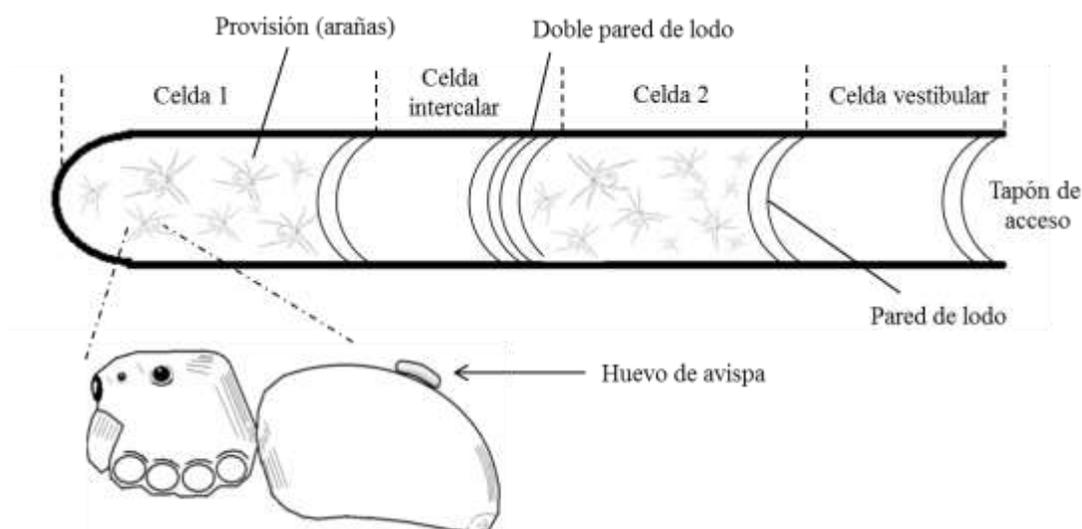


**Figura 2.** Corte longitudinal de fuste de *Yucca baccata* Torr. A la derecha se aprecian las celdas de un nido de abeja carpintera (*Xylocopa varipuncta*) y del lado izquierdo, se observan fibras de pasto seco, que son la preparación de un nido de avispa cazadora de saltamontes (*Isodontia* sp.). Arizona, EUA.

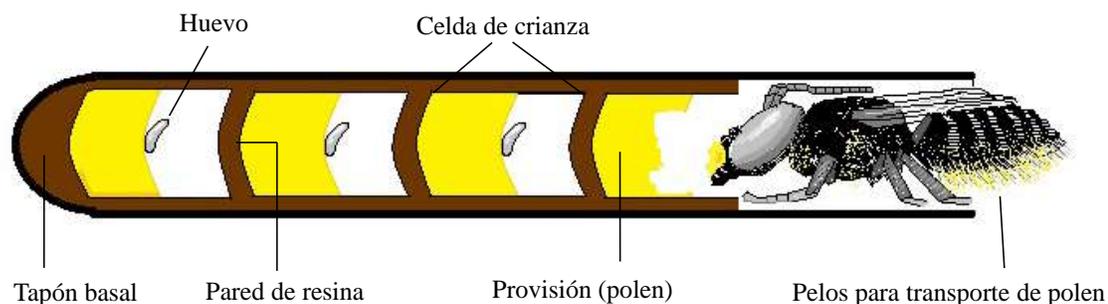


**Figura 3.** Nido construido bajo el suelo. Hembra de la abeja *Lasioglossum (Dialictus)* sp. emergiendo de una celda de crianza, construida a 22 cm de profundidad bajo suelo. La Paz, Baja California Sur, 2016.

En los nidos de estos apoideos, su arquitectura interna establece divisiones que forman una o varias celdas para las crías (Batra, 1984). De acuerdo a cada taxón o especie, varían los materiales utilizados para construir las celdas, así como el tipo de alimento para provisionar a la progenie (Figs. 4 y 5).



**Figura 4.** Esquema de nido de avispa lodera. La celda vestibular puede estar o no presente. En cada celda, la hembra deposita un huevo en el exterior de una de las presas (parte inferior). Las larvas se alimentan de la provisión, que en este caso son arañas paralizadas con la toxina de la avispa (modificado de Bohart y Menke, 1976).



**Figura 5.** Esquema de nido de abeja, hembra de *Megachile* sp. provisionando una celda con polen. Las divisiones en color oscuro señalan la presencia de resina como material de revestimiento. En cada celda se encuentra depositado un huevo y la masa de polen que requiere cada individuo para alimentarse en etapa larvaria (diseño Falcón-Brindis, 2017).

Por otro lado, se sabe que las poblaciones de estos insectos responden a la estructura del hábitat (Loyola y Martins, 2008; Srba y Heneberg, 2012), tamaño del parche, conectividad (Holzschuh *et al.* 2010) y a los disturbios humanos (Collado *et al.*, 2019; Flores *et al.*, 2018; Gonçalves *et al.*, 2014).

### 2.3 Estudios de Hymenoptera solitarios en México

De las 20,000 especies de abejas y más de 34,000 especies de avispas descritas en el mundo (Goulet y Huber, 1993; Llorente y Ocegueda, 2008), alrededor de 1,900 y 1,132 especies de abejas y avispas respectivamente han sido identificadas para México (Ayala *et al.*, 1996; Vanoye-Eligio *et al.*, 2014). De éstas, 437 especies de abejas y 190 de avispas han sido registradas en la Península de Baja California (en los estados de Baja California y Baja California Sur) (Ruiz *et al.*, 2002). No obstante, se estima que apenas poco más de la mitad de especies en esta región han sido registradas y descritas. Asimismo, cerca del 70% de las especies ocurren solo en esta parte de México y cerca del 13% son especies endémicas (Ayala *et al.*, 1996; Rodríguez-Palafox, 1996). Cabe señalar que muchos de estos registros provienen de literatura que no es reciente, y que gran parte de los ejemplares recolectados en la península, se encuentran depositados en colecciones de los Estados Unidos de América (EUA).

En un contexto amplio, se puede decir que el conocimiento de los himenópteros aculeados de México (*sensu stricto* abejas y avispas solitarias) es aún incipiente, si se considera la riqueza potencial en la confluencia de las ecorregiones Neártica y Neotropical (Morrone, 2006). Esta situación se traduce en mayor riqueza de aquellas especies de abejas y avispas que tiene afinidad, ya sea a fauna de zonas áridas, tropical o Mesoamericana (Halffter, 1976, 2008). Estudios biogeográficos señalan que las abejas en la región de estudio tienen mayor afinidad con la presente en las regiones de climas mediterráneos y la región madreana norteamericana (*sensu* Michener, 1979). Por otro lado, las avispas (con excepción de Masarinae y Sphecidae) muestran tener mayor afinidad con la fauna de regiones tropicales (Fernández y Sharkey, 2006). No obstante, esto ha sido menos estudiado en comparación con las abejas.

Los primeros estudios de la biología y comportamiento de abejas solitarias en México iniciaron en los años 50, con las investigaciones de Linsley, Hurd, Michener, Janzen, Rozen, Parker, Torchio, Ayala (Ayala *et al.*, 1993; 1996). Los estudios más sistemáticos sobre la diversidad de abejas de México se han realizado al centro y sur del país, abarcando menos de la mitad de los estados de la República (Tabla I).

**Tabla I.** Estudios de diversidad de abejas en México. Modificado de Bonet y Vergara (2016).

<b>Estado</b>	<b>Referencias</b>
Chiapas	Balboa, 2007, 2010; Esponda, 2008; Jha y Vandemeyer, 2010; Vandame, 2012
CDMX	Hinojosa-Díaz, 1996; Domínguez-Álvarez, 2009;
Durango	López, 2003
Guanajuato	Godínez-García, 1991
Hidalgo	Godínez-García, 1997; Godínez-García, <i>et al.</i> , 2004
Jalisco	Estrada de León, 1992; Ayala, 1988; Fierros, 1996
Morelos	Hinojosa-Díaz, 2001, 2003
Nuevo León	Ramírez, 2012
Puebla	Vergara, 2002; Vergara y Ayala, 2002
Oaxaca	Ramos, 2012
Quintana Roo	Roubik <i>et al.</i> , 1990
Sonora-Chihuahua	Minckley <i>et al.</i> 2013*
Veracruz	Bonet y Vergara, 2016
Yucatán	Novelo, 1998; Novelo <i>et al.</i> , 2003; Meléndez-Ramírez, <i>et al.</i> , 2002; Reyes, 2009; Meneses <i>et al.</i> , 2010

\*Muestreos solo en la frontera con Estados Unidos.

Como se muestra en la Tabla I, aún faltan estudios sobre diversidad de abejas en 60% de los estados del país, siendo Chiapas y Yucatán las entidades con más número de estudios.

Por otro lado, con el uso de nidos trampa fue posible estudiar aspectos de la ecología (e.g. comportamiento, depredación, parasitismo, selección de alimento y estacionalidad) y de la biología (e.g. ciclo de vida y estados inmaduros) de abejas y avispa. De esta manera, en la década de los 50 y 60 ocurrió un auge de este tipo de estudios en aculeados de Norteamérica (Fye, 1965a; 1965b; Koerber y Medler, 1958; Levin, 1957; Markin, 1965; Matthews y Fischer, 1964). Los trabajos de Rau (1940a, 1940b, 1941, 1943a, 1943b, 1943c) produjeron importantes

hallazgos sobre la nidificación de algunas especies de abejas y avispas solitarias y sociales de México (en Krombein, 1979). No obstante, el trabajo Krombein (1967), puede citarse como el más extenso (ocho años de datos) sobre abejas y avispas de nidos artificiales. Esta investigación cubrió varios aspectos sobre la biología e historia natural tanto de los aculeados como de sus depredadores y parásitos en EUA.

A pesar de que el estudio de estos himenópteros con la ayuda de nidos artificiales no es una técnica reciente, existen muy pocos trabajos de esta índole publicados en México, el de Quiroz-García *et al.* (2001) donde utilizaron nidos trampa para el estudio de abejas solitarias en Chamela, Jalisco, con tres especies de *Centris* Fabricius (Apidae) para un análisis palinológico. Ríos-Velasco *et al.* (2014) identificaron las especies de abejas y avispas asociadas a huertos de manzano en el Estado de Chihuahua.

En el caso de la PBC, el primer trabajo fue realizado por Jiménez *et al.* (1992), quienes describieron las especies de arañas depredadas por la avispa lodera *Sceliphron jamaicense* Lucae. Posteriormente, Jiménez y Tejas (1994) y Domínguez y Jiménez (2008) utilizaron nidos trampa para estudiar varios aspectos en la anidación de *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* Packard, entre ellos la composición de arañas depredadas por esta avispa en un matorral sarcocaula (El Comitán) y de un humedal sintético formado por la presencia de la Presa La Buena Mujer en BCS. Estos autores encontraron que la avispa está altamente especializada en capturar arañas de red orbicular (e.g. *Eriophora* sp) y que además la avispa entra en diapausa en la época de otoño-inverno (octubre a abril).

Jiménez y Palacios (2008) documentaron aspectos sobre el comportamiento e historia natural de la avispa excavadora *Ammophila aberti* Haldeman en un matorral sarcocaula en La Paz, BCS. Los autores encontraron hasta 13 larvas de geométridos por nido.

Trabajos recientes en la península, han aportado información sobre la biogeografía de *Euglossa viridissima* Friese (Apidae), una especie de abeja

Neotropical no previamente reportada para la PBC (Falcón-Brindis *et al.*, 2018a); así como sobre la ecología de la avispa cazadora de arañas *Sceliphron jamaicense* Fabricius (Falcón-Brindis *et al.*, 2018b; Starr *et al.*, 2018). Sin embargo, a la fecha no hay estudios faunísticos que nos permitan conocer la riqueza de abejas y avispas en la PBC, especialmente en la región árida de la misma.

## **2.4 Estudios en los oasis de la PBC**

Derivado de la importancia de los oasis y de las constantes amenazas por la fragmentación de estos hábitats, a inicios de los 90 comenzaron las investigaciones más rigurosas sobre la situación de los oasis de la PBC. Desde entonces, se ha continuado con los esfuerzos para implementar programas de conservación de estos ambientes, destacando la participación pionera del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR) posteriormente de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) en la investigación, así como del Gobierno del Estado de Baja California, la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) como entidades regulatorias. Actualmente, con el apoyo de éstas y otras instituciones, el Estado Baja California Sur está considerando realizar cambios en el marco legislativo y políticas ambientales en pro de la conservación de los oasis como áreas de valor ambiental, cultural y recreativo de bajo impacto (CGDS, 2015).

En una primera aproximación para caracterizar los oasis de la PBC, Arriaga y Rodríguez-Estrella (1997) realizaron la compilación de varios estudios que involucraron aspectos climáticos, edafológicos, hidrológicos, faunísticos y florísticos en algunos oasis de BCS. Maya *et al.* (1997) caracterizaron 171 oasis de acuerdo con su superficie, presencia/ausencia de agua, asentamientos humanos y comunidades vegetales. Estos autores señalaron que la gran mayoría de los oasis se distribuye en BCS. Coria (1997) sugiere que la presencia y

volumen de agua dentro de los oasis puede ser un factor determinante para la presencia de microclimas. Se ha visto que los oasis típicos de BCS poseen un cierto grado de aridez, temperaturas extremas y lluvias en verano con oscilaciones de lluvia invernal (Díaz y Troyo, 1997). Arriaga *et al.* (1997) evidenciaron una alta heterogeneidad florística y estructural entre los oasis. Se mencionaron 146 especies de las cuales 25 se encuentran estrictamente ligadas a estos ambientes. En conjunto, Maya *et al.* (1997) sugirieron que el tipo de suelo en los oasis es diferente al de la zona xérica, con una mayor presencia de materia orgánica y horizontes desarrollados.

Respecto a los principales grupos de artrópodos asociados a los oasis, Jiménez *et al.* (1997) registraron baja similitud entre la fauna de ocho oasis de BCS. Se encontró diferencia en los taxones dominantes en cada oasis, por lo que estos ambientes exhiben una alta exclusividad y heterogeneidad en cuanto a algunos artrópodos, lo que se atribuye a las condiciones particulares de cada sitio y su variación estacional. En general, Araneae, Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera y Lepidoptera fueron los órdenes más abundantes. Posteriormente, investigaciones realizadas por Jiménez y Palacios (2010) y Jiménez *et al.* (2015), confirmaron la importancia de los oasis de PBC como sitios que concentran una amplia diversidad de escorpiones y araneidos, con 16 y 243 especies respectivamente. De esta riqueza, 11 especies de escorpiones y 20 de arañas son endémicas de la península.

Con lo anterior sabemos que el estado del conocimiento de estos insectos en los oasis de la PBC es aún incipiente. Faltan promover más estudios permitan conocer la riqueza y posteriormente hacer comparaciones espacio-temporales que ayuden a conocer del estado de conservación de cada oasis, con base a las comunidades de abejas y avispas en cada uno. Por ello, este tema es parte del aporte de esta tesis, enfocado a los Hymenoptera de los oasis y el desierto de la península de Baja California.

Lo anterior ha servido como base para plantear un estudio de las comunidades de himenópteros que nidifican en cavidades pre-existentes. Con esto pretendemos

obtener información relevante sobre la ecológica y los factores abióticos que permitan explicar la correlación que pueda existir entre los oasis y la fauna de Hymenoptera (Aculeata). También en el presente estudio se plantean preguntas sobre la relación de estas variables, con el grado de dependencia a estos sitios, su relevancia como área de anidación, el efecto de la variación estacional y del disturbio antropogénico.

## **2.5 Historia geológica y cultural de los oasis de Baja California**

En este trabajo, definimos un oasis como un cuerpo de agua permanente o semi-permanente, aislado, y cuya agua proviene de un manantial que promueve el establecimiento de vegetación métrica como palmeras (género *Washingtonia*), carrizo (*Phragmites*) y tule (*Typha*). Los oasis de la PBC son producto de eventos geológicos y paleoclimáticos complejos que iniciaron en el Pleistoceno tardío, aunados a procesos de desertificación global que permitieron el desarrollo de vegetación métrica en medio de condiciones desérticas contrastantes (Grismer y McGuire, 1993). Con el aislamiento, las comunidades biológicas se fueron restringiendo y a su vez adaptando a las condiciones métricas de los oasis, volviéndolos hábitats relictuales que hoy en día albergan una gran diversidad de especies, muchas de ellas dependientes exclusivamente de estos sitios para sobrevivir (Rodríguez-Estrella, 2004). Además, su distribución dispersa, pequeño tamaño y constante explotación humana convierte a los oasis en hábitats vulnerables e importantes para la conservación (Arriaga y Rodríguez-Estrella, 1997).

Por otro lado, los oasis fueron pieza clave para el establecimiento de misiones jesuitas (congregaciones católicas provenientes de España durante la época de la conquista) en la península en el siglo XVII. Estos grupos religiosos practicaron la agricultura y ganadería dentro de los oasis. Desde entonces, muchos de los oasis de la PBC tienen asentamientos humanos y han sufrido modificaciones estructurales importantes (Grismer y McGuire, 1993). No obstante, los efectos de

las actividades humanas sobre la riqueza y el ensamble de especies de artrópodos son aún poco conocidos (Rodríguez-Estrella, 2004; Rodríguez-Estrella y Arriaga, 1997).

### **3. JUSTIFICACIÓN**

El conocimiento de la entomofauna en los oasis de la península de Baja California es sumamente escaso. En estos ambientes tan vulnerables y aislados, el estudio de grupos clave de insectos como las abejas y avispas es urgente para determinar el grado de amenaza que enfrentan. En los últimos 40 años, los artrópodos, que constituyen una importante biomasa sobre la tierra, han declinado sus poblaciones y muchas especies han desaparecido del planeta. Además de la pérdida de biodiversidad, sus servicios ecológicos como polinizadores y en el control biológico de otros insectos se ven amenazados con esta problemática. En México, una de las principales limitantes para entender y frenar estos fenómenos es la falta de conocimiento científico sobre esta fauna. A la fecha, no hay trabajos enfocados a entender la ecología de los insectos en ambientes críticos como son los oasis, inmersos en ecosistemas desérticos, cuya historia evolutiva ha dado origen a procesos adaptativos únicos en los insectos. Por lo tanto, este estudio es un parteaguas en el conocimiento de las abejas y avispas en esta región del país, que será importante para la toma de decisiones sobre la conservación de oasis y el desierto sonoreense en el mediano y largo plazo.

## 4. HIPÓTESIS

Hipótesis general

*“Las características inherentes al hábitat y ubicación espacial de los oasis en la península de Baja California influyen sobre la estructura de las comunidades de abejas y avispas”*

Hipótesis particulares:

**H1.** Considerando las diferencias en cuanto a recursos (e.g. agua, alimento, refugio) entre oasis y desiertos, la estructura, composición y dominancia de las comunidades abejas-avispa-enemigos naturales será distinta entre ambos hábitats. Además, otros factores como el nivel de perturbación antrópica, tamaño del oasis y la posición latitudinal influyen para moldear dichas comunidades.

**H2.** Debido a los requerimientos de agua para la construcción de los nidos y abundancia de alimento para las abejas y avispas, existirá un efecto positivo en la riqueza y abundancia de estos himenópteros, directamente proporcional a la cercanía con el oasis.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 Objetivo general**

❖ Estudiar la ecología de anidación de avispas y abejas solitarias que habitan en cavidades pre-existentes dentro y fuera de seis oasis y sus alrededores en la península de Baja California.

### **5.2 Objetivos particulares**

❖ Determinar las variables (climáticas, geográficas, de hábitat y antropogénicas) que influyen en la riqueza y abundancia de las abejas, avispas y sus enemigos naturales.

❖ Determinar el efecto de la cercanía a cuerpos de agua sobre la riqueza y abundancia de abejas y avispas.

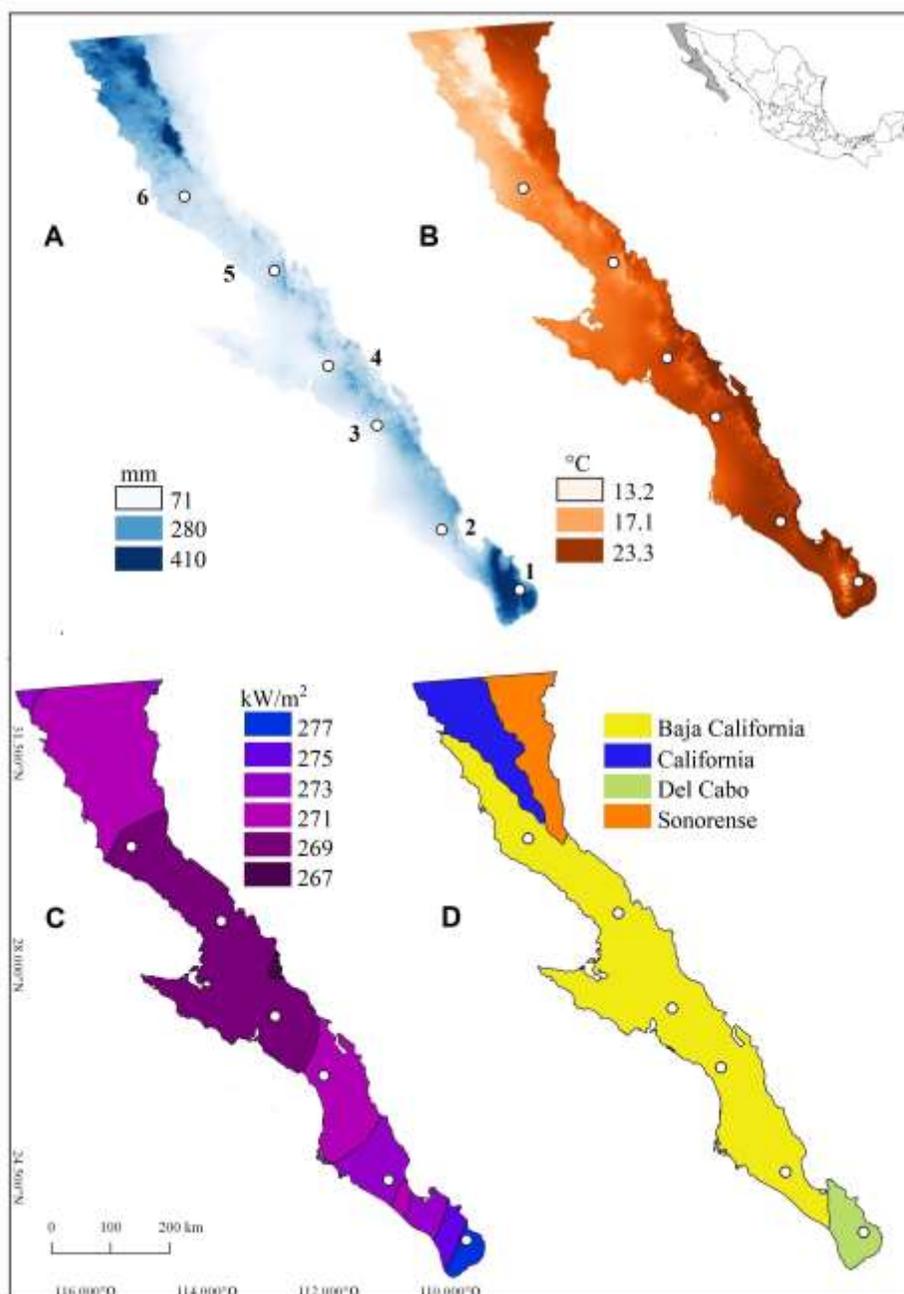
❖ Determinar la diversidad y composición de alimento utilizado por las avispas y abejas solitarias que anidan en cavidades preexistentes dentro y fuera de seis oasis de la península de Baja California.

❖ Determinar la riqueza de géneros de abejas y avispas, así como de las plantas que visitan en gran parte de la península de Baja California.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

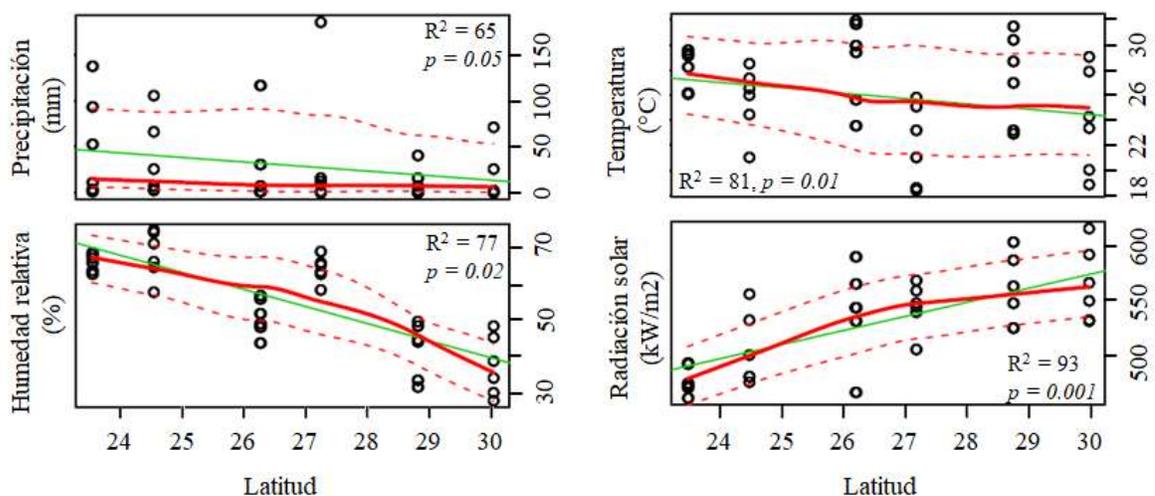
### 6.1 Área de estudio

El área de estudio incluye seis oasis distribuidos en la península de Baja California (PBC). La PBC se ubica entre los 22°52' y 32°40' de latitud Norte y abarca una superficie territorial de 143,780 km<sup>2</sup>, una longitud de 1,270 km, con 30 km de ancho en la parte más angosta y con un promedio de 90 km. Los estados que integran la península son Baja California (BC) y Baja California Sur (BCS) (INEGI, 2001). La parte Norte de la PBC (24°N a 32°N) se encuentra en la región Neártica, cuya porción árida está dominada en su mayoría por vegetación de matorral xerófilo (de aquí en adelante tratado como desierto) típico del desierto Sonorense (Wiggins, 1980). Dentro de esta región, las provincias biogeográficas de Baja California, California y Sonorense explican los patrones de distribución que presentan organismos de afinidad Neártica (Morrone, 2005). Por otro lado, en la región más sureña (22°N a 24°N), la provincia biogeográfica del Cabo alberga flora y fauna con afinidad neotropical, representada por vegetación de selva baja caducifolia hacia la parte Este y ecotonos de matorral xerófilo-sarcocaulé hacia la parte Oeste. En esta región también se encuentra un relicto de bosque de pino y pino-encino hacia la cima (>1,500 msnm) y las faldas (500 – 1,500 msnm) de la Sierra de la Laguna respectivamente (Arriaga *et al.*, 1997) (Fig. 6).



**Figura 6.** Área de estudio con los sitios de muestreo. Cada mapa representa valores anuales promedio de precipitación (A), temperatura (B) y radiación solar (C). Los datos de precipitación y temperatura se obtuvieron de WorldClim (Hijmans *et al.* 2015), la radiación solar se consultó en NOAA (DIVER, 2017). Provincias biogeográficas sensu Arriaga *et al.*, (1997) (D). 1 = Santiago, 2 = El Pilar, 3 = La Purísima, 4 = El Sauzal, 5 = San Borja, 6 = San Fernando. Mapas elaborados con el software libre QGIS (QGIS Development Team, 2016).

Las localidades incluidas en este estudio están embebidas en patrones climáticos más o menos constantes (Fig. 6). En donde la latitud tiene una relación directa positiva con la radiación solar, mientras que dicha relación es inversa respecto a la humedad, la temperatura y la precipitación. Aunque esta última con una relación de menor fuerza (Fig. 7).



**Figura 7.** Variación climática latitudinal a lo largo del área de estudio. Los gráficos representan la relación lineal entre las variables. Se presentan las observaciones (círculos), el modelo lineal (línea verde), los intervalos de confianza al 95% (línea punteada) y el valor promedio (línea roja). Los valores de  $R^2$  y probabilidad aparecen para cada comparación.

Asimismo, para brindar detalles del área de estudio, se proporcionan datos sobre el contexto histórico y actual de los oasis incluidos en este trabajo.

### 6.1.1 Santiago

El nombre de la Misión jesuita es Santiago el Apóstol Aiñini, la cual estuvo activa de 1724 a 1795 (Kier, 2016). Pertenece al municipio de Los Cabos, BCS. Se ubica en la provincia biogeográfica del Cabo. Por clima, latitud y flore, esta área se encuentra entre la región Neotropical y Neártica, ya que comparte características de matorrales xerófilos y tropicales, en un área con precipitaciones entre 300 y 400 mm anuales (INEGI, 1995). Sin embargo, gran parte de la vegetación nativa

ha sido modificada por acciones humanas, reemplazando plantas asociadas a los humedales con pastizales, zonas de cultivo y viviendas. Se localiza en un área con mesetas formadas por material depositado proveniente de la Sierra la Laguna. Antiguamente este oasis era una laguna que se originó por el proceso erosivo del arroyo San Jorge. El volumen de agua era tal que se practicaba el cultivo de caña de azúcar. Sin embargo, en la década de los 80 se construyó un bordo que impide el ingreso de agua superficial hacia el interior del oasis. Dentro del oasis de Santiago se encuentra un mayor desarrollo urbano comparado con el resto de los oasis estudiados. Lo anterior incluye características únicas en los servicios como son la presencia de infraestructura para el abastecimiento de combustibles fósiles, vías de comunicación pavimentadas, cercanía con autopistas (Carretera Transpeninsular No.1) y conexión con otros centros de población (se encuentra a 40 km de San José del Cabo). Además, las actividades agrícolas incluyen cerca de 10 cultivos, muchos de ellos de traspatio. Sin embargo, la producción de mango para exportación nacional e internacional es la principal actividad agrícola dentro y alrededor de este oasis.

### **6.1.2 El Pilar**

Este oasis pertenece a la subprovincia de la Sierra la Giganta en el municipio de La Paz, BCS. La vegetación de este humedal está compuesta por *Bursera microphylla* Gray, *Jatropha cinérea* (Ortega) Muell. Arg., *Leucaena macrophylla* (Benth), *Phoenix dactylifera* L., *Prosopis articulata* S. Watson, *Salix sitchensis* Sanson ex Bong., *Typha domingensis* Pers., *Urochloa mutica* (Forssk) y *Washingtonia robusta* Wendl, siendo ésta última endémica de la PBC. Este oasis cuenta con una superficie reducida de vegetación que no excede los 0.16 km<sup>2</sup> y que se encuentra establecido sobre el lecho y márgenes del Arroyo El Pilar. La presencia de agua es intermitente y generalmente escasa de mayo a junio ya que la recarga del arroyo depende casi exclusivamente del volumen de precipitación recibida en verano e invierno. Los suelos de la zona desértica son de colores claros y escasa vegetación (INEGI, 1995; Maya *et al.*, 1997). Los habitantes de la zona no cuentan con servicios de energía eléctrica, se practica la agricultura y

ganadería caprina de traspatio, así como la extracción de hojas de palma (*W. robusta*) para su venta en la región. Se cultiva principalmente mango de riego y maíz de temporal, y en menor proporción jitomate y uva.

### **6.1.3 La Purísima**

En 1712, este oasis fue explorado por los misioneros jesuitas durante las expediciones al suroeste de Mulegé. Ocho años después, se inició la construcción de la misión, la cual, para el año 1730 ya había reunido 1,996 miembros. En este sitio, se introdujeron y cosecharon con éxito diversos cultivos como uvas, granadas, higos, caña de azúcar, guayabas, zapote, limón y trigo. Se dice que esto fue un atractivo para las familias de indígenas asentadas en los alrededores. Para el año 1800, la población decayó a solo 71 habitantes luego de las epidemias y plagas que atacaron a los cultivos (Kier, 2016). Se localiza dentro de la subprovincia fisiográfica de la Llanura Costera Iray-La Purísima, en el municipio de Comondú, BCS. La zona está constituida por sedimentos marinos y continentales del terciario. El Arroyo la Purísima es el principal escurrimiento, tiene origen por infiltraciones rocosas en el cerro de La Tentación, en la Sierra La Giganta y desemboca en el estero de San Gregorio, en el Océano Pacífico, recorriendo más de 70 km. La vegetación del oasis está dominada principalmente por *Phoenix dactylifera* L., *Juncos acutus* L., *Prosopis* sp., *Vallesia glabra* (Cav.) y *Cryptostegia grandiflora* (Roxb.). Actualmente, existen tres asentamientos humanos contiguos: La Purísima, San Isidro y Carambucho, en los cuales se desarrollan ganadería y agricultura de traspatio. El sistema de riego en la zona permite el cultivo de mango, higo, maíz, naranja, alfalfa, frijol y garbanzo. Además, se practican actividades ecoturísticas como el senderismo.

### **6.1.4 El Sauzal**

Al igual que El Pilar, este oasis no tiene antecedentes históricos religiosos. Pertenece a las regiones del Vizcaíno y Llano de Magdalena, municipio de Mulegé, BCS. Se localiza en el Arroyo San Ignacio, el cual es un extenso cuerpo

de agua rodeado por las bajas planicies volcánicas andesíticas. Las aguas de este y otros oasis de la zona provienen de un manantial que mana de la planicie de Babisuri (Grismer y McGuire, 1993). El Sauzal es una pequeña propiedad donde los habitantes utilizan energía solar, y regulan el flujo de agua mediante una presa de mampostería. Además, practican la agricultura orgánica. Actualmente se cultivan pequeñas superficies de mango, aguacate, dátil, higo, uva, naranja, guayaba, caña de azúcar, ajo y cebolla. La vegetación también incluye *W. robusta*, *Phragmites* sp., *Prosopis* sp.

#### **6.1.5 San Borja**

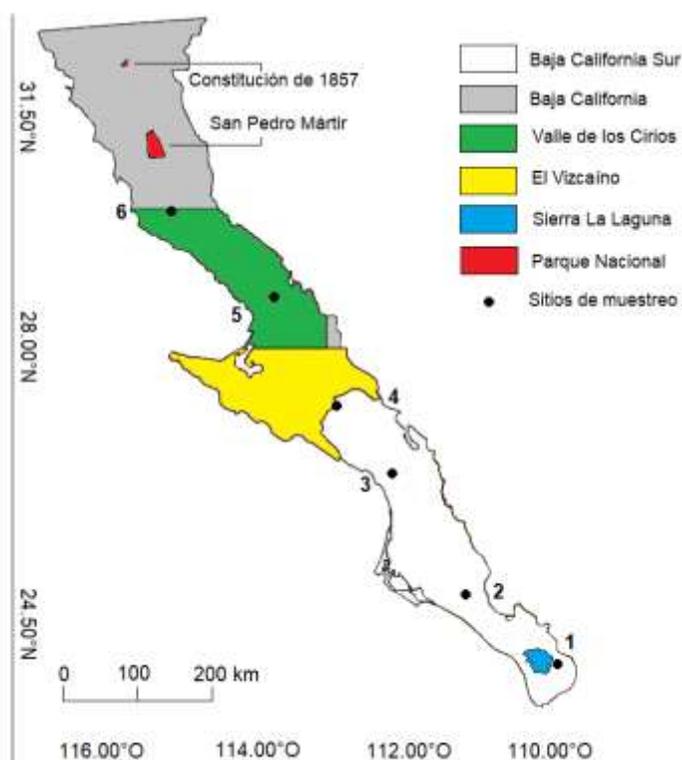
Se conoce como San Francisco de Borja de Adác. Se localiza a unos 31 km al Suroeste de Bahía de los Ángeles y pertenece al Estado de Baja California. Los jesuitas llegaron a este lugar en 1758, quienes utilizaron la mano de obra de la tribu Cochimí para edificar el templo correspondiente (Kier, 2016). Durante esa época se cultivaron parcelas de higo, olivos, uvas, dátiles, garbanzos, trigo, maíz y cebada. A la fecha, los habitantes aún cosechan de los remanentes de cultivos perennes con ayuda de irrigación, sin embargo, también practican la ganadería y el turismo, ya que la Misión está en buen estado y es un atractivo turístico designado por el INAH. El oasis se encuentra rodeado de montañas de rocas volcánicas. La vegetación dominante consiste en *P. dactylifera*, *Prosopis* sp. y *W. robusta* (Grismer y McGuire, 1993).

#### **6.1.6 San Fernando**

Pertenece al Estado de Baja California. En este oasis se encuentran los vestigios de lo fue la Misión de San Fernando de Velicatá, que comenzó originalmente como un campamento militar jesuita en 1766. Un año después, las misiones franciscanas se establecieron en el lugar y comenzaron la construcción de canales para el abastecimiento de agua (Kier, 2016). Actualmente estos canales proveen agua a un par de ranchos pequeños que persisten en los sitios aledaños (Grismer y McGuire, 1993). Es el oasis ubicado más al norte de la península californiana y pertenece a la región del desierto de Vizcaíno. Se encuentra en el Arroyo San

Fernando, el cual yace al pie de grandes montañas rocosas con pendientes hacia el norte. En este oasis, la vegetación predominante está compuesta por *Prosopis* sp. Durante el muestreo se observó el acceso constante de ganado bovino al oasis, así como indicios de incendios pasados.

De acuerdo a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), el oasis San Borja y San Fernando se encuentran inmersos en el Área de Protección de Flora y Fauna Valle de los Cirios, que abarca prácticamente la mitad sur del estado de Baja California. Por su parte, el oasis El Sauzal pertenece a la Reserva de la Biósfera (RB) El Vizcaíno, mientras que Santiago se encuentra cerca de la RB Sierra La Laguna (CONANP, 2019) (Fig. 8).

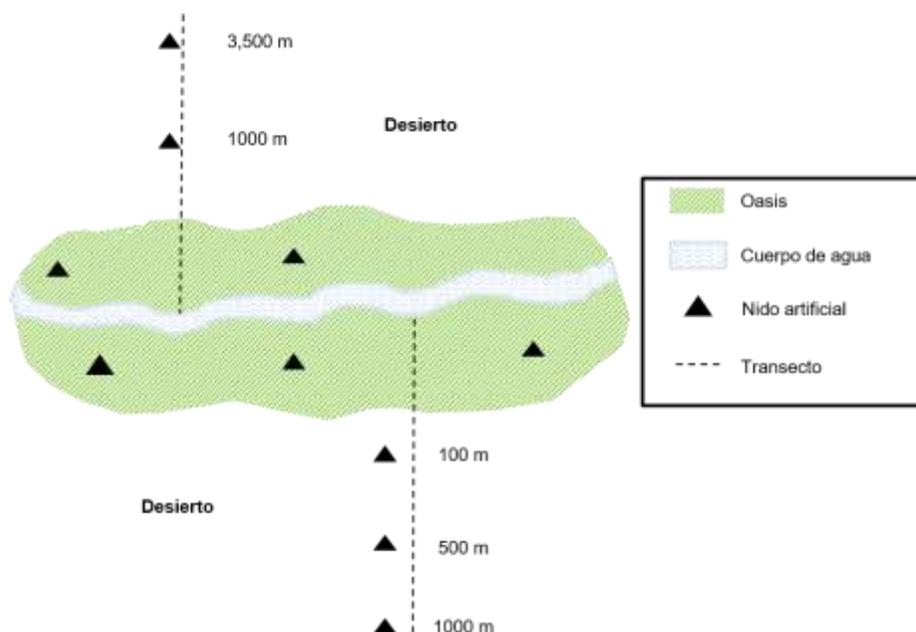


**Figura 8.** Mapa de áreas destinadas a la conservación terrestre en la Península de Baja California. No se consideraron las islas que rodean a la península. 1 = Santiago, 2 = El Pilar, 3 = La Purísima, 4 = El Sauzal, 5 = San Borja, 6 = San Fernando. Mapa modificado de la CONANP (2019).

## 6.2 Diseño experimental

Con base en estudios preliminares sobre la actividad de los himenópteros incluidos en este trabajo, los muestreos se llevaron a cabo entre abril y octubre durante dos años consecutivos (Domínguez y Jiménez, 2008; Jiménez y Tejas, 1994). Durante 2016 se muestrearon los oasis de Santiago, El Pilar y La Purísima, mientras que en 2017 los muestreos fueron en El Sauzal, San Borja y San Fernando.

Se consideró como unidad de estudio experimental el oasis (zona méstica) y la zona desértica (zona xérica) que lo rodea, misma que fue replicada en seis oasis a lo largo de la península. En cada sitio (localidad) de colecta se colocó un total de 32 nidos trampa en 10 puntos diferentes a una altura de  $\approx 1.5-2.0$  m y distribuidas equitativamente en la zona méstica y xérica. Se marcaron dos transectos perpendiculares y opuestos en cada oasis. Se evaluó el efecto de la cercanía al cuerpo de agua sobre la riqueza de especies y actividad de anidación de las abejas y avispas (i.e. abundancia de nidos y celdas). Se consideró el cuerpo de agua perenne dentro de cada oasis como el punto focal y de ese punto se colocaron trampas a distancias graduales desde 5.0 m hasta 3,500 m (Fig. 9).



**Figura 9.** Esquema del sitio de muestreo y la distribución de trampas en la zona métrica (oasis) y xérica (desierto).

Con este diseño en cada oasis, se procuró considerar las variaciones espaciotemporales de las comunidades de himenópteros de cavidades, su alimento y sus enemigos naturales. Adicionalmente, se colocaron trampas en 3 puntos aislados considerando uno por cada oasis. En promedio estos puntos estuvieron alejados aproximadamente a 20 km de cada sitio con la finalidad de observar si la riqueza de especies es aleatoria o si es mayor cerca de los humedales.

Considerando que una cavidad u orificio era un nido potencial para estos insectos, en total, cada mes se ofrecieron 990 cavidades igualmente distribuidas en los seis sitios de muestreo. En cada trampa se ofrecieron cavidades para 15 nidos potenciales, que en conjunto representaron un total 11,880 cavidades ofrecidas durante los dos años de muestreo consecutivo. La separación promedio entre oasis fue de 151.6 km en línea recta.

### 6.3 Nidos trampa

El monitoreo se realizó mediante el uso de nidos trampa como los adaptados por Krombein (1967), y Rozen y Glenn (2011). Las trampas se colocaron simultáneamente durante la temporada de actividad de himenópteros. Transcurrido un mes, se visitó cada sitio para revisar los nidos y reemplazar los que fueron ocupados por himenópteros. Los nidos ocupados se reemplazaron para mantener siempre cavidades en los nidos trampa disponibles durante el período de estudio.

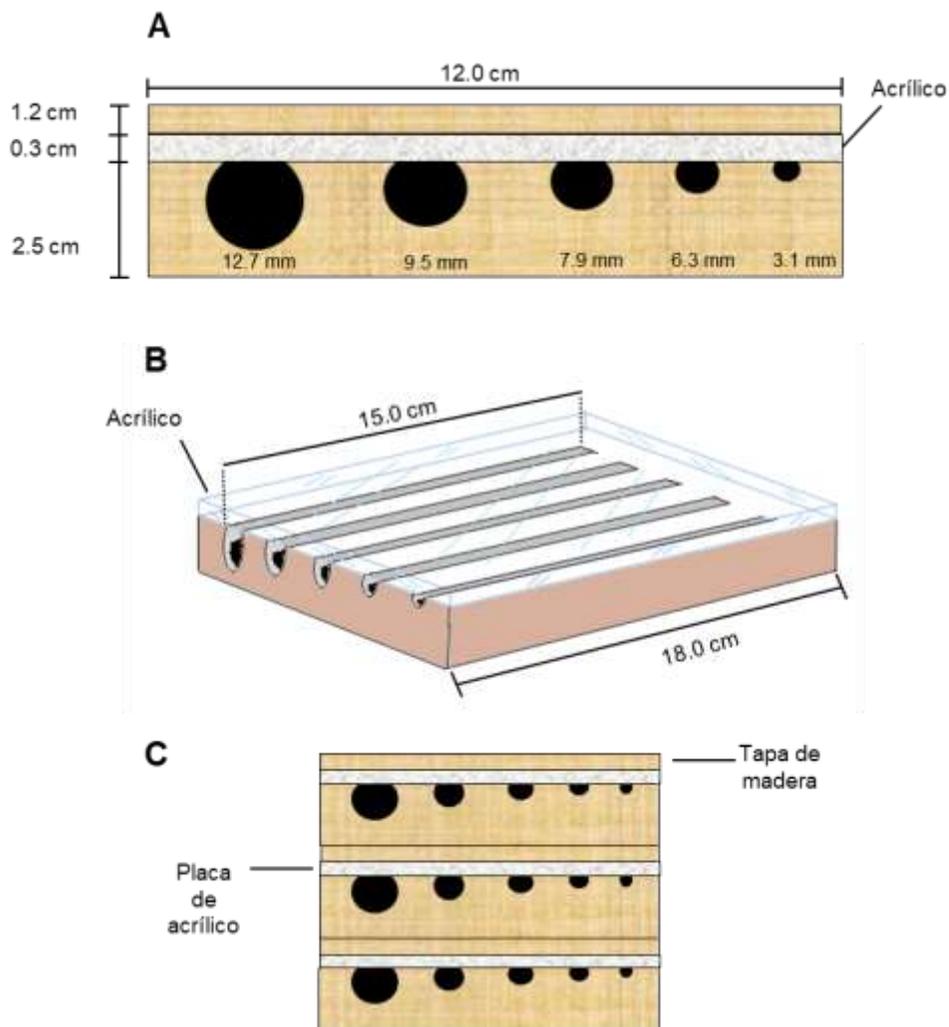
Las trampas se amarraron a ramas de árboles y arbustos con una orientación de la entrada noreste-suroeste (Fig. 10).



**Figura 10.** Colocación de trampas para el monitoreo de abejas y avispas. Las trampas se sujetan bajo las ramas de árboles o arbustos para evitar el calentamiento por la sobreexposición a la luz solar.

Los nidos trampa (también referidos como nidos artificiales en este trabajo) fueron adaptados para facilitar la observación del interior. Cada uno consiste en un poliedro irregular de madera con cinco ranuras longitudinales con diferentes diámetros. Para cubrir las ranuras se usó una placa de acrílico atornillada en sus

cuatro vértices a la tabla de madera. Las caras laterales de las tapas se oscurecieron con tinta o pintura oscura para evitar el paso de luz al interior de los túneles. A cada trampa se le colocó una tapa de triplay en la parte superior, que curió a su vez la placa de acrílico. Tres de estas trampas se superpusieron y mantuvieron unidas mediante grapas industriales de  $\frac{1}{4}$ " (Fig. 11).



**Figura 11.** Esquema detallado de los nidos trampa utilizados en este estudio. **A.** Vista frontal de trampa individual. **B.** Vista superior y lateral. **C.** Vista frontal de bloque con tres trampas.

#### 6.4 Muestreo con red aérea

Adicionalmente al uso de nidos trampa, se realizaron capturas de himenópteros con red entomológica para reunir información de la riqueza de abejas y avispas en diferentes localidades. Estos insectos se buscaron sobre las plantas con flores en los períodos incluidos en este estudio.

Este método es usual para la captura de insectos voladores (Triplehorn y Johnson, 2005) (Fig. 12). Los muestreos se llevaron a cabo durante las salidas mensuales. Se se buscó a las abejas y avispas entre las 09:00 y 16:00 horas. (Roulston *et al.*, 2007). Se registró el nombre, ubicación geográfica de las plantas en floración. Se procuró que el muestreo con red aérea tuviera una duración de entre 10 y 15 minutos por especie de planta, es decir, se podían recolectar abejas y avispas visitando las flores de más de una planta de la misma especie en el mismo punto de muestreo, siempre y cuando manteniendo este tiempo establecido *a priori* (Cane *et al.*, 2000). Debido a que los muestreos fueron complementarios al trapeo con nidos, las plantas visitadas estuvieron en la zona mésica o desértica de la localidad, fuera de los puntos donde están las trampas o incluso en puntos de muestreo alejados. Los organismos atrapados con este método fueron sacrificados en cámaras letales portátiles que contenían vapores de acetato de etilo al 99.8%.



**Figura 12.** Muestreo sobre planta en floración con red entomológica. Durante 10-15 min, se recolectaban abejas y avispas que visitaban las flores de la planta muestreada.

## 6.5 Caracterización de los oasis

Para determinar las condiciones que favorecen o afectan la ecología de anidación de los himenópteros estudiados, se consideraron 12 variables relacionadas con la biogeografía y clima de cada oasis y fueron usadas en los análisis de modelación estadística (Tabla II). Es importante aclarar que estas variables pueden sufrir cambios de un año a otro por la estocasticidad climática (Holmgren *et al.*, 2006).

**Tabla II.** Caracterización de los oasis. TO = Tamaño del oasis. CA = área del cuerpo de agua perenne dentro del oasis. DC = distancia a la costa más cercana. NA = número de plantas angiospermas registradas. La temperatura (°C), precipitación (mm), humedad relativa (HR) y radiación solar (kW/m<sup>2</sup>) se representan en valores promedio anuales para cada sitio (INEGI, 2016; SMN, 2016).

Oasis	Variables										
	TO (km <sup>2</sup> )	Lat	Long	Elev (m)	DC (km)	°C	mm	kW/m <sup>2</sup>	CA (km <sup>2</sup> )	HR (%)	NA *
Santiago	1.47	23°28'	109°43'	132	17.4	23.7	330.2	478.4	0.11	67.6	41
El Pilar	0.25	24°28'	111°00'	120	27.3	22.2	154.8	504.2	0.001	65.6	19
La Purísima	2.69	26°11'	112°04'	95	20.9	22.9	127	538.5	1.72	50.8	36
El Sauzal	0.21	27°10'	112°52'	150	53.3	21.9	121.1	542.3	0.002	63.3	23
San Borja	0.06	28°44'	113°45'	445	27.9	19.9	114.1	556.2	0.0005	42.1	16
San Fernando	1.29	29°58'	115°14'	450	44.3	18.2	91.1	562.2	0.0004	37.8	9

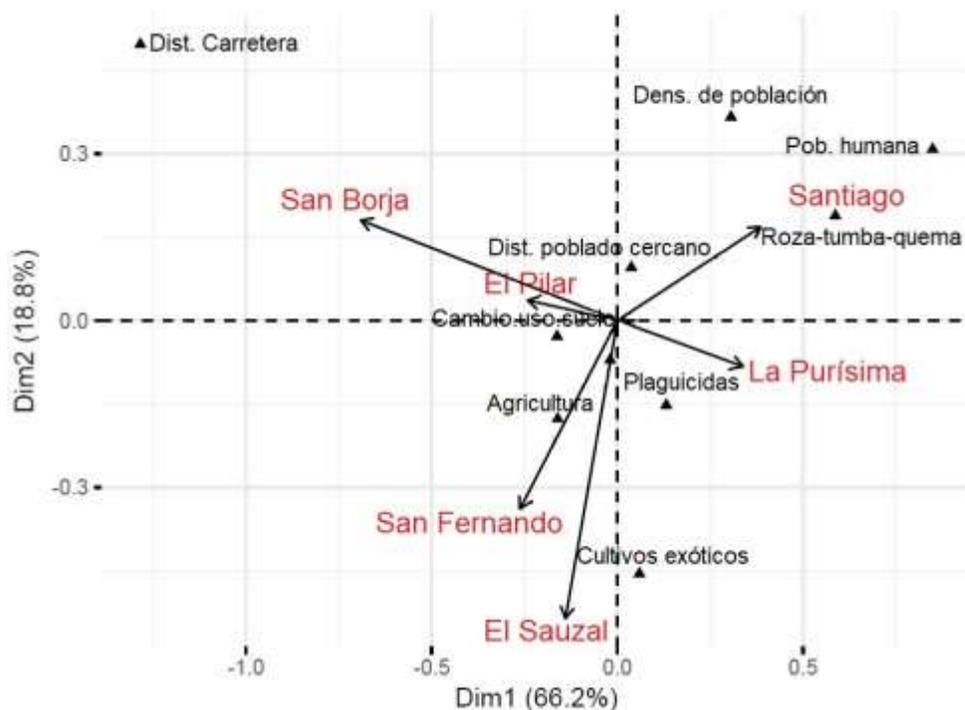
\*Incluye plantas nativas y exóticas reportadas en cada oasis (HCIB, SDNHM Herbario digital, 2018).

Por otro lado, las actividades humanas (e.i. extracción de recursos, ganadería, agricultura, pesca) son un fenómeno presente en prácticamente todos los oasis de la península (Velázquez *et al.*, 2011) y su efecto sobre otros organismos ha sido poco evaluado (Rodríguez-Estrella, 2004; Rodríguez-Estrella y Arriaga, 1997). En esta investigación, se consideraron 10 variables asociadas al impacto humano presentes en cada oasis (Tabla III), las cuales fueron estandarizadas y ponderadas (considerando al cambio de uso de suelo como la variable con mayor peso). Se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas para identificar aquellas variables que explicaban el disturbio antropogénico (Mantorell y Peters, 2005) (Fig. 13). Posteriormente se utilizó un Análisis Cluster para agrupar a los sitios con base la similitud del nivel de perturbación antropogénica, para finalmente asignar valores ordinales (i.e. baja, moderada y alta) respecto al disturbio de cada sitio (Johnson y Wichern, 2007) (Fig. 14). Los análisis multivariados se realizaron en el programa estadístico R v3.5.1, utilizando la paquetería FactoMineR (Le *et al.*, 2008; R Core Team, 2018).

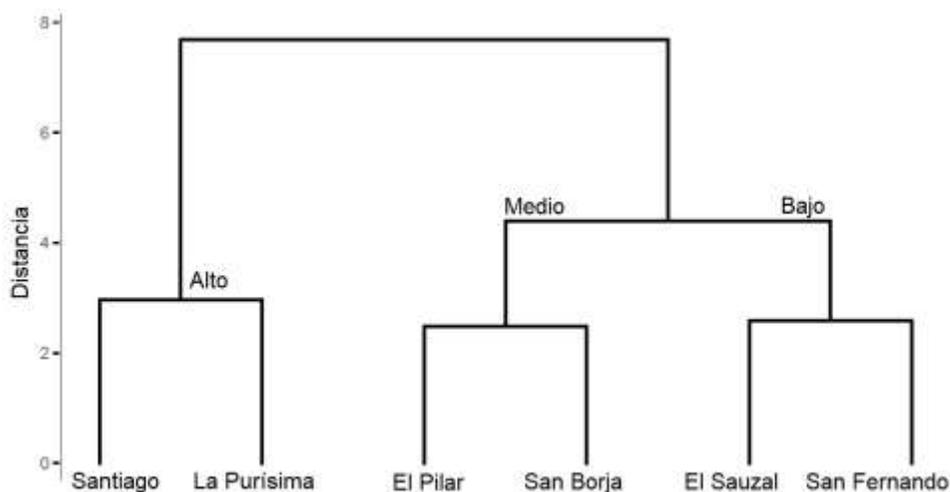
**Tabla III.** Variables asociadas a la perturbación humana (antrópica). Los datos de población y densidad humana fueron obtenidos del INEGI (2016). Las distancias y superficies se obtuvieron mediante sistemas de información geográfica (QGIS, 2016). Los datos de las actividades agropecuarias fueron recavados durante las visitas a cada localidad por observación y consulta con los habitantes.

Variable	Santiago	El Pilar	La Purísima	El Sauzal	San Borja	San Fernando
Población humana	800	15	500	10	10	0
Densidad de población (ind/ha)	5.4	1	1.9	0.5	1.6	0
Cambio de uso de suelo (%)	90	65	60	40	75	20
Dist. poblado más cercano (km)	6.7	13.3	29.1	11.3	28.3	47.6
Dist. Carretera (km)	0.01	11.8	0.01	0.2	25.3	1.8
Agricultura (%)	70	60	35	40	70	0
Cultivos exóticos*	7	6	8	11	6	0
Uso de plaguicidas	Frecuente	Ocasional	Frecuente	Raramente	Raramente	Raramente
Ganadería (pastoreo)	Frecuente	Ocasional	Frecuente	Raramente	Raramente	Frecuente
Roza-tumba-quema	Frecuente	Ocasional	Frecuente	Ocasional	Raramente	Ocasional

\*Solo plantas angiospermas.



**Figura 13.** Análisis de Correspondencias Canónicas. Se muestran los sitios (rojo) y las variables asociadas a la perturbación humana (negro). Las flechas indican la dirección y ubicación de cada sitio de muestreo con respecto a un plano de dos dimensiones.



**Figura 14.** Análisis Cluster de similitud.  $K=3$ . Se muestra el agrupamiento de los oasis con respecto a la categoría de disturbio humano estimado a partir de la similitud de perturbación obtenida con las 10 variables antropogénicas, las cuales fueron medidas con distancias euclidianas.

En general, el grado de disturbio en cada oasis es distinto ( $F_{5,54}=4.04$ ,  $P=0.0034$ ). Los valores de cambio de uso de suelo, población humana, densidad y roza-tumba-quema explicaron por sí solos poco más del 60% del disturbio humano. Con los resultados del análisis de agrupamiento se asignaron las categorías correspondientes al nivel del disturbio en cada oasis: alto = Santiago y La Purísima, medio = El Pilar y San Borja, bajo = El Sauzal y San Fernando. Dichas categorías fueron incorporadas a modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) como factores fijos, así como consideradas en los análisis de diversidad.

## 6.6 Análisis de datos

Para determinar qué variables ambientales que determinan la abundancia de nidos, se utilizaron modelos GLMM ajustados por máxima verosimilitud. Dado que la variable de respuesta fue la abundancia de nidos, los modelos se ajustaron con una distribución Poisson mediante una función de enlace logarítmica (Bates *et al.*, 2015). Se construyeron modelos separados para abejas y avispas, para determinar el efecto de cada variable sobre la anidación (i.e. variable de respuesta). La localidad y el año de muestreo se consideraron como efectos aleatorios, ya que el experimento se replicó en diferentes sitios a través del tiempo y a su vez, estuvo anidado en años distintos. Los efectos fijos fueron aquellas variables que tenían efectos directos en la abundancia anidación. Tales variables fueron analizadas considerando cuatro componentes (Tabla IV): I) Abiótico: radiación solar ( $\text{kW/m}^2$ ), temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), precipitación (mm) y humedad relativa (%); todos los valores fueron promedios mensuales de los últimos 20 años (SMN, 2017). II) Geográfico: distancia del oasis a la costa más cercana (km), elevación (m), latitud, longitud y la interacción entre éstas últimas. III) Hábitat: tipo de hábitat (oasis, desierto), área del oasis ( $\text{km}^2$ ), área del cuerpo de agua perenne dentro del oasis ( $\text{km}^2$ ) y distancia de la trampa al cuerpo de agua perenne más cercano (m), número de angiospermas. IV) Antropogénico: impacto humano (alto, medio, bajo) calculado en este estudio. Se seleccionaron los modelos más parsimoniosos con

base a los valores más bajos del Criterio de Información de Akaike (AIC), la devianza explicada ( $D$ ) y significancia ( $p < 0.05$ ) de la bondad y ajuste de los modelos (Zuur *et al.*, 2009). Finalmente, la construcción de los modelos se realizó mediante la incorporación de variables paso a paso de manera manual (i.e. forward stepwise selection) en cada componente, evaluando los cambios en el AIC, devianza y  $p$  valores. Lo anterior se comparó a partir de un modelo nulo, es decir, el modelo de referencia donde se encuentra la máxima devianza y AIC. Todos los modelos se construyeron en R, con el paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2015; R core Team, 2018).

**Tabla IV.** Selección de modelos.  $\Delta$ AIC = Cambio en el AIC respecto al modelo nulo.  $D$  = Devianza total.

Modelo	Tipo de modelo	Abejas			Avispas		
		AIC	$\Delta$ AIC	$D$	AIC	$\Delta$ AIC	$D$
1	Nulo	988.2	0	982.2	837.9	0	831.9
2	Abiótico	610.4	377.8	341.0	531.1	306.8	257.5
3	Geográfico	658.8	329.4	356.5	536.6	301.3	262.3
4	Hábitat	681.4	306.8	371.6	494.7	343.2	238.3
5	Antropogénico	673.3	314.9	364.1	611.1	226.8	270.7
6	Abiótico + Geográfico	601.2	387	334.0	583.5	254.4	265.8
7	Abiótico + Hábitat	603.7	384.5	336.3	604.3	233.6	260.1
8	Abiótico + Antropogénico	655.4	332.8	358.4	470.1	367.8	220.4
9	Geográfico + Habitat	663.2	325	355.7	599.4	238.5	249.6
10	Geográfico + Antropogénico	693.5	294.7	387.2	509.8	328.1	233.9
11	Hábitat + Antropogénico	661.9	326.6	350.1	480	357.9	231.3
12	Abiótico + Geográfico + Habitat + Antropogénico	702.7	285.5	405.2	632.3	205.6	263.5
13	Modelo mínimo (3 variables)	580.2	408	321.2	-	-	-
14	Modelo mínimo (5 variables)	-	-	-	401.7	436.2	198.2

En la tabla IV se muestran de manera general los criterios metodológicos para la selección de modelos. Se compararon 73 modelos, iniciando por el nulo (Modelo 1). Para saber en qué orden se acomodarían las variables, se construyeron

modelos de cada componente para identificar en cuál de ellos se encuentran las variables con más peso (Modelo 2 - 5) y qué ocurría cuando interactuaban (Modelo 6 - 11). Una vez identificado el orden, se realizó el step, mediante la incorporación de todos los componentes (modelo 12) y se fueron removiendo y evaluando las variables paso a paso hasta obtener el modelo que con el mínimo de variables explicara la abundancia de las abejas y avispa (Modelo 13 y 14). En este caso, se omitieron los valores de los otros 60 modelos que fueron descartados.

Para evaluar si la abundancia de abejas y avispa dependía del oasis o desierto, se utilizó la prueba de independencia de Cochran–Mantel–Haenszel ( $\chi^2_{MH}$ ) para tablas de 2 x 2 (Zar, 2010). Se utilizó una aproximación jerárquica para obtener de manera gráfica los patrones generales de agregación de abejas y avispa dentro y fuera de los oasis. Para ello se empleó el método *Circle Packing Optimization*, el cual se calculó con el paquete *packcircles* disponible en R (Bedward *et al.*, 2018; R Core Team, 2018).

## 6.7 Indicadores de conservación

En este estudio se utilizó el IndVal (Indicator Species Analysis), el cual, se utilizó para identificar aquellas especies de abejas y/o avispa asociadas a los oasis más conservados. Cuando individuos de la especie *i* se encuentran exclusivamente en un tipo de hábitat o sitio, el IndVal toma valores cercanos a 1, mientras que valores cercanos a 0 indican que son especies que se comportan como generalistas (Dufrêne y Legendre, 1997). Este análisis se realizó con el paquete *indicspecies* en R (De Cáceres y Legendre, 2009; R Core Team, 2018).

## 6.8 Análisis de diversidad

Se comparó la riqueza entre sitios y entre hábitats mediante curvas de acumulación de especies. La diversidad para cada sitio, ambiente y grado de

disturbio se calculó con los números de Hill de orden uno (i.e. el número efectivo de especies). El contraste de la diversidad se realizó mediante pruebas de  $t$  aplicadas al índice de Shannon ( $H'$ ). Además, se calculó el número de especies estimadas totales, así como para cada hábitat, localidad y nivel de perturbación utilizando el estimador Chao-1. Asimismo, se calculó la dominancia de Simpson ( $\lambda$ ), similitud de Jaccard ( $I_j$ ) y la equidad ( $E$ ) para todas las comunidades anteriores (Chao *et al.*, 2014). Estos análisis se calcularon con el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Luego de comprobar la homogeneidad de dispersión de los datos, se aplicó un análisis de varianza de permutaciones (PERMANOVA) para determinar si el tipo de hábitat y el nivel de disturbio humano afectan significativamente la estructura de la comunidad (Anderson, 2001). Acompañando la prueba anterior, a manera de exploración visual se realizó un análisis multidimensional no-métrico (NMDS) con distancias de Bray-Curtis (Kruskal y Wish, 1978). Tanto PERMANOVA como NMDS se calcularon con el paquete de R *vegan* (Oksanen *et al.*, 2018). Se utilizó el índice de Sørensen cuantitativo (i.e. datos de abundancia) para comparar la similitud entre oasis y desierto de cada localidad (Chao *et al.*, 2014). Se realizaron pruebas de correlación para determinar si la riqueza de especies ( $H'$ ) de abejas y avispa tenía una relación con el tamaño del oasis, latitud y longitud.

Para analizar la diversidad beta, la disimilaridad total ( $\beta_{SOR}$ ) se dividió en dos componentes principales: anidamiento ( $\beta_{NES}$ ) y recambio ( $\beta_{SIM}$ ). Estos componentes van 0 a 1, donde los valores cercanos a 1 indican mayor disimilaridad entre sitios (Baselga, 2010). De este modo,  $\beta_{NES}$  puede ser concebido como una comunidad que es producto de un subconjunto de la comunidad original luego de la pérdida de especies causada por filtros intencionales (i.e. fragmentación). Por otro lado,  $\beta_{SIM}$  es el recambio o reemplazo de especies debido a límites espacio-temporales. Esta aproximación ha sido propuesta por Baselga (2010) para unificar el enfoque en la conservación, ya que un anidamiento elevado sugiere la priorización de un número pequeño de sitios con mayor riqueza, mientras que valores altos de recambio sugieren la

conservación de un mayor número de sitios. Este análisis fue calculado en R, con el paquete *betapart* (Baselga *et al.*, 2018; R Core Team, 2018).

## 6.9 Análisis de la estructura de la comunidad

Con la finalidad de determinar la estructura de la comunidad, (i.e. la distribución de individuos entre especies) en respuesta al sitio, hábitat y nivel de disturbio, se realizaron curvas de rango-abundancia o dominancia (Whittaker, 1965). Estas curvas permiten representar la estructura de la comunidad, donde se grafica el logaritmo de la abundancia contra el intervalo de rangos de riqueza. De este modo, se pueden realizar comparaciones entre la comunidad observada y probar la bondad y ajuste de los datos observados respecto las distribuciones esperadas por modelos de dominancia/diversidad. Al comparar dichos modelos, es posible hacer inferencias sobre el estatus de las comunidades con base a lo que representa el ajuste estadístico (Wilson, 1991).

Aunque existen numerosos modelos para explicar la estructura de una comunidad (Magurran, 1988), en el presente trabajo se consideraron únicamente los cinco modelos de dominancia/diversidad propuestos por Gardener (2014), los cuales se clasifican en dos grandes grupos:

1. Modelos biológicos basados en la partición de recursos.

a) *Serie geométrica*. Asume que la especie más competitiva toma una fracción  $k$  de los recursos, la segunda especie toma lo que resta de  $k$  y así sucesivamente hasta ensamblar a todas las especies de la comunidad. Son modelos donde la comunidad está muy dominada por pocas especies y la repartición de recursos no es equitativa, lo cual ocurre principalmente en ambientes con poca riqueza, hábitats perturbados o en sucesión temprana. Al ser una proporción constante, el modelo se representa como una línea recta con pendiente negativa (Magurran, 1988; Whittaker, 1965).

b) *Vara quebrada*. Asume que la abundancia es un reflejo de la partición de recursos entre especies que compiten, donde los individuos están aleatoriamente distribuidos entre las especies a lo largo de un gradiente ambiental unidimensional. En este modelo se asume que todas las especies de una comunidad dividen el recurso al azar. Es característico de comunidades cercanas a la máxima equitatividad (MacArthur, 1957; Pielou, 1975).

## 2. Modelos basados en teoría estadística.

a) *Log-normal*. Asume que las especies son afectadas por muchos factores, donde el logaritmo de las abundancias tiene una distribución normal. Surgió a partir de la Teoría del Límite Central y propone que todos los nichos, independientemente del tamaño, tienen la misma probabilidad de ser ocupados, lo cual resulta en una distribución normal del número de individuos por especie. Es característico de comunidades grandes y en equilibrio, donde se encuentran pocas especies muy abundantes y muchas especies con valores de abundancia intermedios (Preston, 1948).

b) *Modelo Mandelbrot*. Deriva de la teoría de información y se aplica al costo ecológico de cada especie en términos de energía, tiempo y organización del ecosistema. Asume que la abundancia de las especies depende tanto de las especies previas como de las condiciones físicas previas en el ambiente. Propone que las especies pioneras tienen bajo costo ecológico, por lo que requieren menos condiciones previas. En contraste, las especies que colonizan posteriormente durante la sucesión tienen un mayor costo ecológico y serán especies raras (Frontier, 1985).

c) *Modelo Zipf*. Deriva de la teoría del lenguaje. Es una variante de Mandelbrot con menos parámetros y se basa en la ley del mínimo esfuerzo del lenguaje humano, o ley de Zipf. Donde la frecuencia de las palabras disminuye proporcionalmente conforme su secuencia en la oración. Desde el punto de vista ecológico, la segunda especie puede utilizar la mitad de los recursos que la primera, la tercera utilizará un tercio con respecto a la segunda y así sucesivamente (Zipf, 1965).

Cabe aclarar que los modelos Mandelbrot y Zipf fueron propuestos por Frontier (1985) para su aplicación en la ecología. Donde ambos modelos se ajustan a comunidades naturales con poca perturbación, de manera que la curva de dominancia cae gradualmente. De este modo, mientras que los modelos Zipf-Mandelbrot asumen que muchos factores están actuando de manera secuencial sobre los individuos, el modelo Lognormal asume que todos los efectos actúan simultáneamente sobre los individuos de la comunidad.

Debido a que los datos de anidación fueron conteos, es decir, variables discretas, se construyeron los modelos de dominancia con distribución Poisson. Los modelos seleccionados fueron aquellos con el menor valor del criterio de información de Akaike (AIC), lo cual es una medida indirecta de la bondad y ajuste de los modelos estadísticos (Gardener, 2014; Zuur, 2009). La evaluación del ajuste de modelos y gráficos de rango-abundancia se realizaron con la librería *vegan* en R (Oksanen *et al.*, 2018; R Core Team, 2018).

### **6.10 Presas de avispas loderas**

Se analizó la composición de arañas presa de tres especies de avispas del género *Trypoxylon* que anidaron dentro y fuera de los oasis. Para cada especie de avispa se estimó el valor de diversidad, riqueza y dominancia de sus presas, así como la composición de arañas capturadas por cada avispa. Siguiendo a Cardoso *et al.* (2011) y Uetz *et al.* (1999), se evaluaron las presas capturadas desde una perspectiva de gremios tróficos. Con la finalidad de evaluar el grado de especialización y segregación de nicho de cada especie de avispa, se calculó la amplitud y el solapamiento de nicho. Estos valores se obtuvieron mediante el índice de amplitud de nicho estandarizado (Bj) e índice de Pianka respectivamente. Bj toma valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a 1 indican mayor especialización por el recurso (i.e. arañas). Por su parte, el índice de

Pianka se utiliza para medir el solapamiento de la dieta. Toma valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a 1 indican mayor nivel de solapamiento de la dieta entre especies de avispas. Asimismo, se construyó una red bipartita de interacciones entre las avispas y sus presas, con el fin de determinar el nivel de especialización a nivel general del ensamble entre avispas y arañas. Para ello, se construyeron 1000 redes aleatorias que se utilizaron como modelos nulos que permitieron comprobar estadísticamente si dicha red era producto del azar. Los cálculos de diversidad y composición de presas se realizaron con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2018). Los análisis de nicho se realizaron con la paquetería *spaa* (Zhang, 2018) y análisis de red se llevó a cabo con la paquetería *bipartite* (Dorman *et al.*, 2008, 2009).

Finalmente, para probar si el tamaño de las avispas influye sobre el tamaño de las presas que cazan, se midió la longitud corporal de ambos taxa. Utilizamos un análisis discriminante lineal (LDA) para evaluar si las tres especies de avispas difieren en cuanto a su longitud corporal, tamaño facial y espacio intertegular (Evans, 1966; Izenman, 2013). Para estas mediciones solo se consideraron a las avispas hembra de cada especie, ya que ellas son las encargadas de la recolección de presas y por lo tanto las medidas corporales son están ligadas netamente al tamaño de su alimento (Bohart y Menke, 1976). El análisis discriminante se realizó con el paquete *psych* (Revelle, 2018). Todos estos paquetes y análisis se ejecutaron en el software estadístico R (R Core Team, 2018)

### **6.11 Identificación taxonómica**

Los ejemplares de avispas, abejas y arañas, parásitos y otros insectos ocupantes de los nidos fueron identificados con apoyo de la literatura taxonómica. Algunos ejemplares de abejas y avispas fueron identificados y corroborados con el apoyo del Dr. Terry Griswold en el Bee Lab, USDA, en Utah State University, E.U. Los ejemplares de himenópteros fueron montados en alfileres entomológicos,

etiquetados con sus datos de campo y guardados en cajas Smith. Los arácnidos se identificaron a especie y guardados en frascos con alcohol al 70%. Los ejemplares que resultaron de este estudio, se depositaron en la colección del laboratorio de Aracnología y Entomología del CIBNOR (CARCIB), En La Paz, Baja California Sur, México.

## 7. RESULTADOS

En la primera parte de esta sección, se presenta la riqueza y composición de las abejas, avispas y sus enemigos naturales que ocuparon los nidos dentro de los oasis y en las áreas desérticas aledañas. Posteriormente, se presenta información sobre los materiales que utilizaron las especies para construir sus nidos en las cavidades, así como el alimento contenido en las celdas de crianza de cada taxa. Los resultados subsecuentes incluyen los análisis de los patrones ecológicos, incluyendo la dinámica de anidación y los modelos que la explican. Después, se presentan los efectos del hábitat, perturbación humana, distancia al agua, entre otros sobre la abundancia de anidación y la diversidad de abejas y avispas. Por último, se presentan los listados de géneros de abejas, avispas y las especies de plantas que visitan registradas a lo largo de la península.

En general, para todas las especies se observó que la actividad de anidación sufrió cambios a lo largo del año, mostrando un patrón de actividad estacional diferente entre abejas y avispas.

### 7.1 Ocupación de nidos

Los nidos trampa fueron ocupados por 40 especies incluyendo a los enemigos naturales y estuvieron clasificadas en cuatro órdenes: Hymenoptera (33 especies), Diptera (5), Lepidoptera (1), Coleoptera (1). Las especies más abundantes fueron las abejas *Megachile occidentalis* (14.7%) y *M. gentilis* (14.5%) y la avispa *Trypoxylon bridwelli* (9.0%). De acuerdo a la literatura, el 65% de las especies tiene afinidad por la región Neártica, el 13% por la Neotropical y el 22% ocurren en ambas regiones (Tabla V).

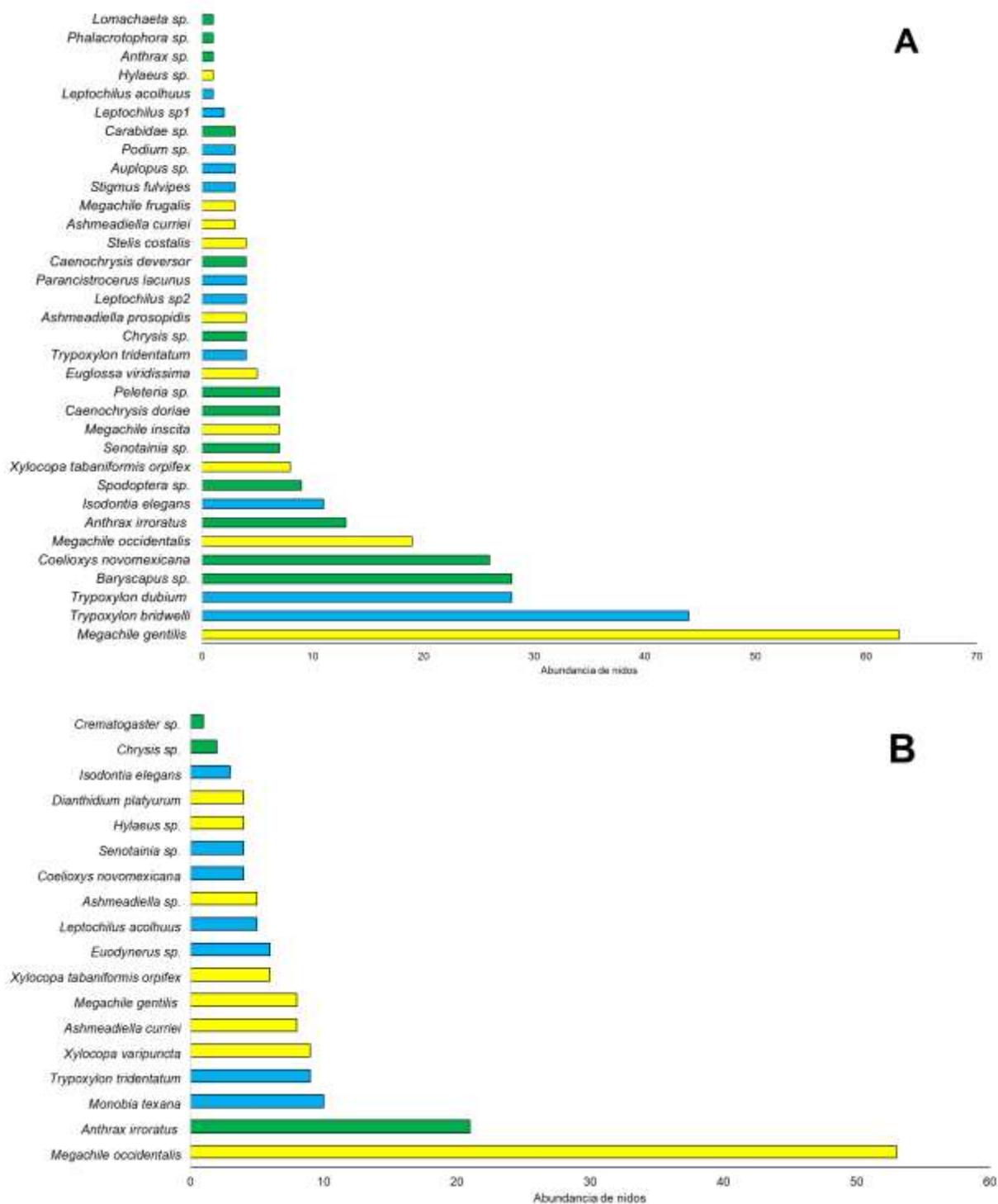
**Tabla V.** Especies de abejas, avispas y enemigos naturales (EN) por localidad y hábitat. La distribución representa la(s) provincia(s) biogeográfica(s) de ocurrencia por especie (tomado de Ayala *et al.* 1996; Schuh *et al.*, 2010). SA=Santiago, EP=El Pilar, LP= La Purísima, ES=El Sauzal, SB=San Borja, SF=San Fernando. Ocurrencia en oasis (○), desierto (△) o en ambos ambientes (□).

Grupo	Familia	Especie	Distribución	Localidad						
				SA	EP	LP	ES	SB	SF	
Abejas	Apidae	<i>Euglossa (Euglossa) viridissima</i> †	Neotr	○						
		<i>Xylocopa (Neoxylocopa) varipuncta</i>	Near, Neotr		△	△		△		
		<i>Xylocopa (Notoxylocopa) tabaniformis orpifex</i> ψ	Near, Neotr		○	△	□	○		
	Colletidae	<i>Hylaeus (Hylaeana) panamensis</i> †	Near, Neotr				□			
		Megachilidae	<i>Ashmeadiella (Ashmeadiella) curriei</i>	Near, Neotr				△	○	○
	<i>Ashmeadiella (Ashmeadiella) prosopidis</i>		Near						○	
	<i>Ashmeadiella</i> sp.		-		△					
	<i>Dianthidium (Dianthidium) platyurum</i>		Near						△	
	<i>Megachile (Sayapis) frugalis</i>		Near, Neotr					○		
	<i>Megachile (Litomegachile) gentilis</i>		Near	○	○	□	○	○		
	<i>Megachile (Chelostomoides) occidentalis</i>		Near	○	○	□	□	□	□	
	Avispas	Crabronidae	<i>Megachile (Pseudocentron) inscita</i> †	Neotr	○					
			<i>Trypoxylon (Trypargilum) dubium</i>	Neotr	○	○	○	○		
			<i>Trypoxylon (T.) tridentatum tridentatum</i>	Near				△	△	○
Pempredonidae		<i>Trypoxylon (Trypoxylon) bridwelli</i> ✕	Near?	○	○	○	○			
		<i>Stigmus (Atopostigmus) fulvipes</i> †	Near?			○				
Pompilidae		<i>Auplopus</i> sp.	-			○				
Sphecidae		<i>Isodontia elegans</i> †	Near		□		○			
		<i>Podium</i> sp.	-	○						
Vespidae		<i>Euodynerus</i> sp.	-				△	△		
		<i>Leptochilus acolhuus</i> ✕	Near				△		□	
		<i>Leptochilus</i> sp1	-			○				
		<i>Leptochilus</i> sp2	-				○		○	
		<i>Monobia texana</i>	Near				△	△		
		<i>Parancistrocerus lacunus</i>	Near					△		
EN	Bombyliidae	<i>Anthrax irroratus</i>	-	□	△	△	△	△	△	
		<i>Anthrax</i> sp.	-							
	Carabidae	<i>Carabidae</i> sp.	-				○			

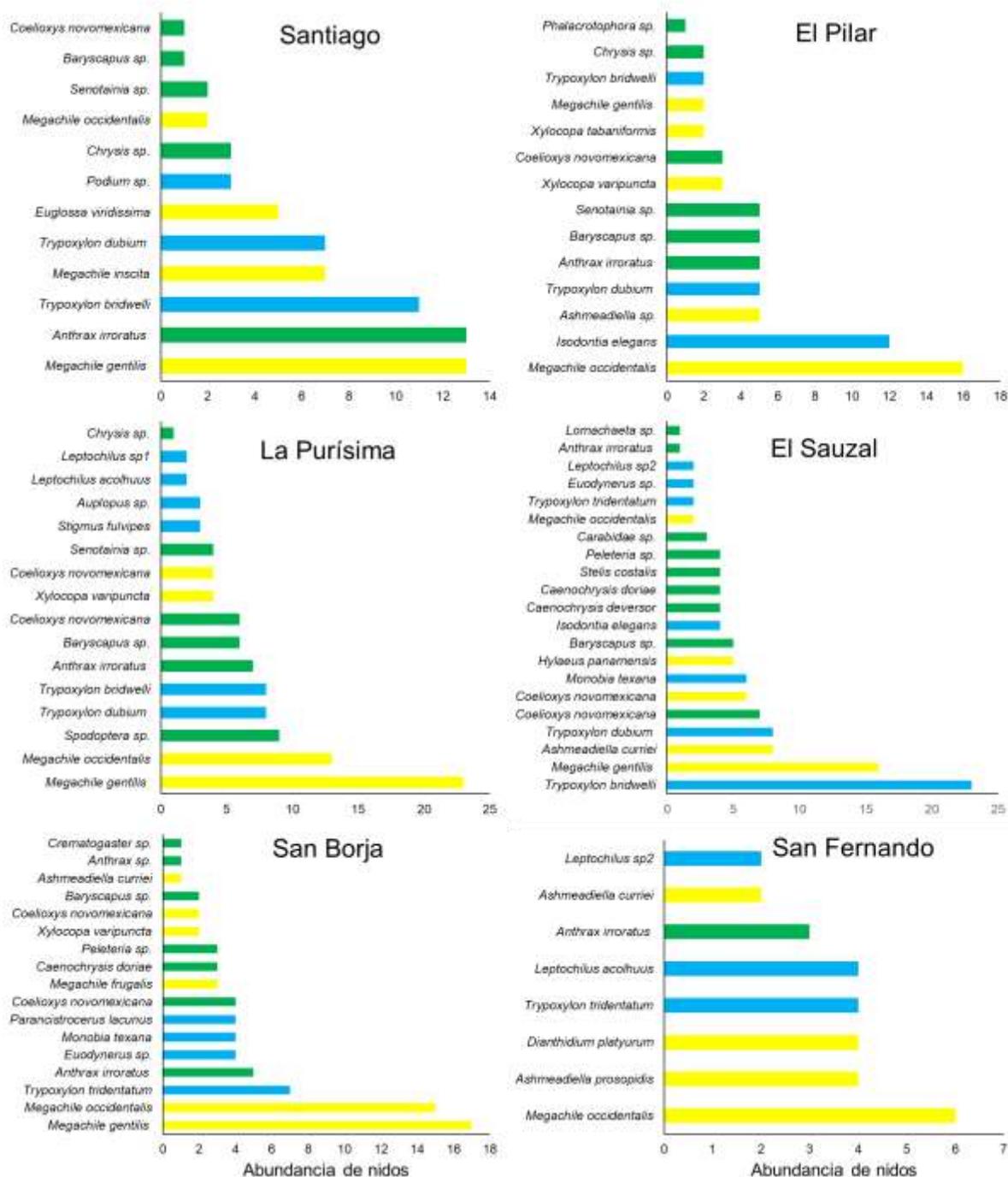
Grupo	Familia	Especie	Distribución	Localidad					
				SA	EP	LP	ES	SB	SF
	Chrysididae	<i>Caenochrysis deversor</i>	Neart?				○		
		<i>Caenochrysis doriae</i>	Neart				○	○	
		<i>Chrysis sp.</i>	-	○	△	○			
	Eulophidae	<i>Baryscapus sp.</i>	-	○	○	○	○	○	
	Formicidae	<i>Crematogaster sp.*</i>	-				△		
	Phoridae	<i>Phalacrotophora sp.</i>	-		○				
	Megachilidae	<i>Coelioxys (Boreocoelioxys) novomexicana</i>	Neart	○	○	□	○	○	
		<i>Stelis costalis</i>	Neart				○		
	Mutillidae	<i>Lomachaeta sp.</i>	-				○		
	Noctuidae	<i>Spodoptera sp.*</i>	-			○			
	Sarcophagidae	<i>Senotainia sp.</i>	-	○	□	□			
	Tachinidae	<i>Peleteria sp.</i>	-				○	○	

\*Nuevo registro de interacción. † Nuevo registro para México. ‡ Nuevo registro para la península de Baja California. § Nuevo registro para Baja California Sur.

Mientras que en los oasis las especies más abundantes fueron *M. gentilis* y *T. bridwelli* (Fig. 15A), en los desiertos, la abeja *M. occidentalis* fue la más frecuente (Fig. 15B). Asimismo, las especies de abejas y avispas más abundantes variaron con respecto a las localidades muestreadas (Fig. 16).



**Figura 15.** Abundancia de nidos de abejas, avispas y enemigos naturales en oasis (A) y desiertos (B). Las barras en color amarillo representan a las especies de abejas, azul a las avispas y verde a los enemigos naturales.



**Figura 16.** Abundancia de nidos de abejas, avispas y enemigos naturales en cada localidad de muestreo. Las barras en color amarillo representan a las especies de abejas, azul a las avispas y verde a los enemigos naturales.

## 7.2 Uso de recursos

### 7.2.1 Abejas

Se capturaron 12 especies de abejas en los nidos, el 25% dependió del oasis, 25% solo ocurrió en la parte árida y el otro 50% anidó en ambos hábitats. La especie *Megachile gentilis* aceptó el mayor rango orificios para anidar. El sustrato utilizado para la construcción de los nidos abarcó hojas, resina, suelo y madera dependiendo de los hábitos de cada especie. Con excepción de *D. platyurum* y *A. prosopidis*, todas las especies de abejas son consideradas como generalistas respecto a las plantas que visitan para obtener polen y/o néctar (Tabla VI).

**Tabla VI.** Recursos utilizados para la preparación de nidos de abejas. Ø = diámetro del orificio de los nidos que ocuparon las especies. La especialización indica la categoría donde se encuentra cada especie respecto al número de especies plantas que visita (obtenido de Krombein, 1979; Michener 2007). Poliléctica: generalista (obtienen polen y/o néctar de muchas especies de plantas pertenecientes a más de una familia). Oligoléctica: obtienen polen y/o néctar de muchas especies de plantas de una sola familia.

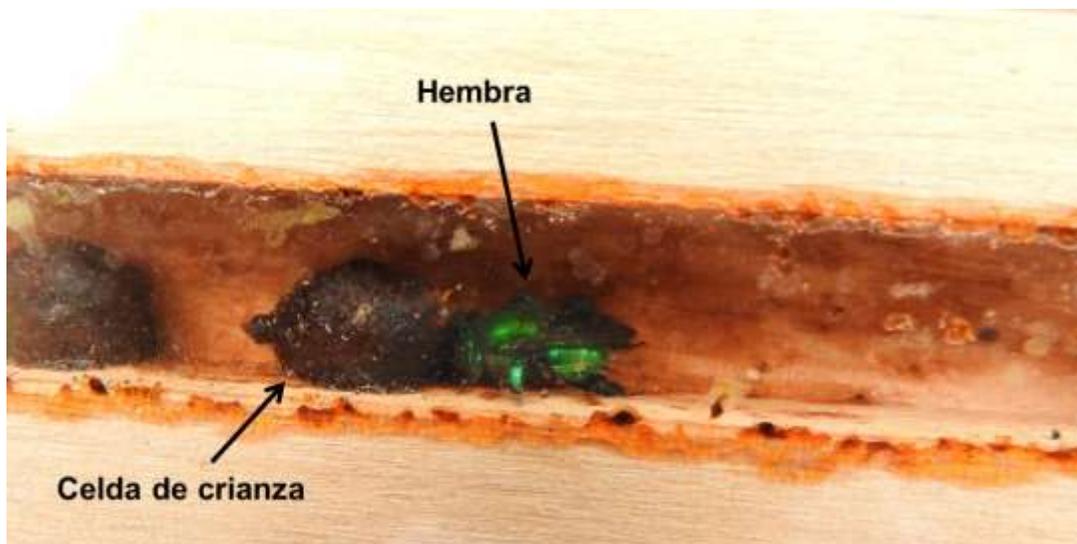
Especie	Sustrato	Ø (mm)	Especialización
<i>Dianthidium platyurum</i>	Resina	6.3	Poliléctica
<i>Hylaeus panamensis</i>	Resina	3.1	Poliléctica
<i>Megachile frugalis</i>	Resina	6.3	Poliéctica
<i>M. gentilis</i>	Hojas	6.3 - 12.7	Poliéctica
<i>M. occidentalis</i>	Hojas	6.3 - 9.5	Poliéctica
<i>M. inscita</i>	Resina	6.3	Poliéctica
<i>Ashmeadiella</i> sp.	Suelo	3.1	Poliléctica
<i>A. curriei</i>	Resina	3.1	Poliléctica
<i>A. prosopidis</i>	Resina	3.1	Oligoléctica?
<i>Xylocopa tabaniformis</i>	Madera	7.9, 9.5	Poliléctica
<i>X. varipuncta</i>	Madera	9.5, 12.7	Poliléctica
<i>Euglossa viridissima</i>	Resina	9.5, 12.7	Poliléctica

Se desconoce de qué plantas obtuvieron las resinas y hojas, sin embargo, esporádicamente se observó una superposición de nidos entre abejas que utilizaron ambos sustratos (Fig. 17). La ocurrencia de *E. viridissima* se registró solo en la Región del Cabo. Las hembras utilizaron resina para elaborar celdas

individuales semi-esféricas cerradas con la provisión de polen en su interior (Fig. 18).

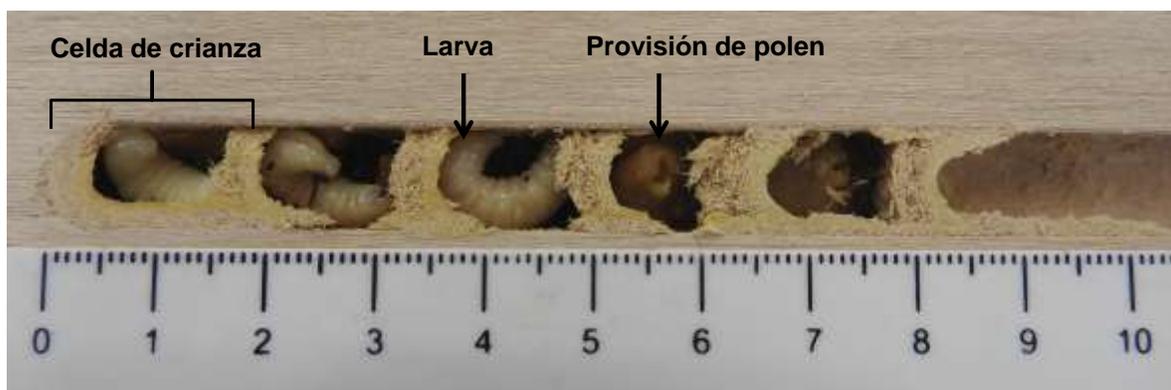


**Figura 17.** Vista transversal de nidos del género *Megachile*. **A.** Nido de *Megachile gentilis* en orificio de 6.3 mm. **B.** Nido de *Megachile occidentalis* con disposición de larvas en celdas individuales. La seda de los capullos se removió para observar el interior de las celdas (excepto en celda de la parte inferior). Las dos especies elaboran un capullo en estado pupario. **C.** Sobrelapamiento de nidos de ambas especies.



**Figura 18.** Hembra de *Euglossa viridissima* dentro de nido trampa utilizando resina para elaborar una celda de crianza.

Por otro lado, las hembras de abejas carpinteras del género *Xylocopa* construyeron nidos con aspectos muy similares y no emplearon sustratos externos para la adecuación de los nidos. Las hembras utilizaron los finos trozos de madera que producían ellas mismas al mordisquear la madera de las trampas con sus mandíbulas. Dicho material finalmente triturado fue utilizado por estas abejas para forrar las paredes del túnel y dividir las celdas de crianza (Fig. 19).



**Figura 19.** Estructura de nidos de las abejas del género *Xylocopa*. Se muestran las larvas de *X. varipuncta* en último instar de desarrollo, las cuales no formarán capullo antes de pupar.

Generalmente las hembras intentaron modificar el túnel principal de la trampa, aparentemente tratando de construir galerías o formar otras cámaras de anidación. Pese a dichos intentos, las excavaciones se detenían tan pronto detectaban la luz del túnel vecino.

### 7.2.2 Avispas

El 53.8% de las especies anidaron exclusivamente en los oasis, mientras que el 23.1% solo ocurrió en la zona xérica. Tanto los materiales para construir los nidos como la provisión de alimento fueron distintos entre especies. Sin embargo, el recurso más utilizado como sustrato para los nidos fue el lodo (Fig. 20A-D). Más del 50% de las especies ocuparon orificios de diámetro más pequeño (i.e. 3.1 mm), seguido de orificios de 6.3 mm, con un 46.1% de ocupación. Las celdas de *Stigmus fulvipes* estuvieron vacías, sin embargo, se sabe que esta avispa pequeña (4 mm) depreda áfidos (Tabla VII).

**Tabla VII.** Demanda de recursos para la anidación de avispas. El sustrato indica el material utilizado para forrar las celdas de crianza. La provisión refiere al grupo de presas para alimentar a la progenie. Ø = diámetro del orificio de los nidos que ocuparon las especies.

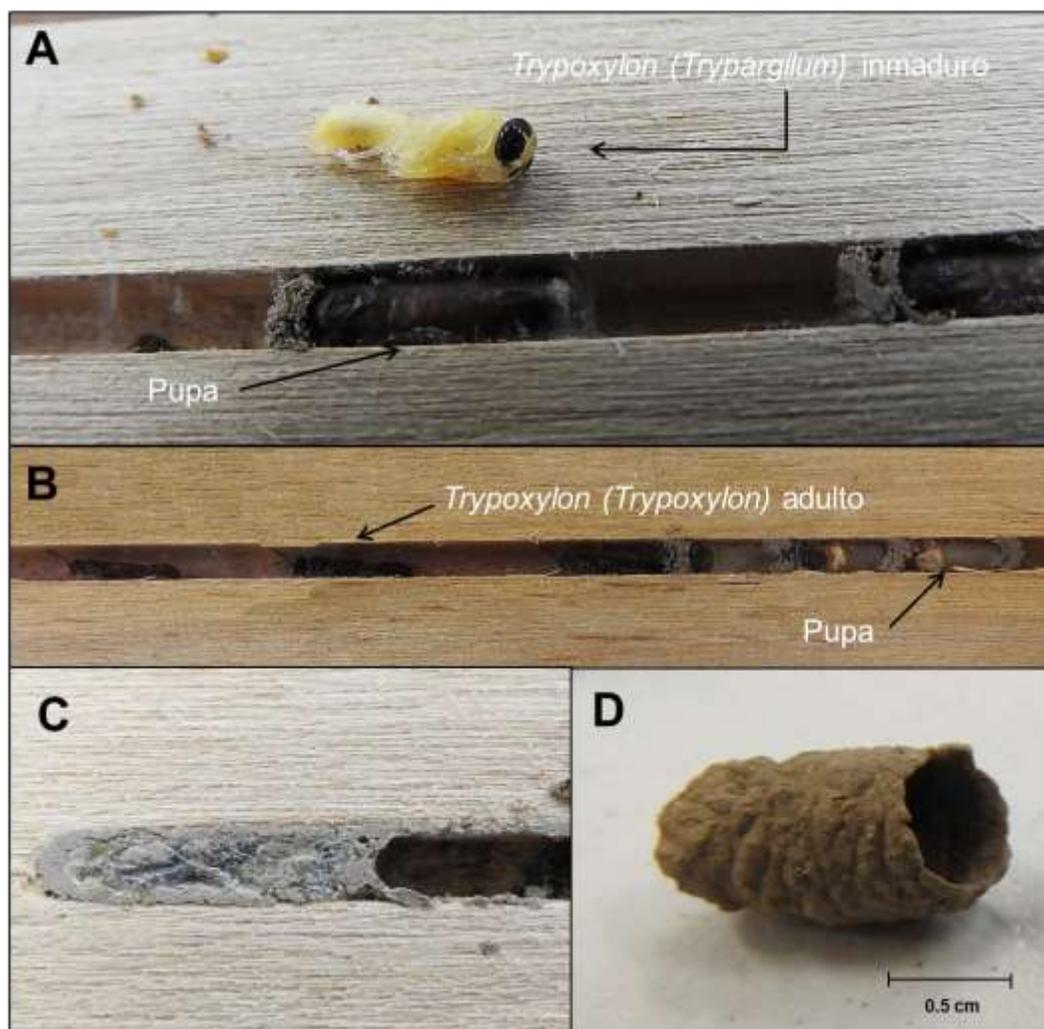
Especie	Sustrato	Provisión	Ø (mm)
<i>Auplopus</i> sp.	Lodo	Araneae	6.3, 7.9
<i>Euodynerus</i> sp	Lodo	Larvas de Lepidoptera	6.3
<i>Isodontia elegans</i>	Hierba seca	Orthoptera: Tettigoniidae	6.3 - 12.7
<i>Leptochilus acolhuus</i>	Lodo	Larvas de Lepidoptera	3.1
<i>Leptochilus</i> sp1	Lodo	Larvas de Lepidoptera	3.1
<i>Leptochilus</i> sp2	Rocas pequeñas, lodo, conchas de moluscos	Larvas de Lepidoptera	3.1
<i>Monobia texana</i>	Lodo	Larvas de Lepidoptera	6.3, 7.9
<i>Parancistrocerus lacunus</i>	Lodo	Larvas de Lepidoptera	3.1
<i>Podium</i> sp.	Humus, resina, lodo	Blattidae	6.3, 7.9
<i>Stigmus fulvipes</i>	Lodo	Aphididae	3.1
<i>Trypoxylon dubium</i>	Lodo	Araneae	3.1, 6.3
<i>Trypoxylon bridwelli</i>	Lodo	Araneae	3.1
<i>Trypoxylon tridentatum</i>	Lodo	Araneae	6.3 - 12.7

### 7.2.3 Véspidos

Estas avispas incluyeron especies de la subfamilia Eumeninae, incluyendo a los géneros *Euodynerus*, *Leptochilus*, *Monobia* y *Parancistrocerus*. Dos de las seis especies de euménidos se encontraron exclusivamente en los oasis, mientras que el resto se hallaron únicamente en el desierto. Únicamente *L. acolhuus* utilizó nidos en oasis y desiertos. Dentro de los nidos de estas avispas se encontraron larvas de lepidópteros (de 8 a 17 larvas por celda dependiendo la especie). Algunas especies de *Leptochilus* capturaron orugas de la familia Geometridae. Las celdas eran divididas en su mayoría con capas de lodo y con un recubrimiento delgado en las paredes. Las larvas de euménidos se caracterizaron por formar una capa fina de un material semi-transparente cuando entraron en estado de pupa (Fig. 20C).

### 7.2.4 Avispas cazadoras de arañas

Se encontraron tres especies de avispas del género *Trypoxylon*: *T. bridwelli*, *T. dubium* y *T. tridentatum*. Esta última especie fue la única que se encontró ocupando nidos en ambos ambientes, mientras que las dos primeras estuvieron restringidas a los oasis. Entre las tres especies capturaron 670 individuos de arañas pertenecientes a 11 familias, 28 géneros y 52 especies, mismas que fueron divididas en seis gremios tróficos. A pesar de que en La Purísima se encontraron cuatro celdas de la avispa *Auplopus* sp., éstas estuvieron vacías y no se encontraron sus presas (i.e. arañas) (Fig. 20D).



**Figura 20.** Interior de nidos de avispas loderas. **A.** Pupas de *Trypoxylon (Trypargillum) dubium*. **B.** Adultos y pupas de *Trypoxylon (Trypoxylon) bridwelli*. **C.** Pupa de *Leptochilus acolhuus*. **D.** Celda de *Auplopus* sp.

Del total de especies de arañas, 45 de ellas ocurrieron en los nidos colocados dentro de los oasis. Las siete especies restantes ocurrieron en el desierto. No obstante, *Metepeira arizonica* y Chamberlin & Ivie (Araneidae) y *Colonus* sp. (Salticidae) ocurrieron tanto en ambientes mésicos como xéricos. Las arañas de la familia Salticidae fueron las más recurrentes en los nidos (38.3%), seguida de Araneidae (33.2%) y Theridiidae (17.3%). Las especies de arañas más abundantes en los nidos fueron *Sassacus vitis* Cockerell (Salticidae) (27.2%), *M. arizonica* (Araneidae) (22.8%), y *Theridion submissum* Gertsch & Davis

(Theridiidae) (16.6%). Únicamente la avispa *T. bridwelli* capturó arañas que mimetizan hormigas, mientras que *T. tridentatum* y *T. dubium* fueron las únicas en capturar arañas de hábitos de caza nocturno (Tabla VIII).

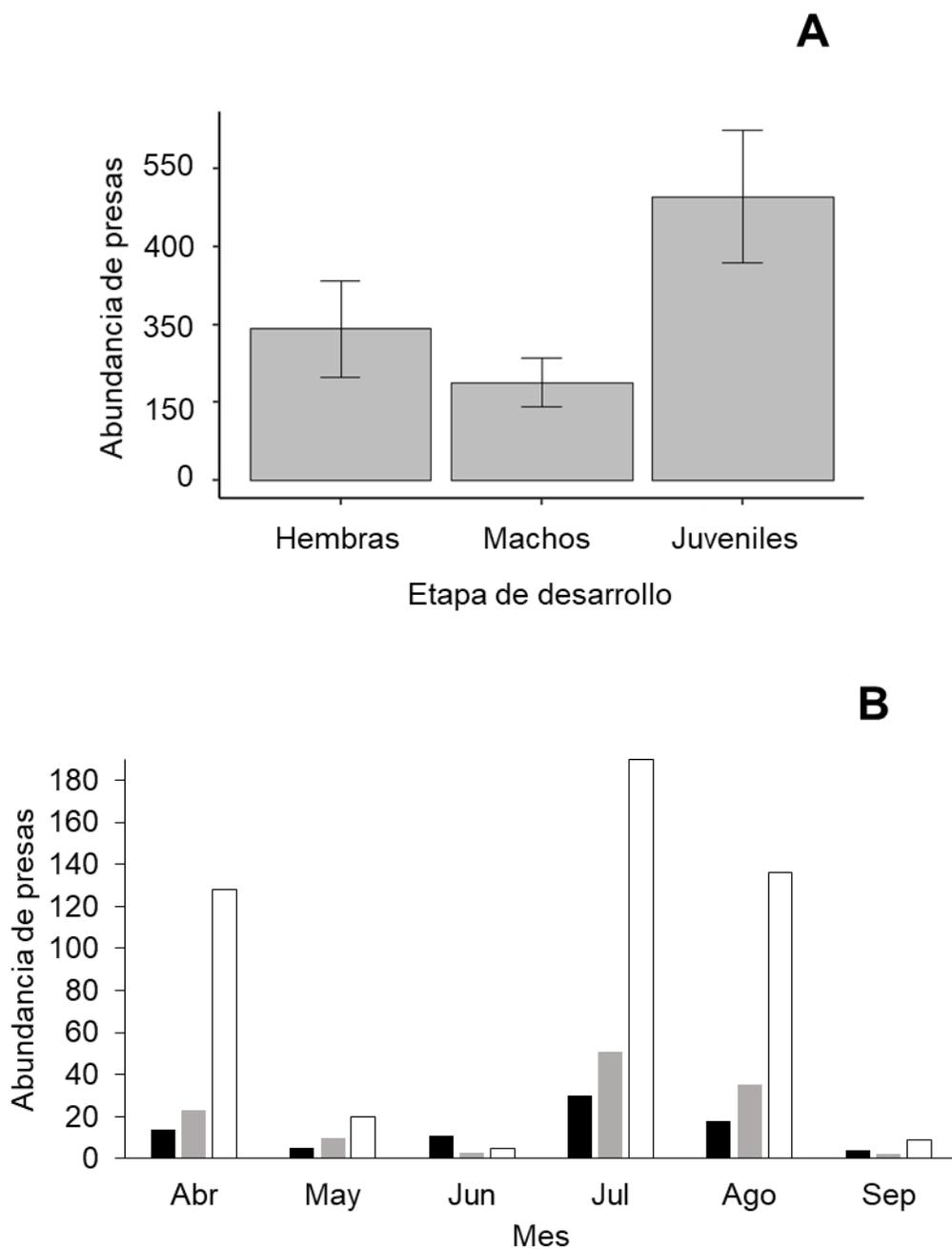
**Tabla VIII.** Lista de especies de arañas capturadas por cada especie de avispa lodera. Cada especie araña se presenta con su respectiva categoría de gremio trófico. AH = cazador de emboscada, OW = red orbicular, SW = red espacial, ST = asechador, GH = cazador de suelo y SP = especialista (*sensu* Cardoso et al. 2011).

Familia	Arañas presa	Gremio	Avipas depredadoras		
			<i>T. bridwelli</i>	<i>T. dubium</i>	<i>T. trid</i>
Anyphaenidae	<i>Hibana incursa</i>	ST		+	
	<i>Hibana sp.</i>	ST			+
Araneidae	<i>Cyclosa turbinata</i>	OW			+
	<i>Eustala californiensist</i> †	OW			+
	<i>Eustala sp. †</i>	OW		+	+
	<i>Gen. sp1</i>	OW		+	
	<i>Gen. sp2</i>	OW			+
	<i>Metepeira arizonica</i>	OW			+
	<i>Metepeira crassipes</i>	OW		+	
	<i>Meteperia sp.</i>	OW			+
	<i>Neoscona sp1</i>	OW		+	+
	<i>Neoscona sp2</i>	OW			+
Dictynidae	<i>Larinia sp1</i>	OW			+
	<i>Emblyna sp.</i>	SW	+		
	<i>Dictyna sp1</i>	SW		+	
	<i>Dictyna sp2</i>	SW			+
Cheiracanthiidae	<i>Mallos pallidus</i>	SW		+	
	<i>Cheiracanthium sp. †</i>	ST		+	
Gnaphosidae	<i>Gen. sp †</i>	GH			+
Mimetidae	<i>Mimetus sp. †</i>	SP			+
Oxyopidae	<i>Hamataliwa sp.</i>	ST	+		
	<i>Oxyopes flavus</i>	ST		+	
	<i>Oxyopes salticus</i>	ST		+	+
Philodromidae	<i>Tibellus sp.</i>	AH		+	+
	<i>Gen. sp.</i>	AH			+
Salticidae	<i>Colonus sp</i>	ST	+		+
	<i>Gen. sp1</i>	ST		+	
	<i>Gen. sp2</i>	ST		+	
	<i>Gen. sp3</i>	ST	+		
	<i>Habronattus ammophilus</i>	ST		+	

Familia	Arañas presa	Gremio	Avipas depredadoras		
			<i>T. bridwelli</i>	<i>T. dubium</i>	<i>T. trid</i>
	<i>Habronattus californicus</i>	ST	+		
	<i>Habronattus conjunctus</i>	ST	+		
	<i>Habronattus pyrrithrix</i>	ST	+		
	<i>Habronattus sp.</i>	ST	+		
	<i>Marpissa robusta</i>	ST			+
	<i>Paramarpissa sp.</i>	ST	+		
	<i>Peckhamia picata</i>	SP	+		
	<i>Peckhamia sp.</i>	SP	+		
	<i>Phidippus phoenix</i>	ST	+	+	+
	<i>Salticus sp.</i>	ST	+		
	<i>Sarinda cutleri</i>	ST	+		
	<i>Sassacus vitis</i>	ST	+		
	<i>Sassacus sp.</i>	ST	+		+
Theridiidae	<i>Euryopsis sp.</i>	SW	+	+	
	<i>Gen. sp</i>	SW		+	
	<i>Latrodectus hesperus</i> †	SW			+
	<i>Theridion sp.</i> †	SW		+	
	<i>Theridion submissum</i> †	SW			+
Thomisidae	<i>Mecaphesa celer</i>	AH		+	
	<i>Mecaphesa sp.</i>	AH	+	+	
	<i>Xysticus sp.</i>	AH		+	
	<i>Xysticus phoenix</i>	AH	+		

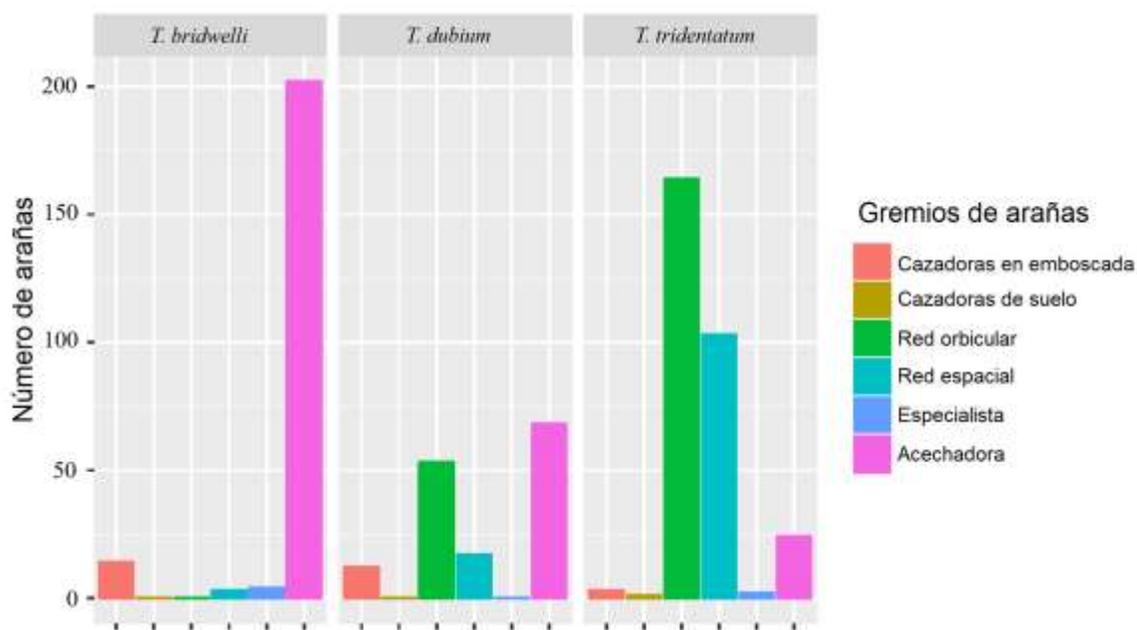
† Especies nocturnas.

La abundancia de las arañas varió de acuerdo a sus tres etapas de desarrollo ( $H = 33.8$ , g.l. = 2,  $P < 0.001$ ). La mayoría fueron arañas en etapa juvenil (69%) (Fig. 21A). El pico de abundancia de presas ocurrió durante el mes de julio (43.6%) (Fig. 21B).



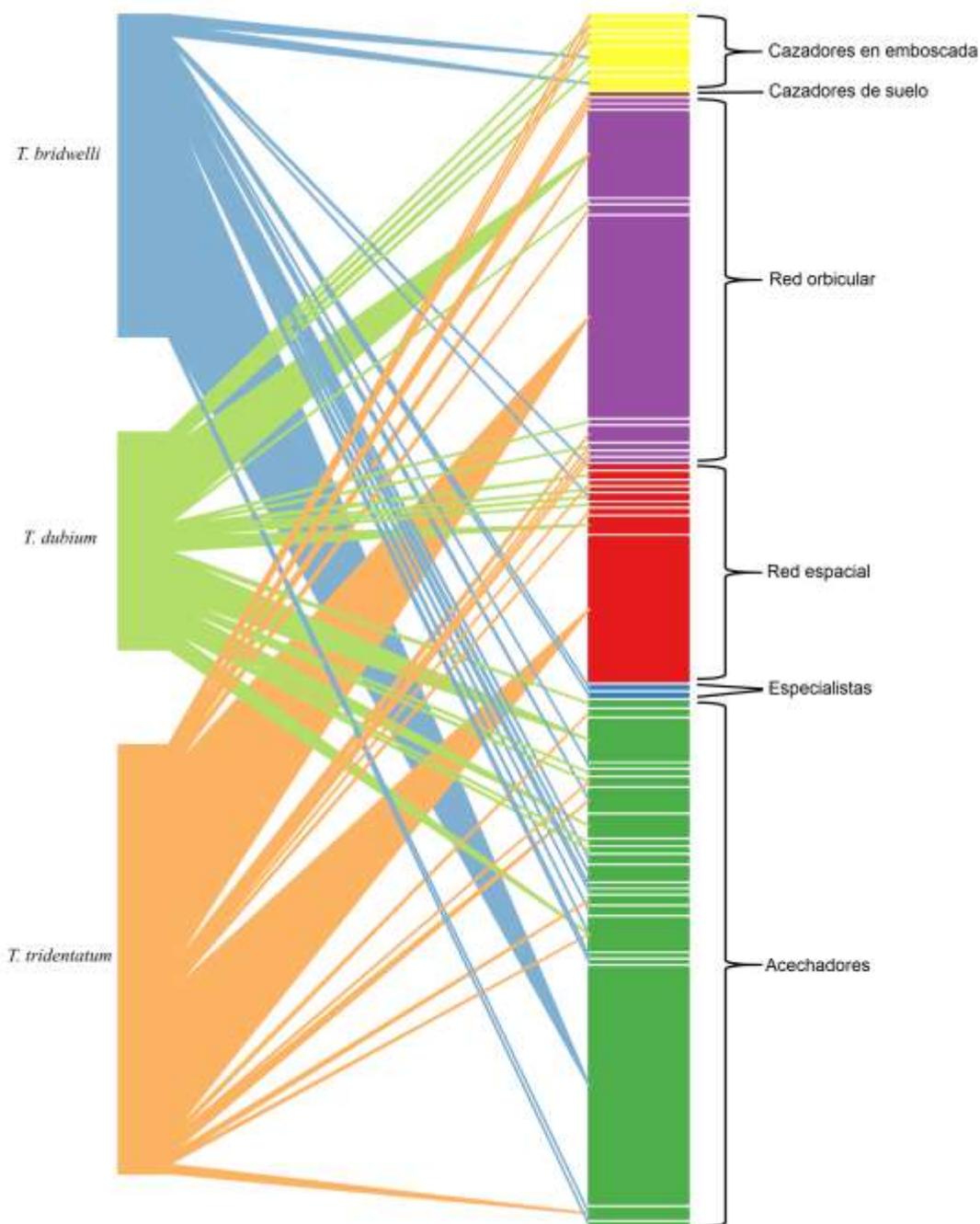
**Figura 21.** Abundancia total de arañas presa capturada por avispas del género *Trypoxylon*. **A.** Abundancia de presas por etapa de desarrollo. **B.** Abundancia de presas por mes. Dependiendo el color, las barras representan a los machos (negro), hembras (gris) o arañas juveniles (blanco).

Entre los seis gremios tróficos capturados por las avispas, el grupo de las acechadoras fue el más abundante (43.8%) y con mayor riqueza de especies (42.3%). El número de especies de arañas por gremio fue variable ( $\chi^2_{10} = 20.6$ ,  $P = 0.024$ ). Ninguna de las tres especies de avispas incluyó arañas de los seis gremios en la dieta. En general, *Trypoxylon bridwelli* capturó mayormente arañas acechadoras, *T. tridentatum* principalmente tejedoras orbiculares (40.9%) y *T. dubium* fue menos selectivo y capturó arañas acechadoras (38%) y tejedoras de red irregular (28.5%) (Fig. 22).



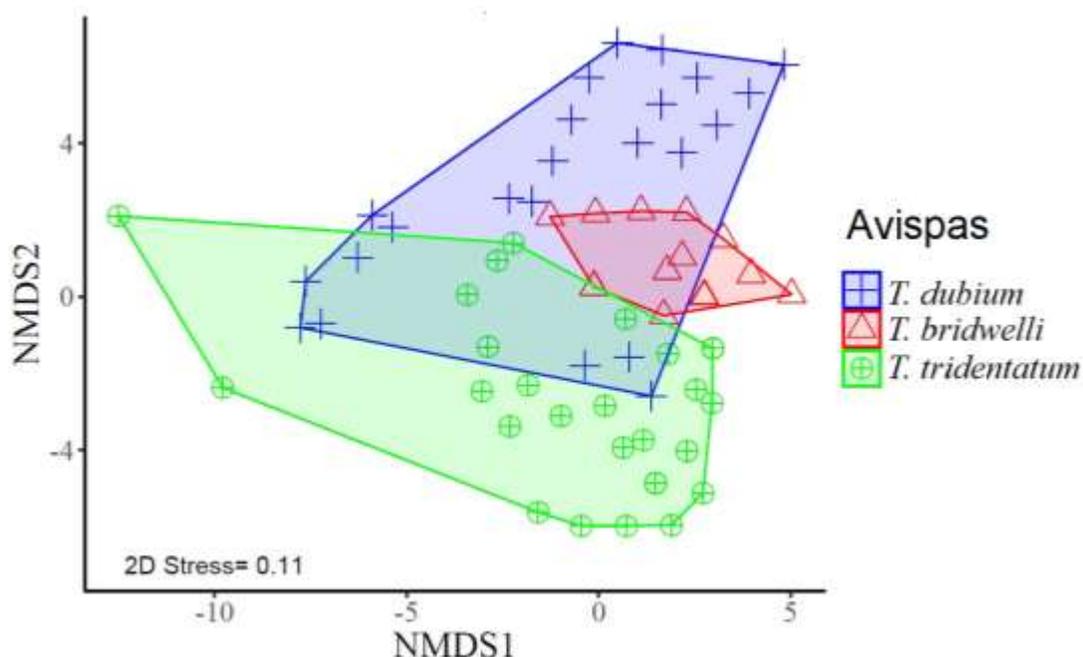
**Figura 22.** Gremios de arañas capturados. Se presenta la abundancia y gremios de las arañas capturadas por cada especie de avispas.

La red de interacción bipartita entre arañas y avispas mostró un alto grado de especialización ( $H_2' = 0.89$ ) con una diversidad de interacciones igual a  $H' = 2.6$ . Los resultados de la simulación con los modelos nulos sugieren que la estructura de la red está bien definida y no es producto del azar. Promedio  $\pm$  D.E.:  $0.09 \pm 0.01$ ,  $P < 0.001$  (Fig. 23).



**Figura 23.** Interacción bipartita entre avispas y arañas. Cada gremio contiene el número total de especies de arañas capturadas (barras derechas) por las tres especies de avispas (barras izquierdas). La altura de las barras indica la abundancia de presas y depredadores respectivamente. El grosor de las líneas de la red indica la abundancia de las presas capturadas por las avispas.

La composición de especies de arañas capturadas por cada avispa fue significativamente distinta (PERMANOVA  $F = 2.63$ , g.l. = 2,  $P = 0.001$ ). Así también lo fue con la variabilidad en la estructura de la dieta entre las tres especies de avispas (PERMDISP:  $F = 4.19$ , g.l. = 2,  $P = 0.02$ ) (Fig. 24).



**Figura 24.** Escalamiento multidimensional no métrico de la composición de arañas presa. La figura muestra las diferencias la similitud de la composición de arañas capturada por *Trypoxylon dubium*, *T. bridwelli* y *T. tridentatum*.

La diversidad de arañas capturadas por cada avispa fue significativamente diferente. *Trypoxylon tridentatum* tuvo la mayor riqueza de arañas capturadas, así como el mayor número de especies nocturnas. *T. dubium* tuvo el mayor valor de diversidad de presas, similitud y amplitud de nicho. Por su parte, *T. bridwelli* mostró la mayor dominancia y la menor riqueza de especies de presas (Tabla IX). El solapamiento y similitud de la dieta fueron en general muy bajos entre las tres especies de avispas. La comparación pareada de la dieta entre avispas mostró que las especies *T. dubium* y *T. tridentatum* son las que más se asemejan en términos de la composición de arañas que cazan (Tabla X).

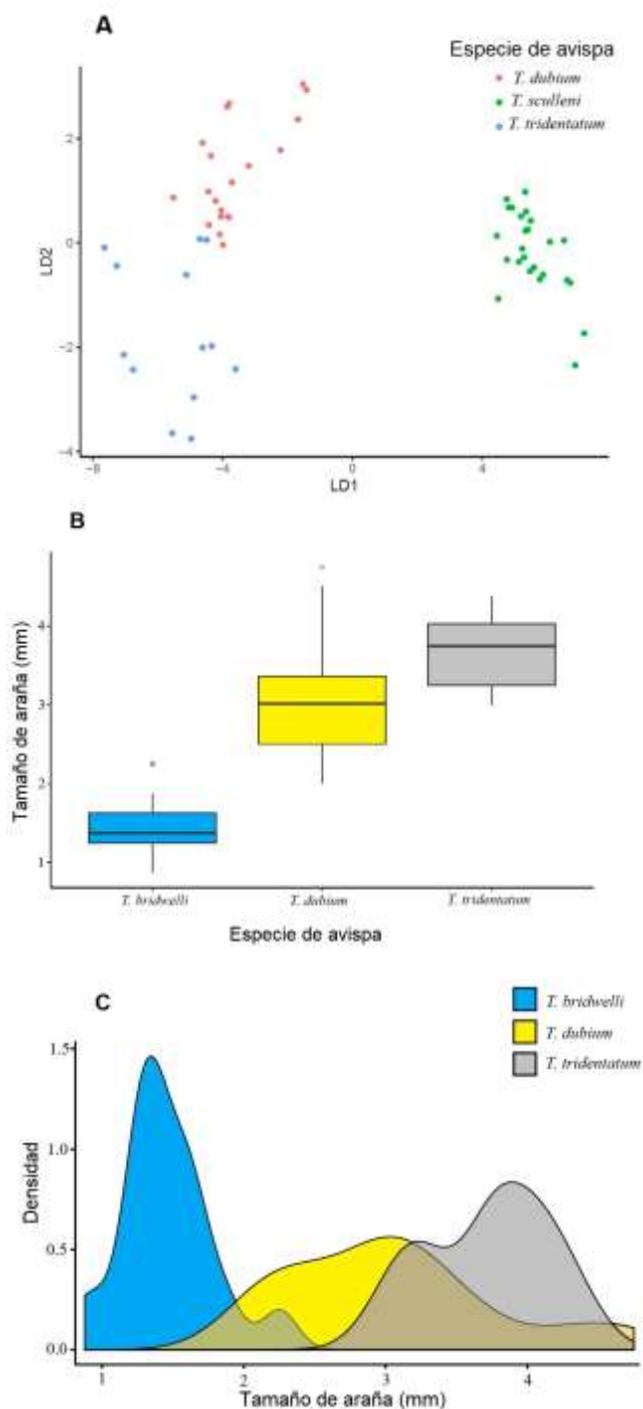
**Tabla IX.** Diversidad y parámetros funcionales de las avispas *Trypoxylon bridwelli*, *T. dubium* y *T. tridentatum*. El hábitat indica dónde la especie de avispa construyó sus nidos. Los estimadores de diversidad se calcularon en función de las presas capturadas. El tamaño de la avispa es la medida de la cabeza hasta el último segmento del metasoma (solo hembras).

	Especie de avispa		
	<i>T. bridwelli</i>	<i>T. dubium</i>	<i>T. tridentatum</i>
Uso del hábitat	oasis	oasis	oasis-desierto
Tamaño de la avispa (mm)	9.7±0.8	11.7±1.1	13.2±1.4
Riqueza de presas (S)	19	21	22
Equidad de presas (J)	0.42	0.73	0.48
Chao-1	25.1	23.1	32.1
Diversidad de presas (H')	1.26	2.24	1.48
Serie de Hill (q=1)	3.53	9.4	4.43
Dominancia de presas (D)	0.54	0.17	0.33
Arañas nocturnas	0	3	6
Amplitud de nicho (Bj)	0.045	0.24	0.095

**Tabla X.** Comparación pareada del solapamiento de nicho entre *Trypoxylon bridwelli*, *T. dubium* y *T. tridentatum* utilizando el índice de Pianka. Los valores del índice cuantitativo de similaridad de Sorensen se muestran en negritas.

	<i>T. bridwelli</i>	<i>T. dubium</i>	<i>T. tridentatum</i>
<i>T. bridwelli</i>	-	0.011	0.002
<i>T. dubium</i>	<b>0.062</b>	-	0.041
<i>T. tridentatum</i>	<b>0.038</b>	<b>0.064</b>	-

El tamaño corporal de las avispas fue significativamente diferente ( $F_{2, 69} = 773.6$ ,  $P < 0.001$ ), lo cual permitió observar la separación entre las tres especies de *Trypoxylon* (Fig. 25A). De igual manera, se encontró una diferencia significativa entre el tamaño de presas que elige cada especie de avispa ( $F_{2, 69} = 123$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 25B). El tamaño corporal de las avispas estuvo positiva y altamente correlacionado con el tamaño de sus presas ( $r = 0.86$ ,  $P < 0.001$ ), siendo *T. dubium* la avispa con el mayor rango de tamaños de arañas capturadas (entre 2.0 y 4.75 mm de longitud del cefalotórax) (Fig. 25C)



**Figura 25.** Diferencias morfológicas asociadas a la selección de presas por *Trypoxylon bridwelli*, *T. dubium* y *T. tridentatum*. **A.** Diferencias en el tamaño corporal entre las tres especies de avispas. **B.** Diferencias en el tamaño de arañas presa. **C.** Rango de tamaños de presa seleccionadas por las avispas. El tamaño de las arañas corresponde al largo del cefalotórax.

### 7.2.5 Esfécidos

Estas avispas se caracterizan por la marcada constricción en el primer segmento del metasoma. Ambos géneros se especializaron en cazar ciertos grupos de insectos terrestres para alimentar a su progenie. Éstas, al igual que las avispas loderas, paralizan a sus presas antes de transportarlas a los nidos previamente elaborados. *Podium* sp., se abocó a la captura de cucarachas arlequín de la especie *Neostylopyga rhombifolia* Stoll. La mayoría de estas presas estuvieron en distintos estadios ninfales.

El uso de materiales como sustrato para los nidos fue el más heterogéneo entre los himenópteros solitarios, ya que incluyó al menos cuatro fuentes diferentes. La disposición de dicho material fue distinta a lo largo del nido. Se halló una combinación de resina y pequeños pedazos de tallos secos triturados como material para sellar la entrada del nido. Ya en el interior, las paredes se encontraban cubiertas con finas capas de lodo mezcladas con fragmentos de humus.

Por último, *Isodontia elegans* fue la única especie de avispa que anidó dentro y fuera del oasis. Asimismo, ocupó la mayor variedad de diámetros de orificios. Sus nidos estuvieron constituidos por hojas y tallos secos de pastos cortados y compactados a manera de forrar el interior de los orificios. Los trozos más finos se emplearon para establecer el compartimento entre de celdas de crianza, cuya longitud fue de 2 a 4 cm. Las hembras de *I. elegans* colocaron hebras de pasto más largas acomodadas a manera de bloquear la entrada de su nido. Las hojas sobresalían hasta 5 cm más allá del orificio de entrada al nido. En el interior de los nidos se encontraron saltamontes juveniles de la especie *Insara elegans* (Scudder, 1901) como presas para abastecer a las crías. El número de estas presas varió de 5 a 12 por celda dependiendo su tamaño (Fig. 26).



**Figura 26.** Nidos de *Isodontia elegans*. La entrada de los nidos se señala en la parte anterior. Se observa la diferencia en los trozos de pasto más pequeños como división de las celdas. En la parte posterior se muestran los saltamontes capturados como presas.

### 7.3 Enemigos naturales

Ambos grupos de apoideos se vieron afectados por una variedad de enemigos naturales. Se registraron siete familias incluidas en cuatro órdenes taxonómicos. Los ataques ocurrieron de manera más marcada en las épocas de mayor abundancia de nidos (mayo-julio de 2016), especialmente de abejas (Tabla XI). En junio del mismo año ocurrió una infestación masiva de los nidos durante su examinación en laboratorio. El responsable fue un ácaro del género *Pyemotes* Amerling (posiblemente *Pyemotes ventricosus* (Newport)), el cual atacó indiscriminadamente el contenido de las celdas, incluyendo tanto a los aculeados como a las arañas presa de las avisvas.

**Tabla XI.** Listado de enemigos naturales encontrados en nidos trampa. Cl= Cleptoparásito, Pa= Parasitoide, De= Depredador.

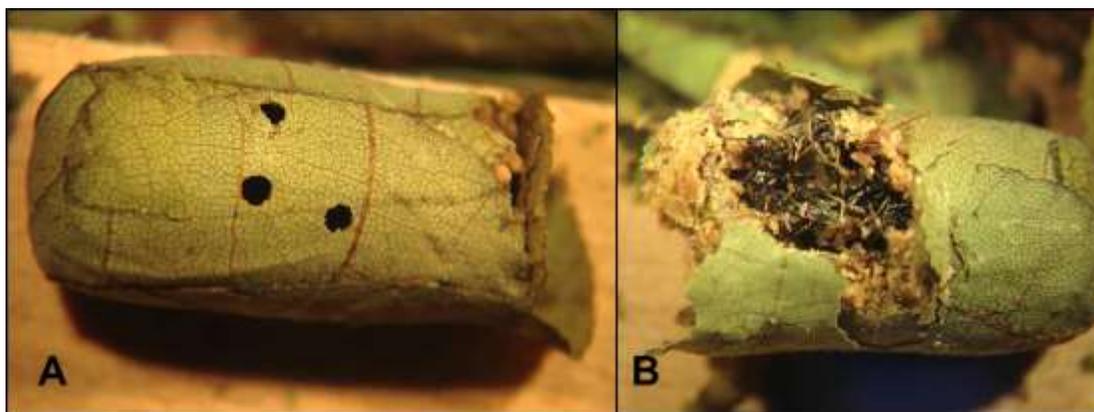
Orden	Especie	Relación	Hospedero
Carabidae	sp1	De	<i>Trypoxylon bridwelli</i>
Diptera	<i>Anthrax irroratus</i>	Cl	<i>Megachile occidentalis</i>
	<i>Anthrax</i> sp.	Cl	<i>M. occidentalis</i>
	<i>Peleteria</i> sp.	Cl	<i>M. occidentalis</i> , <i>Trypoxylon tridentatum</i>
Hymenoptera	<i>Phalacrotophora</i> sp.	Cl	<i>T. bridwelli</i>
	<i>Senotainia</i> sp.	Cl	<i>Trypoxylon dubium</i>
	<i>Baryscapus</i> sp.	Pa	<i>Megachile gentilis</i>
	<i>Caenochrysis deversor</i>	Cl	<i>T. tridentatum</i>
	<i>Caenochrysis doriae</i>	Cl	<i>T. dubium</i> , <i>T. bridwelli</i>
	<i>Chrysis</i> sp.	Cl	<i>T. dubium</i>
	<i>Coelioxys novomexicana</i>	Cl	<i>M. gentilis.</i> , <i>M. occidentalis</i>
	<i>Crematogaster</i> sp.	De	<i>T. bridwelli</i>
	<i>Dolichostelis costalis</i>	Cl	<i>M. occidentalis</i>
	<i>Lomachaeta</i> sp.	De	<i>T. tridentatum</i>
Lepidoptera	<i>Spodoptera</i> sp	De	<i>M. gentilis</i>
Prostigmata	<i>Pyemotes</i> Amerling	De	<i>Megachile</i> spp., <i>Trypoxylon</i> spp.

Las relaciones con los enemigos naturales fueron de cleptoparasitismo y parasitismo. No obstante, se documentó por primera vez en la historia natural de los Megachilini, la depredación de los nidos por larvas de *Spodoptera* sp. Este fue un caso aislado ocurrido en La Purísima, donde la larva de este lepidóptero devoró las hojas de los nidos y, por ende, el contenido de las celdas (Fig. 27).



**Figura 27.** Larva de *Spodoptera* sp. (Lepidoptera: Noctuidae).

Se registró a *Baryscapus* sp., parasitando exclusivamente a los nidos de *Megachile gentilis*. Las muertes causadas por este himenóptero se estimaron entre 30 y 40%. Con frecuencia estas avispas no lograban encontrar la salida de los nidos y morían atrapadas dentro de las mismas celdas (Fig. 28).



**Figura 28.** Evidencia de ataque por *Baryscapus* sp. **A.** Celda de *Megachile gentilis* atacada por *Baryscapus* sp. **B.** Conglomerado de adultos de *Baryscapus* muertos por la imposibilidad de escapar del nido.

#### 7.4 Interacciones con otros Taxa

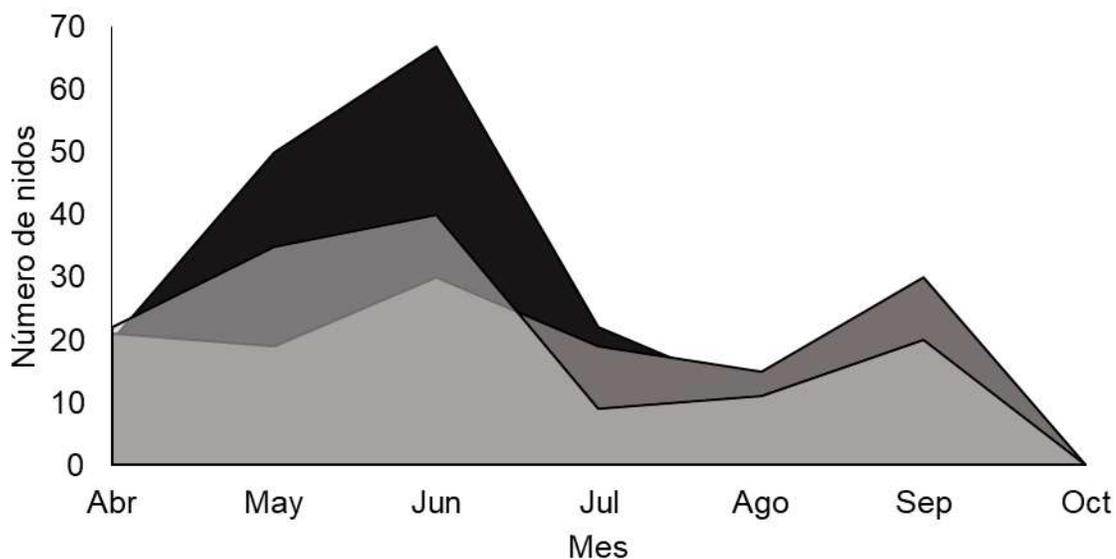
Además de los listados anteriores, se encontraron otros artrópodos que ocuparon las cavidades artificiales. Estos organismos utilizaron los orificios principalmente como refugios o lugares para anidar. Sucedieron un par de casos en los que algunas arañas de la familia Salticidae quedaban atrapadas junto con sus ovisacos dentro de los nidos, luego de que avispas del género *Trypoxylon* comenzaran a construir sus nidos y sellaran la única salida con lodo.

Frecuentemente se encontraron arañas ocupando los orificios como refugio: *Curicaberis peninsulanus* (Banks, 1898) (Sparassidae), *Kukulcania* Lehtinen, 1967 (Filistatidae), *Trachelas* L. Koch, 1872 (Trachelidae), *Scytodes* Latreille, 1804 (Scytodidae), *Trachyzelotes* Lohmander, 1944 (Gnaphosidae). Además, se encontró repetidamente en las trampas a *Centruroides exilicauda* (Wood, 1863) y un juvenil de *Eremobates* Banks, 1900, ambos utilizado los túneles como refugio.

Ciertas hormigas de la familia Formicidae se mantuvieron constantemente explorando y rondando los nidos artificiales. Se pudo identificar a *Brachymyrmex* Mayr, 1868, *Crematogaster laeviuscula* Mayr, 1870 y *Camponotus* Mayr 1861. En un caso particular se observó a *Crematogaster rifeina* Buren, 1968 apoderándose de todo un orificio de 3.1 mm para establecer una pequeña colonia. Sin embargo, en ningún caso se detectaron actos de depredación o saqueo del alimento provisto por abejas y avispas.

### 7.5 Dinámica de anidación

El pico de la actividad de anidación varió a lo largo de la península y respecto al grupo taxonómico. En las localidades más sureñas (23° a 26°N), el pico de abundancia fue en mayo, mientras que en los sitios más norteños (27° a 30°N), la máxima abundancia ocurrió en junio. La anidación se detuvo por completo en octubre. Sin embargo, en el sitio más norteño (San Fernando) el período de anidación solo se presentó durante cuatro meses: mayo a agosto. A pesar de que en general el pico de anidación se presentó durante la temporada seca, las abejas y avispas no siguieron el mismo patrón temporal de anidación a lo largo del año. Mientras que la actividad de anidación de las abejas declina luego de un pico máximo hacia finales de primavera, las avispas presentan una actividad bimodal, es decir con dos picos máximos: en primavera y otoño. La mayor frecuencia de ataques por enemigos naturales ocurrió a mediados de la primavera (80.2%) y otoño (19.8%), lo cual estuvo significativamente correlacionado con el pico de abundancia de abejas ( $r = 0.84$ ,  $P = 0.017$ ) y con menor fuerza y no significativamente con la abundancia de avispas ( $r = 0.53$ ,  $P = 0.21$ ) (Fig. 29).



**Figura 29.** Abundancia promedio de nidos de abejas (fondo negro), avispas (gris oscuro) y enemigos naturales (gris claro) durante el período activo en las localidades muestradas.

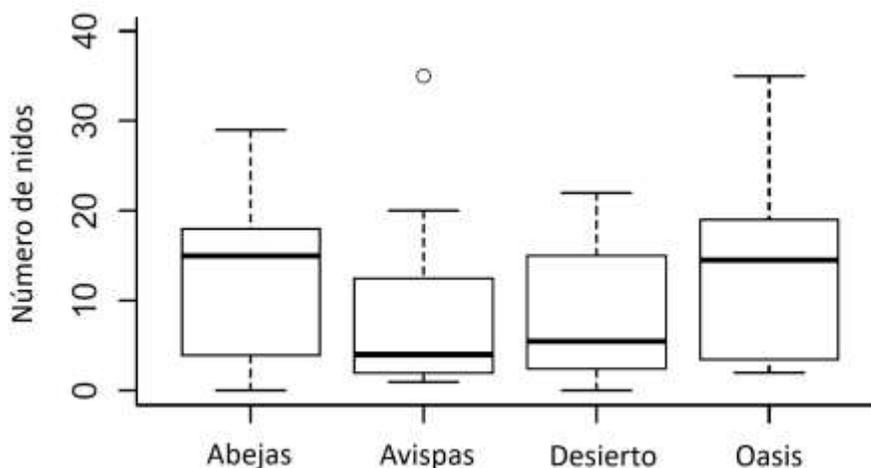
De acuerdo a los modelos GLMM, tanto abejas como avispas respondieron a la radiación solar y humedad relativa. Sin embargo, los efectos fijos influyeron de manera distinta en la actividad de anidación. En general, las abejas fueron más sensibles a variables climáticas mientras que las avispas respondieron tanto a elementos climáticos como de hábitat (i.e. el tipo de hábitat y la distancia al cuerpo de agua) (Tabla XII).

**Tabla XII.** Modelos GLMM más parsimoniosos que explican la abundancia de abejas y avispas. HR = humedad relativa, Hábitat = oasis o desierto, DCA = distancia al cuerpo de agua. Rad. Sol = Radiación solar; El estimador (Est.) indica el valor del coeficiente de la regresión, así como su dirección (positiva o negativa); E.E. = error estándar, g.l. = grados de libertad. Los valores  $P < 0.05$  se muestran en negritas.

Variable	Abejas				Avispas			
	Est.	E.E.	g.l.	<i>P</i>	Est.	E.E.	g.l.	<i>P</i>
Rad. Sol.	3.83	0.002	1	<b>&lt;0.001</b>	3.17	0.001	1	<b>0.001</b>
Precip.	-2.22	0.001	1	<b>0.02</b>	0.71	<0.001	1	0.47
HR	3.74	0.006	1	<b>0.002</b>	4.99	0.005	1	<b>&lt;0.001</b>
Hábitat	-1.40	0.18	1	0.16	-4.53	0.14	1	<b>&lt;0.001</b>
DCA	1.68	0.007	1	0.09	2.16	0.005	1	<b>0.03</b>

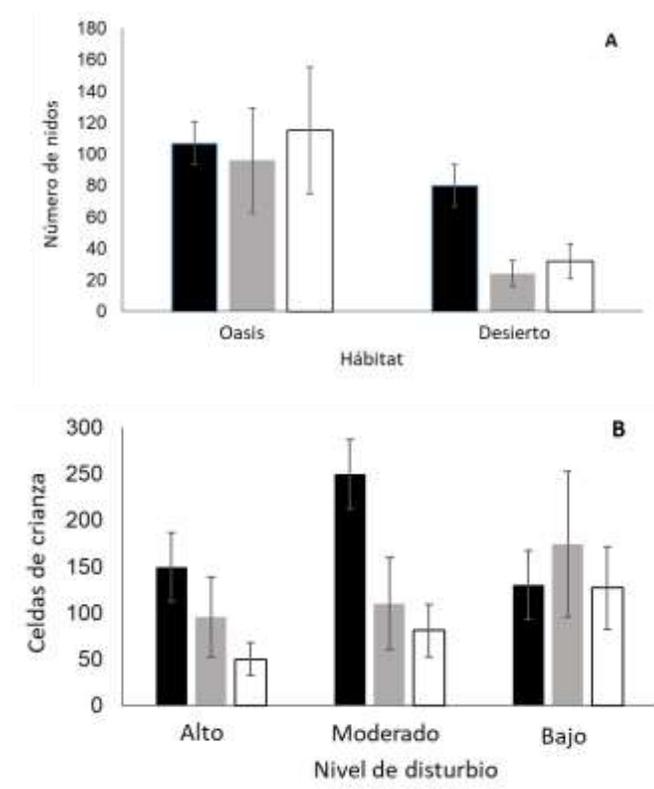
## 7.6 Respuesta al hábitat y perturbación humana

La proporción de abejas y avispas en oasis y desiertos de cada localidad fue distinta ( $\chi^2_{MH} = 5.13$ , g.l. = 1,  $P = 0.023$ ). En general, esta proporción difirió entre oasis ( $G = 41.13$ , g.l. = 5,  $P < 0.001$ ) y desiertos ( $G = 12.19$ , g.l. = 5,  $P = 0.03$ ). De modo que la anidación fue mayor en los oasis ( $\chi^2_1 = 18.7$ ,  $P < 0.01$ ) y la proporción de abejas fue más alta que la de avispas ( $\chi^2_1 = 14.1$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig. 30).



**Figura 30.** Ocupación general de nidos por grupo de Hymenoptera y tipo de hábitat.

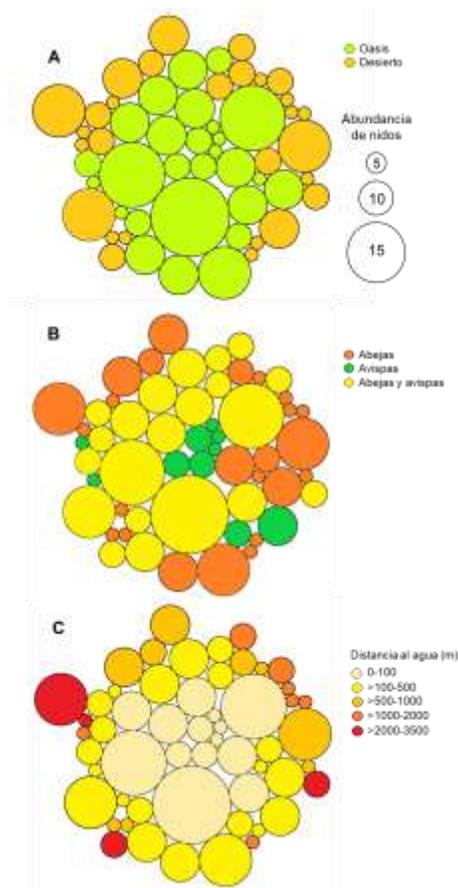
Ningún nido fue recolectado en la zona xérica de Santiago. La abundancia de abejas, avispas y enemigos naturales fue mayor en los oasis ( $\chi^2_1 = 18.7$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig. 31A). El nivel de disturbio antropogénico tuvo influencia significativa sobre la abundancia de nidos de abejas y avispas ( $G = 6.15$ , g.l. = 2,  $P = 0.04$ ) y sobre el número de celdas de crianza atacadas por enemigos naturales ( $\chi^2_1 = 42.3$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 31B).



**Figura 31.** Efectos en la abundancia de nidos y celdas. **A.** Efecto del tipo de hábitat sobre la abundancia de nidos. **B.** Efecto del disturbio antropogénico sobre el número de celdas de crianza. Abejas (barra color negro), avispas (gris) y enemigos naturales (blanco). Las barras se muestran  $\pm$  el error estándar.

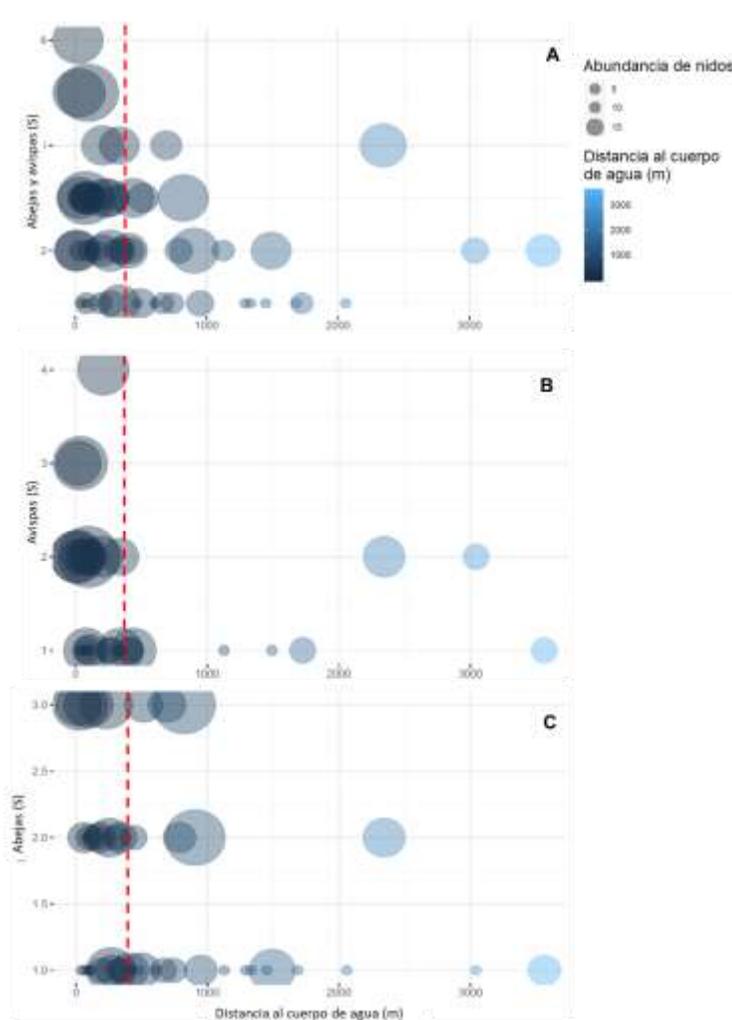
El 64.8% de la anidación total ocurrió dentro de los oasis (i.e. dentro de un radio de  $\approx 350$  m del cuerpo de agua perenne). Sin embargo, las abejas no discriminaron entre oasis y desierto ( $\chi^2_1 = 0.028$ ,  $P = 0.866$ ), y ocuparon mayor cantidad de nidos en el desierto ( $\chi^2_1 = 22$ ,  $P < 0.01$ ). En contraste, las avispas

fueron más abundantes en los oasis ( $\chi^2_1 = 38.5$ ,  $P < 0.01$ ), con algunas especies concentradas en un radio de 100 m de distancia del cuerpo de agua. Después de los 100 m, se registraron nidos de ambos himenópteros, aunque las abejas se volvieron más frecuentes a distancias mayores a 500 m del cuerpo de agua (Fig. 32 A-C).



**Figura 32.** Representación espacial simplificada de la agregación de nidos de himenópteros alrededor del cuerpo de agua respecto a: **A.** Oasis y desierto. **B.** Abejas y avispas. **C** Rango de distancias de ocurrencia de nidos. Los círculos de cada figura tienen el mismo arreglo jerárquico y concéntrico respecto al cuerpo de agua. Cada círculo individual representa la suma de ocurrencias de nidos de abejas y avispas a diferentes distancias del cuerpo de agua. El diámetro indica la abundancia de cada observación. Para esta representación, todos los oasis y desiertos fueron considerados.

La distancia al cuerpo de agua perenne dentro del oasis tuvo influencia sobre la abundancia de nidos total (GLM:  $F_{1,53} = 8.04$ ,  $P = 0.004$ ), pero no sobre la riqueza (GLM:  $F_{1,53} = 2.16$ ,  $P = 0.14$ ) (Fig. 33A). El número de nidos de avispa disminuyó significativamente justo después del borde del oasis (i.e.  $\approx 350$  m del cuerpo de agua perenne). Por su parte, la abundancia de las abejas disminuyó después de los 1,000 m de distancia del cuerpo de agua (Figs. 33B-C).



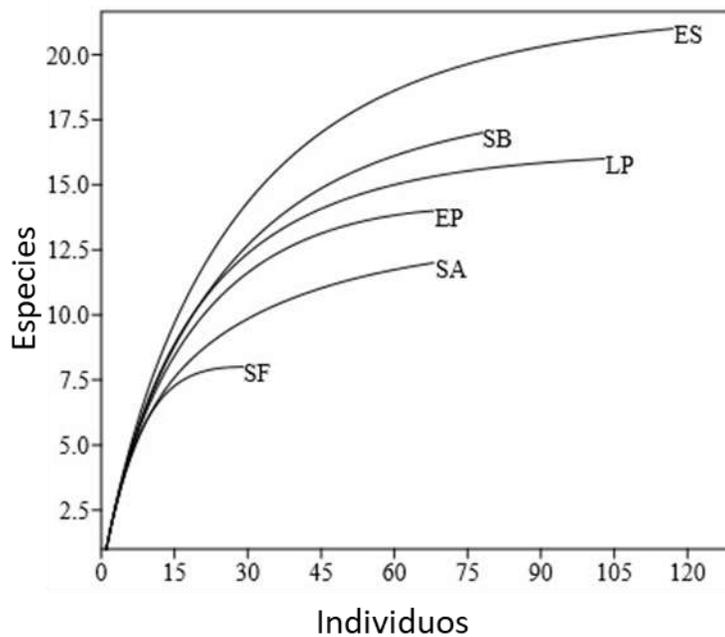
**Figura 33.** Riqueza de especies (S) y abundancia de nidos en respuesta a la distancia al cuerpo de agua perenne dentro del oasis. **A.** Abejas y avispas. **B.** Abejas. **C.** Avispas. La línea roja punteada indica el promedio de la distancia del borde del oasis (i.e.  $\approx 350$  m).

La dependencia por los oasis se pudo observar con el registro de anidación de todos los taxa ya que 21 especies ocurrieron exclusivamente en los oasis, siete especies solo en los desiertos y las 12 especies restantes, ocuparon nidos en ambos hábitats. Las especies más abundantes y restringidas a los oasis fueron avispa loderas del género *Trypoxylon* (*T. sculleni*, *T. dubium*). En contraste, las avispa *M. texana* y *Euodynerus* sp., ocurrieron exclusivamente en los desiertos de ES y SB.

A pesar de la capacidad de anidar en ambos ambientes, algunas especies presentaron mayor afinidad ya sea por los oasis [*M. gentilis* ( $\chi^2_1 = 41.07$ ,  $P < 0.001$ ) and *I. elegans* ( $\chi^2_1 = 5.78$ ,  $P = 0.016$ )] o por los desiertos [*M. occidentalis* ( $\chi^2_1 = 15.12$ ,  $P < 0.001$ )]. Algunas especies como *Xylocopa tabaniformis*, *Ashmeadiella currei*, *Trypoxylon tridentatum*, y *Leptochilus acolhuus* ocurrieron indistintamente en oasis y desiertos. Por otro lado, las dos especies que mostraron potencial para ser indicadoras de baja perturbación fueron la abeja *A. curriei* (IndVal = 0.96,  $P = 0.01$ ) y la avispa *Leptochilus* sp2 (IndVal = 0.98,  $P = 0.04$ ), mismas que ocurrieron en El Sauzal y San Fernando (i.e. los sitios con menor grado de perturbación antropogénica).

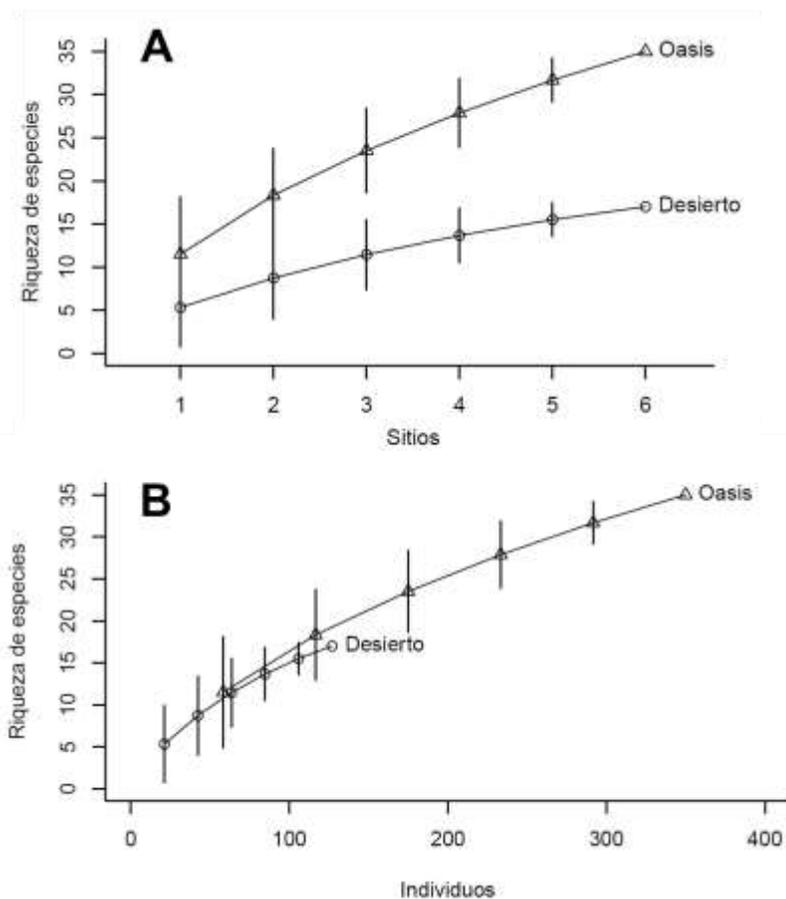
### 7.7 Efectos en la diversidad de especies

La curva de acumulación de especies comenzó a hacerse asintótica en todos los sitios (Fig. 34).



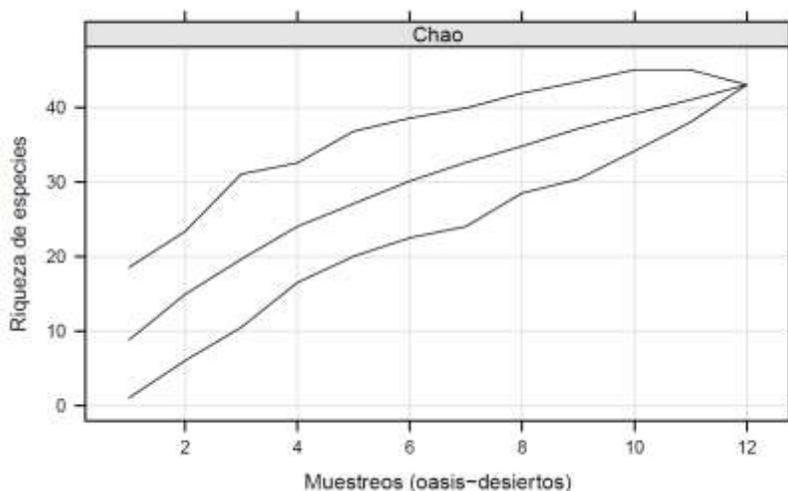
**Figura 34.** Curva de acumulación de especies por localidad. SA=Santiago, EP=El Pilar, LP= La Purísima, ES=El Sauzal, SB=San Borja, SF=San Fernando.

La acumulación de especies aumentó con el número de sitios muestreados, de modo que la riqueza y abundancia de especies fue mayor en los oasis en comparación con la zona desértica circundante (Fig. 35A-B).



**Figura 35.** Acumulación de especies en oasis y desiertos de acuerdo a los sitios muestreados (**A**) y al número de individuos recolectados en los nidos (**B**).

Con el estimador Chao-1 se observó que hubo una aproximación muy cercana entre el número de especies observadas ( $N = 40$ ) y estimadas ( $N = 43$ ), es decir, en las recolectas se obtuvo el 93% de la riqueza total estimada (Fig. 36).



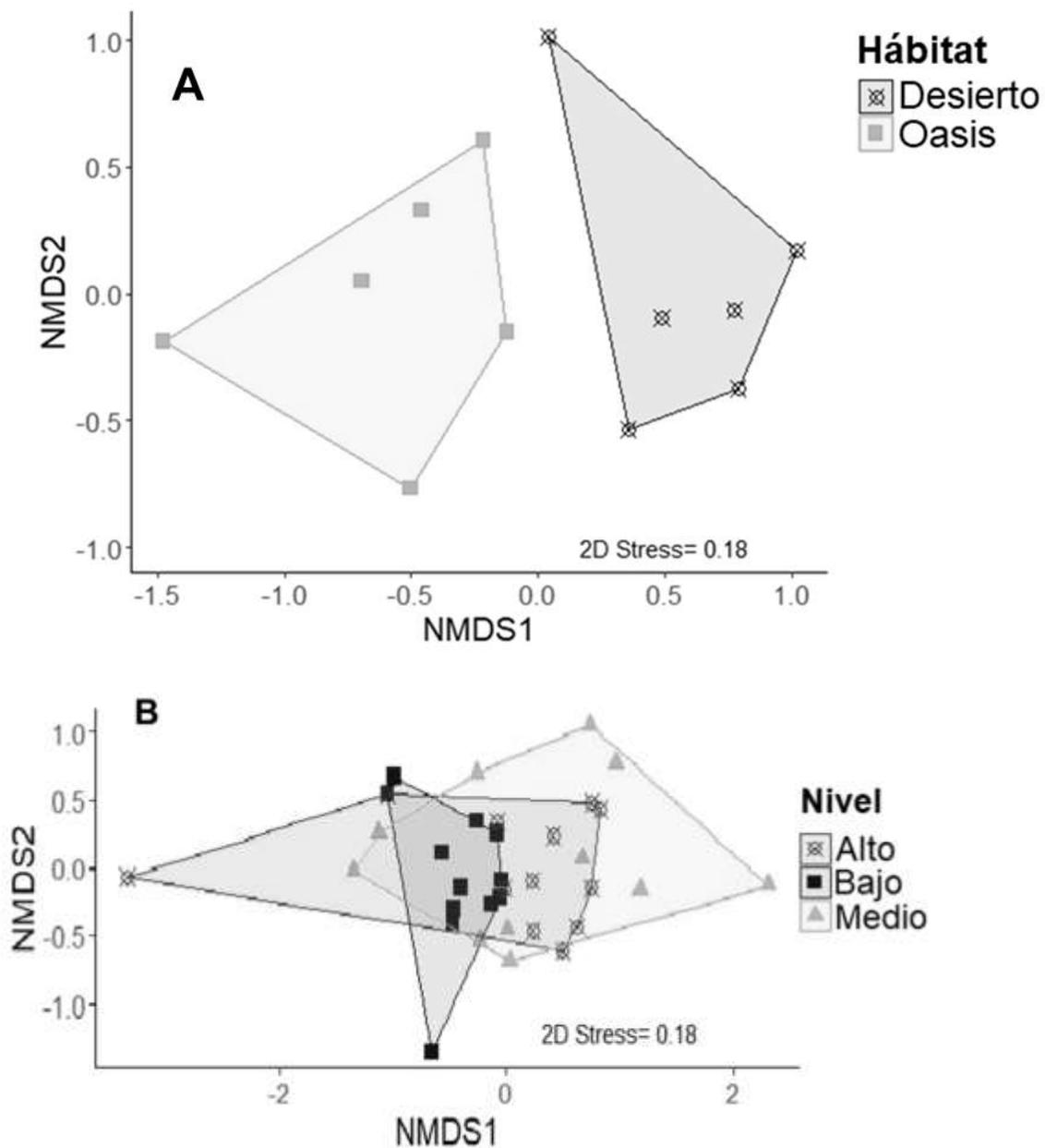
**Figura 36.** Estimación de la riqueza total mediante Chao-1. Se muestran los intervalos de confianza (95%) en el lado superior e inferior a la línea central de acumulación de especies. En el eje de las abscisas se indica el número de eventos de muestreos acumulados en los oasis ( $n = 6$ ) y desiertos ( $n = 6$ ).

Por otro lado, la riqueza de especies varió con respecto a la localidad, hábitat y nivel de disturbio humano. En general, el mayor valor de riqueza absoluta y efectiva se encontró en los oasis y en los sitios con bajo nivel de perturbación antropogénica. La diversidad  $H'$  de especies fue significativamente mayor en los oasis que en los desiertos ( $t = 4.95$ , g.l. = 324,  $P < 0.001$ ) y entre sitios con nivel de disturbio humano bajo respecto a aquellos con niveles altos ( $t = 4.12$ , g.l. = 316.8,  $P < 0.001$ ). Asimismo, la dominancia en la comunidad fue mayor en los desiertos, en los sitios con disturbio alto y en la localidad más norteña (i.e. San Fernando). En otras palabras, los oasis y los sitios poco perturbados tuvieron comunidades más equitativas (Tabla XIII).

**Tabla XIII.** Riqueza y abundancia de abejas, avispas y enemigos naturales entre hábitats, niveles de disturbio humano y sitios.  $N$  = abundancia total,  $S$  = Riqueza.  $S_{abe}$  = riqueza de abejas,  $S_{avi}$  = riqueza de avispas,  $S_{ene}$  = riqueza de enemigos naturales.  $S_T$  = riqueza total para cada sistema. Chao-1 = estimador de riqueza de especies. Q1 = Números de Hill de primer orden representando el número efectivo de especies.  $\lambda$  = Dominancia de Simpson. E = Equidad. Las localidades siguen un orden latitudinal de menor a mayor.

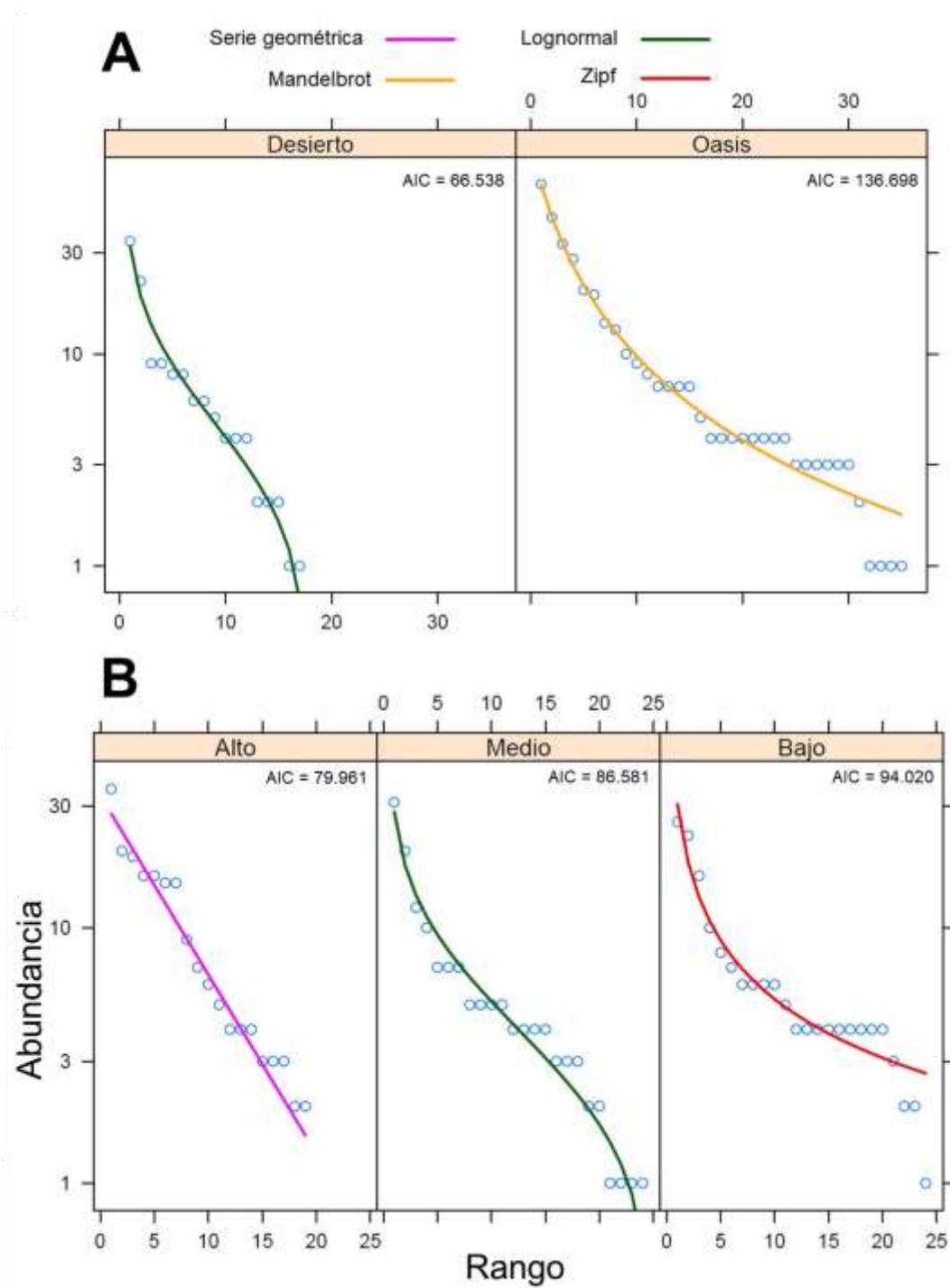
		$N$	$S_{abe}$	$S_{avi}$	$S_{ene}$	$S_T$	Chao-1	Q1	$\lambda$	E
Habitat	Oasis	219	8	11	14	33	42	18.1	0.084	0.581
	Desierto	121	8	5	5	18	24	10.4	0.158	0.541
Disturbio	Bajo	108	7	8	9	24	27	17.9	0.075	0.747
	Medio	112	7	7	10	24	34	15.8	0.090	0.724
	Alto	120	6	7	6	19	22	13.7	0.091	0.661
Localidad	SA	51	4	3	5	12	15	10.14	0.109	0.765
	EP	49	5	3	6	14	20	10.71	0.118	0.742
	LP	73	4	6	6	16	19	12.33	0.102	0.846
	ES	87	5	7	9	21	27	15.05	0.087	0.945
	SB	52	6	4	7	17	27	11.89	0.114	0.753
	SF	28	4	3	1	8	11	7.55	0.139	0.7

La estructura de la comunidad en general fue afectada por el tipo de hábitat (PERMANOVA:  $F = 3.4$ , g.l. = 1,  $P = 0.007$ ) y el nivel de disturbio humano ( $F = 2.7$ , g.l. = 2,  $P = 0.001$ ) (Fig. 37A-B).

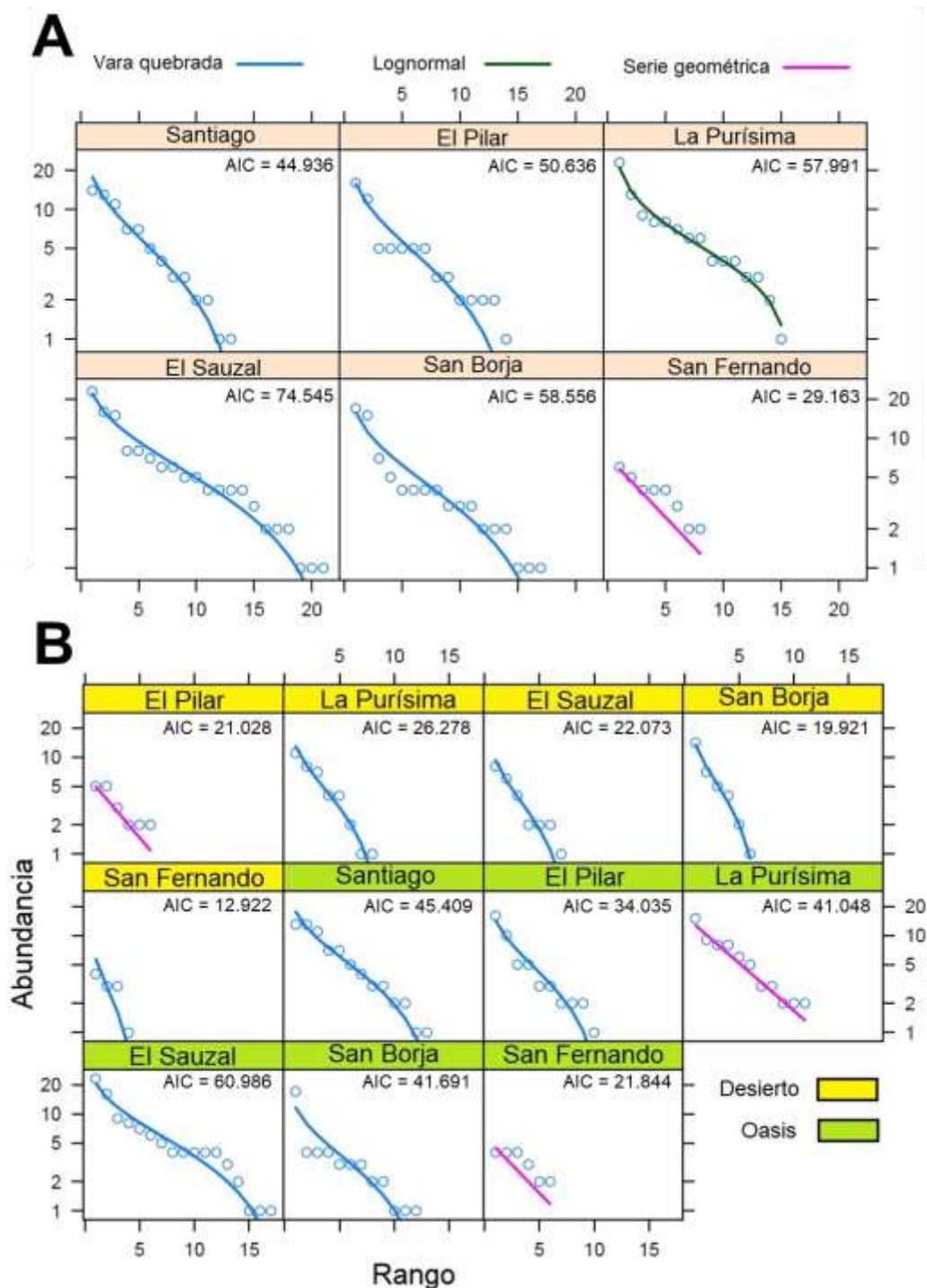


**Figura 37.** Estructura de la comunidad en respuesta a: **A.** Tipo de hábitat y **B.** Nivel de disturbio humano utilizando Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS).

Respecto al análisis de estructura de las comunidades, se observó que las curvas de rango-abundancia se ajustaron a diferentes modelos de dominancia/diversidad. Al compilar los datos por tipo de hábitat, se ajustaron dos tipos modelos para explicar la estructura de las comunidades en general: Lognormal en el desierto y Mandelbrot en los oasis (Fig. 38A). Por su parte, los modelos de estructura por nivel de perturbación humana se ajustaron a los supuestos teóricos, es decir: serie geométrica (nivel de perturbación alto), Lognormal (medio) y Zipf (bajo) (Fig. 39B). Desde la perspectiva a nivel de sitio, el ajuste de modelos fue un tanto diferente, de manera que la mayoría de las comunidades se ajustaron al modelo de vara quebrada, seguido del modelo de serie geométrica y Lognormal (Fig. 39A-B).



**Figura 38.** Modelos de dominancia por tipo de hábitat (A) y nivel de perturbación humana (B). Se muestran los mejores modelos con base a los valores de AIC.



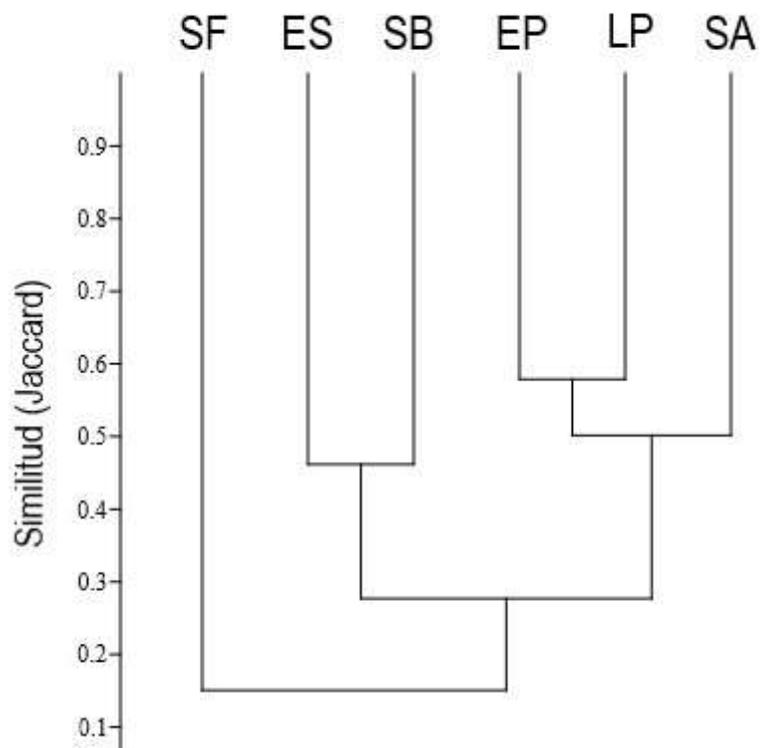
**Figura 39.** Modelos de dominancia por localidades muestreadas (**A**) y por hábitat en cada localidad (**B**). No hubo anidación en la zona desértica de Santiago. Se muestran los mejores modelos con base a los valores de AIC.

Por otro lado, la mayor parte de las comparaciones pareadas de diversidad mostraron diferencias entre sitios (Tabla XIV). El índice de Sørensen cuantitativo ( $C_N$ ) indicó apenas un 27.3% de similitud total entre oasis y desiertos. A pesar de que la similitud fue un poco mayor en los oasis ( $\bar{x} = 0.28 \pm 0.08$  E.E.) que en los desiertos ( $\bar{x} = 0.21 \pm 0.07$ ), ésta se conservó igualmente baja en ambos hábitats ( $t = 1.15$ , g.l. = 14,  $P = 0.26$ ).

**Tabla XIV.** Comparación pareada de la diversidad y similitud entre oasis y desiertos de cada localidad. SA=Santiago, EP=El Pilar, LP= La Purísima, ES=El Sauzal, SB=San Borja, SF=San Fernando.  $H'$ = Shannon-Wiener,  $C_N$  = Índice de Sørensen cuantitativo, g.l. = grados de libertad. Solo las comparaciones con valores de  $p < 0.05$  se muestran en la tabla.

Localidades	Diversidad ( $H'$ )			$C_N$	
	t valor	g.l.	P	Oasis	Desierto
SA-LP	-2.65	150.8	0.0089	0.50	0.05
SA-ES	-4.57	159	<0.001	0.42	0.06
SA-SB	-2.09	145.2	0.0376	0.28	0.05
EP-ES	-2.99	147.5	0.0032	0.44	0.04
EP-SB	-0.83	145.8	0.4038	0.22	0.25
EP-SF	2.55	87.1	0.0125	0.08	0.20
LP-ES	-2.11	219.7	0.0355	0.54	0.26
LP-SF	4.11	75.3	<0.001	0.04	0.28
ES-SB	2.00	159.9	0.047	0.45	0.44
ES-SF	6.01	79.2	<0.001	0.08	0.19
SB-SF	3.36	94.4	0.0012	0.06	0.25

En general, el porcentaje de especies que se comparte entre los seis sitios estudiados fue menor al 30%, siendo la localidad más norteña (SF) en donde se presentó el menor valor de similitud entre especies ( $I_s = 0.17$ ) con respecto a los otros cinco sitios. Dicho valor fue mayor entre los tres oasis más sureños (EP, LP, SA) (Fig. 40). Por otro lado, la similitud entre oasis y desiertos de cada localidad tuvo un rango de 2.7% a 26.6% (Tabla XV).



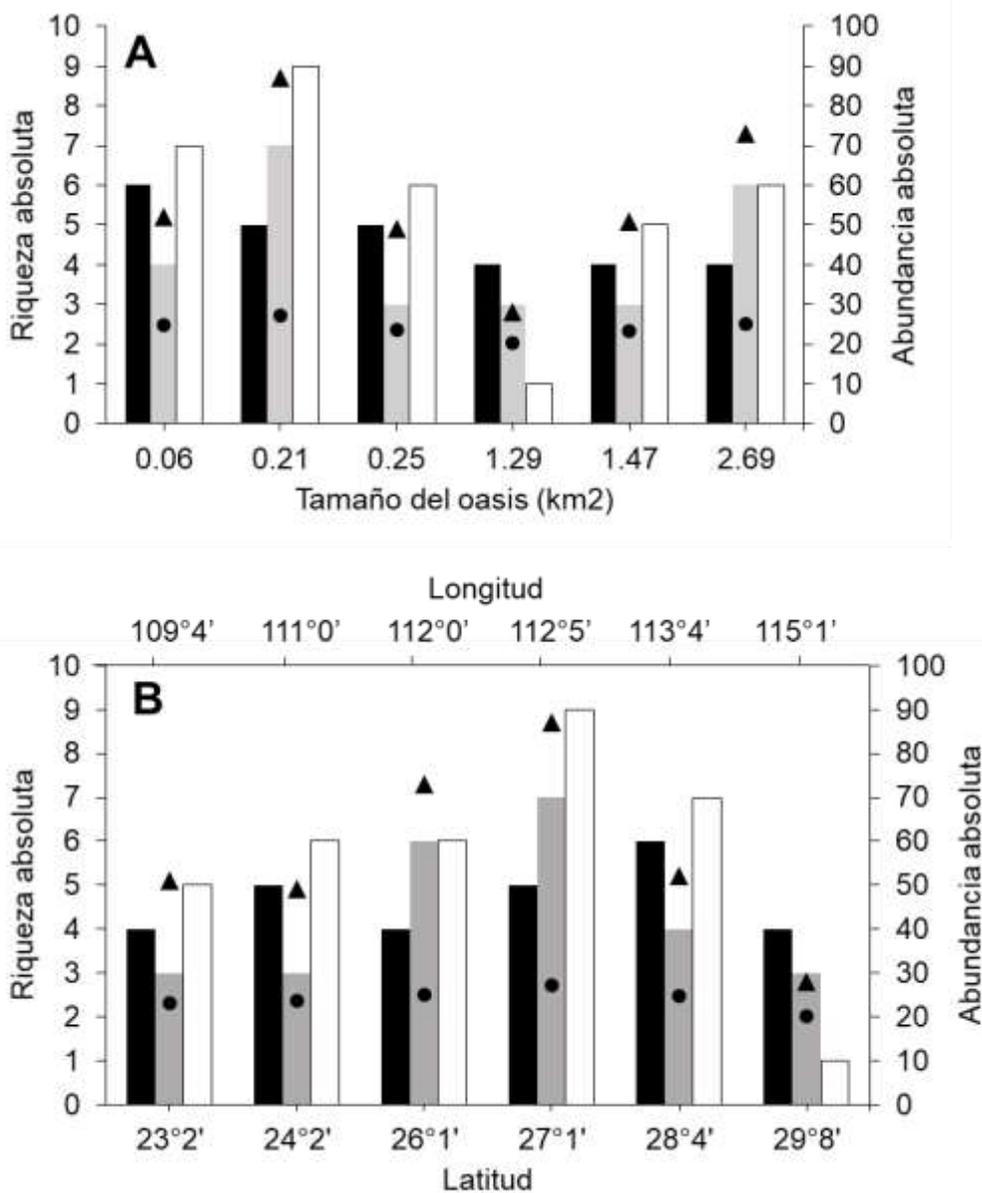
**Figura 40.** Dendrograma de similitud de especies entre sitios medido con distancias de Jaccard. SF = San Fernando, ES = El Sauzal, SB = San Borja, LP = La Purísima, SA = Santiago. Se consideró el total de especies.

**Tabla XV.** Comparación pareada entre oasis y desierto de cada localidad. Los valores se obtuvieron con el Índice de Sørensen cuantitativo.

Comparación Oasis-Desierto						
	SA	EP	LP	ES	SB	SF
SA	0.02					
EP		0.05				
LP			0.25			
ES				0.14		
SB					0.02	
SF						0.26

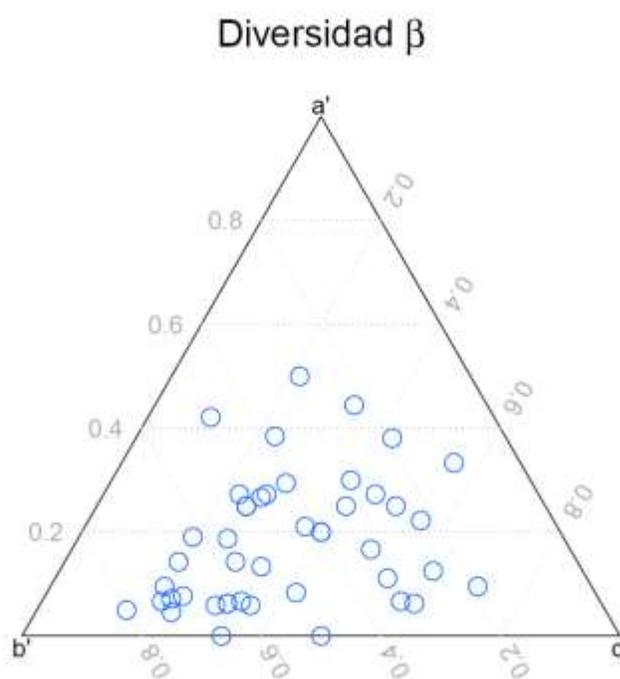
La relación de la diversidad  $H'$ , riqueza y abundancia de todos los taxa con respecto a la latitud, longitud y tamaño de oasis fue distinta (Fig. 41A-B). No se encontró ninguna relación lineal entre estas variables, únicamente el tamaño del

oasis mostró una relación negativa con la riqueza absoluta de abejas ( $r=0.98$ ,  $P<0.001$ ).



**Figura 41.** Cambios en la riqueza de especies, abundancia y diversidad de Shannon con respecto a: **A.** Tamaño del oasis, **B.** Latitud y longitud. Abejas = barras en amarillo, avispas = azul, enemigos naturales = verde. Círculo negro = Índice de Shannon-Wiener, triángulo = abundancia absoluta (eje derecho).

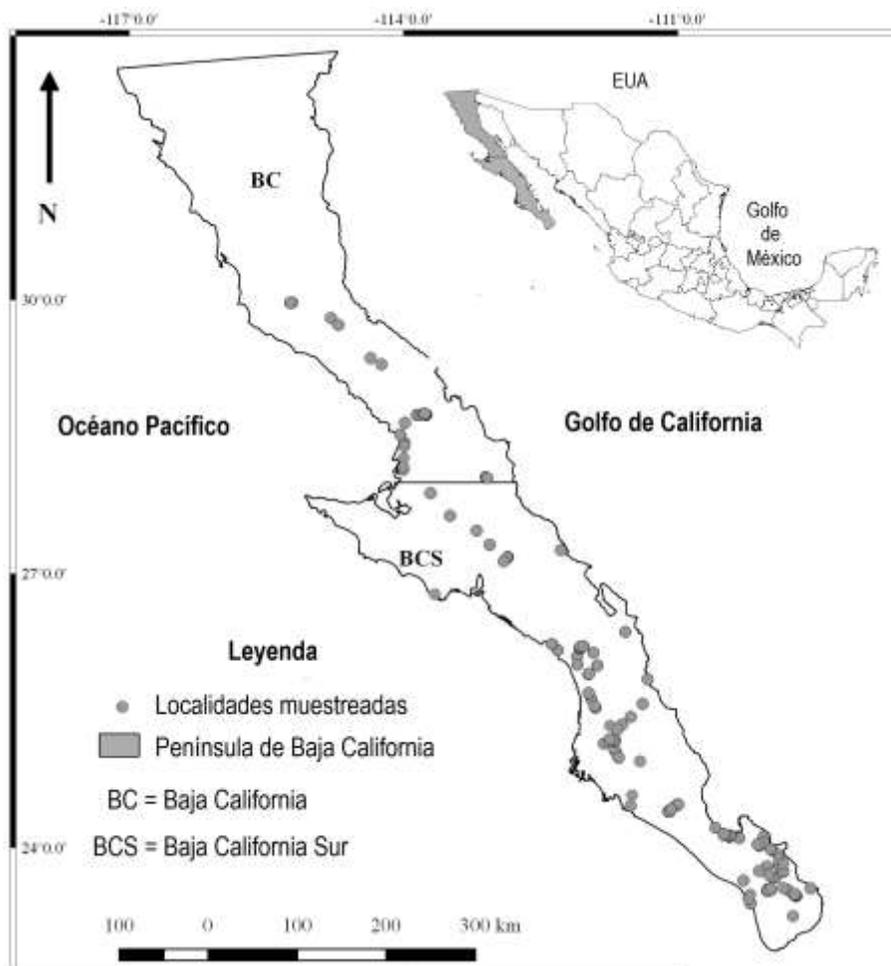
En general se observó una elevada disimilitud entre sitios ( $\beta_{\text{SOR}} = 0.70$ ) y hábitats ( $\beta_{\text{SOR}} = 0.86$ ). El recambio de especies fue el principal componente que explicó esta disimilitud tanto en sitios ( $\beta_{\text{SIM}} = 0.59$ ,  $\beta_{\text{NES}} = 0.11$ ) como hábitats ( $\beta_{\text{SIM}} = 0.78$ ,  $\beta_{\text{NES}} = 0.07$ ). Dicho recambio se explica por el bajo número de especies compartidas entre hábitats, es decir, la poca continuidad de especies entre los oasis y desiertos, resultando en un alto recambio y poca similitud de especies (Fig. 42).



**Figura 42.** Diversidad beta de la riqueza de especies encontradas en los oasis y desiertos.  $a'$  = especies compartidas,  $b'$  = especies ganadas,  $c'$  = especies perdidas. Los valores de los ejes corresponden a la diversidad  $\beta$  de Whittaker. Los círculos representan las comparaciones pareadas entre las muestras de cada hábitat.

## 7.8 Riqueza de géneros de abejas y avispas en la península de Baja California

El método de red aérea permitió la captura de himenópteros en un total de 61 puntos en distintas localidades de la península (Fig. 43). Dichos puntos se encontraron dispersos entre los 2 m y los 1,752 m de altitud. La variación latitudinal de las colectas se ubicó de los 23°13' a los 29°58', lo que implicó una distancia aproximada entre los puntos extremos de 920 km en línea recta.



**Figura 43.** Proyección de puntos de muestreo de himenópteros con red. Los muestreos abarcaron ambos estados de la península.

Conjuntamente se tomaron muestras de 60 especies de plantas incluidas en 55 géneros y 25 familias. La mayor cantidad de especies estuvo representada por la familia Fabaceae (27.5%), seguida de Asteraceae (15.2%). Asociadas a estas plantas, se capturó un total de 3,609 especímenes conformados por 2,539 abejas y 1,070 avispas. El 21.6% de las especies de plantas visitadas por estos himenópteros son endémicas de la península. Asimismo, se encontró que el 8.3% de las plantas son exóticas a la península (Tabla XVI).

**Tabla XVI.** Listado de plantas visitadas por abejas y avispas. En color gris se resaltan las especies exóticas a la península. † = Endémicas de la península.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Fabaceae	<i>Acacia californica</i> Brandegee †
Rhamnaceae	<i>Adolphia californica</i> S. Watson †
Saururaceae	<i>Anemopsis californica</i> Hook. et Arn.
Asteraceae	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz et Pavón) Pers.
Leguminosae	<i>Cassia fistula</i> L.
Asteraceae	<i>Chloracantha spinosa</i> (Benth)
Apocynaceae	<i>Cryptostegia grandiflora</i> Roxb. ex R. Br.
Anacardiaceae	<i>Cyrtocarpa edulis</i> (Brandegee) Stand †
Fabaceae	<i>Ebenopsis confinis</i> (Stand.) Barneby et Grimes
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.
Loasaceae	<i>Eucnide cordata</i> (Kell) Kell. ex Curran
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria columnaris</i> (Kellogg) Curran
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria diguetii</i> (Van Tieghem) I. M. Jhnt.
Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.
Rhamnaceae	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem et Sch.) Zucc.
Zygophyllaceae	<i>Larrea tridentata</i> (Sessé et Moc. ex DC)
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i> L.
Celastraceae	<i>Maytenus phyllanthoides</i> Benth.
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i> Graham
Fabaceae	<i>Olneya tesota</i> A. Gray
Cactaceae	<i>Pachycereus pringlei</i> (S. Wats)
Fabaceae	<i>Parkinsonia aculeata</i> L.
Fabaceae	<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz et Pavon ex Hook.)
Fabaceae	<i>Parkinsonia florida</i> (A. Gray) S. Watson
Fabaceae	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.
Apocynaceae	<i>Plumeria acutifolia</i> Poir
Fabaceae	<i>Prosopis articulata</i> S. Wats.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Solanaceae	<i>Solanum hindsianum</i> Benth.
Solanaceae	<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.
Passifloraceae	<i>Turnera diffusa</i> Willd
Apocynaceae	<i>Vallesia glabra</i> (Vac.) Link
Cleomaceae	<i>Wislizenia refracta</i> Engelm
Asparagaceae	<i>Yucca valida</i> Brandegee †
Polygonaceae	<i>Antigonon leptopus</i> Hook et Arn.
Fabaceae	<i>Haematoxylon brasiletto</i> Karst
Nyctaginaceae	<i>Boerhavia intermedia</i> M. E. Jones
Euphorbiaceae	<i>Croton californicus</i> Muell.Arg.
Zygophyllaceae	<i>Kallstroemia peninsularis</i> D.M. Porter †
Asteraceae	<i>Verbesina encelioides</i> (Cav.) A. Gray †
Fabaceae	<i>Vicia ludoviciana</i> Torr. & A. Gray
Fabaceae	<i>Desmanthus fruticosus</i> Rose
Cactaceae	<i>Mammillaria</i> Haw.
Euphorbiaceae	<i>Jatropha cinerea</i> (C.G. Ortega) Muell.-Arg.
Fabaceae	<i>Mimosa xanti</i> Benth.
Convolvulaceae	<i>Merremia aurea</i> (Kell.) O'Donnell †
Asteraceae	<i>Encelia halimifolia</i> Cav.
Cactaceae	<i>Ferocactus</i> Britton & Rose
Asteraceae	<i>Bebbia atriplicifolia</i> (A. Gray) Greene †
Asteraceae	<i>Bebbia juncea</i> (Benth.) Greene var. <i>juncea</i>
Asteraceae	<i>Coreocarpus parthenioides</i> Benth. †
Asteraceae	<i>Pectis urceolata</i> (Fernald) Rydb.
Asteraceae	<i>Xylothamia diffusa</i> (Benth.) G.L. Nesom
Lamiaceae	<i>Lepechinia hastata</i> (A. Gray) Epling †
Fabaceae	<i>Phaseolus filiformis</i> Benth
Asteraceae	<i>Bahiopsis chenopodina</i> (Greene) E.E. Schill. †
Asteraceae	<i>Perityle californica</i> Benth.
Asteraceae	<i>Heterosperma coreocarpoides</i> (Sherff) Sherff. †
Fabaceae	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby
Fabaceae	<i>Psorothamus emory</i> (A. Gray) Rydb. †
Fabaceae	<i>Psorothamnus spinosus</i> (A. Gray) Barneby

Todo el material entomológico ha sido debidamente montado y etiquetado. Se registraron 50 géneros de abejas (incluyendo al género exótico *Apis* Linnaeus, 1758) incluidos en seis familias. Con este método se capturaron géneros de abejas silvestres con hábitos solitarios y diferente grado de cooperación (Tabla XVII).

**Tabla XVII.** Listado de géneros de abejas capturados con red entomológica. La información sobre la anidación se obtuvo de Michener (2007).

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Anidación</b>
Halictidae	<i>Agapostemon</i> Guerin-Meneville	Suelo
Apidae	<i>Ancyloscelis</i> Latreille	Suelo
Megachilidae	<i>Anthidium</i> Fabricius	Madera muerta
Megachilidae	<i>Anthidiellum</i> Cockerell	Madera muerta
Apidae	<i>Anthophora</i> Latreille	Suelo
Apidae	<i>Anthophorula</i> Cockerell	Suelo
Apidae	<i>Apis</i> Linnaeus, 1758	Cavidades
Megachilidae	<i>Ashmeadiella</i> Cockerell	Cavidades
Halictidae	<i>Augochlora</i> (Say, 1837)	Suelo, madera muerta
Apidae	<i>Bombus</i> Latreille	Cavidades
Andrenidae	<i>Calliopsis</i> Smith, 1853	Suelo
Apidae	<i>Centris</i> Fabricius	Suelo, cavidades
Apidae	<i>Ceratina</i> Latreille	Ramas muertas
Megachilidae	<i>Coelioxys</i> Latreille*	Cavidades
Colletidae	<i>Colletes</i> Latreille	Cavidades, suelo
Apidae	<i>Diadasia</i> Patton 1879	Suelo
Megachilidae	<i>Dianthidium</i> Cockerell*	Cavidades
Halictidae	<i>Dieunomia</i> Cockerell	Suelo
Megachilidae	<i>Dolichostelis</i> Parker and Bohart	Cavidades
Apidae	<i>Euglossa</i> Friese, 1899	Cavidades
Apidae	<i>Epeolus</i> Latreille*	Suelo
Apidae	<i>Ericrocis</i> (Cresson, 1878)	Suelo
Apidae	<i>Exomalopsis</i> Spinola	Suelo
Halictidae	<i>Halictus</i> Latreille	Suelo
Megachilidae	<i>Heriades</i> Spinola	Cavidades
Melittidae	<i>Hesperapis</i> Cockerell, 1898	Suelo
Colletidae	<i>Hylaeus</i> Fabricius	Cavidades
Apidae	<i>Hypochrotaenia</i> Holmberg*	Suelo
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> Curtis, 1833	Suelo
Apidae	<i>Leiopodus</i> Smith, 1854*	Suelo
Megachilidae	<i>Lithurgus</i> Berthold	Madera muerta
Megachilidae	<i>Megachile</i> Latreille	Cavidades
Apidae	<i>Melissodes</i> Latreille	Suelo
Melittidae	<i>Melitta</i> Kirby, 1802	Suelo
Andrenidae	<i>Mesoxaea</i> Hurd & Linsley	Suelo
Apidae	<i>Neolarra</i> Ashmead, 1890*	Suelo
Halictidae	<i>Nomia</i> Latreille, 1804	Suelo

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Anidación</b>
Megachilidae	<i>Osmia</i> Panzer, 1806	Cavidades, suelo
Andrenidae	<i>Perdita</i> Smith	Suelo
Andrenidae	<i>Protandrena</i> Cockerell, 1896	Suelo
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus</i> Cockerell, 1897	Suelo
Halictidae	<i>Sphecodes</i> Latreille*	Suelo
Megachilidae	<i>Stelis</i> Panzer, 1806*	Cavidades
Apidae	<i>Svastra</i> Holmberg	Suelo
Apidae	<i>Tetraloniella</i> Ashmead, 1899	Suelo
Megachilidae	<i>Trachusa</i> Panzer, 1804	Cavidades
Apidae	<i>Tripeolus</i> Robertson*	Suelo
Apidae	<i>Xenoglossa</i> Smith	Suelo
Apidae	<i>Xeromelecta</i> Linsley, 1939*	Suelo
Apidae	<i>Xylocopa</i> Latreille	Ramas y madera muerta

\*Géneros de abejas cleptoparásitas

Del listado anterior, la familia Apidae posee la mayor riqueza a nivel de género (42.2%), seguida por Megachilidae (24.2%) y Halictidae (21.2%) en orden descendente. Los géneros *Xenoglossa*, *Osmia* y *Lithurgus* mostraron una alta especificidad por recursos florales.

Los géneros *Agapostemon*, *Exomalopsis*, *Lasioglossum*, *Megachile*, *Melissodes*, *Perdita*, *Tripeolus* y *Xylocopa* mostraron mayor abundancia y presencia durante todo el período de muestreo en gran parte de las localidades, mientras que géneros como *Anthophora*, *Colletes*, *Mesoxaea*, y *Euglossa* se registraron como abundantes solo en algunos sitios y durante ciertas épocas del año (1-3 meses máximo).

El listado de géneros de avispas abarcó 44 géneros incluidos en seis familias (Tabla XVIII).

**Tabla XVIII.** Listado de géneros de avispas capturadas con red. La información de las presas se obtuvo de Bohart y Menke (1976).

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Presas</b>
Scoliidae	<i>Campsomeris</i> Lepeletier, 1838	Larvas de escarabajos
Pompilidae	<i>Ageniella</i> Banks	Arañas
Sphecidae	<i>Amophila</i> W. Kirby, 1798	Larvas de lepidópteros
Pompilidae	<i>Anoplius</i> Dufour, 1834	Arañas
Pompilidae	<i>Aporus</i> Spinola, 1808	Arañas
Crabronidae	<i>Bembix</i> Fabricius, 1775	Dípteros adultos
Crabronidae	<i>Bicyrtes</i> Lepeletier, 1845	Ninfas y adultos de hemípteros
Vespidae	<i>Brachygastra</i> Perty, 1833	Larvas de lepidópteros, dípteros y coleópteros
Philanthidae	<i>Cerceris</i> Latreille, 1802	Abejas, escarabajos
Sphecidae	<i>Chalybion</i> (Kohl, 1918)	Arañas
Sphecidae	<i>Chlorion</i> Latreille, 1802	Ortópteros
Philanthidae	<i>Clypeadon</i> Patton, 1897	Hormigas
Scoliidae	<i>Crioscolia</i> Bradley, 1950	Larvas de escarabajos
Crabronidae	<i>Ectemnius</i> Dahlbom, 1845	Dípteros adultos
Philanthidae	<i>Eucerceris</i> Cresson 1865	Coleópteros
Vespidae	<i>Eumenes</i> Latreille, 1802	Larvas de lepidópteros
Vespidae	<i>Euodynerus</i> Dalla Torre	Larvas de lepidópteros
Crabronidae	<i>Glenostictia</i> Gillaspay, 1962	Sarcofágidos, sírfidos y otros dípteros
Sphecidae	<i>Isodontia</i> Patton 1880	Ninfas y adultos de tettigónidos
Vespidae	<i>Leptochilus</i> de Saussure, 1853	Larvas de lepidópteros
Crabronidae	<i>Microbembex</i> Patton, 1879	Dípteros, cicádidos y otros artrópodos muertos o moribundos
Vespidae	<i>Montezumia</i> Saussure, 1852	Larvas de lepidópteros
Vespidae	<i>Pachodynerus</i> Saussure	Larvas de lepidópteros
Vespidae	<i>Parancistrocerus</i> Bequaert	Larvas de lepidópteros
Pompilidae	<i>Pepsis</i> Fabricius, 1804	Arañas
Philanthidae	<i>Philanthus</i> (Fabricius, 1790)	Abejas
Sphecidae	<i>Podalonia</i> Fernald, 1927	Larvas de lepidópteros
Pompilidae	<i>Poecilopompilus</i> Howard*	Arañas
Vespidae	<i>Polistes</i> Latreille, 1802	Larvas de lepidópteros, dípteros y coleópteros
Pompilidae	<i>Priocnessus</i> Banks	Arañas
Sphecidae	<i>Prionyx</i> Vander Linden	Ortópteros
Pompilidae	<i>Psorthaspis</i> Banks	Arañas

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Presas</b>
Sphecidae	<i>Sceliphron</i> Klug 1801	Arañas
Scoliidae	<i>Scolia</i> Fabricius, 1751	Larvas de escarabajos
Pompilidae	<i>Sericopompilus</i> Howard	Arañas
Crabronidae	<i>Sphecius</i> Dahlbom, 1844	Cicádidos
Sphecidae	<i>Sphex</i> Linnaeus, 1758	Ortópteros
Crabronidae	<i>Steniolia</i> Say	Bombílidos, sírfidos y otros dípteros
Vespidae	<i>Stenodynerus</i> Saussure	Larvas de lepidópteros
Crabronidae	<i>Stictiella</i> J. Parker, 1929	Lepidópteros adultos
Crabronidae	<i>Tachytes</i> Panzer, 1806	Ortópteros
Pompilidae	<i>Tachypompilus</i> Ashmead	Arañas
Scoliidae	<i>Triscolia</i> Betrem, 1928	Larvas de escarabajos
Crabronidae	<i>Trypoxylon</i> Latreille, 1796	Arañas Arañas

\*Nuevo registro para México

## 8. DISCUSIÓN

Este es el primer trabajo en México donde se evaluaron los factores que determinan los ensambles de especies de abejas, avispas y sus enemigos naturales de cavidades pre-existentes. Además de que se brinda información relevante en la ecología de estos himenópteros, esta tesis proporciona bases para la conservación de los polinizadores y depredadores de ambientes desérticos de Baja California. Asimismo, es un trabajo pionero en la evaluación de estos insectos en ambientes insulares como son los oasis, permitiendo determinar hasta dónde los oasis influyen en la dinámica de los desiertos, donde la entomofauna ha sido muy poco estudiada.

La presente investigación contribuye al conocimiento de dos grupos de himenópteros que brindan servicios ambientales importantes para el funcionamiento de los ecosistemas, especialmente en zonas desérticas y semidesérticas de mundo, donde las abejas presentan su mayor riqueza (Michener, 2000). Hasta el momento, solo los trabajos de Vergara y Ayala (2002) y López (2003) habían aportado conocimiento faunístico y biogeográfico sobre las abejas en una zona semidesértica de Puebla y del desierto de Mapimí en Durango. Considerando que la región más rica en abejas del mundo se encuentra en los matorrales xéricos de California y Arizona, es muy probable que el desierto sonorense albergue una gran cantidad de especies abejas.

Cabe resaltar que esta tesis proporciona información relevante sobre la ecología de un grupo de avispas cazadoras de arañas, haciendo una aproximación novedosa de nicho trófico para analizar los patrones de coexistencia de especies simpátricas. Este tipo de trabajos son en general escasos, pero en México nunca antes se había hecho tal aproximación con ninguna especie de insecto.

Por otro lado, las interacciones planta-abeja y planta-avispa nunca se habían evaluado en esta región de México, lo cual aporta conocimiento sustancial sobre las plantas que brindan recursos vitales (polen y néctar) a estos insectos bajo las condiciones desérticas de la península de Baja California.

## 8.1 Ocupación de trampas

La riqueza de especies encontrada en este trabajo fue alta (40 especies) en comparación con otros estudios que han usado el mismo método y reportado de 11 a 22 especies (Aguiar y Martins, 2002; Gathmann *et al.*, 1994; Jenkins y Matthews, 2004; Koerber y Medler, 1958; Loyola y Martins, 2006; Taki *et al.*, 2008; Tschamntke *et al.*, 1998). Naturalmente, las diferencias en la riqueza de especies se ven afectadas por diversos factores como el nivel de conservación de la vegetación, tamaño del parche o fragmento, cercanía o conectividad con otro parche, efectos climáticos, latitudinales y esfuerzo de muestreo (Morato y Campos, 2000; Steffan-Dewenter, 2002; Zanette *et al.*, 2005; Tylianakis *et al.*, 2004; 2006; Klein *et al.*, 2006; Batista *et al.*, 2013). En otros estudios de mayor duración también con nidos artificiales sí se han encontrado un mayor número de especies (Krombein, 1967; O'Neill y O'Neill, 2010; 2013).

El porcentaje de ocupación de trampas se asemeja a lo que generalmente se encuentra en trabajos semejantes (ca. 35%). El estudio más duradero que se tiene documentado alcanzó los ocho años de muestreo continuo (Krombein, 1967). El autor encontró una riqueza de 21 especies de abejas y avispas en Derby, NY, mientras que encontró 35 especies de abejas y avispas en Arizona. En contraste, Koerber y Medler (1958) registraron 22 especies en Wisconsin en tan solo un año de muestreo con esta metodología. Esto podría explicarse por otros patrones de diversidad a mayor escala (Whittaker *et al.*, 2001).

Cabe mencionar que la efectividad de nidos trampa puede variar entre un 0.67% y 25% de ocupación de los orificios (Aguiar y Martins, 2002; Gathmann y Tschamntke, 1994; Nascimento y Garófalo, 2014). En este trabajo, las trampas tuvieron un 28.4% de ocupación. Al parecer, la ocupación de los nidos trampa es usualmente baja (< 35%). Sin embargo, la riqueza y abundancia local de especies, además de las particularidades del área de estudio, y la duración del muestreo podrían explicar la variación. Esto coincide con lo mencionado por Meléndez *et al.* (2014) sobre el uso de esta metodología. Estos autores puntualizaron que el uso

de nidos trampa requiere una cantidad considerable de orificios para incrementar la posibilidad de éxito en el monitoreo en el campo.

Conociendo estos antecedentes, premeditadamente se procuró mantener un tamaño muestral suficientemente grande a modo de aumentar la efectividad de las trampas (32 trampas por sitio), y con ello conocer mejor la composición de abejas y avispas. En un estudio realizado al suroeste de Alemania, Tscharntke *et al.* (1998) indicaron que la efectividad de los nidos artificiales (medida a partir del número de especies capturadas) se incrementaba significativamente a partir de 10 trampas colocadas en cada sitio, de manera que con un total de 20 trampas se obtenían los mejores resultados respecto a la riqueza de abejas, avispas y sus enemigos naturales. Dichos muestreos se llevaron a cabo en ambientes con diferentes niveles de perturbación.

## **8.2 Anidación y alimento**

Generalmente el estudio de aculeados con nidos trampa anidan especies de abejas carpinteras (Xylocopini), cortadoras de hojas (Megachilini) y colectoras de aceites (Centridini), así como avispas cazadoras de arañas, saltamontes, cucarachas y pulgones (Gathmann *et al.*, 1994; Krombein, 1967; Meléndez *et al.*, 2014). De estos grupos, usualmente las abejas presentan mayor porcentaje de ocupación de nidos que las avispas, aunque, como en el presente caso existen otros autores que han encontrado lo contrario (Loyola y Martins, 2006; Morato y Campos, 2000; Tscharntke *et al.*, 1998).

Los géneros que muestran ubicuidad en la mayoría de los trabajos son *Megachile* y *Trypoxylon*. En nuestro caso, esta no fue la excepción. También hubo casos como el de *E. viridissima*, cuya ocupación es un nuevo hallazgo de ocurrencia para la especie (Falcón-Brindis *et al.*, 2018a).

En concordancia con lo obtenido por Krombein (1967) en tres localidades de Arizona, en esta investigación también ocurrieron las especies *I. elegans*, *M. occidentalis* y *M. gentilis*. En contraste, dicho autor encontró nidos de otros géneros de avispas Eumeninae con distribución más norteña. Sin embargo, en el presente estudio anidaron otros géneros de abejas (*Xylocopa* y *Euglossa*) y avispas (*Auplopus*, *Leptochilus* y *Podium*) que, con excepción de *Euglossa*, no fueron capturados en las trampas de Krombein a pesar de su distribución Neártica.

Armbrust (2004) también capturó a *Megachile occidentalis* dentro de cavidades preexistentes en varios puntos del sur de Arizona. Mediante un análisis de cromatografía de gases, el autor determinó que gran parte de la resina empleada por la abeja para dividir sus celdas provino de *Encelia farinosa* A. Gray (Asteraceae), una planta típica del desierto Sonorense, también encontrada en los llanos desérticos de Baja California Sur (León de la Luz *et al.*, 2014). Aunque en este trabajo no se contempla este análisis, es importante tener en cuenta que existen varias especies de abejas que utilizan resinas y hojas para adecuar sus nidos, lo cual, tiene implicaciones ecológicas que van más allá del pecoreo en busca de polen y néctar.

Este es el primer trabajo donde se reportan las arañas depredadas por las especies de avispas *Trypoxylon dubium* y *T. bridwelli*, donde esta última fue nuevo registro para México. Estas dos especies, junto con *T. tridentatum* ocuparon los nidos trampa, sin embargo, difieren en varios aspectos con lo encontrado por Domínguez y Jiménez (2008) y Jiménez y Tejas (1994) en dos localidades del sur de la península de Baja California. En ambos trabajos, se describe la composición de presas capturadas por *T. tridentatum*, una especie especializada en cazar arañas de red orbicular (Araneidae). Por su parte, *T. bridwelli* prefirió cazar arañas errantes (Salticidae) y *T. dubium* no mostró una preferencia por algún gremio de araña. Se ha sugerido que la preferencia por ciertos gremios de arañas puede estar dado por varios factores, entre los cuales, se mencionan cuestiones

inherentes a la evolución de las avispas (e.g. comportamiento de caza) y a las defensas de las arañas para no ser depredadas (e.g. coloración, telarañas en tres dimensiones, horarios de actividad y refugios) (Blackledge y Wenzel, 2000; Blackledge *et al.*, 2003). Lo anterior podría explicar el bajo solapamiento de arañas capturadas por las tres especies de avispas que cohabitan en los oasis y desiertos de la PBC. Además, aunque la riqueza y abundancia de presas es mayor en un ambiente mésico (Jiménez *et al.*, 2015), la oferta de arañas para las avispas no parece explicar su selectividad (Domínguez y Jiménez, 2008).

En otros insectos se ha observado que el tamaño corporal está positivamente relacionado con la amplitud y solapamiento de nicho (Brändle *et al.* 2002; Saulinho y Trivinho-Strixino 2019; Woodward y Hildrew 2002). Esto podría explicar por qué el solapamiento de presas entre *T. tridentatum* y *T. dubium*, dadas las semejanzas morfométricas y capacidad de transportar a las arañas.

La discriminación de presas sigue siendo un tema en discusión, puesto que aun se desconocen los mecanismos de detección y selección que utilizan las avispas para cazar arañas. Gonzaga y Vasconcellos-Neto (2005) también mencionan que el hecho de que un tipo de araña se encuentre con mayor abundancia no la hace más propensa de ser capturada. Por el contrario, indican que gran parte de las avispas son altamente selectivas en cuanto a su alimento. Sin embargo, los hábitos de forrajeo se desconocen para la mayoría de las especies.

Respecto a esta selectividad de captura, Aráujo y Gonzaga (2007) proponen la hipótesis de que *Trypoxylon albonigrum* pueden presentar una especialización individual en cuanto a la captura de arañas. Esta investigación evidencia que estas avispas llegan a aprender cómo sacar a las arañas de sus refugios, incluso aquellas arañas que son nocturnas. Esto podría responder por qué *T. tridentatum* y *T. dubium* capturaron especies de arañas nocturnas, mismo que fue observado por Jiménez y Tejas (1994) al estudiar nidos de *T. tridentatum* en un matorral sarcocaulé de Baja California Sur.

Este resultado indica que la relación de puede ser más estrecha en hábitats tan particulares como son los oasis, donde los factores que moldean la estructura de la comunidad de especies son propios de dichos ambientes.

### **8.3 Estacionalidad**

A lo largo de la península, la estacionalidad de abejas y avispa estuvo marcadamente influenciada por la radiación solar, la humedad relativa y la precipitación. De hecho, la estacionalidad de los insectos tiende a incrementarse con la latitud, de tal modo que el período de actividad es más corto entre más se alejen del Ecuador. Asimismo, el período activo de los insectos obedece a condiciones climáticas óptimas presentes en primavera y verano (Wolda, 1988). Esto podría explicar por qué en la localidad más al norte (i.e. San Fernando, 30°N), el período de actividad de los himenópteros fue el más corto (mayo-agosto). Este oasis está ubicado en el límite de la provincia biogeográfica de Baja California con la provincia de California. Esta última presenta un patrón de lluvias invernales y temperaturas bajas típicas de climas mediterráneos (Morrone, 2005).

Gran parte de la estacionalidad encontrada en este trabajo fue explicada por los patrones de radiación solar a lo largo de la península. De hecho, se ha observado que el desempeño de los insectos es más efectivo a mayores niveles de radiación solar (Herrera, 1995, 1997). Sin embargo, otros factores climáticos como la precipitación y temperatura deben estar jugando un papel importante en la abundancia estacional de los himenópteros.

A escala regional, la heterogeneidad climática y geográfica de la península podría tener implicaciones preestablecidas en la estacionalidad de estos insectos (Wolda, 1988). No obstante, fenómenos climáticos que alteran, ya sea prolongando las lluvias (El Niño) o la sequía (La Niña) podrían repercutir sobre organismos que son altamente estacionales (Caso *et al.*, 2007). En este sentido, los oasis deben estar

actuando como refugios mésicos para numerosas especies a modo de tolerar eventos climáticos extremos (Holmgren *et al.*, 2006).

Cabe mencionar que la temperatura promedio anual de los años 2015, 2016 y 2017, ha sido la más cálida a nivel mundial desde el período 1981-2010 utilizado como referencia en este trabajo. En este período, el incremento ha sido de 0.46°C respecto al promedio anual de 14.3°C de temperatura global. No obstante, estos tres años se reconocen por exceder 1.1°C el promedio de la temperatura global desde la era pre-industrial (i.e. 1880-1900) (DIVER, 2017; WMO, 2018). Es muy probable que este tipo de alteraciones en las temperaturas traiga consigo implicaciones a mayor escala sobre, por lo que otros patrones y procesos ecológicos se podrían ver afectados en la península de Baja California.

#### **8.4 Fenómenos particulares de anidación**

A pesar de que la anidación obedece a un patrón más bien estacional en todos los casos, la abundancia de nidos tuvo ciertas particularidades dentro de cada sitio y grupo taxonómico. En este sentido, si se considera la varianza de los datos y la selectividad de hábitat mésico y xérico de cada oasis, queda al descubierto que hubo una clara diferencia entre oasis, especialmente en el oasis Santiago. Al observar a una escala más fina, Santiago es un oasis donde la precipitación y temperatura son elevadas durante la mayor parte del año.

Esta localidad se encuentra en una de las regiones que recibe mayor precipitación media anual, la temperatura media anual alcanza valores mayores comparados con otros oasis inmersos en la misma región. De acuerdo con Coria (1997), Santiago supera los valores de temperatura máxima anual (37.4°C) que el oasis Caduaño (36.4°C), ubicado tan solo a 16 km al sur. Esto mismo ocurre si se compara con Todos Santos (36.8°C), un oasis ubicado a la misma latitud, pero del lado del Pacífico. En adición, los resultados de un análisis de balance hidrológico conducido por Díaz y Troyo (1997), demostraron que el oasis Santiago posee un coeficiente de aridez notablemente alto respecto al promedio anual, con picos

máximos de febrero a julio. Esto posiblemente ayude a explicar la nula actividad de anidación en la zona circundante a Santiago, lo cual resulta interesante para futuras investigaciones sobre la ecología térmica y microclimas de abejas y avispas. Herrera (1995; 1997) ya ha reportado algo sobre la actividad de las abejas en relación al clima, pero el tema nunca se ha estudiado en México.

Otra condición muy específica fue la observada para el oasis El Pilar, donde se observó un aumento exponencial y repentino de la especie *Isodontia elegans*. Este incremento se presentó en el mes de octubre, luego de las lluvias durante los meses de agosto y septiembre. Asimismo, esta avispa fue capaz de anidar en zona métrica y xérica. Estos esfécidos, conocidos por utilizar hojas de pastos para elaborar sus nidos, son también selectivos con sus presas, pues alimentan a su progenie con saltamontes y chapulines de las familias Gryllidae y Tettigoniidae (Bohart y Menke, 1976). En este caso se encontró que *Insara elegans* fue la única presa seleccionada para abastecer a su descendencia. En el trabajo de Krombein (1967) se describió la arquitectura interna de los nidos y el contenido de las celdas de tres especies de *Isodontia*, de las cuales, *I. elegans* fue la única especie encontrada en la parte oeste de Estados Unidos (Portal, AZ). A diferencia de este trabajo, el autor encontró que las presas de esta especie pertenecían a los géneros *Oecanthus*, *Dichopetala* y *Eremopedes*.

Es muy probable que el incremento de la población de *I. elegans* tenga relación a la disponibilidad de las presas en cierta época del año, puesto que la abundancia de los ortópteros aumentó exponencialmente luego del inicio de la época lluviosa, lo cual trajo consigo un incremento la biomasa vegetal. No obstante, esta especie solo ocurrió en El Pilar. Además, solo en esta época fue posible la captura de especímenes adultos de esta especie forrajeando en *Xylothamia diffusa* en otros puntos de la zona desértica de la misma localidad.

Por otro lado, la razón del solapamiento de nidos entre especies es aún desconocida. Al igual que en este trabajo, Krombein (1967) encontró nidos de *M.*

*prosopidis* y *M. gentilis* sobrelapados con nidos de *T. tridentatum* dentro de las trampas. A pesar de que el autor no sugiere que sea una competencia por el recurso (nido), es posible que algunas especies esten compitiendo, sobre todo cuando las cavidades son escasas.

Otra condición poco común fue ataque de orugas del género *Spodoptera* (Noctuidae) hacia nidos de *M. gentilis* en el oasis La Purísima. Krombein (1967) reporta algo semejante, pero con orugas de las especies *Melipotis jacunda* Hübner (Noctuidae) y *Canarsia ulmiarrosorella* Clemens (Pyrilidae). De esta última se menciona en una ocasión devorando el polen almacenado dentro del nido por *Osmia ribifloris* Cockerell en Portal, AZ. Este mismo ataque se observó hacia un nido de *Megachile mendica* Cresson en Florida.

### **8.5 Efecto del hábitat**

En primera instancia, se encontró que el ensamble de las comunidades está significativamente moldeado por el tipo de hábitat, de tal modo que los desiertos albergaron comunidades con estructura menos compleja que los los oasis. Este hecho se podría atribuir a que, dada la presencia de agua dulce, los oasis concentran una mayor cantidad de recursos en comparación con la zona xérica circundante (Arriaga y Rodríguez-Estrella, 1997) y que al tener una mayor producción primaria le permite soportar ensambles de especies más complejos que ocupan una mayor cantidad de nichos (Whittaker, 1975).

El tamaño del oasis mostró una relación negativa con la riqueza de abejas. Dicha correlación podría estar explicada porque los oasis con mayor área (i.e. La Purísima y Santiago) también fueron los que presentaron mayor disturbio humano. En ambientes modificados por el hombre se ha comprobado que el área y la configuración del hábitat son factores que moldean la estructura de las comunidades de abejas, avispa y sus enemigos naturales (Krauss *et al.*, 2009;

Steckel *et al.*, 2014). Dada la perturbación en los oasis de Baja California, resulta complicado probar la Teoría de Biogeografía de Islas entre oasis (MacArthur y Wilson, 1967). En este contexto, el grado de aislamiento puede tener una influencia crucial en la composición faunística de los oasis, ya que la conectividad de los parches es esencial para permitir procesos de recolonización en fragmentos con alto grado de aislamiento (Kindlmann y Burel, 2008). Cabe agregar que la recolonización también está determinada por la capacidad de dispersión de las especies (Merriam, 1984). No obstante, consideramos que dicha teoría podría probarse a futuro mediante el estudio de otros oasis grandes con menor grado de perturbación humana, así como utilizando otras métricas que permitan determinar la conectividad e inclusive el nivel de fragmentación dentro de los oasis y la respuesta de las abejas y avispas ante estos factores.

Existen numerosos factores del hábitat de los cuales dependen los himenópteros que anidan en cavidades. Entre los principales se incluyen la disponibilidad de cavidades pre-existentes y el alimento (presas y flores) (Gathmann y Tscharrntke, 2002; Loyola y Martins, 2011; Zurbuchen *et al.*, 2010). Esto podría dar soporte a la contrastante diferencia entre la fauna de los oasis y desiertos que se encontró en este trabajo. Además, la respuesta diferencial entre abejas y avispas a estos hábitats se podría atribuir a patrones espacio-temporales, preferencias de microhábitat, alimento e historias de vida a nivel de especie (Gonçalves *et al.*, 2014; Tylianakis *et al.*, 2005). Aunque sería posible que la configuración de angiospermas a nivel local pueda tener implicaciones sobre el ensamble de abejas y avispas en los oasis y desiertos de la PBC (Chang-Qiu y Shuang-Quan, 2013), no es posible justificar esta idea a partir de las especies que ocuparon los nidos artificiales, ya que como se pudo observar, las especies de abejas que ocuparon los nidos son básicamente generalistas, lo cual no refuerza una postulación de ocurrencia a partir de una especie o familia de planta en particular. Además, aun se conoce poco sobre qué tanto podría afectar a las avispas la composición de angiospermas en ambientes áridos. No obstante, esto no debe confundirse con

que un mayor número de angiospermas atrae una mayor variedad de visitantes florales (Nordström *et al.*, 2017).

La dependencia tan marcada al cuerpo de agua se puede decir que es usual entre las avispas loderas, ya que estos insectos requieren una fuente de lodo para la construcción de sus nidos (Morato y Martins, 2006). De manera similar, los nidos de avispas *Auplopus*, *Podium* y *Trypoxylon* se encontraron en un radio de 100 m del borde del cuerpo de agua perenne dentro de los oasis. Sin embargo, otras avispas que utilizan lodo tales como *Euodynerus*, *Monobia*, *Leptochilus*, *Parancistrocerus* y *Trypoxylon tridentatum*, no estuvieron confinadas a los oasis. Estas especies tienen historias de vida, estrategias de anidación y caza distintos que les permiten sobrevivir en ambientes áridos (Krombein, 1967). Además de lo anterior, consideramos que los cuerpos de agua efímeros podrían jugar un papel importante como fuentes de lodo temporales en el desierto (Whitford, 2002).

En contraste, la presencia de agua no parece tener un efecto en la abundancia o riqueza de abejas dentro de los oasis. Esto podría deberse a que las abejas no dependen del lodo como material para construir sus nidos. A pesar de esto, las especies de la familia Megachile mostraron distintas preferencias. Mientras que *Megachile occidentalis* (una abeja que utiliza resinas para forrar sus nidos) se encontró más abundante en el desierto, las especies cortadoras de hojas como *M. gentilis* y *M. inscita* fueron comunes en los oasis. Es muy probable que la ocurrencia de estas especies dependa de la presencia de sustratos para sus nidos (e.g. resina, hojas) o de las fuentes preferenciales de polen y néctar (Armbrust, 2004).

El tipo de hábitat también tuvo influencia en la frecuencia de parasitismo y depredación de los nidos, de manera que hubo más ataques en los oasis. Se ha encontrado una relación positiva entre el número de ataques por enemigos naturales y la diversidad de abejas y avispas de cavidades (Araujo *et al.*, 2017; Steffan-Dewenter y Schiele, 2008). De este modo, la alta abundancia y riqueza encontrada en los oasis ayuda a explicar este resultado.

A pesar de que los ambientes antropizados pueden albergar un número importante de abejas y avispas solitarias (Collado *et al.*, 2019), se encuentra bien documentado que la pérdida de hábitat y fragmentación pueden afectar la riqueza y abundancia de éstos himenópteros (Cane *et al.*, 2006; Carrié *et al.*, 2017; Ferreira *et al.*, 2015; Holzschuh *et al.*, 2010). De hecho, numerosas interacciones mutualistas se pueden perder debido al disturbio humano (Staab *et al.*, 2018), entre ellas, la más vulnerable es la interacción parásito-hospedero y depredador-presa en los himenópteros (Schüepp *et al.*, 2012). Dicho de otra manera, los hábitats conservados y por ende más complejos poseen mayor frecuencia de ataques de enemigos naturales (Flores *et al.*, 2018; Schüepp *et al.*, 2011). De manera similar, encontramos que los oasis con mayor disturbio humano presentaron menor diversidad de enemigos naturales. Asimismo, mediante el análisis de patrones de diversidad se encontró que los ambientes más conservados, es decir, con bajo nivel de disturbio antropogénico, albergan ensamblajes de comunidades más equitativas, y de manera opuesta, los sitios con perturbación alta sostienen comunidades pobres. Esto se apega a lo referido por Whittaker (1965), sin embargo, la respuesta al disturbio humano puede variar con otros factores como la estructura de la comunidad y la resiliencia del hábitat (Srivastava y Bell, 2009).

Por otro lado, el tamaño corporal de los himenópteros tiene una estrecha relación con el rango de distancias que pueden recorrer para nutrirse o buscar alimento para la descendencia. Se ha demostrado que, a mayor tamaño corporal en las abejas, mayor distancia para el forrajeo (Gathmann y Tscharrntke, 2002; Greenleaf *et al.*, 2007). Sucede que las abejas de mayor tamaño poseen más músculos en el tórax y, por tanto, mayor rango de vuelo para obtener recursos de diversas fuentes. Asimismo, tanto himenópteros sociales (e.g. *Apis*, *Bombus*), como aquellos de tamaños corporales muy grandes (algunas especies de *Xylocopa*, *Centris*, *Exaerete*), tienen capacidades muy superiores de desplazamiento en

comparación con la mayoría de las abejas solitarias. Esto podría ayudar explicar por qué algunas especies de abejas y avispas de mayor tamaño ocuparon nidos más distantes de los oasis, e inclusive futuros trabajos sobre modelos de desplazamiento de los himenópteros en condiciones desérticas ayudarían a comprender las limitantes fisiológicas de los polinizadores y depredadores en ambientes críticos.

## 8.6 Efectos a mayor escala

Es muy probable que exista una intensa influencia climática en la diversidad y distribución de las especies estudiadas en la península de Baja California, ya que esto ocurre en la mayoría de las penínsulas con orientación Norte-Sur (Taylor y Regal, 1978). Esto podría explicar por qué la composición de las especies fue muy distinta entre la localidad más sureña con condiciones cálidas y húmedas (i.e. Santiago, 23°N) y más norteña con clima seco y frío (i.e. San Fernando, 30°N). La influencia de la región Neártica y Neotropical a lo largo de la península podría explicar los patrones de distribución de especies con límites fisiológicos y de recursos muy delimitados (Morrone, 2005). Por ejemplo, esto ayuda a entender la ocurrencia de *Megachile inscita* o *Euglossa viridissima* en la región Neotropical (Falcón-Brindis *et al.*, 2018a) o la presencia de especies Neárticas como *Dianthidium parvum* o *Ashmeadiella curriei* en los oasis más norteños.

Debido a su complejidad, el efecto del gradiente latitudinal sobre la diversidad tiene una gran cantidad de explicaciones, especialmente porque dicho efecto varía respecto al grupo taxonómico y posición geográfica (Gaucherel *et al.*, 2018). En nuestros resultados, la falta de un patrón latitudinal sobre los insectos de cavidades pre-existentes podría obedecer al solapamiento de factores combinados tales como el efecto península. Ambos efectos (latitud y península) se han probado en otros grupos de invertebrados que ocurren en la península de Baja California (Due y Polis, 1986; Brown, 1987; Johnson y Ward, 2002). Sin embargo, cada taxón ha mostrado patrones de diversidad únicos a lo largo de la

península. Es comprensible pensar que una combinación de efecto latitudinal, península y factores bióticos deben estar actuando en la distribución y diversidad de las especies en la península, lo cual ocurre en la mayoría de las penínsulas y no permite establecer un patrón único entre las especies (Battisti, 2014). Además, se ha visto que los patrones de distribución y riqueza de algunas especies en la península están influenciados por eventos paleoclimáticos históricos (Álvarez-Castañeda y Murphy, 2014; González-Rubio *et al.*, 2016; González-Trujillo *et al.*, 2016; Graham *et al.*, 2014).

Por otro lado, el hecho de que los oasis poseen una baja similitud de artrópodos terrestres (Jiménez *et al.*, 1997; Jiménez y Palacios-Cardiel, 2010), podría enmascarar patrones de distribución y riqueza de las especies. En este trabajo se encontró algo semejante, de manera que existió una baja similitud generalizada entre oasis (min = 4.0%, max = 50% de especies compartidas). Esto puede explicarse por el alto grado de aislamiento que históricamente se ha dado entre los oasis como resultado de procesos climáticos y geomorfológicos a mayor escala (e.g. glaciaciones, oscilaciones vicariantes y desertificación) (Grismer, 2000). En este sentido entonces, los oasis y su biodiversidad en el presente deberían ser vistos como el producto de factores naturales (bióticos y abióticos) y antropogénicos.

### **8.7 Riqueza de géneros de abejas y avispas en la península**

De acuerdo con los registros de publicaciones y colecciones, se tienen reportadas 1,862 especies de abejas en México, de las cuales el 62% se concentran en las familias Apidae y Andrenidae. Al comparar con las 3,580 especies de abejas que ocurren en Estados Unidos, se ha sugerido que la apifauna mexicana podría ser mucho mayor (Ayala *et al.*, 1993; Schuh *et al.*, 2009).

En el compendio de las abejas de México señalan que en la península de Baja California ocurren 70 géneros de abejas, los cuales agrupan a 437 especies

(Ayala *et al.*, 1996). No obstante, durante las recolectas de este trabajo se capturaron otros géneros como *Hypochrotaenia*, *Leiopodus*, *Euglossa* que no se conocían para esta región de México (Falcón-Brindis *et al.*, 2018a). Por el momento, el conocimiento de abejas de la península está muy sesgado hacia la parte norte del Estado de Baja California, pues aquí se concentra el 80% de las especies reportadas para la península, lo cual se explica por las numerosas expediciones de entomólogos norteamericanos. No obstante, en el Estado de Baja California Sur existe un mayor porcentaje de endemismo de abejas (23.8%) en comparación con el Estado de Baja California (10.4%).

Por otro lado, las avispas han sido poco estudiadas en la península, por lo que la información que se tiene está incompleta y fragmentada. Esto sin duda resalta la enorme necesidad de especialistas en esta área de la Entomología. Gran parte de los estudios de avispas que contemplan especies de Baja California son de California, E.U., y por lo tanto están enfocados en dicha fauna (Bohart y Grisell, 1975; Bohart y Horning, 1971; Bohart y Menke, 1976; Hurd, 1952). En este trabajo, registramos al género *Poecilopompilus* (Pompilidae), el cual, incluye avispas cazadoras de arañas que no había sido registrado para México.

Aunque no es el objetivo principal del trabajo, es importante mencionar que la riqueza de especies de abejas y avispas en la península es posiblemente mucho mayor al que se piensa, especialmente si considera la convergencia de especies con afinidad Neártica y Neotropical que ocurren en esta zona (Ayala *et al.*, 1996; Bohart y Menke, 1976). En este sentido, es importante señalar que hay una demanda importante de generar conocimiento que brinde bases sobre la taxonomía e historia natural de los himenópteros de la península de Baja California, es decir, a través de una colección entomológica en la península.

Actualmente existen 743 colecciones científicas en 237 instituciones de México, de las cuales, 40 son entomológicas, pero no existe ninguna registrada en la

península de Baja California (CONABIO, 2016). Esto es una desventaja si se intentan explicar patrones o fenómenos ecológicos, o bien, querer aplicar el conocimiento para fortalecer otras áreas como la conservación y la agricultura, pues se vuelve sumamente difícil sin una colección entomológica de referencia. En este sentido, en 1983 el CIBNOR creó la Colección Aracnológica CARCIB, misma que se encuentra registrada a nivel Federal (CONABIO, 2016), lo cual podría ser una ventaja para incorporar la creciente e importante colección de los himenópteros colectados de 2015 a 2019. En este trabajo se recolectaron 3,609 especímenes del Orden Hymenoptera, que contiene registros de zonas donde nunca se había recolectado esta fauna en la península. De este modo, el progresivo acervo entomológico de himenópteros de la península de Baja California podría aportar conocimiento científico relevante en una región de México poco estudiada. Sobre todo, debido a que gran parte del material depositado en otras colecciones no está disponible al público o no está debidamente curado, además de que pueden transcurrir varios años para que algún especialista haga la revisión adecuada (Pérez-Hernández, 2013).

### **8.8 Implicaciones y recomendaciones para la conservación**

Como se pudo observar en la sección anterior, el endemismo de abejas silvestres en la península de Baja California es notable (13.9%), especialmente en el Estado de Baja California Sur, donde casi una cuarta parte de las especies de abejas son endémicas. Esto sin duda tiene implicaciones para la conservación de sitios que albergan especies de abejas únicas en el mundo. Aunque las avispas de la PBC no han sido bien estudiadas, se podría pensar en un patrón similar de endemismos. Es por ello que la primera recomendación de este trabajo hace hincapié en conocer la riqueza de abejas y avispas de la PBC y actualizar el estado del conocimiento. Asimismo, identificar los patrones de diversidad y zonas endemismos es vital para la conservación, especialmente en las ANP's de la península.

Por otro lado, se ha observado que tanto las áreas naturales como fragmentos conservados mantienen una mayor diversidad de abejas solitarias (Collado *et al.*, 2019), cuyos servicios de polinización favorecen significativamente la producción agrícola (Winfrey *et al.*, 2018). Aunque se conoce poco sobre el estatus de estos insectos en hábitats aislados y críticos para la conservación (Ghazoul, 2015), se ha demostrado que los hábitats méxicos semi-aislados son *hotspots* importantes para mantener la diversidad de abejas y avispas en medio de condiciones semiáridas (Flores *et al.*, 2018). De manera semejante, en este trabajo presentamos evidencia contundente que soporta la importancia de los oasis para mantener una riqueza sobresaliente de especies, y más aún, la vulnerabilidad de estos hábitats ante la perturbación humana.

Como se demostró en este estudio, los oasis son hábitats esenciales para muchas especies de abejas y avispas de la PBC. Sin embargo, se sabe que el desierto Sonorense alberga una alta riqueza de especies de abejas (Minckley, 2014), muchas de ellas especialistas por los recursos florales (e.g. géneros de abejas *Colletes*, *Ancylandrena*, *Megandrena*, *Calliopsis*, *Perdita*, *Hesperapis*, *Trachusa*, *Hoplitis*, *Habropoda*) (Minckley *et al.*, 2000). Por lo tanto, los desiertos de la PBC también deben considerarse como áreas importantes para la diversidad de abejas y avispas que dependen de flores exclusivas del desierto (e.g. Cactaceae y Fouquieriaceae), así como de las floraciones masivas de plantas anuales de la familia Asteraceae. Cabe mencionar que *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), un arbusto nativo de los desiertos del Noroeste de México y Suroeste de los Estados Unidos (Laport *et al.*, 2012), se ha mencionado como clave para mantener entre 25 y 30 especies de abejas adaptadas a las condiciones xéricas de dichas regiones (Minckley *et al.*, 2000). A pesar de que esta planta se encuentra ampliamente distribuida en los desiertos de la PBC, se conoce muy poco sobre las especies de abejas y avispas que dependen de dicha planta.

Además del valor intrínseco e intangible de la diversidad (CBD, 2007), los esfuerzos de conservación en la actualidad intentan estrechar la brecha con la producción alimentaria y el bienestar humano a través de servicios los ambientales de la diversidad. Por ejemplo, Landaverde-González *et al.* (2017) señalan que la diversidad de especies de abejas del género *Lasioglossum* incrementa significativamente la producción de chile a lo largo de 37 sitios de cultivo ubicados en la península de Yucatán. Por su parte, Winfree *et al.* (2018) mencionan que la polinización del 75% de las flores de arándano, mora y sandía cultivadas al Este de Estados Unidos se mantiene gracias a las visitas de entre 20 y 80 especies de abejas solitarias, las cuales se concentran en hábitats y fragmentos conservados. Asimismo, mencionan que el 25% de la producción de estos frutos se mantiene con entre 4 y 19 especies de abejas. Tal es la importancia de las abejas silvestres en la agricultura, que en la actualidad especies que ocupan cavidades preexistentes tales como *Osmia cornifrons* Radoszkowski, *O. cornuta* Latreille, *O. lignaria* Say, *Megachile rotundata* Fabricius (Megachilidae), varias especies de *Bombus* y la especie comunal *Nomia melanderi* (Halictidae), están siendo criadas y utilizadas para la polinización agrícola dada su elevada eficiencia en el transporte de polen y alta constancia floral (Cane, 1997). No obstante, existe evidencia de más de una docena de especies de abejas silvestres con una destacada eficiencia en la polinización sobre otros cultivos agrícolas (Kremen *et al.*, 2002a; 2002b).

En nuestro trabajo, especies de abejas del género *Exomalopsis*, *Lasioglossum* y *Megachile* fueron recurrentes visitantes de flores en varios cultivos en la península. De este modo, conocer la diversidad de polinizadores es indispensable en zonas como el Valle de Santo Domingo, Los Planes, Todos Santos y Santiago, en Baja California Sur, el estado donde se concentra la producción agrícola en la península (SIAP, 2018). Además, como se pudo ver en este trabajo, en gran parte de los oasis se practica la agricultura, por lo que también son sitios relevantes que requieren de estos servicios.

Por su parte, las avispas brindan el servicio de control de poblaciones de otros insectos y arácnidos aun poco entendido (Bohart y Menke, 1976). Por ejemplo, en bosques de Nueva Zelanda, se ha cuantificado que dos especies de avispas sociales del género *Vespula* pueden remover una biomasa de presas (insectos y arácnidos) de entre 10 y 12 kg ha<sup>-1</sup> por año (Harris y Oliver, 1993), mientras que las obreras de la avispa social *Polistes chinensis antennalis* Pérez pueden recolectar una biomasa de presas de hasta 1 kg ha<sup>-1</sup> por año (Clapperton, 1999). En zonas de cultivo en Colombia, se observó que las avispas de la especie *Polybia emaciata* Lucas pueden capturar hasta 28,470 individuos presa por nido por año (López *et al.*, 2013). Además de que esta información es prácticamente nula en México, queda claro que las avispas juegan un papel importante en los ecosistemas naturales y agrícolas. Aunque actualmente existen especies de avispas parasitoides que son utilizadas en el Manejo Integrado de Plagas como agentes de control biológico para la protección de cultivos (Naranjo *et al.*, 2014), la mayoría de especies este grupo hiperdiverso son aún desconocidas para la ciencia (Smith *et al.*, 2008).

El listado de géneros de avispas y su principal alimento mencionado en este trabajo, brinda un panorama general del nicho que estos insectos están ocupando. De este modo, géneros como *Brachygastra*, *Polistes*, *Isodontia* y varias especies de Eumeninae deben tener implicaciones directas en la agricultura y en los ecosistemas áridos de la PBC, no obstante, este conocimiento es aun limitado.

Una recomendación sería iniciar proyectos integrales que ayuden a determinar el impacto directo de la diversidad de abejas y avispas sobre la productividad agrícola a diferentes escalas en la península y cómo las áreas conservadas pueden ofrecer estos servicios ambientales.

En este trabajo quedó expuesto que el nivel de disturbio humano es un factor que empobrece la estructura de la comunidad y disminuye la diversidad de estos insectos. Lo anterior, aunado al análisis de especies indicadoras (IndVal), muestran una relación congruente respecto al nivel de perturbación en los oasis y

las especies que albergan. Aunque se ha considerado a las abejas de cavidades pre-existentes como un grupo indicador de la conservación (Meléndez *et al.*, 2014), existen otros trabajos que sugieren considerar a todo el *pool* de especies (abejas, avispas y enemigos naturales) que utilizan los nidos trampa como bioindicadores para obtener resultados más robustos (Tylianakis *et al.*, 2004). En este sentido, utilizar una aproximación multitaxonómica ha sido propuesta como una herramienta más eficiente que permite evaluar apropiadamente la salud ecosistémica (Tejeda-Cruz *et al.*, 2008; Tschardtke *et al.*, 1998). Dada la naturaleza exclusiva de la fauna en los oasis, es muy probable que nuestros resultados sean una aproximación particular de los sitios estudiados. No obstante, el uso de nidos artificiales como herramienta para evaluar el nivel de conservación de los oasis resultó ser muy eficiente, ya que ayudó a entender el efecto del disturbio humano en las comunidades de estos insectos. Asimismo, los resultados fueron congruentes respecto a lo planteado desde la metodología de categorización de disturbio humano.

Por otro lado, el cambio de uso de suelo está entre los factores más importantes que conducen a la pérdida de hábitat y, por ende, a la reducción de la diversidad de abejas y avispas (Holzschuh *et al.*, 2010). La disminución de la riqueza de plantas y sitios para la anidación son algunas de las consecuencias negativas del cambio de uso de suelo que inciden sobre estos himenópteros (Schüepp *et al.*, 2011). En este sentido, encontramos que el disturbio antropogénico altera y empobrece la estructura de las comunidades, reduce la diversidad total y las interacciones de las abejas y avispas con sus enemigos naturales. Asimismo, es posible que las plantas exóticas presentes en los oasis alteren la comunidad de abejas y avispas y, por tanto, los ensamblajes naturales de dichos sitios (Stout y Morales, 2009; Vanbergen *et al.*, 2018). Aunque dichos ensamblajes pueden variar entre plantas y su capacidad de dispersión, estos himenópteros están entre los principales grupos que dependen de los recursos florales (Vilà y Weiner, 2004). En los oasis de la península de Baja California, las angiospermas exóticas invasoras

se han documentado por ser un problema serio que amenaza a vertebrados e invertebrados terrestres (Rodríguez-Estrella *et al.*, 2010). Aunque es aceptable pensar que los himenópteros podrían verse en riesgo por la presencia de especies exóticas en los oasis, el cultivo de angiospermas exóticas no parece haber tenido efecto en el Sauzal, un oasis con poca perturbación, pero con el mayor número de cultivos exóticos. Esto podría parcialmente atribuirse a que algunas plantas invasoras pueden ser un buen recurso para la al manejo semi-orgánico de los cultivos y la nula aplicación de plaguicidas y herbicidas. No obstante, aún no hay evidencia suficiente sobre los polinizadores en esquemas agro-ambientales (Wood *et al.*, 2015).

Con lo anterior queda expuesta la urgente necesidad de realizar investigaciones de los efectos ocasionados por la fragmentación y pérdida de hábitat sobre las comunidades de abejas y avispas dependientes de los oasis, así como de implementar acciones para mitigar estos impactos y ayudar a mantener la diversidad de estos insectos y con ello la salud de estos hábitats. Como se vio en este trabajo, todos los oasis de la PBC experimentan algún tipo de presión antropogénica, por ello, es pertinente señalar recomendaciones que ayuden a conservar los servicios ecosistémicos (i.e. beneficios hacia los humanos obtenidos directa o indirectamente de los ecosistemas) brindados por esta fauna. Debido a que cada oasis posee comunidades biológicas exclusivas, es necesario evaluar las condiciones locales para poder implementar programas de conservación efectivos, sin dejar de lado el contexto social que predomina en cada sitio. De este modo, los oasis de la PBC deberían ser considerados como sitios que producen recursos para el bienestar humano en medio de condiciones áridas y cuyas políticas de conservación deben asegurar la sustentabilidad. Resultados como los obtenidos en esta investigación se vuelven parte importante para iniciar con la toma de decisiones. Especialmente cuando los retos para la conservación implican por lo menos la evaluación, proyección y manejo de los ecosistemas (Carpenter *et al.* 2009).

De acuerdo al Millennium Ecosystem Assessment (2003), los servicios de polinización (e.g. abejas) y control de plagas (e.g. avispas) están incluidos dentro de la categoría de servicios de regulación y servicios de producción en los ecosistemas. Sin embargo, las abejas y avispas también influyen indirectamente sobre servicios culturales, por lo que promover la conservación de estos insectos en los oasis tiene implicaciones muy relevantes en cuestión de servicios ambientales. Así, la planeación ambiental en los oasis debería incluir medidas que frenen la fragmentación y pérdida de hábitat, pero sobre todo que ofrezcan los recursos necesarios para mantener a esta fauna.

Las siguientes recomendaciones derivan del conocimiento científico producido en este trabajo y están pensadas en el contexto socio-ecológico de los oasis estudiados, de manera que se involucre a los habitantes y autoridades locales y se aprovechen las condiciones méxicas de los oasis. Cabe aclarar que estas estrategias se basan en medidas y recomendaciones derivadas de los esfuerzos globales para frenar la pérdida de diversidad de polinizadores (FAO, 2014; IPBES, 2016):

1. Implementar un programa de plantación de angiospermas nativas que sean atractivas para las abejas, avispas, mariposas, moscas, escarabajos y colibríes de la península. Tras realizar una valoración de cuáles especies de angiospermas son adecuadas para cada oasis y sus microhábitats, se podría implementar un programa de plantación de especies como *Tecoma stans*, *Baccharis salicifolia*, *Condea* spp., *Parkinsonia* spp., entre otras, que dentro de los oasis se distinguen por atraer a una gran cantidad de polinizadores. Dependiendo del tamaño del oasis y la disponibilidad de agua, se podría proponer una densidad de entre 200 y 500 plantas por oasis. Esto se podría llevar a cabo en sitios abiertos como parques, corredores, cañadas y zonas húmedas dentro de los oasis, con el fin de

asegurar la supervivencia de las plantas y aprovechar espacios públicos para ofrecer alimento (polen y néctar) a los polinizadores.

2. Disponibilidad de plantas anuales. La disponibilidad de flores de plantas anuales como *Antigonon leptopus*, *Bahiopsis* spp., *Bebbia* spp., *Salvia* spp., *Sphaeralcea* spp. y muchas otras Asteraceae y Malvaceae, podría ser vital para muchas especies que requieren néctar para cumplir sus funciones, por lo que cuidar de no menospreciar y ni remover éstas y otras plantas anuales que crecen en zonas húmedas y desérticas debería de considerarse en las medidas de conservación. Esto aplica también para la zona desértica, donde se pueden observar parches densos de angiospermas anuales (e.g. *Pectis* spp., *Perityle* spp.) a inicios y finales de año. Conservar este grupo de plantas es posible si se evita la alteración de las áreas abiertas donde se desarrollan, así como mediante la recuperación de áreas que fueron severamente dañadas o perturbadas.

3. Jardines para polinizadores. La implementación de jardines amigables para los polinizadores es una de las medidas más populares en todo el mundo. En este caso, se puede comenzar con la plantación de especies de traspatio que atraigan a diferentes insectos e inclusive colocar recipientes con agua podría ser de gran ayuda. Para establecer cualquier jardín de este tipo, es recomendable que se ofrezcan al menos cinco especies plantas que aseguren las visitas de los polinizadores. Plantas que podrían fungir como ornamentales en los jardines son *Encelia* spp., *Mammillaria* spp., *Portulaca* spp., *Bahiopsis* spp., *Kallstroemia* spp., *Mentzelia* spp., *Sida* spp., *Caesalpinia* spp., e incluso arbustos como *Tecoma stans*, *Senna* spp., *Melochia* spp. y *Larrea tridentata*.

En oasis como La Purísima, donde se practica el senderismo turístico, colocar jardines de angiospermas nativas podría ser un estímulo para los turistas que aprecian la naturaleza. Se podrían proponer pequeños parches de plantas anuales o perennes de 2 o 3 m<sup>2</sup> en lugares estratégicos junto al sendero. Es decir, pensar en agregar valor a las visitas y explicar a los turistas lo importante de la simbiosis planta-polinizador en ecosistemas áridos.

4. Plantas exóticas de ornato. En muchos oasis de la península se observaron angiospermas exóticas con uso ornamental en lugares públicos y privados, mismas que interactúan con muy pocas o ninguna especie de visitante floral, es decir, sus flores no son funcionales en el sistema. De este modo, las flores de *Bougainvillea spectabilis* Willd, *Plumeria* spp. y *Catharanthus roseus* (L.) G. Don, no son atractivas para prácticamente ningún insecto. Por su parte, se debería de evitar saturar espacios públicos con árboles de *Azadirachta indica* A. Juss, pues esta planta originaria de la India atrae muy pocas especies de avispas, moscas y abejas. En este sentido, se recomienda evitar la monopolización de este tipo de plantas y utilizar a las angiospermas nativas ya mencionadas para ofrecer polen y néctar a los visitantes florales. Al parecer esta planta es apreciada por su sombra y resistencia a las condiciones desérticas, más que por su uso medicinal. En todo caso, se podrían modificar estos corredores e intercambiarlos con *Parkinsonia* spp. o *Prosopis* spp.

5. Oferta de sitios para anidar. Una medida muy utilizada en otros países es la oferta de nidos artificiales para beneficiar al grupo de abejas y avispas que ocupan cavidades. Esto podría implementarse en los oasis para brindar sitios de anidación temporal a estos insectos, tal y como se demostró en este trabajo. Para ello, se podría invitar a los habitantes de cada localidad a instalar nidos artificiales en sus patios y jardines. En este caso, proveer a cada vivienda con 3 a 5 unidades con alrededor de 40 nidos por cada unidad. Esto podría ser más en oasis donde solo habitan una o dos familias, procurando que al menos se ofrezcan entre 500 y 1000 nidos por oasis. Los nidos podrían consistir en tallos huecos de carrizo de 15 a 20 cm de largo y diámetro variable, colocadas en tubos de PVC protegidos de los rayos del sol y de la lluvia. Debido a la proliferación de parásitos dentro de los nidos, los tallos de carrizo se podrían reemplazar cada año al inicio del período de actividad de los insectos.

Cabe destacar que las palmas *Brahea brandegeei* (Purpus) H. E. Moore y *Washingtonia robusta* Wendl, además de ser visitadas por varias especies de

insectos por su néctar y polen, también ofrece refugio y sitios para anidación a varias especies de avispas como *Polistes* spp., *Trypoxylon* spp., *Sceliphron jamaicense* y también son predilectas por abejas del género *Xylocopa* spp.

6. Acciones en la agricultura. Como ya se ha mencionado anteriormente, mantener flores nativas y atractivas junto a las áreas de cultivo favorece la polinización de los mismos. Por lo que se podrían establecer franjas de plantas angiospermas nativas junto a las áreas de cultivo dentro de los oasis y cuyas floraciones coincidan. De este modo, plantar franjas de al menos 1-2 m de ancho en los linderos de los cultivos podría traer cambios positivos en la producción agrícola. Por ejemplo, una franja donde se alternen *Prosopis*, *Parkinsonia*, *Olneya tesota*, *Tecoma stans*, entre otras, podría ser bastante atractiva para al menos unas 30 especies de abejas. Desde luego, esto dependerá del tamaño del área de cultivo y de otros factores. Asimismo, la disminución del uso de plaguicidas es altamente recomendable, por lo que deberían de implementarse de manera racional y apostar hacia el manejo integrado de plagas (MIP). En oasis como Santiago, donde se cultiva una cantidad importante de mango para exportación, podría iniciar un programa para evaluar y monitorear el impacto de los polinizadores sobre la productividad. Aunque estas plantas se pueden autopolinizar, el rendimiento aumenta cuando son polinizadas por insectos. Esto es un poco más complejo tal vez en grandes áreas de cultivo, pero los oasis parecen ser un modelo apropiado para aplicar medidas como el MIP. Ejemplo de ello es el El Sauzal, un oasis pequeño donde el uso de plaguicidas es prácticamente nulo y la diversidad de abejas y avispas fue superior al resto de los oasis. Además, en este sitio se observó lo que se conoce como agrodiversidad (lo opuesto a los monocultivos), lo cual se ha visto que tiene implicaciones positivas en la diversidad de insectos, pues se ofrecen más recursos que atraen a más especies. En resumen, promover las franjas con recursos florales, la disminución de plaguicidas y el aumento de la agrodiversidad podrían ser acciones en la agricultura que ayuden a la conservación de los polinizadores en los oasis.

Estos programas podrían adoptarse como medidas integrales para la conservación de insectos o bien como bloques que paulatinamente se vayan insertando en la sociedad. Desde luego, acompañados de medidas estatégicas de educación ambiental y capacitación de los habitantes para que se involucren en los proyectos, escuchando siempre las necesidades y propuestas de los pobladores. Asimismo, se deberán monitorear de manera robusta y cuantificable los impactos que tienen estas medidas, y así asegurar que los proyectos se estén moldeando y sean compatibles con las necesidades de cada localidad.

Lo anterior es considerado como parte de los retos que implica realizar conservación. Sin embargo, se espera que la iniciativa de este trabajo pueda contribuir en este sentido a la sociedad, que, en coordinación con las autoridades competentes, instrumentos legislativos y organizaciones, podrían surtir efecto en el mediano y largo plazo.

Más allá de los programas de conservación, la falta de especialistas en la península ha sido una gran limitante para el incremento del conocimiento de abejas y avispas de México. Sin embargo, lo más preocupante es que alrededor del 80% de las especies de la península están depositadas en museos y colecciones de Estados Unidos. Esto dificulta mucho obtener información que pudiera ser consultada por personas interesadas en formarse en esta disciplina. Prueba de ello es que después de un largo período de trámites burocráticos, para este trabajo se visitó la colección de abejas y avispas del Agricultural Research Unit, en Utah, Estados Unidos para corroborar algunas especies. Esta situación es razonable considerarla para notar la diferencia en cuanto al avance en investigación con estos países. Sin embargo, la taxonomía de himenópteros en nuestro país no debiera limitarse a las colaboraciones bilaterales, sino también se debería buscar la creación de colecciones entomológicas cuyas bases de datos ofrezcan verdaderos avances en el conocimiento de himenópteros solitarios de México.

## 9. CONCLUSIONES

Dentro de los puntos a destacar en este trabajo, se puede mencionar que, 1) la riqueza de abejas y avispas es distinta dentro y fuera de los oasis, 2) ciertas avispas tienen una dependencia a los oasis para el establecimiento de sus nidos, 3) el efecto de la estacionalidad es muy marcado en cuanto a la anidación en general 4) la anidación de abejas no obedece al tipo de ambiente mésico o xérico, 5) el nivel de perturbación humana afecta negativamente la riqueza de especies, la simplifica la estructura de la comunidad y disminuye las interacciones con los enemigos naturales. Por último, 6) los resultados de capturas con red aérea mostraron patrones de distribución y afinidad biogeográfica marcados en algunos géneros de abejas y avispas.

Los oasis son indispensables para la anidación de avispas que utilizan lodo como sustrato, mientras que las abejas se mostraron como un grupo más generalista en la selección de hábitats para la anidación. Debido a estos resultados se debe tener cuidado a la hora de interpretar las hipótesis, ya que al hablar de abejas y avispas por separado no se cumple con la hipótesis central: “la exclusividad de los oasis para ambos grupos de insectos”. Por otro lado, dependiendo de la escala a la que se desee trabajar, esta medida de exclusividad debería de ajustarse, ya que existen especies que anidaron en ambos tipos de ambientes. En este sentido, futuros trabajos podrían esclarecer más preguntas. Por ejemplo, no sabemos si la zona de alimentación corresponde a la zona de anidación, lo cual estaría ligado con la capacidad de vuelo de cada especie y la disponibilidad de alimento. Con este trabajo no identificó el polen de las plantas que utilizan las abejas. No obstante, esto abre la puerta a otras aproximaciones que podrían surgir con el uso de nidos trampa y el uso de herramientas genéticas e incluso de isótopos estables que permitan rastrear con precisión las fuentes de alimento de los himenópteros. Así pues, esta metodología permitirá a futuras investigaciones dar distintos

enfoques y contextos de importancia para la conservación, agricultura o desarrollo urbano.

Con el material recolectado durante este trabajo (3,609 especímenes), queda expuesta la urgente necesidad de entender los patrones de diversidad de las abejas y avispas de la península. Hasta el momento se desconoce cómo incide el efecto latitudinal o peninsular sobre la riqueza de himenópteros solitarios. Asimismo, con este trabajo por primera vez se recabó información de suma relevancia para los ecosistemas, las plantas hospedadoras que visitaron las abejas y avispas. Esta información ayudaría a comprender las complejas redes mutualistas en la península, lo cual debe tener interacciones únicas dados los endemismos de angiospermas en la misma. Lo anterior, ayudaría a brindar interpretaciones biológicas a otros trabajos y a dilucidar zonas vulnerables para la conservación en esta región.

Con esta metodología se pudo explorar un grupo de himenópteros ecológicamente importante para el equilibrio de los oasis y las zonas desérticas en las que están inmersos. De manera que los oasis estudiados funcionan como islas en medio del desierto para poco más del 50% de las especies de estos insectos. Asimismo, se pudo determinar que en un radio de 350 m respecto al cuerpo de agua ocurre la mayor diversidad de especies. Esto permite seguir enmarcando la exclusividad de estos hábitats y con ello, el papel tan relevante en la conservación de especies.

## 10. LITERATURA CITADA

Aguiar, A. J. C., C. F. Martins. 2002. Abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha na Reserva Biológica Guarybas (Mamanguape, Paraíba, Brazil). *Rev. Bras. Zool.* 1:101-116.

Alexander, B. 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 5:325-383.

Alexander, B. 1990. A preliminary phylogenetic analysis of sphecoid wasps and bees. *Sphecos.* 20:7-16.

Altieri, M.A., C. I. Nicholls, M. Gillespie, B. Waterhouse, S. Wratten, G. Gbèhounou, B. Gemmill-Herren. 2015. Crops, weeds and pollinators: Understanding ecological interaction for better management. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia. 95 p.

Álvarez-Castañeda, T. S., R. W. Murphy. 2014. The endemic insular and peninsular species *Chaetodipus spinatus* (Mammalia, Heteromyidae) breaks patterns for Baja California. *PLoS ONE.* 9:e116146.

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26:32-46.

Andersson, M. 1984. The evolution of eusociality. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 15:165-189.

Araújo, M. S. M. O., Gonzaga. 2007. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon (Trypargylum) albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61:1855-1863.

Araujo, G. J., R. Fagundes, Y. Antonini. 2017. Trap-nesting hymenoptera and their network with parasites in recovered Riparian forests Brazil. *Neotrop Entomol.* 47:26–36.

Armbrust, E. A. 2004. Resource use and nesting behavior of *Megachile prosopidis* and *M. chilopsidis* with notes on *M. discorhina* (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 77:89-98.

Arnett, R. H. 2000. American insects. A handbook of the insects of America north of Mexico. CRC Press. Segunda Edición. New York, NY. 1003 p.

Arriaga, L., R. Rodríguez-Estrella. 1997. Los oasis de la península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California Sur, México. 292 p.

Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa-Organista, R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.

Ashman, T. L., T. M. Knight, J. A. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, S. J. Mazer, R. J. Mitchell, M. T. Morgan, W. G. Wilson. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*. 85:2408-2421.

Ayala, R., Griswold, T., Bullock, S.H. 1993. The native bees of Mexico. 179-227 pp. En: *Biological Diversity of Mexico Origin and Distribution*. Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (Eds), Oxford University Press.

Ayala, R., T. L. Griswold, D. Yenega. 1996. Apoidea (Hymenoptera). En: Llorente-Bousquets, J., A. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. México, D. F. pp 423-464.

Bartomeus, I., J. S. Ascher, D. Wagner, B. N. Danforth, S. Colla, S. Kornbluth, R. Winfree. 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *PNAS*. 108:20645-20649.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr*. 19:134–143.

Baselga, A., D. Orme, S. Villegger, J. De Bortoli y F. Leprieur. 2018. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.0. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>

Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw*. 67:1-48.

Batista, M. M. C., L. Sousa-Souto, R. S. Almeida, A. V. Teodoro. 2013. Contrasting patterns of species richness and composition of solitary wasps and bees (Insecta: Hymenoptera) according to land-use. *Biotropica*. 45:73-79.

Batra, S. W. T. 1978. Aggression, territoriality, mating and nest aggregation of some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 547-559.

Batra, S. W. 1984. Solitary bees. *Sci Am*. 250:120-127.

- Battisti, C. 2014. Peninsular patterns in biological diversity: historical arrangement, methodological approaches and causal processes. *J. Nat. Hist.* 48:2701–2732.
- Bedward, M., D. Eppstein, P. Menzel. 2018. packcircles: Circle Packing. R package version 0.3.3. <https://CRAN.R-project.org/package=packcircles>
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, S. G. Potts, R. Kleukers, C. D. Thomas, J. Sttele, W. E. Kunin. 2006. Parallel declines in pollinators and insect pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science.* 313:351-354.
- Blackledge, T. A., J. A. Coddington, R. G. Gillespie. 2003. Are three-dimensional spider webs defensive adaptations? *Ecol. Lett.* 6:13-18.
- Blackledge, T. A., J. W. Wenzel. 2000. Silk mediated defense by an orb web spider against predatory mud-dauber wasps. *Behaviour.* 138:155-171.
- Bohart, R. M., E. E. Grissell. 1975. California wasps of the subfamily Philanthinae (Hymenoptera: Sphecidae). *Bull Cal Ins Survey.* 19:1-92.
- Bohart, R. M., D. S. Horning. 1971. California Bembecine sand wasps. *Bull Cal Ins Survey.* 13:1-49.
- Bohart, R. M., A. S. Menke. 1976. Sphecid wasps of the world: A generic revision. Univ. Calif. Press. Berkeley. 695p.
- Bonet, F. M., C. H. Vergara. 2016. Abejas silvestres de un cafetal orgánico en Veracruz, México. Primera Ed. UDLAP. Fundación Universidad de las Américas. Puebla, México. 517p.
- Bradley, T. J., A. D. Briscoe, S. G. Brady, H. L. Contreras, B. N. Danforth, R. Dudley, S. M. Reppert. 2009. Episodes in insect evolution. *Integr Comp Biol.* 49:590-606.
- Brady, S. G., S. Sipes, A. Pearson, B. N. Danforth. 2006. Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 273:1643-1649.
- Brändle, M. S. Öhlschläger, R. Brandl. 2002. Range sizes in butterflies: correlation across scales. *Evol Ecol Res.* 4:993-1004.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 50:483-648.

- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zool Scr.* 28:233-249.
- Brothers, D. J., J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *J. Hymenopt. Res.* 2:227-304.
- Brothers, D. J. 2003. The first fossil Ephutini (Hymenoptera: Mutillidae), a new species from Dominican amber. *Acta Zool. Cracov.* 46:101-107.
- Brothers, D. J., A. P. Rasnitsyn. 2003. Diversity of Hymenoptera and other insects in the Late Cretaceous (Turonian) deposits at Orapa, Botswana: a preliminary review. *Afr Entomol.* 1:221-226.
- Brown, J. W. 1987. The peninsular effect in Baja California: an entomological assessment. *J. Biogeogr.* 14:359-365.
- Cane, J. H. 1997. Ground-nesting bees: the neglected pollinator resource for agriculture. *ISHS Acta Hort.* 437:309-324.
- Cane, J. H., R. L. Minckley, L. J. Kervin. 2000. Sampling bees (Hymenoptera: Apiformes) for pollinator community studies: pitfalls of pan-trapping. *J. Kans. Entomol. Soc.* 73:225-231.
- Cane, J. H., R. L. Minckley, L. J. Kervin, T. H. Roulston, N. M. Williams. 2006. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecol Appl.* 16:632-644.
- Cardoso, P., S. Pékar, R. Jocqué, J. A. Coddington. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE.* 6:e21710.
- Carrié, R., E. Andrieu, S. A. Cunningham, P. E. Lentini, M. Loreau, A. Ouin. 2017. Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation. *Ecography.* 40:85–97.
- Caso, M., C. González-Abraham, E. Ezcurra. 2007. Divergent ecological effects of oceanographic anomalies on terrestrial ecosystems of the Mexican Pacific coast. *PNAS.* 104:10530–10535.
- CBD. Convention on Biological Diversity. 2007. An exploration of tools and methodologies for valuation of biodiversity and biodiversity resources and functions. CBD Technical Series No. 28. Montreal, Canada. 71p.
- Chang-Qiu, L., H. Shuang-Quan. 2013. Floral divergence, pollinator partitioning and the spatiotemporal pattern of plant-pollinator interactions in three sympatric *Adenophora* species. *Oecologia.* 173:1411-1423.

Chao, A., C. H. Chiu, L. Jost. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45:297–324.

Clague, D. A., R. G. Gillespie. 2009. *Encyclopedia of Islands*. Berkeley: University of California Press. eBook Academic Collection, EBSCOhost. 1111p.

Clapperton, B. K. 1999. Abundance of wasps and prey consumption of paper wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) in northland, New Zealand. *New Zeal J Ecol.* 23:11-19.

Collado, M. Á., D. Sol, I. Bartomeus. 2019. Bees use anthropogenic habitats despite strong natural habitat preferences. *Divers Distrib.* 1-12.

CONABIO. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2016. Colecciones biológicas científicas de México. Disponible en [www.biodiversidad.gob.mx/especies/colecciones](http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/colecciones) (consultada en octubre de 2019).

CONANP. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2019. Listado de las Áreas Naturales Protegidas de México (LISTANP). Disponible en <http://sig.conanp.gob.mx/website/pagsig/listanp/> (consultada en julio de 2019).

Coordinación General de Desarrollo Sustentable [CGDS]. Gobierno del Estado de Baja California Sur. 2015. *¿Conoces la iniciativa de Ley Ambiental para nuestro Estado presentada por el Gobierno Estatal?* [Folleto]. Secretaría de Promoción y Desarrollo Económico. 3p.

Coria, R. B. 1997. Climatología. En: Arriaga, L. y R. Rodríguez-Estrella. (eds.). *Los oasis de la península de Baja California*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California Sur. México. pp 27-34.

Danforth, B. N., L. Conway, S. Ji. 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Syst Biol.* 52:23-36.

Davis, R. B., S. L. Baldauf, P. J. Mayhew. 2010. The origins of species richness in the Hymenoptera: insights from a family-level supertree. *BMC Evol. Biol.* 10:109.

De Cáceres, M., P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology.* 90:3566–3574.

De Grenade, R., G. P. Nabhan. 2013. Baja California peninsula oases: An agrobiodiversity of isolation and integration. *Appl Geogr.* 41:24-25.

De Souza, M. M., J. Louzada, J. E. Serrão, J. C. Zanuncio. 2010. Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) as indicators of conservation degree of riparian forests in Southeast Brazil. *Sociobiology*. 56:387-396.

Díaz, S., E. Troyo. 1997. Balance hidrológico y análisis de la aridez. En: Arriaga, L. y R. Rodríguez-Estrella. (eds.). *Los oasis de la península de Baja California*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California Sur, México. pp 35-49.

DIVER. 2017. Data Integration Visualization Exploration and Reporting Application. Disponible en <https://www.diver.orr.noaa.gov>. Consultado en enero de 2018.

Dlussky, G. M., D. J. Brothers, A. P. Rasnitsyn. 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. *Insect Syst Evol*. 35:1-13.

Domínguez, K., M. L. Jiménez. 2008. Composition of spider prey captured by the wasp *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* in two habitats in an oasis in Baja California Sur, México. *Can Entomol*. 140:388–392.

Dormann, C. F., B. Gruber, J. Fruend 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news*. 8:8-11.

Dormann, C. F., J. Fruend, N. Bluethgen, B. Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J*. 2:7-24.

Due, D., G. Polis. 1986. Trends in scorpion diversity along the Baja California Peninsula. *Am Nat*. 128:460-468.

Dufrêne, M., P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monograph*. 67:345-366.

Evans, H. E. 1966. The behavior and patterns of solitary wasps. *Ann. Rev. Entomol*. 11:123-154.

Falcón-Brindis, A., R. Ayala, M. L. Jiménez, I. A. Hinojosa-Díaz. 2018a. A missing piece in the puzzle: the presence of *Euglossa viridissima* in the Baja California Peninsula (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*. 726:15-23.

Falcón Brindis, A., R. Rodríguez-Estrella, M. L. Jiménez. 2018b. A fatal nest construction: man-mixed cement used by mud-daubing wasps. *Sociobiology*. 65:524-526.

FAO. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. 2014. Principios y avances sobre polinización como servicio ambiental para la agricultura sostenible en países de Latinoamérica y el Caribe. FAO. Santiago, Chile. 55p.

Fernández, E. I. 1999. Evolución de la eusociabilidad de los insectos. *Ecol Evol.* 26:713-726.

Fernández, F., M. J. Sharkey. 2006. Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C. 894p.

Ferreira, P. A., D. Boscolo, L. G. Carvalheiro, J. C. Biesmeijer, P. L. Rocha y B. F. Viana. 2015. Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landsc. Ecol.* 30:2067-2078.

Flores, L. M. A., L. R. S. Zanette, F. S. Araujo. 2018. Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees and wasps in a semiarid Neotropical conservation area. *Biodivers Conserv.* 27:311–328.

Frontier, S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23:253–312.

Fye, R. E. 1965a. The Biology of the Vespidae, Pompilidae, and Sphecidae (Hymenoptera) from trap nests in Northwestern Ontario. *Can Entomol.* 97:716-744.

Fye, R. E. 1965b. Biology of Apoidea taken in trap nests in northwestern Ontario (Hymenoptera). *Can Entomol.* 97:863-877.

Gardener, M. 2014. Community ecology. Analytical methods using R and Excel. Pelagic Publishing. Devon, UK. 556p.

Garibaldi, L. A., I. Steffan-Dewenter, R. Winfree, M. A. Aizen, R. Bommarco, S. A. Cunningham, C. Kremen, L. G. Carvalheiro...A. M. Klein. 2014. *Science.* 339:1608-1611.

Gathmann, A., H. J. Greiler., T. Tschardt. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia.* 98:8-14.

Gathmann, A., T. Tschardt. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *J. Animal Ecol.* 71:757–764.

- Gaucherel, C., C. Tramier, V. Devictor, J. C. Svenning, C. Hély. 2018. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? *J Biogeogr.* 45:1905-1916.
- Ghazoul, J. 2015. Qualifying pollinator decline evidence. *Science.* 348:981–982.
- Goulet, H., J. T. Huber. 1993. Hymenoptera of the world: an identification guide to families. Agriculture Canada. Centre for Land and Biological Resources Research. Ottawa, Ontario, Canada. 668p.
- Gonçalves, R. B., N. V. Sydney, P. S. Oliveira, N. O. Artmann. 2014. Bee and wasp responses to a fragmented landscape in southern Brazil. *J. Insect Conserv.* 18:1193-1201.
- Gonzaga, M. O., J. Vasconcellos-Neto. 2005. Orb-web spiders (Araneae: Araneomorphae; Orbiculariae) captured by hunting-wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in an area of Atlantic Forest in south-eastern Brazil. *J. Nat. Hist.* 39:2913–2933.
- Gonzalez-Rubio, C., F. J. García-De León, R. Rodríguez-Estrella. 2016. Phylogeography of endemic Xantus' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. *Mol. Phylogenet. Evol.* 102:265-277.
- González-Trujillo, R., M. M. Correa-Ramírez, E. Ruiz-Sanchez, S. E. Méndez, M. L. Jiménez, F. J. García-De León. 2016. Pleistocene refugia and their effects on the phylogeography and genetic structure of the wolf spider *Pardosa sierra* (Araneae: Lycosidae) on the Baja California Peninsula. *J Arachnol.* 44:367-379.
- Graham, M. R., R. W. Jr. Bryson, B. R. Riddle. 2014. Late Pleistocene to Holocene distributional stasis in scorpions along the Baja California peninsula. *Biol. J. Linn. Soc.* 111:450–461.
- Greenleaf, S. S., N. M. Williams, R. Winfree, C. Kremen. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia.* 153:589.
- Grimaldi, D., M. S. Engel. 2005. Evolution of the insects. Cambridge University Press. Cambridge. 755p.
- Grismer, L. L., A. J. Mcguire. 1993. The oases of Central Baja California, México. Part I. A preliminar account of the relict mesophilic herpetofauna and the status of the oases. *Bull Southern California Acad Sci.* 92:2-24.

- Grismer, L. L. 2000. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97:14017-14018.
- Gullan, P. J. P. S. Cranston. 2014. *The insects, an outline of entomology*. Quinta Edición. Wiley Blackwell. Oxford, UK. 987p.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Instituto de Ecología. México, D.F. 64p.
- Halffter, G., J. Llorente-Bousquets, J. J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. *Capital natural de México*. 1:67-86.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, P. D. Ryan. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron.* 4:9.
- Harris, R. J., E. H. Oliver. 1993. Prey diets and population densities of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in scrubland-pasture. *New Zeal J Ecol.* 17:5-12.
- Herrera, C. M. 1995. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology.* 76:218-228.
- Herrera, C. M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos.* 78:601-611.
- Holmgren, M., P. Stapp, C. R. Dickman, C. Gracia, S. Graham, J. R. Gutiérrez, ... F. A. Squeo. 2006. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 4:87-95.
- Holzschuh, A., I. Steffan-Dewenter T. Tscharrntke. 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *J Anim Ecol.* 79:491-500.
- Hurd, D. 1952. Revision of the Nearctic species of the pompilid genus *Pepsis* (Hymenoptera: Pompilidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 98:261-334.
- INEGI. Instituto Nacional de Geografía y Estadística. 1995. Síntesis geográfica del estado de Baja California Sur. México. 52p.
- INEGI. Instituto Nacional de Geografía y Estadística. 2001. Síntesis geográfica del estado de Baja California. 21p.
- INEGI. Instituto Nacional de Geografía y Estadística. 2016. Mapas climáticos y bases de datos. Disponible en [www.inegi.org.mx](http://www.inegi.org.mx). Consultado en junio de 2018.

IPBES. Intergovernmental Science-Policy Platform for Biodiversity and Ecosystem Services. 2016. The Assessment Report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on Pollinators, Pollination and Food Production. Bonn, Alemania. 810p.

Izenman, A. J. 2013. Modern multivariate statistical techniques. Springer. Philadelphia, PA. 733p.

Jenkins, D. A., R. W. Matthews. 2004. Cavity-nesting Hymenoptera in disturbed habitats of Georgia and South Carolina: Nest architecture and seasonal occurrence. *Proc Entomol Soc Wash.* 77:203–214.

Jiménez, M. L., R. Servín, A. Tejas, R. Aguilar. 1992. La composición de presas de la avispa lodera *Sceliphron jamaicense* Lucae en la región del Cabo, México. *Southwest Entomol.* 17:169-180.

Jiménez, M. L., A. Tejas. 1994. Las arañas presa de la avispa lodera *Trypoxulon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* en Baja California Sur, México. *Southwest Entomol.* 19:173-179.

Jiménez, M. L., C. Palacios-Cardiel, A. Tejas. 1997. Los Macroartrópodos. En: Arriaga, L. y R. Rodríguez-Estrella (eds.). Los oasis de la península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California Sur. México. pp 107-124.

Jiménez, M. L., C. Palacios-Cardiel. 2008. Historia natural de la anidación de *Ammophila aberti* haldeman (Hymenoptera: Sphecidae) en Baja California Sur, México. *Acta Zool Mex.* 24:227-230.

Jiménez, M. L., C. Palacios-Cardiel. 2010. Scorpions of desert oases in the southern Baja California Peninsula. *J Arid Environ.* 74:70-74.

Jiménez, M. L., I. G. Nieto-Castañeda, M. M. Correa-Ramírez, C. Palacios-Cardiel. 2015. Las arañas de los oasis de la región meridional de la península de Baja California, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 86:319-331.

Johnson, R. A., P. S. Ward. 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *J Biogeogr.* 29:1009-1026.

Johnson, R. A., D. W. Wichern. 2007. Applied Multivariate Statistical Analysis. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 808p.

Kier, D. 2016. Baja California land of Missions. M & E Books. El Cajón, California. 227p.

- Kindlemann, P., F. Burel. 2008. Connectivity measures: a review. *Landsc. Ecol.* 23:879-890.
- Klein, A. M., I. Steffan-Dewenter, T. Tscharntke. 2006. Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *J Anim Ecol.* 75:315-323.
- Koerber, T., J. T. Medler. 1958. A trap-nest survey of solitary bees and wasps in Wisconsin, with biological notes. *Trans. Wis. Acad. Sci.* 47:53-63.
- Krauss, J., T. Alfert, I. Steffan-Dewenter. 2009. Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *J Appl Ecol.* 46:194-202.
- Kremen, C., N. Williams, R. W. Thorp. 2002a. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *PNAS.* 99:16812-16816.
- Kremen, C., R. L. Bugg, N. Nicola, S. A. Smith, R. W. Thorp, N. M. Williams. 2002b. Native bees, native plants, and crop pollination in California. *Fremontia.* 30:41-49.
- Krombein, K. V. 1967. Trap-nesting wasps and bees: Life stories, nests and associates. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 570p.
- Krombein, K. V. 1979. Superfamily Sphecoidea. En: Krombein, K.V., P. D. Hurd, D. Smith y Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico, Apocrita (Aculeata).* Vol. 2. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp 1573-1740.
- Kruskal, J. B., M. Wish. 1978. Multidimensional scaling. Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Sciences. Sage Publications, Newbury Park, CA. 703p.
- Landaverde-González, P., J. J. G. Quezada-Euán, P. Theodorou, T. E. Murray, M. Husemann, Ayala, R., H. Moo-Valle, R. Vandame, R. J. Paxton. 2017. Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *J. Appl. Ecol.* 54:1814-1824.
- Laport, R. G., R. L. Minckley, J. Ramsey. 2012. Phylogeny and cytogeography of the North American creosote bush (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae). *Syst. Bot.* 37:153-164.
- Le, S., J. Josse, F. Husson. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *J. Stat. Softw.* 25:1-18.

- León de la Luz, J. L. C. R. Domínguez, L. M. Domínguez, B. R. C. Coria. 2014. Flora iconográfica de Baja California Sur. Primera Edición. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, Baja California Sur, México. 278p.
- Levin, M. D. 1957. Artificial nesting burrows for *Osmia lignaria* Say. J Econ Entomol. 50:506-507.
- Llorente-Bousquets, J., S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México. pp 283-322.
- López, R. 2003. Estudio melitofaunístico de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- López, Y. G., J. D. Hernández, P. Carballo. 2013. Actividad de forrajeo de la avispa social *Polybia emaciata* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). Rev Colomb Entomol. 39:250-255.
- Loyola, R. D., R. P. Martins. 2006. Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remanent. Neotrop Entomol. 35:41-48.
- Loyola, R. D., R. P. Martins. 2011. Small-scale area effect on species richness and nesting occupancy of cavity-nesting bees and wasps. Rev Bras Entomol. 55:69-74.
- Loyola, R. D., R. P. Martins. 2008. Habitat structure components are effective predictors of trap-nesting Hymenoptera diversity. Basic Appl Ecol. 9:735-742.
- MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of birdspecies. Proc. Nat. Acad. Sci. 43: 293-295.
- MacArthur, R. H., E. O. Wilson. 1967. The theory of island Biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press. 203p.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- Malyshev, S. I. 1935. Nesting habits of solitary bees. Eos. 11:201-309.
- Mantorell, C., E. M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. Biol Cons. 124:199-207.
- Markin, G. P. 1965. Notes on the use of soda straws as nesting sites by *Rygchium foraminatum* (Hymenoptera: Vespidae). Ann Entomol Soc Am. 58:132-133.

Matthews, R. W., R. L. Fischer. 1964. A modified trap-nest for twig-nesting Aculeata. *Proc. N. Cent. Brch. Ent. Soc. Am.* 19:79-81.

Maya, Y., R. Coria y R. Domínguez. 1997. Caracterización de los oasis. En: Arriaga, L., R. Rodríguez-Estrella (eds.). *Los oasis de la península de Baja California*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz, Baja California Sur, México. pp 5-25.

Meléndez, V. R., R. Ayala, G. H. Delfín. 2014. Abejas como bioindicadores de perturbaciones en los ecosistemas y el ambiente. En: González, Z.C.A., A. Vallarino, J. A. Pérez-Jiménez y P. A. M. Low (eds.). *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Colegio de la Frontera Sur. Chiapas, México. pp 347-370.

Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. En Brandt, J., P. Agger (eds.). *Proceedings of first international seminar on methodology in landscape ecology research and planning*, Roskilde Universitessforlag GeoRue, Roskilde, Denmark, pp 5–15.

Michener, C. D. 1964. Evolution of the nests of bees. *Am Zool.* 4:227-239.

Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Vol. 73. Harvard University Press. 52p.

Michener, C. D. 1979. Biogeography of bees. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66:277-347.

Michener, C. D. 2000. *The Bees of the World*. Baltimore, MD: Johns Hopkins Univ. Press. 913p.

Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World*. Second Edition. Johns Hopkins, Baltimore. 953p.

Millennium Ecosystem Assessment, 2003. *Ecosystems and human well-being: a framework for assessment*. Report of the conceptual framework working group of the Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, DC. 245 p.

Minckley, R. L. 2014. Maintenance of richness despite reduced abundance of desert bees (Hymenoptera: Apiformes) to persistent grazing. *Insect. Conserv. Diver.* 7:263-273.

Minckley, R. L., J. H. Cane, L. Kervin. 2000. Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267:265-271.

Morato, F. E., L. A. Campos. 2000. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. *Rev Bras Zool.* 17:429-444.

Morato, F. E., R. P. Martins. 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. *Neotrop Entomol.* 35:285-298.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev Mex Biodivers*, 76, 207–252.

Murray, T. E., M. Kuhlmann, S. Potts. 2009. Conservation ecology of bees: populations, species and communities. *Apidologie.* 40:211-236.

Naranjo, S. E., P. C. Ellsworth, G. B. Frisvold. 2014. Economic value of biological control in integrated pest management of managed plant systems. *Ann. Rev. Entomol.* EN60CH32.

Nascimento, A. L., C. A. Garófalo. 2014. Trap-nesting solitary wasps (Hymenoptera: Aculeata) in an insular landscape: Mortality rates for immature wasps, parasitism, and sex ratios. *Sociobiology.* 61:207-217.

Naturalista, CONABIO. <http://www.naturalista.mx/taxa/43155-Romerolagus-diazi>  
Acceso 12 de febrero de 2019.

Nordström, K., J. Dahlbom, V. S. Pragadheesh, S. Ghosh, A. Olsson, O. Dyakova, S. K. Suresh, S. B. Olsson. 2017. In situ modeling of multimodal floral cues attracting wild pollinators across environments. *PNAS.* 114:13218-13223.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, E. Szoecs, W. Helene. 2018. *vegan: Community Ecology Package.* R package version 2.5-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

O'Neill, K. M. 2001. *Solitary wasps: behavior and natural history.* Cornell University Press. Ithaca, New York. 406 p.

O'Neill, K., J. F. O'Neill. 2010. Cavity-nesting wasps and bees of central New York State: The Montezuma Wetlands Complex. *Northeast Nat.* 17:455-472.

O'Neill, K., J. F. O'Neill. 2013. Cavity-Nesting Wasps and Bees (Hymenoptera) of Central New York State: The Roy H. Park Preserve and Dorothy Mcilroy Bird Sanctuary. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 115:158-166.

- Pellmyr, O., L. Thien. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon*. 35:76-85.
- Pérez-Hernández, C. X. 2013. Colecciones entomológicas mexicanas: ¿sabemos lo que tenemos? *Memorias del XXI Congreso Nacional de Zoología*. pp 555-560.
- Schuh, R.T., S. Hewson-Smith, J. S. Ascher. 2010. Specimen databases: A case study in entomology using web-based software. *Am. Entomol.* 56:206-216.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley, New York. 165p.
- Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger, W. E. Kunin. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol.* 25:345-353.
- Preston, F. W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*. 29:254-283.
- QGIS Development Team. 2016. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Quiroz-García, D. L., E. Martínez-Hernández, R. Palacios-Chavez, N. E. Galindo-Miranda. 2001. Nest provisions and pollen foraging in three species of solitary bees (Hymenoptera:Apidae) from Jalisco, Mexico. *J. Kans. Entomol. Soc.* 74:61-69.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Resh, V. H., R. T. Cardé. 2009. *Encyclopedia of insects*. Second Edition. Academic Press. Burlington, MA. 1132p.
- Revelle W. 2018. *psych*: Procedures for Personality and Psychological Research. R package version 1.8.10.
- Rios-Velasco, C., D. I. Berlanga-Reyes, R. Ayala-Barajas, M. A. Salas-Marina, J. E. Ibarra-Rendón, F. P. B. Zamudio, A. Romo-Cahacón, C. H. Acosta-Muñiz. 2014. Identification of megachilid species (Hymenoptera: Megachilidae) and other pollinators in apple orchards in Chihuahua, Mexico. *Flo. Entomol.* 97:1829-1834.
- Rodríguez-Estrella R. 2004. Los oasis de Baja California Sur: su importancia y conservación. En: R. Rodríguez-Estrella, M. Cariño Olvera y F. Aceves García

(eds.). Reunión de análisis de los oasis de Baja California Sur: importancia y conservación. La Paz, BCS: CIBNOR, UABCS, SEMARNAT. pp 1-8.

Rodríguez-Estrella, R., L. Arriaga. 1997. Implicaciones ecológicas de las actividades humanas en la biota asociada a los oasis. En L. Arriaga, y R. Rodríguez-Estrella (Eds.), Los oasis de la península de Baja California. La Paz, BCS: CIBNOR. pp 285-292.

Rodríguez-Estrella, R., J. J. Pérez-Navarro, B. Granado, L. Rivera. 2010. The distribution of an invasive plant in a fragile ecosystem: the rubber vine (*Cryptostegia grandiflora*) in oases of the Baja California peninsula. *Biol Invasions*. 12:3389–3393.

Rodríguez-Estrella, R., M. C. Blázquez, J. M. Lobato. 2005. Avian communities of arroyos and desert oases in Baja California Sur: Implications for conservation. En: Cartron, J. L. E., G. Ceballos y R. S. Felger (eds.). *Biodiversity and Conservation North Mexico Book*. Oxford University Press. pp 334-353.

Rodríguez-Palafox, A. 1996. Vespidae (Hymenoptera). En: Llorente-Bousquets, J., A., García-Aldrete, N. y González-Soriano, E. (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. pp 465-482.

Roubik, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press. N.Y. 514p.

Roulston, T. A. H., S. A. Smith, A. L. Brewster. 2007. A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *J. Kans. Entomol. Soc.* 80:179-181.

Rozen, Jr. J.G., H. H. Glenn. 2011. Nesting and developmental biology of the cleptoparasitic bee *Stelis ater* (Anthidiini) and its host, *Osmia chalybea* (Osmiini) (Hymenoptera: Megachilidae). *Am. Mus. Novit.* 3707:38.

Ruiz, C. E., B. J. M. Coronado, S. E. Varela, J. V. Horta-Vega. 2002. Sphecoidea. En: Llorente, J. B. y J. J. Morrone (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México. Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Vol. 3. Universidad Nacional Autónoma de México. pp 657-670.

Saulinho, H. H. L., S. Trivinho-Strixino. 2019. Body length determines the diet and niche specialization of non-biting midge predator (Tanypodinae) larvae in shallow reservoirs. *Neotrop Entomol.* 48:136-142.

Schüepp, C., J. D. Hermann, F. Herzog, M. H. Schmidt-Entling. 2011. Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. *Oecologia*. 165:713-721.

Schüepp, C., S. Rittiner y M. H. Entling. 2012. High bee and wasp diversity in a heterogeneous tropical farming system compared to protected forest. *PLoS ONE*, 7:e52109.

Sharkey, M. J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa*. 1668:521-548.

Shuttleworth, A. S. D. Johnson. 2009. The importance of scent and nectar filters in a specialized wasp-pollination system. *Func. Ecol.* 23:931-940.

SIAP. Sistema de Información Agroalimentaria de Consulta. 2018. Disponible en <https://www.gob.mx/siap/acciones-y-programas/produccion-agricola-33119> Consultado en julio de 2019.

SMN. Servicio Meteorológico Nacional. 2017. Disponible en <http://smn.cna.gob.mx/es/>. Consultado en abril 10, 2018.

Smith, M. A., J. J. Rodríguez, J. B. Whitfield, A. R. Deans, D. H. Janzen, W. Wallwachs, P. D. Hebert. 2008. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *PNAS*. 105:12359-12364.

Soliveres, S., F. Van Der Plas, P. Manning, D. Prati, M. M. Gossner, S. C. Renner, F. Alt, H. Arndt, V. Baumgartner, J. Bimkenstein, K. Birkhofer...E. Allan. 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*. 0:456-536.

Srba, M., P. Heneberg. 2012. Nesting habitat segregation between closely related terricolous sphecid species (Hymenoptera:Spheciformes): key role of soil physical characteristics. *J. Insect Conserv.* 16:557-570.

Srivastava, D. S., T. Bell. 2009. Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. *Ecol Lett.* 12: 1016-1028.

Staab, M., G. Pufal, T. Tschardt, A. M. Klein. 2018. Trap nests for bees and wasps to analyze trophic interactions in changing environments—A systematic overview and user guide. *Methods Ecol. Evol.* 0:1-14.

Starr, C. K., A. Falcón-Brindis, M. L. Jiménez. 2018. Brood success of the mud-daubing wasp *Sceliphron jamaicense* (Hymenoptera: Sphecidae) in a desert environment. *Rev. Mex. Biodivers.* 89: 466-470.

- Steckel, J., C. Westphal, M. K. Peters, M. Bellach, C. Rothenwoehrer, S. Erasmi, ... I. Steffan-Dewenter. 2014. Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biol Cons.* 172:56–64.
- Steffan-Dewenter, I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecol Entomol.* 27:631-637.
- Steffan-Dewenter, I., S. Schiele. 2008. Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology.* 89:1375–1387.
- Stout, J. C., C. L. Morales. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie.* 40:388–409.
- Taki, H., P. G. Kevan, B. F. Blandina, F. O. Silva, M. Buck. 2008. Artificial covering on trap nests improves the colonization of trap-nesting wasps. *J Appl Entomol.* 132:225–229.
- Taylor, R. J., P. J. Regal. 1978. The peninsular effect on species diversity and the biogeography of Baja California. *Am Nat.* 112:583–593.
- Tejeda-Cruz, C., K. Mehlreter, V. J. Sosa. 2008. Indicadores ecológicos multitaxonómicos. En: Manson, R. H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, manejo y conservación.* Instituto de Ecología e Instituto Nacional de Ecología. México. pp 271-278.
- Tylianakis, J., D. Veddeler, T. Lozada, R. M. López, P. Benítez, A. M. Klein, G. H. J. de Koning, R. Olschewski, E. Veldkamp, H. Navarrete, G. Onore, T. Tscharrntke. 2004. Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Lyonia.* 6:7-15.
- Tylianakis, J. M., A. M. Klein, T. Lozada, T. Tcharntke. 2006. Spatial scale of observation affects  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *J. Biogeogr.* 33:1295-1304.
- Triplehorn, C. A., N. F. Johnson. 2005. Borror and Delong's Introduction of the study of insects. Seventh Edition. Thomsom-Brooks/Cole, Belmont, CA. 864p.
- Tscharrntke, T., A. Gathmann, I. Steffan-Dewenter. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *J. Appl Ecol.* 35:708-719.
- Uetz, G. W., J. Halaj, Cady, A. B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *J Arachnol.* 27:270–280.

- Urbini, A., E. Sparvoli, S. Turillazzi. 2006. Social paper wasps as bioindicators: a preliminary research with *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) as a trace metal accumulator. *Chemosphere*. 64:697-703.
- Vanoye-Eligio, M., V. R. Meléndez, R. Ayala, J. Navarro, H. Delfín-González. 2014. Predatory Wasps (Hymenoptera) of the Yucatan Peninsula. *Southwest Entomol.* 39:635-646.
- Vanbergen, A., A. Espíndola, M. A. Aizen. 2018. Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nat. Ecol. Evol.* 2:16.25.
- Velázquez, M. A., C. G. Ruíz, J. L. Fermán, J. Delgadillo, C. Leyva. 2011. Índice de calidad ambiental aplicado en el Oasis de San Ignacio, Baja California Sur, México. *Inv Amb.* 3:30-38.
- Vergara, C. H., Ayala, R. 2002. Diversity, phenology and biogeography of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *J. Kans. Entomol. Soc.* 7:16.30.
- Vilà, M., J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos*. 105:229–238.
- Whitford, W. G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press. Scottsdale, AZ. 343p.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plantcommunities. *Science* 147: 250-260. Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plantcommunities. *Science*. 147:250-260.
- Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems. Macmillan Publishing. New York, NY. 385p.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis, R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28:453-470.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford, CA: Stanford University Press. 1025p.
- Wilson, J. B. 1991. Methods for fitting dominance/diverse curves. *J Veg Sci.* 2:35-46.
- Wilson, W. G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*. 85:2408-2421.

Winfree, R., J. R. Reilly, I. Bartomeus, D. P. Cariveau, N. M. Williams, J. Gibbs. Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*. 359:791-793.

Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 19:1–18.

Wood, T. J., J. M. Holland, D. Goulson. 2015. Pollinator-friendly management does not increase the diversity of farmland bees and wasps. *Biol Conserv.* 187:120-126.

Woodward, G., A. G. Hildrew. 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *J Anim Ecol.* 71:1063-1074.

World Meteorological Organization (WMO). Disponible en <https://public.wmo.int/en/media/press-release/wmo-confirms-2017-among-three-warmest-years-record>. Consultado el 13 de Febrero de 2018.

Zanette, L. R. S., R. P. Martins, S. P. Ribeiro. 2005. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landsc Urban Plan.* 71:105-121.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ. 944p.

Zipf, G. K., 1965. *Human behavior and the principle of least effort*. Hafner, New York.

Zurbuchen, A., L. Landert, J. Klaiber, A. Müller, S. Hein, S. Dorn. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol Conserv.* 143:669-676.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media, New York. 574p.