Anexo 4 **Evidencia 8**	Tesis de maestría: Diversidad de abejas nativas y moscas visitantes florales en agroecosistemas de milpa del Cofre de Perote, Veracruz, México
Objetivo Científico (OC)	**OC1.3.** Conocer la diversidad específica y varietal de cultivos asociados y polinizadores en las milpas de comunidades con distinta dependencia en la milpa y distancias al mercado.
Meta	**MC1.3.2** Caracterización taxonómica y espacialmente explícita del recurso floral, los polinizadores y el polen acarreado por ellos dentro, en las márgenes y en el paisaje circundante de las milpas.

Actividades objetivo:

✓**AC 1.3.2.1** Caracterización taxonómica y espacial del a) recurso floral, b) insectos visitantes, c) riqueza y abundancia de polen acarreado por insectos dentro, alrededor (~ márgenes adyacentes de la milpa, ~2m) y en el paisaje circundante de la milpa (~ 500 m) en tres fases del ciclo agrícola

¿En dónde nos quedamos en la etapa 2? Se tenía la curación taxonómica de la colección de abejas pero faltaba la curación completa de las moscas y el análisis de diversidad funcional para la comunidad de abejas nativas.

Descripción. Se anexa el borrador de la tesis de maestría para ser enviada a jurados externos como requisito parcial para obtener la titulación en maestría en ecología del Instituto de Ecología A.C. (INECOL) bajo la dirección del Dra. Simoneta Negrete Yankelevich y el Dr. Carlos A. Cultid Medina. Es importante resaltar que debido a las condiciones climáticas que se presentaron durante el 2023, no fue posible: i) enfocar el inventario de insectos visitantes florales en arvenses focales, ii) se ajustó el diseño de muestreo para abarcar espacialmente todo el recurso floral disponible tanto dentro como en los bordes inmediatos de cada milpa y iii) debido al retraso en la obtención de muestras por limitaciones climáticas, no fue posible extraer las muestras de cargas polínicas. No obstante, el ajuste del diseño de muestreo permitió ampliar el diagnóstico taxonómico incluyendo la evaluación de las moscas como visitantes florales.

DIVERSIDAD DE ABEJAS NATIVAS Y MOSCAS VISITANTES FLORALES EN AGROECOSISTEMAS DE MILPA DE MONTAÑA DEL COFRE DE PEROTE, VERACRUZ, MÉXICO

TESIS QUE PRESENTA **MÓNICA LILIANA RODRÍGUEZ MONTOYA**
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRA EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2024

Aprobación final del documento de tesis de grado:

"Diversidad de abejas nativas y moscas visitantes florales en agroecosistemas de milpa de montaña del Cofre de Perote, Veracruz, México"

	Nombre	Firma
Director(a)	Dra. Simoneta Negrete Yankelevich	
Comité Tutorial	Dr. Carlos A. Cultid Medina	
	Dr. Tlacaelel Rivera Núñez	
	Dr. Rémy Vandame	
Jurado		

RECONOCIMIENTOS

Por medio de la presente agradezco al Instituto de Ecología, A.C (INECOL) por haberme aceptado en su programa de posgrado, al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología, CONAHCYT por otorgar la beca No. 1223782 para realizar mis estudios de maestría y al Proyecto ManoVuelta 2022-2024: "*Biodiversidad en la milpa y su suelo: bases de la seguridad alimentaria de mujeres, adolescentes y niños rurales*" (PRONAII 319067, CONACYT) bajo el cual se realizó esta investigación.

Agradecimiento especial a mis directores, la Dra. Simoneta Negrete y el Dr. Carlos Cultid, por su acompañamiento y guía durante estos dos años. A los demás miembros del comité tutorial, el Dr. Rémy Vandame y el Dr. Tlacaelel Rivera por sus valiosos aportes para la estructuración de esta tesis. También a las personas que me acompañaron durante las salidas de campo y a quienes me apoyaron en la fase de identificación, Valente Ceballos, Alan Aguirre, Catalina Ruíz, Andrés Guarín, Elder Vásquez y Gerardo Quintos.

DEDICATORIA

A las abejas y moscas, guardianas de los secretos entre pétalos, cuyos vuelos fugaces trazan historias invisibles en el aire.

A su asombrosa diversidad, que nos invita a observar el mundo con ojos nuevos, a reconocer la poesía en cada flor visitada, en cada instante detenido.

"Siento un gozo perfecto cada vez que olvido que existo, cada vez que me pierdo en un movimiento natural, como el vuelo de un insecto, el giro del viento."
— Fernando Pessoa

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por Mónica Liliana Rodríguez Montoya como estudiante de la carrera de Maestra en Ciencias entre septiembre de 2022 y agosto del 2024, bajo la supervisión de la Dra. Simoneta Negrete Yankelevich y el Dr. Carlos A. Cultid Medina.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato(a):	Nombre	
Director(a) de tesis:	Nombre	

Tabla de contenido

1. Introducción general **10**

1.1 Diversidad de polinizadores y sistemas agroforestales 10
1.2 Insectos visitantes florales asociados al policultivo tradicional de la milpa: vacíos en el conocimiento 12
2. Objetivos **13**
2.1 Objetivo general 13
2.2 Objetivos específicos 13
3. Preguntas e hipótesis **14**
3.1 Preguntas de investigación 14
3.2 Hipótesis ecológica 14
4. Materiales y métodos **17**
4.1 Área de estudio y sitios de muestreo 17
4.2 Definición de niveles de perturbación del paisaje 18
4.3 Muestreo de insectos visitantes florales 19
4.4 Inventario de flora arvense 20
4.5 Análisis de datos 21
4.5.1 Diversidad alfa 21
4.5.2 Diversidad beta 23
4.5.3 Estructura funcional de las comunidades locales de abejas 23
5. Resultados **25**
5.1 Riqueza y composición de la comunidad de abejas nativas 25
5.2 Riqueza y composición de la comunidad de moscas 28
5.3 Diversidad alfa 30
5.4 Diversidad beta 33
5.5 Estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas 36
5.6 Flora arvense 40
6. Discusión **42**
6.1 Estructura y composición de las comunidades de abejas nativas y moscas 42
7. Apéndice – Material Suplementario **46**
8. Literatura citada **49**

Lista de figuras

Figura 1. Predicción hipótesis ecológica de: **A y C)** diversidad taxonómica (alfa y beta) de las comunidades de abejas nativas y moscas y **B)** estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas a lo largo de un gradiente de perturbación de los paisajes milperos. 16
Figura 2. Ubicación de las nueve milpas experimentales seleccionadas como sitios de estudio (círculos blancos) en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México. Los buffers de 2km alrededor de las tres milpas por municipio representa la escala utilizada para los análisis del paisaje. Actualización de coberturas de suelos a partir del Sistema de Monitoreo del Cambio de la Cobertura del Suelo de América del Norte (NALCMS, por sus siglas en inglés) CAC 2020. Se muestra la dominancia porcentual de los tres principales grupos de cobertura de suelo. 19
Figura 3. Riqueza y abundancia de abejas nativas registradas a través de nuevas milpas de montaña ubicadas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México. 25
Figura 4. Curvas de rango-abundancia de las especies de abejas nativas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación (Acajete: bajo; Xico: medio; Ayahualulco: alto). 26
Figura 5. Abundancia relativa para ilustrar la incidencia de las especies eusociales de abejas nativas. Con asterisco se señalan las especies catalogadas como amenazadas por la UICN. 27
Figura 6. Riqueza y abundancia de abejas no eusociales registradas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México. 27
Figura 7. Curvas de rango-abundancia de las especies de abejas no eusociales en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación (Acajete: bajo; Xico: intermedio; Ayahualulco: alto). 28
Figura 8. Riqueza y abundancia de especies de moscas registradas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México. 29
Figura 9. Curvas de rango-abundancia de las especies de moscas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación (Acajete: bajo; Xico: intermedio; Ayahualulco: alto). 30
Figura 10. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas (panel superior) y moscas (panel inferior) para los tres paisajes agroforestales de los municipios de Acajete, Xico y Ayahualulco, ordenados según el nivel de perturbación. 32
Figura 11. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas (panel superior) y moscas (panel inferior) en nueve milpas de montaña, ordenadas por su elevación. 33
Figura 12. Diversidad beta promedio de las comunidades de abejas nativas (A) y moscas (B) a nivel de paisaje agroforestal, desglosada en sus tres componentes: Beta total (Btotal), Beta recambio (Brec) y Beta riqueza (Brich). 34
Figura 13. Diversidad beta promedio de las comunidades de abejas nativas (A) y moscas (B) a nivel de milpa, desglosada en sus tres componentes: Beta total (Btotal), Beta recambio (Brec) y Beta riqueza (Brich). 34
Figura 14. Mapa de calor de la abundancia relativa de especies de abejas nativas en nueve milpas de montaña. El color amarillo representa las especies eusociales, el verde las solitarias y el rosa las parásitas. El soporte de los grupos en los clústeres está dado por el bootstrap de Jaccard (1,000 réplicas, números en cada rama de los clústeres). Se muestran los grupos con respecto a la medida beta total (βcc~índice de Jaccard) (Carvalho et al., 2013). 35

Figura 15. Mapa de calor de la abundancia relativa de especies de moscas en nueve milpas de montaña. El color amarillo representa las especies de moscas de las flores (Syrphidae). El soporte de los grupos en los clústeres está dado por el bootstrap de Jaccard (1,000 réplicas, números en cada rama de los clústeres). Se muestran los grupos con respecto a la medida beta total (βcc~índice de Jaccard). 36
Figura 16. Comparación de la diversidad funcional (^{q}FD) de abejas nativas entre tres paisajes agroforestales ubicados en los municipios de Acajete, Xico y Ayahualulco, ordenados según el nivel de perturbación. 37
Figura 17. Dendrograma de grupos funcionales de abejas nativas. Para una distancia de corte igual a Tau = 0.485, se identificaron ocho grupos en función de la similitud de rasgos funcionales entre especies. El soporte de los grupos en los clústeres está dado por el bootstrap de Jaccard (1,000 réplicas, números en cada rama de los clústeres). 38
Figura 18. NMDS basado en la abundancia de especies dentro de tres paisajes agroforestales (estrés = 0.107). Los círculos representan las milpas de Acajete, los triángulos las de Ayahualulco y los cuadrados las de Xico. Las especies pertenecientes a cada grupo funcional están codificadas por color. 39
Figura 19. Mapa de calor de la riqueza de especies de plantas herbáceas en flor, por familia, en tres municipios con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto). 41
Figura 20. Algunas de las herbáceas en flor más abundantes registradas en las nueve milpas. En rojo se indican las especies exóticas, en amarillo las nativas y en naranja las endémicas. 41

Lista de tablas

Tabla 1. Características de las nueve milpas seleccionadas para el muestreo de visitantes florales. Para cada milpa se reporta la posición geográfica, altitud, área, pendiente, edad, tipo de manejo y preparación de la tierra. 17
Tabla 2. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas y moscas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto). Se usaron tres tipos de métodos: Int = interpolación, Obs = diversidad observada, Ext = extrapolación. 30
Tabla 3. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas y moscas en nueve milpas de montaña, ordenadas por su elevación. Se usaron dos tipos de métodos: Ext = extrapolación, Int = interpolación. 31
Tabla 4. Grupos funcionales de abejas nativas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto). 38
Tabla 5. Índices de diversidad funcional (FEve = equidad funcional, FDiv = divergencia funcional y FDis = dispersión funcional) para la comunidad de abejas nativas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto). 40

1. Introducción general

1.1 Diversidad de polinizadores y sistemas agroforestales

La transformación de áreas naturales o seminaturales en zonas agrícolas y urbanas ha sido identificada como la principal causa detrás de la disminución de la diversidad de insectos polinizadores (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019). El cambio antropogénico en el uso del suelo y la intensificación agrícola han dado lugar a un paisaje más homogéneo caracterizado por extensas superficies de monocultivo, libres de herbáceas y con una menor cantidad de hábitats no cultivados (Kevan 1999; Goulson et al. 2015). Varios factores vinculados al modelo agrícola convencional, como la pérdida y fragmentación del hábitat, la reducción en la diversidad de recursos florales y el uso de agroquímicos, hacen que los cultivos sean entornos pobres para las abejas nativas y otros polinizadores de importancia ecológica en los paisajes agrícolas (Kremen et al. 2002).

A pesar de que el modelo convencional se ha extendido a nivel global, en algunas regiones del trópico aún se mantienen otras formas de cultivar la tierra, con prácticas de manejo de baja intensidad (i.e. bajo uso de insumos externos y maquinaria agrícola), como los policultivos diversificados, que pueden ser benéficos para los polinizadores al proporcionar recursos vitales como: alimento (polen y néctar), refugio (sitios para nidificar) y sitios de apareamiento (Tscharntke et al. 2005, 2012). La *milpa* es la base de la agricultura tradicional mesoamericana, un policultivo que integra al maíz (*Zea maiz*) con diversas especies de frijol (principalmente *Phaseolus* spp.) y calabazas (*Cucurbita* spp.) y, que está asociado a una amplia variedad de plantas cultivadas y otras que crecen de manera natural, mayormente herbáceas (Altieri 1999; Boege 2008). Estos agroecosistemas tradicionales que suelen estar mezclados con remanentes de bosque se han considerado los cimientos para el desarrollo de una alternativa más sustentable a la agricultura convencional, pues permiten el mantenimiento de la biodiversidad y fomentan procesos ecosistémicos e interacciones ecológicas benéficas como la polinización o el control biológico de plagas (Altieri 2002).

Los paisajes agrícolas más heterogéneos, con una alta diversidad de hábitats, con mayores cantidades de áreas no agrícolas (i.e. prados, franjas florales, setos, bordes de bosque), pueden sustentar comunidades de polinizadores más diversas que los paisajes

dominados por la agricultura convencional (Tscharntke et al. 2005, 2012; Holzschuh et al. 2010) y generalmente se asocian con mejores servicios de polinización para los cultivos (Garibaldi et al. 2011). Algunos estudios han encontrado que hábitats urbanos y agrícolas ricos en flores, que promueven parches de vegetación con diversidad de plantas cultivadas y arvenses y con prácticas de manejo tradicional o de baja intensidad pueden tener un efecto neutral o incluso beneficiar a las comunidades de abejas y moscas en regiones tropicales (Fisher et al. 2017; Landaverde-González et al. 2017; Escobedo-Kenefic et al. 2022) y templadas (Winfree et al. 2011; Theodorou et al. 2020).

Las abejas han sido consideradas los polinizadores más eficaces de plantas y cultivos silvestres (Jauker et al. 2012; Rader et al. 2016), pero hay muchos otros grupos importantes de insectos visitantes florales, aunque poco estudiados, como los dípteros que contribuyen a los servicios de polinización en sistemas agrícolas. Las abejas nativas y las moscas se destacan por su alta diversidad taxonómica y variedad de grupos funcionales (Burgio y Sommaggio 2007; Twerd y Sobieraj-Betlinska 2020; Doyle et al. 2020) con requisitos específicos de hábitat y alimento. Las respuestas de los polinizadores a las perturbaciones pueden estar mediadas por sus rasgos funcionales y de historia de vida, los cuales influyen en su capacidad para dispersarse, reproducirse y establecerse (Brosi et al. 2007; Winfree et al. 2011; Medeiros et al. 2018). Hay evidencia de que la intensificación agrícola actúa como un filtro de rasgos particulares causando una disminución en la diversidad de rasgos funcionales de los polinizadores (Forrest et al. 2015; Geslin et al. 2016).

La forma en la que los cambios en el uso del suelo afectan la diversidad taxonómica y funcional, la composición y la estructura de las comunidades de abejas y moscas en los paisajes agrícolas puede depender del tipo de perturbación y de la escala (Winfree et al. 2011; Escobedo-Kenefic et al. 2022). En los paisajes agrícolas las comunidades de visitantes florales dependen de factores que actúan en múltiples escalas espaciales y temporales. En *escala local*, la diversidad, disponibilidad y heterogeneidad de los recursos florales en tiempo y espacio parece ser lo más importante (Potts et al. 2003; Scheper et al. 2013; Blaauw y Isaacs 2014; Goulson et al. 2015; Fisher et al. 2017; Maurer et al. 2022). Mientras que, a *escala de paisaje*, la proporción de hábitats seminaturales o áreas no agrícolas alrededor de los cultivos

resulta más relevante (Riojas-López et al. 2019; Holzschuh et al. 2010; Brosi et al. 2007; Klein et al. 2003; Kremen et al. 2002; Ricketts et al. 2008; Medeiros et al. 2018), dado que estas áreas ofrecen recursos (alimentarios y de anidación) diversos y complementarios durante toda la temporada cruciales para sostener comunidades diversas en paisajes agrícolas (Tscharntke et al. 2005; Jauker et al. 2012; Maurer et al. 2022).

El presente estudio se realizó dentro de la zona de amortiguación del Parque Nacional Cofre de Perote (PNCP), un mosaico paisajístico complejo donde la agricultura, ganadería y extracción de productos forestales maderables y no maderables han causado cambios severos. El estado actual de conservación de los bosques naturales en la vertiente oriental del Cofre de Perote es crítico. Más del 80% de los bosques en esta región se han convertido en pastos, cultivos y bosques secundarios (Martínez-Bello y Monroy-Ibarra 2011; Gómez-Díaz et al. 2018). En consecuencia, los bosques restantes están muy deforestados, fragmentados y sujetos a constantes perturbaciones. Teniendo en cuenta lo heterogéneo del mosaico del área de amortiguación del PNCP, principalmente en su flanco oriental, es necesario comprender cómo los niveles de perturbación podrían estar afectando la integridad del parque. Esta tesis tiene como objetivo evaluar los patrones de diversidad de abejas y moscas visitantes florales en tres paisajes milperos del Cofre de Perote que difieren en su nivel de perturbación, siendo Acajete el paisaje menos perturbado y con una mayor proporción de cobertura nativa adyacente a las milpas, Xico el paisaje con un nivel intermedio y Ayahualulco, el paisaje más perturbado y con un mayor porcentaje de cobertura agrícola alrededor de las milpas. Con base en la hipótesis del disturbio intermedio (IDH) (Connell 1978), que sugiere que la mayor riqueza de especies ocurre en sitios con niveles intermedios de perturbación, esperamos encontrar una mayor diversidad de abejas y moscas en Xico, donde las milpas están inmersas en un paisaje con un nivel de perturbación intermedio.

1.2 Insectos visitantes florales asociados al policultivo tradicional de la milpa: vacíos en el conocimiento

El 20% de la superficie de México está cubierta por áreas agrícolas (SADER 2022), sin embargo, en el país se ha dedicado poca atención a documentar la diversidad de

polinizadores en cultivos y, son escasos los estudios sobre los insectos visitantes florales y polinizadores asociados al policultivo tradicional de la milpa. Los trabajos con moscas se han realizado en agroecosistemas cafetaleros (Hernández-Ortiz y Dzul-Cauich 2008) y para las abejas existen algunos estudios en cultivos de soja (Ruíz-Toledo et al. 2020), nopal (Riojas-López et al. 2019), café (Jha y Vandermeer 2010; Fischer et al. 2017), chiles (Landaverde-González et al. 2017) y cucurbitáceas (Meléndez-Ramírez et al. 2002). No obstante, el conocimiento ecológico y taxonómico de las comunidades de abejas y moscas en el agroecosistema *milpa* es bastante limitado o permanece en gran medida sin publicar. Los escasos estudios sobre diversidad de abejas en milpas se han centrado en describir la diversidad taxonómica (López-Gómez 2014; Landaverde-González et al. 2017; Vides-Borrell et al. 2019). El más reciente trabajo compara la diversidad taxonómica y funcional de las abejas entre agroecosistemas tradicionales (huertas familiares y milpas) y parches de bosque en un paisaje agrícola de la Península de Yucatán (Serralta-Batun et al. 2024). En este sentido, esta tesis contribuye con el primer listado de los visitantes florales (abejas nativas y moscas) presentes en agroecosistemas de milpa de montaña de Veracruz, México

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

Evaluar los patrones de diversidad de las comunidades de abejas nativas y moscas como visitantes florales de plantas arvenses asociadas al agroecosistema milpa entre tres niveles de perturbación (bajo, intermedio y alto) del paisaje milpero de montaña del Cofre de Perote, Veracruz, México.

2.2 Objetivos específicos

- Evaluar los patrones de diversidad alfa (número de efectivo de especies estimado por milpa) de abejas nativas y moscas entre los tres niveles de perturbación del paisaje según la dominancia espacial del área agrícola con respecto a la cobertura nativa.
- Analizar los patrones espaciales de disimilitud composicional (diversidad beta) de abejas nativas y moscas según el nivel de perturbación del paisaje.

- Examinar las diferencias en la estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas según el nivel de perturbación del paisaje.
- Generar una guía ilustrada de los visitantes florales (abejas nativas y moscas) de las milpas de montaña del Cofre de Perote, Veracruz.

3. Preguntas e hipótesis

3.1 Preguntas de investigación

- ¿Los patrones de diversidad alfa (número de efectivo de especies estimado por milpa) de abejas nativas y moscas difieren según el nivel de perturbación del paisaje?
- ¿Hay cambios en los patrones espaciales de disimilitud composicional (diversidad beta) de abejas nativas y moscas según el nivel de perturbación del paisaje?
- ¿La estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas varía según el nivel de perturbación del paisaje?

3.2 Hipótesis ecológica

Los patrones de diversidad taxonómica (alfa y beta) de las comunidades de abejas nativas y moscas y la estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas se ven influenciadas por: (1) la proporción de cobertura nativa respecto a la cubierta agrícola (Ganuza et al. 2022; Albrecht et al. 2021; Warzecha et al. 2021; Vides Borrell et al. 2019; Kremen et al. 2018; Medeiros et al. 2018); 2) la disponibilidad de recursos florales locales (Albrecht et al. 2021: Ganuza et al. 2022; Landaverde-González et al. 2017; Meyer et al. 2009) y; 3) los cambios temporales en los recursos florales en paisajes agrícolas (Ammann et al. 2024; Eckerter 2021; Escobedo-Kenefic et al. 2020; Kremen et al. 2018). Por tanto, se espera que:

Predicción 1: los valores de diversidad taxonómica (^{0}D, ^{1}D, ^{2}D) de las comunidades de abejas nativas y moscas sean más altos para Xico, donde las milpas están rodeadas por un paisaje

(dentro de un buffer de 2 km entorno a las milpas) con un nivel de perturbación intermedio en comparación con Ayahualulco (Ocotepec), cuyas milpas están rodeadas por un paisaje que presenta un nivel de perturbación alto (Fig. 1A)

Predicción 2: el comportamiento de grupos efectivos funcionales de abejas nativas presente un incremento hacia Xico y una reducción hacia Ayahualulco (Ocotepec) en función del grado de perturbación de los paisajes milperos (Fig. 1B).

Predicción 3: la disimilitud composicional sea alta (>50%) y, por lo tanto, poder detectar tres comunidades efectivas de insectos visitantes florales, es decir, una comunidad distinta de abejas nativas y moscas en cada contexto del paisaje (Fig. 1C).

A

B

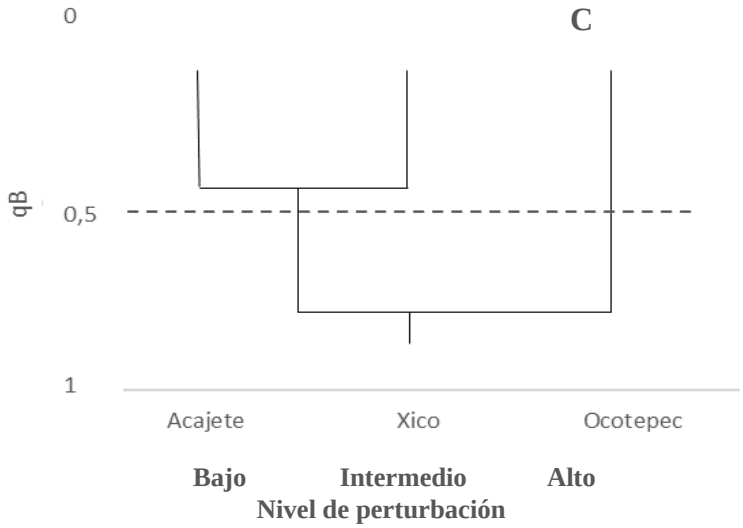

Figura 1. Predicción hipótesis ecológica de: **A y C)** diversidad taxonómica (alfa y beta) de las comunidades de abejas nativas y moscas y **B)** estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas a lo largo de un gradiente de perturbación de los paisajes milperos.

4. Materiales y métodos

4.1 Área de estudio y sitios de muestreo

Este estudio se realizó durante los años 2022 y 2023 en nueve milpas de montaña en proceso de transición agroecológica localizadas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, distribuidas a lo largo del área de amortiguación del Parque Nacional Cofre de Perote, en la región central del estado de Veracruz, entre los 1750 y los 2550 msnm. (Tabla 1, Fig. 2). Las milpas seleccionadas pertenecen a campesinos y campesinas con actividades agrícolas de subsistencia vinculadas como beneficiarias y promotores en el marco del proyecto "**Biodiversidad en la milpa y su suelo: bases de la seguridad alimentaria de mujeres, adolescentes y niños rurales (Proyecto ManoVuelta: 2022-2024)"**. En estas parcelas experimentales se ha iniciado una transición agroecológica que busca optimizar las interacciones entre plantas, animales, humanos y el ambiente para lograr una producción justa y sostenible, esto a partir de diferentes prácticas, como el diagnóstico y mejoramiento de suelos, la elaboración de abonos orgánicos diversos, el control biológico de plagas y enfermedades, entre otras actividades.

Tabla 1. Características de las nueve milpas seleccionadas para el muestreo de visitantes florales. Para cada milpa se reporta la posición geográfica, altitud, área, pendiente, edad, tipo de manejo y preparación de la tierra.

Código Milpa	Agricultor(a)	Municipio	Comunidad	Coordenadas geográficas	Altitud (m)	Área (m^2)	Pendiente (%)	Edad (años)	Manejo	Tipo de barbecho
s_mc8	Remigio Ceballos	Acajete	Saucal	19°30′54′′ 97°31′15′′	2550	2920	33	7	Convencional	Manual con azadón
e_mc9	Lucio Morales	Acajete	Encinal	19°31′8′′ 97°2′43′′	2450	4754	12	51	Convencional	Arado
z_mc11	Sonia Rodríguez	Acajete	Zapotal	19°30′56′′ 97°2′7′′	2260	2633	49	33	Convencional	Manual con azadón
c_mc4	Concepción Gálvez	Xico	Coatitilán	19°27′31′′ 97°4′38′′	1970	7095	10	5	Convencional	Hoyado después de herbicida
m_mc2	Andrés Melchor	Xico	Matlalapa	19°27′3′′ 97°4′6′′	1890	1600	70	11	Orgánico	Quema localizada y manual con azadón
x_mc6	Luis Morales	Xico	Xico viejo	19°26′44′′ 97°3′35′′	1750	1952	57		Convencional	Manual con azadón
o_mc15	Rosa Ruíz	Ayahualulco	Ocotepec	19°21′53′′ 97°4′42′′	2280	2514	3	33	Orgánico	Manual con azadón
o_mc19	Teresa Ruíz	Ayahualulco	Ocotepec	19°22′10′′ 97°9′30′′	2320	4539	16	19	Orgánico	Manual con azadón
o_mc14	Emma Ruíz	Ayahualulco	Ocotepec	19°21′39′′ 97°9′32′′	2230	1797	20	31	Orgánico	Manual con azadón

El área de estudio presenta un paisaje bastante heterogéneo que se compone de áreas de vivienda combinadas con pequeñas parcelas o *milpas* (es decir, policultivos tradicionales) y pastizales-acahuales. Los remanentes de bosque están dominados en el paisaje agroforestal de Xico, por bosque mesófilo, mientras que en Ayahualulco (Ocotepec) predomina más el bosque de pinos y coníferas (pino, cedro, táscate, encino) y en Acajete la proporción de bosque mesófilo y bosque de pino-encino es similar (Fig. 2).

4.2 Definición de niveles de perturbación del paisaje

A partir del más reciente mapa de coberturas de suelo de México (CONABIO 2023) se calculó el área de tres usos de suelo (vegetación nativa, tierras agrícolas, pastizal-acahual) para cada paisaje agroforestal dentro de un radio de 2 km a la redonda del conjunto de tres milpas por municipio (Fig. 2) usando el programa ArcGIS v10.5. Con base en esto se definieron tres niveles de perturbación: *bajo* (Acajete), *intermedio* (Xico) y *alto* (Ayahualulco, Ocotepec), dada la reducción del área de vegetación nativa (bosque mesófilo, bosques de coníferas y bosques de pino y pino-encino) con respecto al área agrícola o pecuaria dentro de la cual están inmersas las milpas experimentales (Fig. 2).

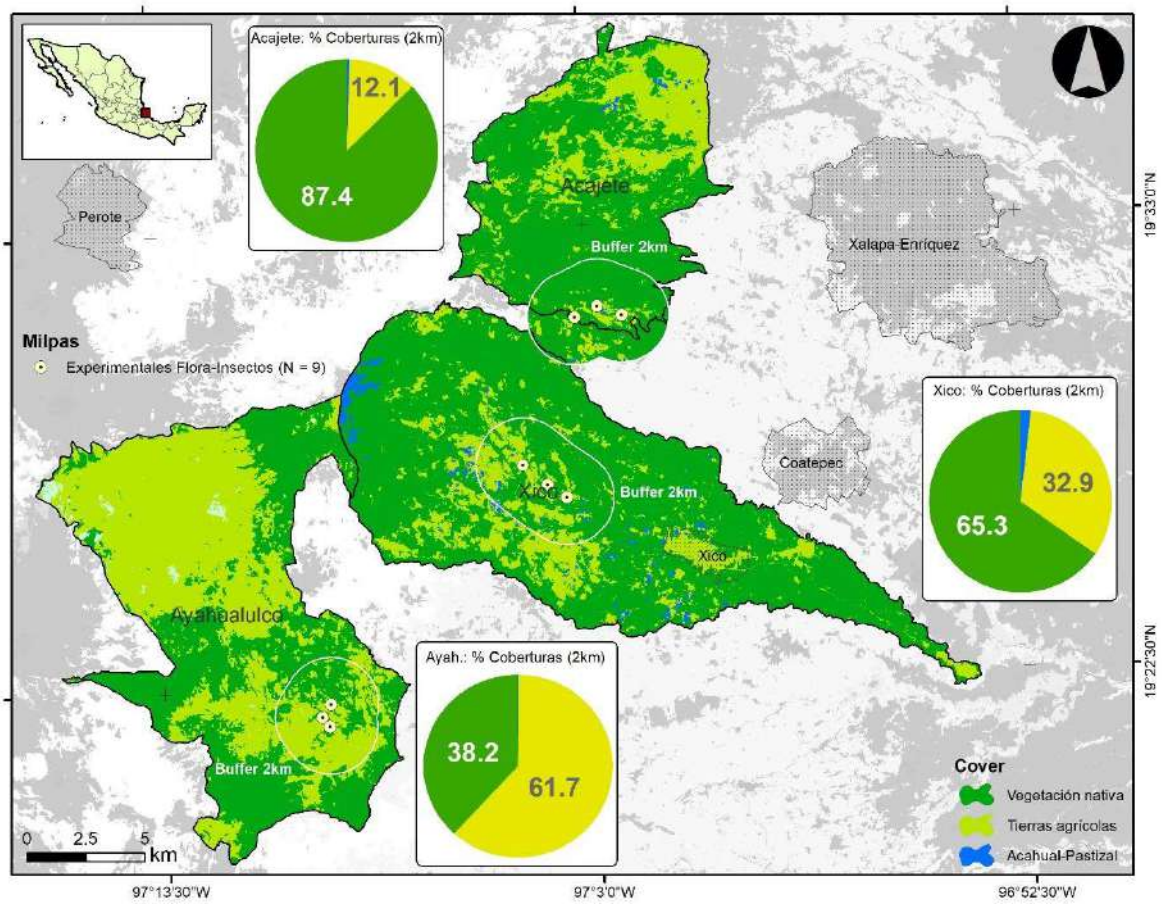

Figura 2. Ubicación de las nueve milpas experimentales seleccionadas como sitios de estudio (círculos blancos) en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México. Los buffers de 2km alrededor de las tres milpas por municipio representa la escala utilizada para los análisis del paisaje. Actualización de coberturas de suelos a partir del Sistema de Monitoreo del Cambio de la Cobertura del Suelo de América del Norte (NALCMS, por sus siglas en inglés) CAC 2020. Se muestra la dominancia porcentual de los tres principales grupos de cobertura de suelo.

4.3 Muestreo de insectos visitantes florales

El muestreo de abejas nativas y moscas se realizó cerca o durante los tres principales momentos de un ciclo agrícola de las milpas de montaña (2022 - 2023): floración (agosto 2022), precosecha-cosecha (noviembre 2022 y septiembre 2023) y presiembra-siembra (marzo 2023). Las colectas se llevaron a cabo entre las 9:00 y las 15:00 horas al interior y borde de las nueve milpas siguiendo una estrategia mixta de muestreo sistemático y observación ad libitum. Se efectuaron tres días consecutivos de muestreo en cada milpa,

completando así el muestreo de las tres milpas de cada paisaje agroforestal en un total de nueve días.

En cada milpa la captura de abejas nativas y moscas fue realizada por una persona, combinando dos métodos: 1) red entomológica y 2) Pan-traps o trampas con charolas de color azul, amarillo y blanco. En todos los casos, la recolección se enfocó en las franjas o parches de vegetación fértil de arvenses y arbustos; en el caso de los bordes de la milpa se consideró un buffer de 2 m hacia fuera y dentro del borde.

Los ejemplares colectados con red entomológica se sacrificaron utilizando una cámara letal con acetato de etilo y una vez muertos se conservaron en seco, mientras que los capturados con pan-traps se depositaron en viales con alcohol al 96%, todos con su respectiva etiqueta. Los insectos fijados se montaron en alfileres entomológicos para su posterior determinación taxonómica. Para las abejas se usaron claves especializadas a nivel de género y especie (e.g., Urban 1999, McGinley 1986, Labougle 1990, Michener et al. 1994). En particular, la determinación de las especies de abejas nativas se realizó con la asesoría del equipo de taxónomos de la Colección de Abejas (ECOAB) del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Para moscas, la separación hasta nivel de familia se realizó con las claves de Wiegmann (2013) y para la determinación a nivel de género y especie se usaron revisiones especializadas (e.g., Blatch 2003, Brown 2009, Mengual et al. 2009, Mengual y Thompson 2011, Young et al. 2016). Los especímenes se encuentran resguardados en la Colección Entomológica del Centro Occidente Mexicano (CECOM-INECOL Centro Regional del Bajío). Todo el material fue procesado en el Laboratorio de Biodiversidad en Paisaje Neotropicales (BPN Lab) –INECOL-Centro Regional del Bajío.

4.4 Inventario de flora arvense

El inventario de plantas se hizo como parte del estudio de las relaciones entre los visitantes florales y las especies de flora arvense y acompañante presente en las nueve milpas de estudio. Durante un año se realizaron muestreos periódicos de flora a través de recorridos ad libitum en los que se colectó la flora arvense y arbustiva visitada (o no) por los insectos, los

ejemplares fueron herborizados y depositados en la colección del herbario XAL – INECOL. Para la determinación taxonómica se utilizaron claves para géneros y especies (Diego-Pérez 2012; Durán-Espinosa 2006; Calderón de Rzedowski y Rzedowski 2004; Espejo y López-Ferrari 1994; Graham 1991; Martínez-Ojeda 1982; Nash y Nee 1984; Nee 1993; Rzedowski y Calderón de Rzedowski 2000) y se siguió el sistema de clasificación de APG ver. 14, basado en Angiosperm Phylogeny Website (Stevens 2023) en la notación de los nombres científicos, que fueron corroborados y verificados con las bases de datos de World Flora Online (WFO 2023); Tropicos.org (2023); Guía de Malezas de México (Vibrans 2010) y la Flora de Norte América (2023).

4.5 Análisis de datos

4.5.1 Diversidad alfa

La diversidad de especies de abejas nativas y moscas se evaluó entre distintos niveles de perturbación del paisaje (bajo, intermedio y alto) y 2). La diversidad se estimó y comparó en unidades de número efectivo de especies según la serie de Hill (Hill 1973; Jost 2006; Chao y Jost 2012). La serie Hill permite cuantificar la diversidad o estructura de las comunidades de organismos según cómo se distribuye la abundancia (e.i. número de individuos) entre las especies (Magurran 2004). En particular, la estimación de la diversidad (o estructura) de una comunidad según la serie de Hill permite realizar comparaciones (ej. entre comunidades o eventos de muestreo) en unidades con sentido biológico (e.i. número efectivo de especies) (Jost 2006):

$$ {}^{q}D \equiv \left(\sum_{i=1}^{S} p_i^q \right)^{1/(1-q)} $$

Donde *pi* es la abundancia proporcional de la i-ésima especie, S es el número de especies y q es el orden de la diversidad. Cuando el exponente q ≈ 0, se obtiene directamente la riqueza de especies; El valor de ${}^{0}D$ define el tamaño de la comunidad y no depende de las abundancias de las especies. Cuando q ≈ 1, se obtiene la diversidad típica o número efectivo de especies igualmente frecuentes (comunes), que equivale a la exponencial del índice de entropía de Shannon. Cuando q ≈ 2, el valor de diversidad indicará el número efectivo de las especies

más abundantes (dominantes), y equivale al inverso del índice de entropía de Simpson (Jost 2006; Moreno et al. 2011).

Para comparar la diversidad de (^{q}D) de especies de abejas nativas y moscas en los tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación, la estimación y análisis estadístico se realizó siguiendo a Chao et al. (2014). Este protocolo consiste en la construcción de curvas de rarefacción (a partir de 1000 iteraciones) en las cuales el eje Y corresponde a la diversidad estimada ($^{q}D \pm 95\%$ IC) y el eje X se ubica la cobertura de muestreo ($\hat{C}m$):

$$\hat{C}m = 1 - \frac{f1}{n}\left[\frac{(n-1)*f1}{(n-1)*f1 + 2f2}\right]$$

Donde f1 es el número de especies representadas en la muestra por exactamente un individuo (singletons), f2 es el número de especies con exactamente dos individuos (doubletons) en la muestra y n es el número total de individuos en la muestra. La cobertura de muestreo es el porcentaje de la comunidad representado en las especies (y sus abundancias) contenidas en una muestra seleccionada al azar. Así, $\hat{C}m$ es una medida de completitud de muestreo y varía entre 0 % (mínima completitud) y 100% (máxima completitud).

En este sentido, las comparaciones de comunidades sólo tienen sentido ecológico cuando se realizan bajo el mismo valor de $\hat{C}m$, de esta forma las diferencias (o ausencia de ellas) entre estimaciones de $^{q}D \pm 95\%$ IC no se deberán a un efecto de muestreo (Chao y Jost 2012). De acuerdo con Cumming et al. (2007), las estimaciones de ^{q}D serán estadísticamente diferentes (p-valor < 0.05) cuando no se presente traslape entre sus respectivos intervalos de confianza (e.i. 95% IC), en el caso contrario se concluye que no se cuenta con evidencia suficiente para concluir diferencias significativas (p-valor > 0.05) entre valores estimados de diversidad (Cultid-Medina y Escobar 2019). La estimación y comparación de $^{q}D \pm 95\%$ IC con base a la cobertura de muestreo se realizó con el paquete iNEXT para lenguaje R (Hsieh et al. 2015).

De forma complementaria a la estimación y comparación de $^{q}D \pm 95\%$ IC, la estructura de la comunidad se examinó con curvas de rango abundancia (Magurran 2004). Las curvas de

rango abundancia se construyeron en lenguaje R, colocando en el eje Y la abundancia de las especies en escala logarítmica y en el eje X se ordenarán las especies de la más a la menos abundante (Magurran 2004).

4.5.2 Diversidad beta

Para examinar los cambios en la composición de especies de abejas nativas y moscas se calculará la disimilitud composicional total (diversidad beta total = βcc) de especies entre niveles de perturbación del paisaje siguiendo el protocolo de Carvalho et al. (2012), donde βcc es la suma de dos componentes: el recambio (temporal) de especie (βrec) y la disimilitud dada por las diferencias en la riqueza de especies (βrich). En todos los casos, la disimilitud se calcula con el índice de Jaccard (Carvalho et al. 2012).

Para visualizar los patrones espaciales (entre niveles de perturbación) se construirán dendrogramas para βcc. Los valores de disimilitud composicional (e.i. βcc, βrec, y βrich) y el cluster se obtendrán en leguaje R con los paquetes BAT (Cardoso et al. 2020) y Vegan (Oksanen et al. 2018).

4.5.3 Estructura funcional de las comunidades locales de abejas

Se consideraron cuatro rasgos ecomorfológicos: 1) tamaño (pequeñas, medianas y grandes en comparación con *Apis mellifera*); 2) sociabilidad (solitarias, sociales, parásitas); 3) lugar de anidación (sobre el suelo o bajo el suelo); y 4) estructura de recolección de polen (escopa en patas y propodeo, escopa en patas traseras, escopa ventral, corbícula, sin estructura). La asignación de estos rasgos se realizó con base al conjunto de datos “Taxonomic Diversity and Ecomorphological Traits of Wild Bees in Mexico and Mesoamérica” disponible en GBIF (Sagot et al. 2023).

Para comparar la diversidad funcional de las comunidades de abejas nativas entre los tres paisajes agroforestales con diferentes niveles de perturbación (bajo, intermedio y alto), se utilizó el paquete *iNEXT3D* en R. Este enfoque permite calcular los números de Hill (q = 0,

1, 2) con un umbral de similitud funcional (τ) específico (Chao et al. 2021), definido en este caso como $\tau = 0.485$. Los valores de qFD proporcionan una medida robusta de la diversidad funcional en términos de riqueza, equidad, y dominancia funcional (Chao et al. 2021).

De manera complementaria se realizó un análisis de conglomerados basado en los rasgos funcionales de las especies de abejas nativas. Este análisis se llevó a cabo utilizando el método UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) (Legendre y Legendre 2012), generando un dendrograma que refleja la agrupación de especies en función de la similitud de sus rasgos funcionales. La distancia de corte se estableció en $\tau = 0.485$, lo que resultó en la identificación de ocho grupos funcionales distintos. El soporte de estos grupos en los clústeres fue evaluado mediante bootstrap utilizando el índice de Jaccard con 1,000 réplicas, indicando la estabilidad de las agrupaciones formadas (Legendre y Legendre 2012).

Las diferencias en la estructura de la comunidad de abejas nativas en los tres paisajes agroforestales se evalúo con un NMDS (non-metric multidimensional scaling) usando el paquete *vegan* de R (Oksanen et al. 2020), basado en la matriz de abundancia de especies. El análisis se llevó a cabo con un estrés final de 0.107, lo que indica una representación confiable de las distancias en el espacio bidimensional. Las especies fueron codificadas por color según su pertenencia a los grupos funcionales identificados previamente, permitiendo visualizar la distribución y agrupamiento de las especies en relación con el nivel de perturbación.

Finalmente, se calcularon los índices de diversidad funcional usando el paquete *FD* de R, para evaluar la equidad funcional (FEve), la divergencia funcional (FDiv) y la dispersión funcional (FDis) de las comunidades de abejas nativas en los tres paisajes agroforestales. FEve fue calculado para determinar la uniformidad en la distribución de las especies en el espacio funcional, mientras que FDiv evaluó cómo las especies dominantes se distribuyen en dicho espacio. FDis, por su parte, midió el grado de dispersión de las especies según sus rasgos funcionales (Casanoves et al. 2011). Estos índices proporcionaron una perspectiva detallada sobre cómo las comunidades de abejas se estructuran funcionalmente en el paisaje, permitiendo identificar patrones de redundancia o solapamiento funcional entre especies.

5. Resultados

5.1 Riqueza y composición de la comunidad de abejas nativas

En total se colectaron 845 abejas nativas, distribuidas en 79 UTRs (29 a nivel de especie y 50 a morfoespecie), 28 géneros y cinco familias (Apidae, Andrenidae, Megachilidae, Halictidae y Colletidae). La familia Apidae concentró el 62% del total de los individuos, y junto con Halictidae y Andrenidae fueron las familias con la mayor riqueza específica (Fig. 3).

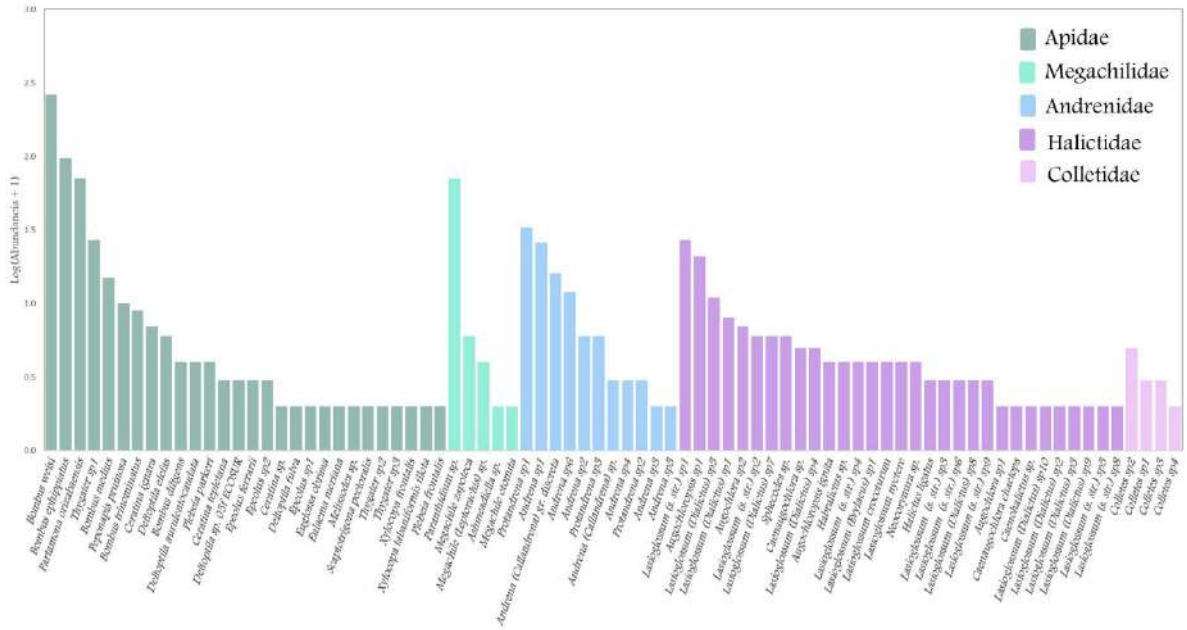

Figura 3. Riqueza y abundancia de abejas nativas registradas a través de nuevas milpas de montaña ubicadas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México.

Entre las especies más comunes o abundantes se encuentran tres especies de abejas sociales: *Bombus weisi*, *B. ephippiatus* y *Partamona orizabaensis* y una abeja solitaria: *Paranthidium* sp. (Fig. 4). Las curvas de rango-abundancia muestran que la comunidad de abejas nativas está formada por un reducido número de especies muy abundantes y muchas especies con pocos individuos. También, revelan estructuras diferentes de la comunidad de abejas nativas para cada nivel de perturbación del paisaje. En Acajete, paisaje con el nivel de perturbación más bajo, las especies más abundantes fueron *B. weisi* y *B. ephippiatus*; en Xico, las más

comunes fueron *P. orizabaensis* y *B. weisi*; mientras que en Ayahualulco, que corresponde al paisaje más perturbado, las especies con más individuos fueron *B. weisi* y *Paranthidium* sp. (Fig. 4).

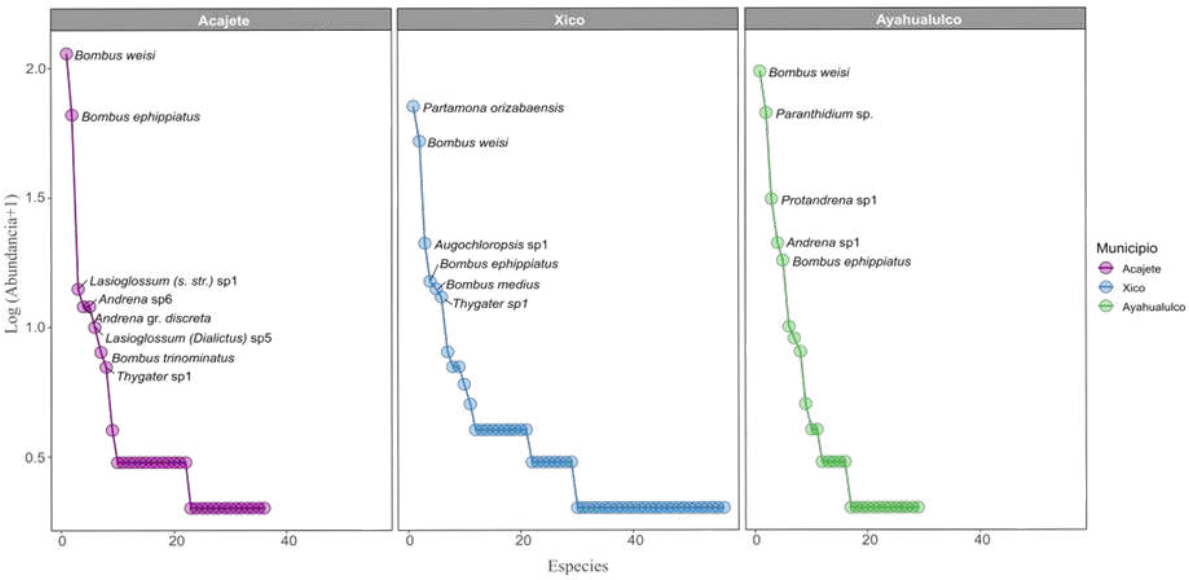

Figura 4. Curvas de rango-abundancia de las especies de abejas nativas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación (Acajete: bajo; Xico: medio; Ayahualulco: alto).

Las abejas eusociales representaron el 81% de la abundancia total registrada para la familia Apidae. Resalta la considerable riqueza de jicotes (*Bombus* sp.) en los tres municipios de estudio (5 especies); incluyendo *B. medius*, *B. trinominatus* y *B. diligens*, especies catalogadas por la UICN como vulnerable (VU), en preocupación menor (LC) y en riesgo inminente (NT), respectivamente (Fig. 5).

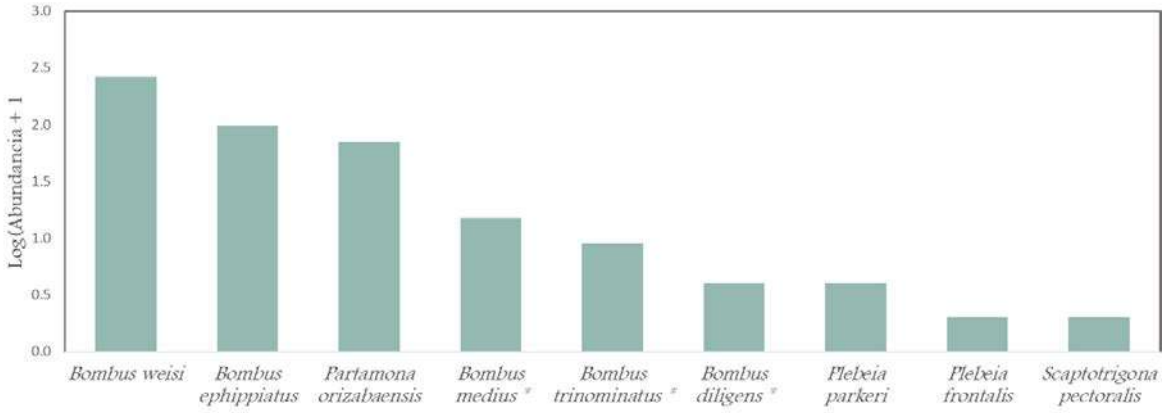

Figura 5. Abundancia relativa para ilustrar la incidencia de las especies eusociales de abejas nativas. Con asterisco se señalan las especies catalogadas como amenazadas por la UICN.

Al extraer las abejas eusociales, se observa que la distribución de la abundancia de especies cambia considerablemente, siendo ahora Halictidae la familia más abundante, ya que representa el 34% de la abundancia total, seguida por Andrenidae (26%), Megachilidae (21%), Apidae (17%) y Colletidae (2%) (Fig. 6 y 7).

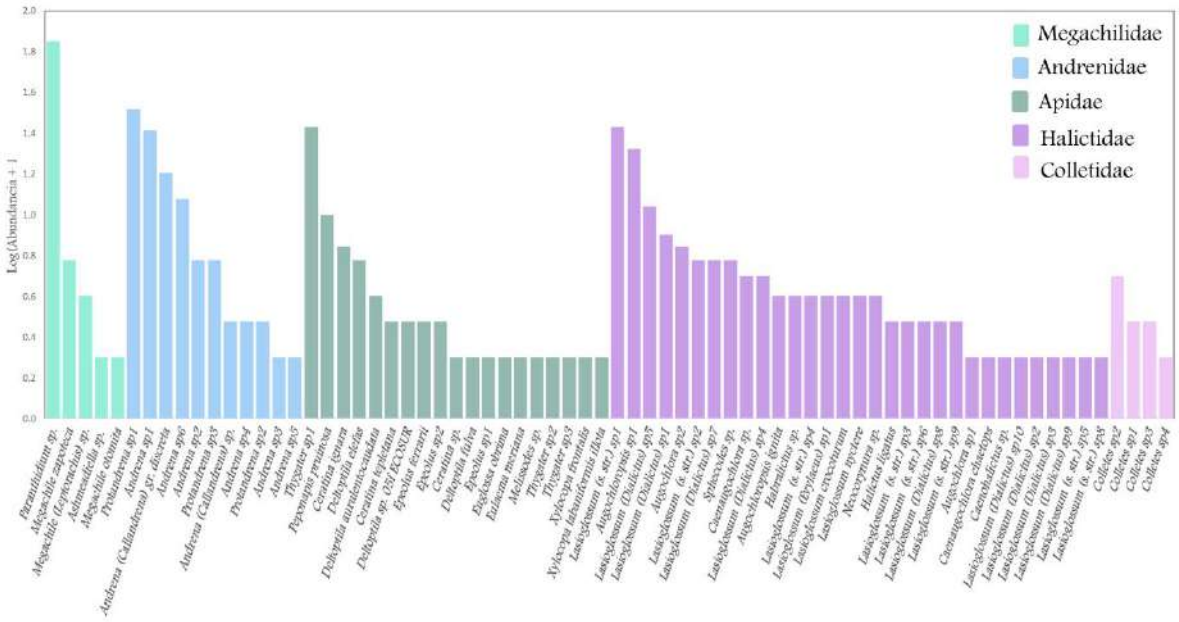

Figura 6. Riqueza y abundancia de abejas no eusociales registradas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México.

Las curvas de rango-abundancia mostraron que entre las especies más comunes de abejas no eusociales están seis especies pertenecientes a la familia Halictidae, cuatro andrénidos, tres ápidos y un megaquílido (Fig. 7). La distribución de la abundancia fue diferente entre los tres paisajes agroforestales. En Acajete, las especies más abundantes fueron *Lasioglossum* (s. str.) sp1 y *Andrena* sp6; en Xico, las más comunes fueron *Augochloropsis* sp1 y *Thygater* sp1; mientras que en Ayahualulco, las especies con más individuos fueron *Paranthidium* sp. y *Protandrena* sp1 (Fig. 7).

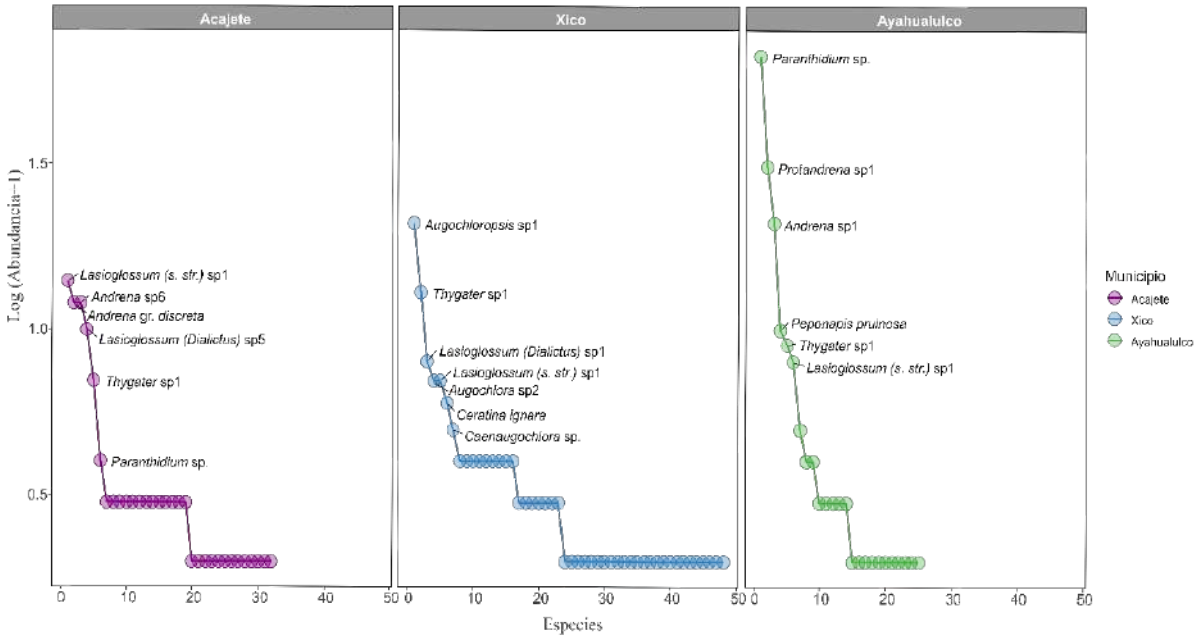

Figura 7. Curvas de rango-abundancia de las especies de abejas no eusociales en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación (Acajete: bajo; Xico: intermedio; Ayahualulco: alto).

5.2 Riqueza y composición de la comunidad de moscas

Se registraron 778 individuos del orden Díptera, distribuidos en 109 UTRs (26 identificados a nivel de especie y 83 como morfoespecie), 40 géneros y 17 familias (Syrphidae, Muscidae, Tachinidae, Rhinophoridae, Sarcophagidae, Dolichopodidae, Lonchaeidae, Calliphoridae, Scathophagidae, Ulidiidae, Asilidae, Tephritidae, Bibionidae, Stratiomyidae, Sciaridae, Conopidae y Platystomatidae). La familia Syrphidae representó el 55% del total de individuos, y junto con Tachinidae y Calliphoridae, concentraron la mayor riqueza específica (Fig. 8).

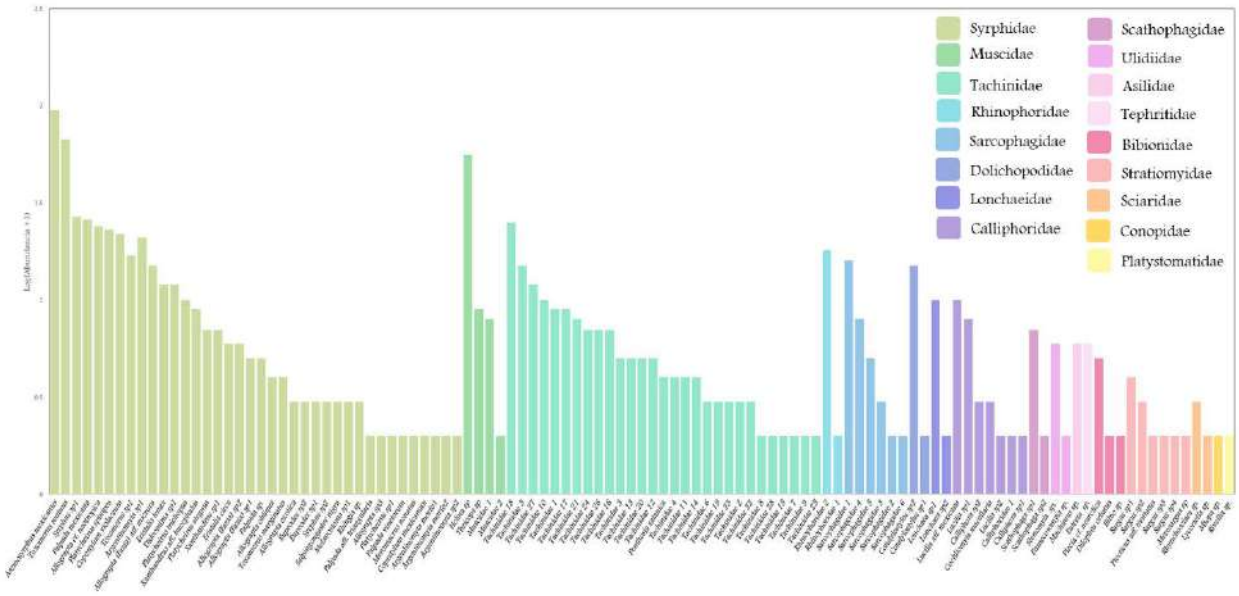

Figura 8. Riqueza y abundancia de especies de moscas registradas en tres paisajes agroforestales de los municipios de Xico, Acajete y Ayahualulco, Veracruz, México.

Las especies más abundantes incluyeron ocho moscas de las flores (Syrphidae), dos taquínidos y un múscido. Las curvas de rango-abundancia mostraron estructuras distintas en la comunidad de moscas en función del nivel de perturbación del paisaje. En el paisaje menos perturbado (Acajete), las especies dominantes fueron un múscido (*Helina* sp.) y un taquínido. En contraste, en los paisajes con pertubación intermedia (Xico) y alta (Ayahualulco), las especies más comunes fueron los sírfidos: *Asemosyrphus mexicanus*, *Copestylum violaceum*, *Toxomerus mutuus*, *Palpada mexicana*, *Allograpta* cf. *neotropica*, *Eristalis tenax* y *Syrphus* sp1 (Fig. 9).

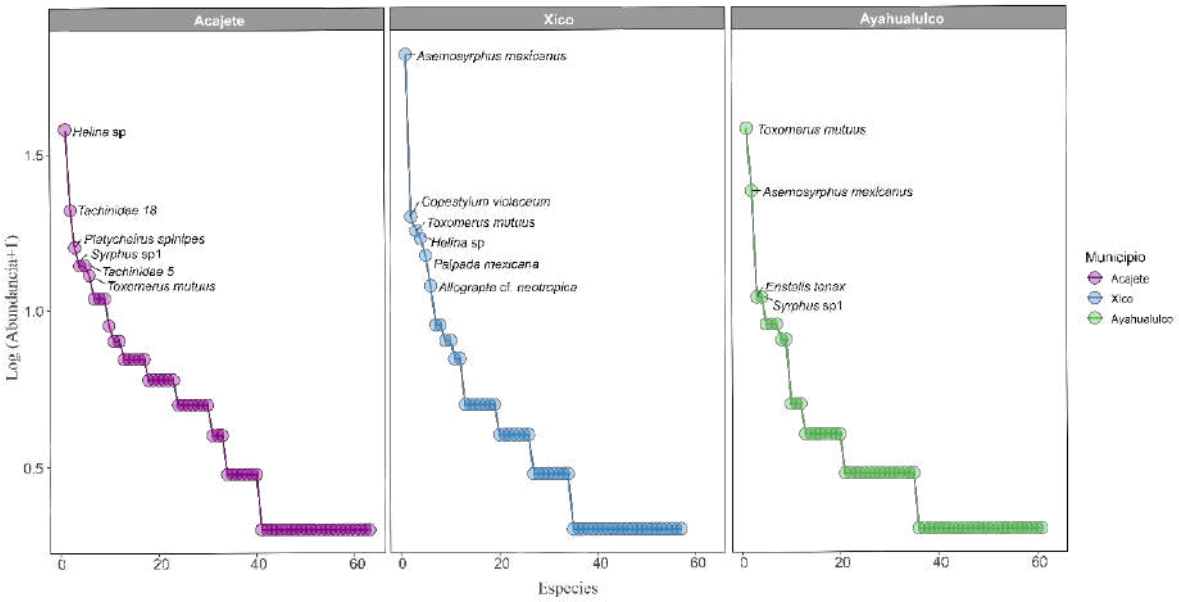

Figura 9. Curvas de rango-abundancia de las especies de moscas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación (Acajete: bajo; Xico: intermedio; Ayahualulco: alto).

5.3 Diversidad alfa

La comparación entre comunidades se realizó bajo la misma cobertura de muestreo. Para ello, se interpolaron o extrapolaron las estimaciones de ^{q}D de cada muestra (paisaje y milpa). En el caso de las abejas, la comparación entre los tres paisajes agroforestales se realizó a un nivel de completitud del 90% y para las moscas del 92% (Tabla 2). Mientras que la comparación entre las nueve milpas, se efectúo a un nivel de completitud del 80% para las abejas y del 91% para las moscas (Tabla 3).

Tabla 2. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas y moscas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto). Se usaron tres tipos de métodos: Int = interpolación, Obs = diversidad observada, Ext = extrapolación.

	Municipio	Método	N	$\hat{C}m$	^{0}D	^{1}D	^{2}D
Abejas	Acajete	Int	139	90	25.6	8.2	4.3
	Xico	Obs	281	90	56	19.4	9.1
	Ayahualulco	Int	74	90	15.2	7.6	5.1
Moscas	Acajete	Obs	296	92	63	38.5	25.3
	Xico	Obs	272	92	57	26	12.4
	Ayahualulco	Ext	288	92	68.8	34.6	17.4

Tabla 3. Comparación de la diversidad (^qD) de abejas nativas y moscas en nueve milpas de montaña, ordenadas por su elevación. Se usaron dos tipos de métodos: Ext = extrapolación, Int = interpolación.

	Milpa	Método	N	$\hat{C}m$	^0D	^1D	^2D
Abejas	x_mc6	Int	46	80	16	8.8	5.2
	m_mc2	Ext	113	80	36.9	19.4	11.4
	c_mc4	Ext	152	80	45.1	20.4	11.2
	o_mc14	Int	15	78	6.5	4.7	3.6
	z_mc11	Int	23	79	8.5	5.5	3.9
	o_mc15	Int	19	79	7.5	5.4	4.2
	o_mc19	Int	17	79	7.2	5.4	4.3
	e_mc9	Int	21	81	7.2	4.7	3.5
	s_mc8	Int	15	80	6.1	4.5	3.6
Moscas	x_mc6	Ext	127	91	32.2	18.9	11.7
	m_mc2	Ext	82	91	27.1	18.3	11.7
	c_mc4	Ext	141	91	39.4	20.7	10.1
	o_mc14	Ext	152	91	51.9	39.4	27.1
	z_mc11	Ext	143	91	34.7	18	10.1
	o_mc15	Ext	152	88	47	23.3	9.3
	o_mc19	Ext	152	90	37.5	19.9	11.6
	e_mc9	Ext	152	88	46.7	34.6	27
	s_mc8	Ext	116	91	37.4	27.6	20.2

Las estimaciones de diversidad (^qD) de abejas nativas para los tres paisajes agroforestales fueron más altas en Xico (Fig. 10 y Tabla 2). En términos de riqueza de especies (q=0), se detectaron diferencias significativas entre Acajete, Xico y Ayahualulco. Xico mostró la mayor riqueza (^0D = 56 especies efectivas), mientras que Ayahualulco, donde el paisaje circundante a las milpas presenta un nivel de perturbación alto, obtuvo el menor número de especies (^0D = 15.2 especies efectivas). En cuanto al número efectivo de especies comunes y dominantes (^1D y ^2D), Xico presentó estimaciones superiores en comparación con los otros paisajes agroforestales, siendo significativamente diferente de Acajete y Ayahualulco (Fig. 10 y Tabla 2). En contraste, la comunidad de moscas mostró un patrón más heterogéneo respecto a sus estimaciones de diversidad (qD) (Fig. 10 y Tabla 2). La riqueza de especies (q = 0) no difirió significativamente entre los tres paisajes. Sin embargo, el número efectivo de especies comunes y dominantes (^1D = 38.5 y ^2D = 25.3) fue mayor en Acajete y fue significativamente diferente de Xico (Fig. 10 y Tabla 2).

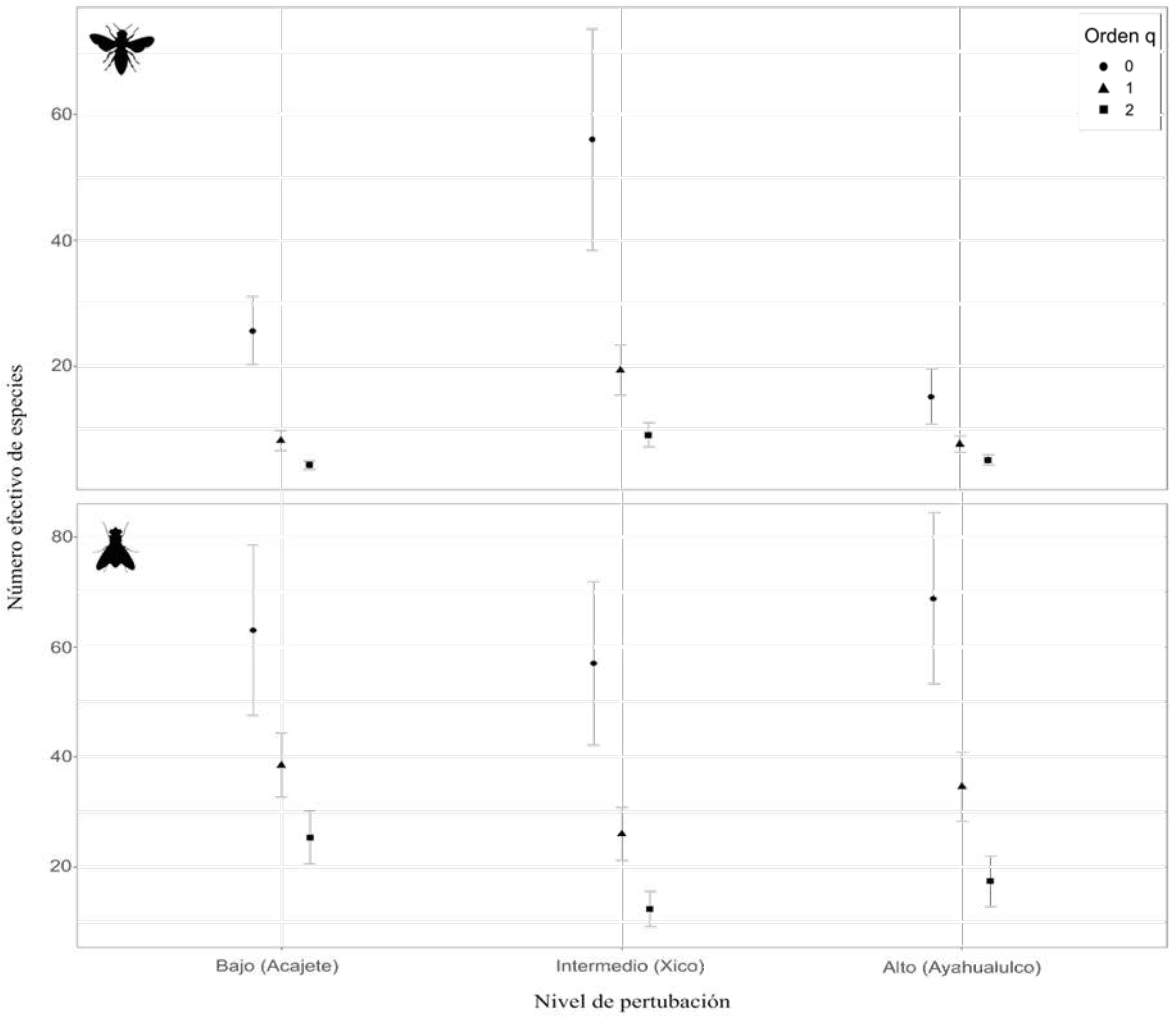

Figura 10. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas (panel superior) y moscas (panel inferior) para los tres paisajes agroforestales de los municipios de Acajete, Xico y Ayahualulco, ordenados según el nivel de perturbación.

Por su parte, no se detectaron diferencias en ninguna de las expresiones de diversidad entre las milpas de cada paisaje agroforestal, ni para la comunidad de abejas ni para las moscas, dado que los intervalos de confianza se superponen. Respecto a las abejas, las estimaciones de diversidad (^{q}D) en las milpas de menor altitud (Xico) exhibieron una mayor variabilidad (Fig. 11). En particular, las milpas c_mc4 y m_mc2 destacaron como los sitios con la mayor cantidad de especies representadas por un soló individuo (singletons). En cambio, en el grupo de las moscas, fueron las milpas de Ayahualulco las que presentaron mayor variación, siendo las milpas o_mc14 y o_mc15 los sitios con más singletons.

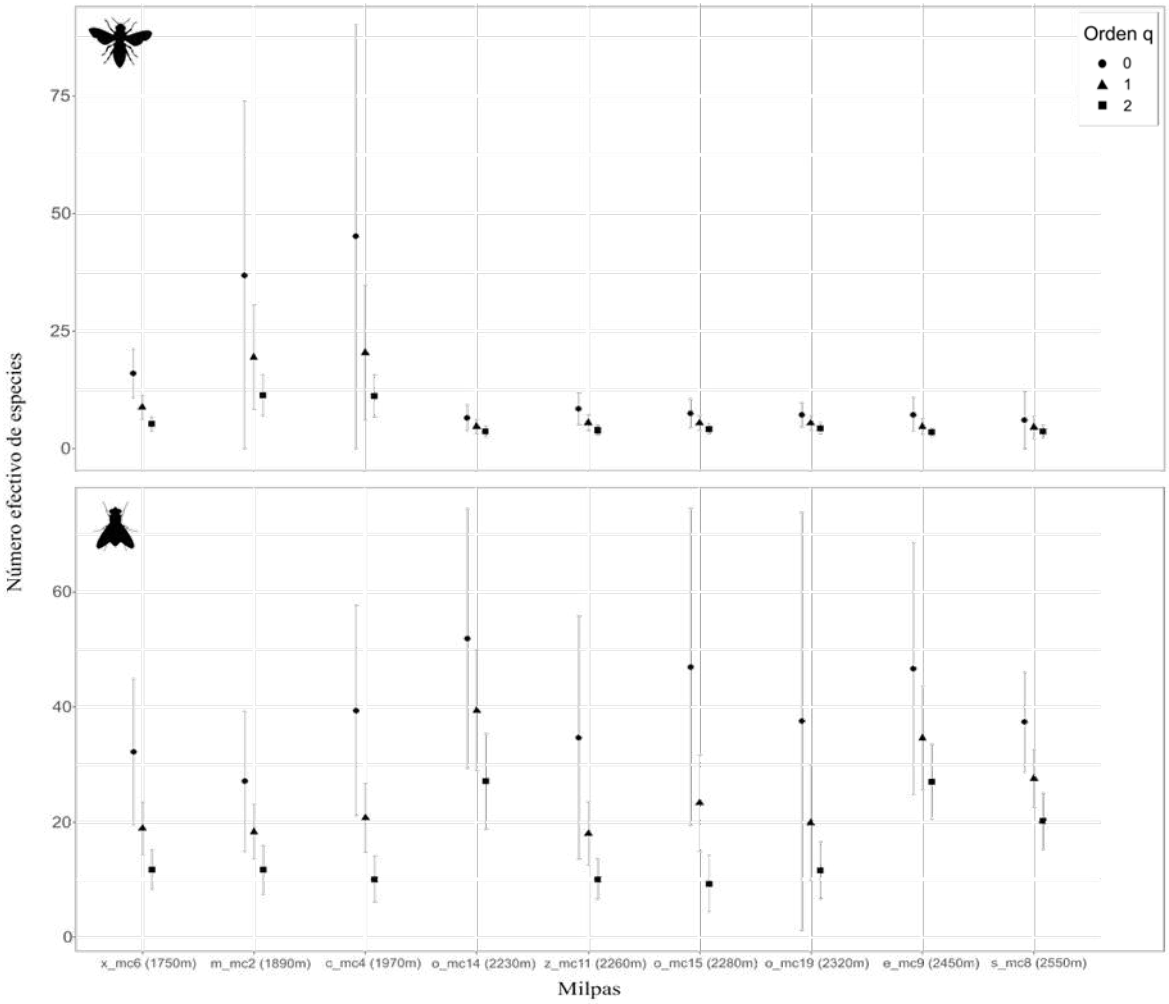

Figura 11. Comparación de la diversidad (^{q}D) de abejas nativas (panel superior) y moscas (panel inferior) en nueve milpas de montaña, ordenadas por su elevación.

5.4 Diversidad beta

Los resultados sugieren que las comunidades de abejas nativas y moscas muestran una considerable variación en la composición de especies entre los tres paisajes agroforestales, con una diversidad beta total del 70% para las abejas (Fig. 12A) y del 66% para las moscas (Fig. 12B). Esta disimilitud se debe principalmente al recambio de especies entre los sitios, más que a las diferencias en la riqueza de especies (Fig. 12). En el caso de las abejas, el

recambio contribuye en un 60% a la medida de beta total, mientras que para las moscas este aporte es aún mayor, alcanzando el 92%.

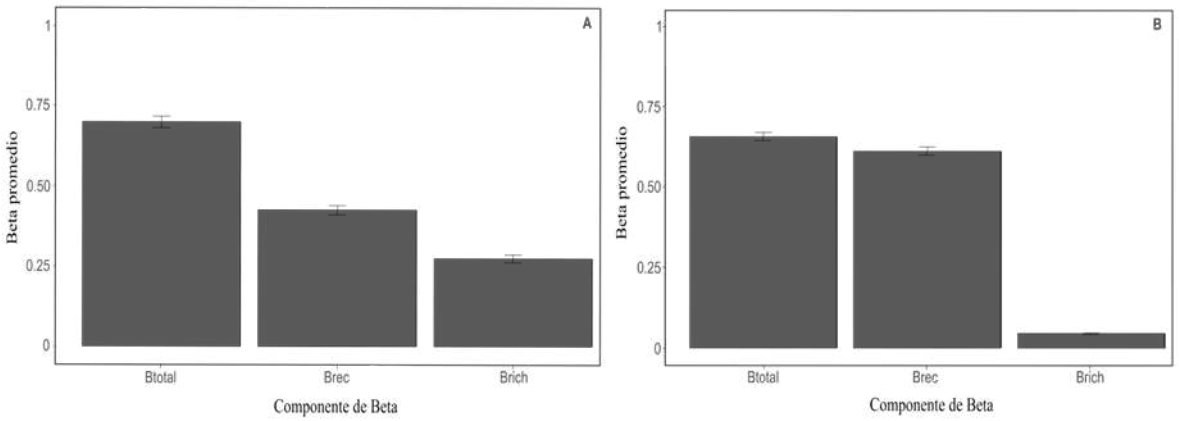

Figura 12. Diversidad beta promedio de las comunidades de abejas nativas (A) y moscas (B) a nivel de paisaje agroforestal, desglosada en sus tres componentes: Beta total (Btotal), Beta recambio (Brec) y Beta riqueza (Brich).

La figura 13 muestra un patrón similar al gráfico anterior, pero la diversidad beta total aumenta para las abejas y las moscas, con un valor del 77% y 75% respectivamente, lo que indica una alta disimilitud de especies entre las milpas. El recambio de especies sigue siendo el componente que más contribuye a la diversidad beta observada, aportando un 70% en el caso de las abejas y un 80 % en las moscas.

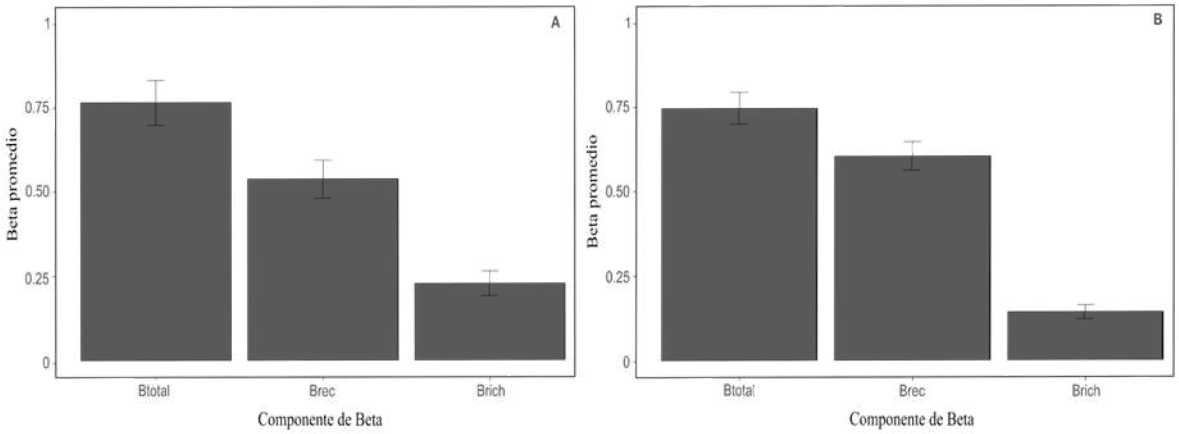

Figura 13. Diversidad beta promedio de las comunidades de abejas nativas (A) y moscas (B) a nivel de milpa, desglosada en sus tres componentes: Beta total (Btotal), Beta recambio (Brec) y Beta riqueza (Brich).

Considerando la composición de especies de abejas nativas, los tres paisajes agroforestales compartieron 13 especies. Xico y Acajete compartieron ocho especies, mientras que los pares Xico-Ayahualulco y Acajete-Ayahualulco fueron los que menos especies compartieron, con solo cuatro. Ocho especies fueron exclusivas de Ayahualulco, 11 de Acajete, y Xico, fue el hábitat con mayor cantidad de especies exclusivas, un total de 31 (ver Apéndice S1).

El análisis de conglomerados para la comunidad de abejas detectó dos grupos distintos. El primero estuvo conformado por las milpas de Ayahualulco y Acajete (J b = 0,97), y el segundo agrupó las milpas de Xico (J b = 0,93) (Fig, 14). Las especies con mayor abundancia relativa en estos grupos fueron las abejas eusociales *Bombus weisi*, *B. ephippiatus* y *Partamona orizabaensis*, junto con las abejas solitarias *Thygater* sp1, *Paranthidium* sp., *Lasioglossum* (s.str.) sp1, *Andrena* sp1, *Protandrena* sp1, *Augochloropsis* sp1 y *Andrena* (*Callandrena*) gr. *discreta* (Fig. 14).

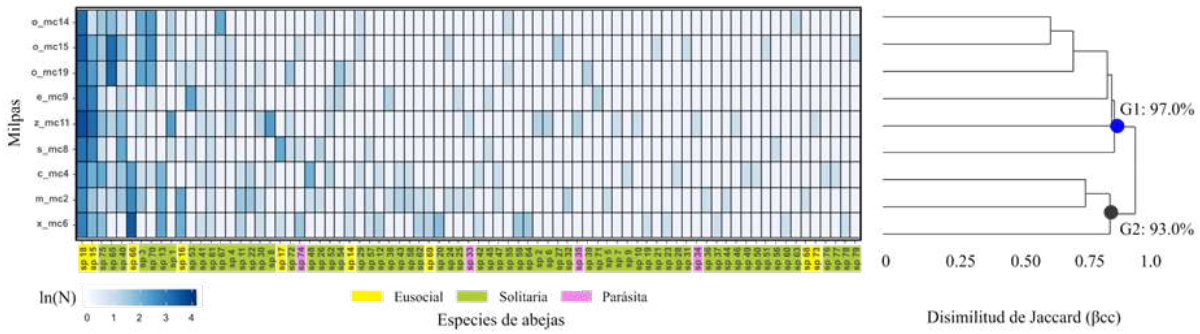

Figura 14. Mapa de calor de la abundancia relativa de especies de abejas nativas en nueve milpas de montaña. El color amarillo representa las especies eusociales, el verde las solitarias y el rosa las parásitas. El soporte de los grupos en los clústeres está dado por el bootstrap de Jaccard (1,000 réplicas, números en cada rama de los clústeres). Se muestran los grupos con respecto a la medida beta total (βcc~índice de Jaccard) (Carvalho et al., 2013).

Respecto a la composición de especies de moscas, los tres paisajes agroforestales compartieron 20 especies. Acajete y Ayahualulco compartieron 15 especies. De manera similar, Acajete y Xico compartieron 13 especies. Mientras que Xico y Ayahualulco fueron el par de paisajes con menos especies compartidas, solo cuatro. Quince especies fueron exclusivas de Acajete, 20 de Xico y 22 de Ayahualulco (ver Apéndice S2).

En la comunidad de moscas, la evaluación para determinar el mejor esquema de agrupamiento reflejó dos propuestas: una en la que se formaron tres grupos y otra en la que se crearon dos agrupaciones. En la primera propuesta, el primer grupo incluyó las milpas z_mc11, x_mc6, m_mc2 y c_mc4 (J b = 0,84), el segundo estuvo formado por las milpas o_mc14, e_mc9 y s_mc8 (J b = 0,82), y el tercero agrupó las milpas o_mc15 y o_mc19 (J b = 0,73) (Fig. 15). Mientras tanto, en la segunda propuesta, el primer grupo estuvo formado por las milpas z_mc11, x_mc6, m_mc2 y c_mc4 (J b = 0,98), y el segundo constituido por las milpas o_mc14, e_mc9, s_mc8, o_mc15 y o_mc19 (J b = 0,98) (Fig. 15). Las especies con mayor abundancia relativa fueron los sírfidos *Asemosyrphus mexicanus*, *Toxomerus mutuus*, *Allograpta* cf. *neotropica*, *Syrphus* sp1, *Argentinomyia* sp1, *Palpada mexicana* y *Platycheirus spinipes* (Fig. 15).

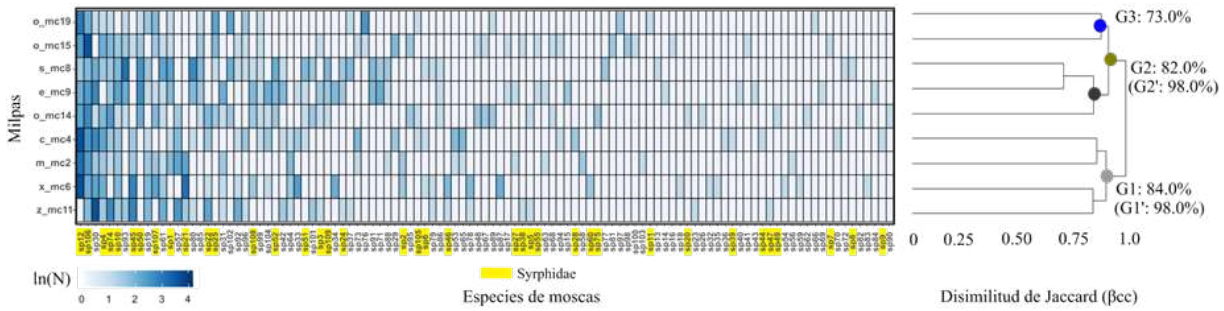

Figura 15. Mapa de calor de la abundancia relativa de especies de moscas en nueve milpas de montaña. El color amarillo representa las especies de moscas de las flores (Syrphidae). El soporte de los grupos en los clústeres está dado por el bootstrap de Jaccard (1,000 réplicas, números en cada rama de los clústeres). Se muestran los grupos con respecto a la medida beta total (βcc~índice de Jaccard).

5.5 Estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas

La riqueza funcional (q = 0) no mostró diferencias significativas entre los tres paisajes agroforestales. Xico presentó la mayor cantidad de grupos funcionales (^{0}FD = 7.8), mientras que los paisajes con baja y alta perturbación registraron los menores valores (^{0}FD = 5.9 y 5.5 respectivamente). Se detectaron diferencias en el número efectivo de grupos funcionales comunes (^{1}FD) entre Acajete y Xico. Respecto a los grupos funcionales dominantes (^{2}FD), Acajete difirió significativamente tanto de Xico como de Ayahualulco (Fig. 16).

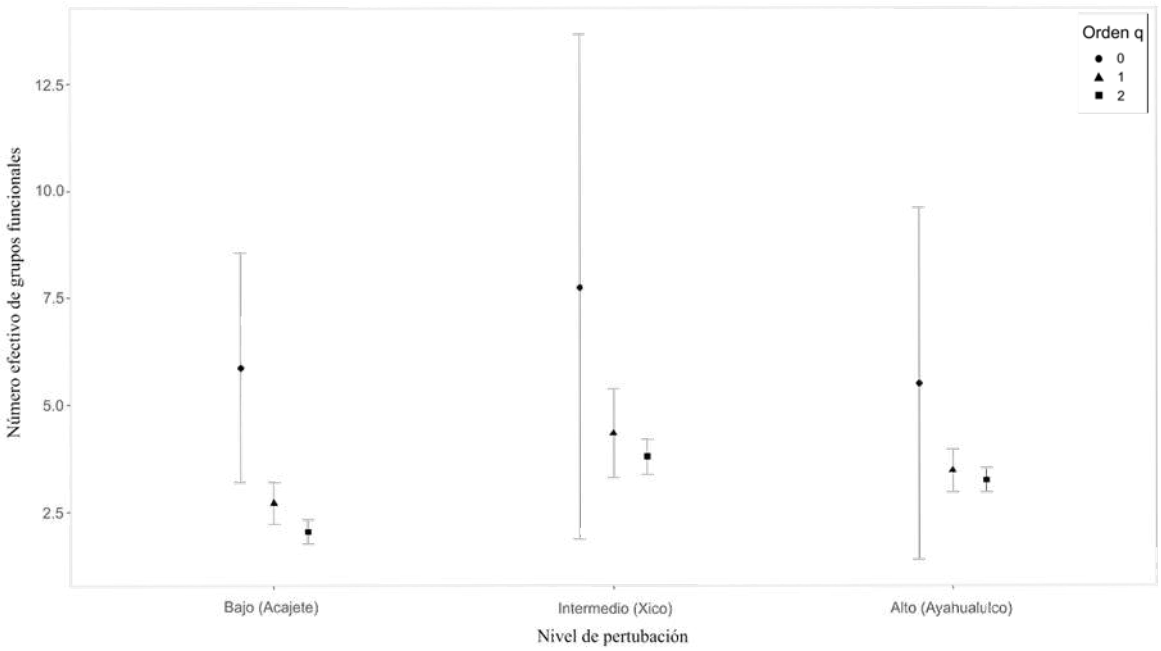

Figura 16. Comparación de la diversidad funcional (^{q}FD) de abejas nativas entre tres paisajes agroforestales ubicados en los municipios de Acajete, Xico y Ayahualulco, ordenados según el nivel de perturbación.

El análisis de conglomerados detectó ocho grupos funcionales (Fig. 17 y Tabla 4): el grupo 3 (G3, J b = 0,92) fue el mejor representado, conformado principalmente por especies pequeñas, de hábitos solitarios, que nidifican bajo el suelo y llevan el polen en escopas ubicadas en las patas traseras. El grupo 1 (G1, J b = 0,85) estuvo representado por especies de tamaño mediano, solitarias, que anidan bajo el suelo y acarrean el polen principalmente en escopas ubicadas en las patas y propodeo (Tabla 4). En Acajete y Ayahualulco se registraron siete grupos, mientras que en Xico se encontraron representados los ocho grupos.

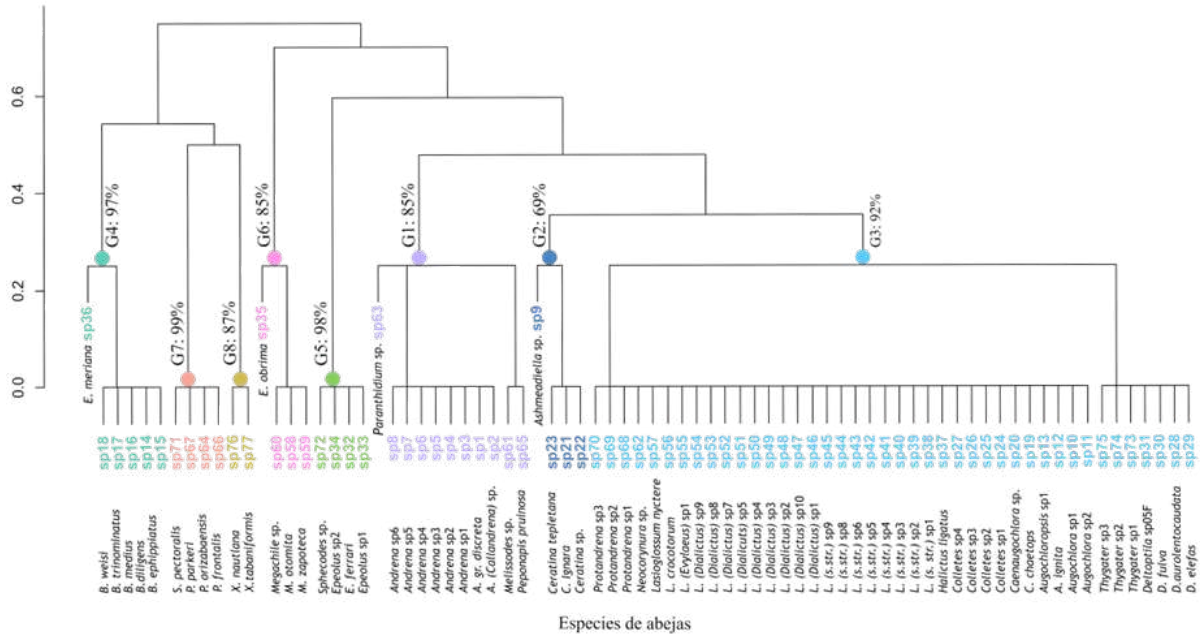

Figura 17. Dendrograma de grupos funcionales de abejas nativas. Para una distancia de corte igual a Tau = 0.485, se identificaron ocho grupos en función de la similitud de rasgos funcionales entre especies. El soporte de los grupos en los clústeres está dado por el bootstrap de Jaccard (1,000 réplicas, números en cada rama de los clústeres).

Tabla 4. Grupos funcionales de abejas nativas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto).

Grupo	Número de especies	Características	Nivel de perturbación
G1	11	Especies de tamaño mediano, solitarias, que nidifican bajo el suelo y acarrean el polen principalmente en escopas ubicadas en las patas y propodeo	Bajo (9), alto (6), intermedio (4)
G2	4	Especies pequeñas, solitarias, que nidifican sobre el suelo y principalmente transportan el polen en escopas ubicadas en las patas traseras	Intermedio (4), bajo (1), alto (1)
G3	42	Principalmente especies pequeñas, solitarias, que nidifican bajo el suelo y llevan el polen en escopas ubicadas en las patas traseras	Intermedio (30), bajo (16), y alto (15)
G4	6	Especies de gran tamaño, principalmente eusociales, que nidifican bajo el suelo y transportan el polen en la corbícula	Intermedio (6), alto (4) y bajo (3)
G5	4	Especies pequeñas, cleptoparásitas, que nidifican bajo el suelo y no presentan estructuras para acarrear el polen	Bajo (4), intermedio (2) y alto (1)
G6	4	Especies medianas, solitarias, que nidifican sobre el suelo y principalmente llevan el polen en escopas ventrales	Intermedio (4), bajo (1) y alto (1)
G7	4	Especies pequeñas, eusociales, que nidifican sobre el suelo y acarrean el polen en la corbícula	Intermedio (3), bajo (1)
G8	2	Especies de tamaño grande, de hábitos sociales, que nidifican sobre el suelo y transportan el polen en escopas ubicadas en las patas	Intermedio (1) y alto (1)

Las milpas de Acajete y Ayahualulco se agruparon entre sí, lo que indica que fueron más similares en la composición de especies de abejas y en su abundancia, en comparación con las milpas de Xico, que se encuentran más alejadas. En el paisaje con un nivel de perturbación alta, predominaron los grupos funcionales 1 y 3, mientras que en el paisaje con baja perturbación se observó una mezcla variada y una distribución dispersa de los grupos 1, 3, 4 y 5. En el paisaje con perturbación intermedia, los grupos 3, 6 y 7 fueron los más comunes y mostraron una distribución más agrupada. El grupo 3, en particular, mostró una gran dispersión y estuvo presente en todos los paisajes agroforestales (Fig. 18).

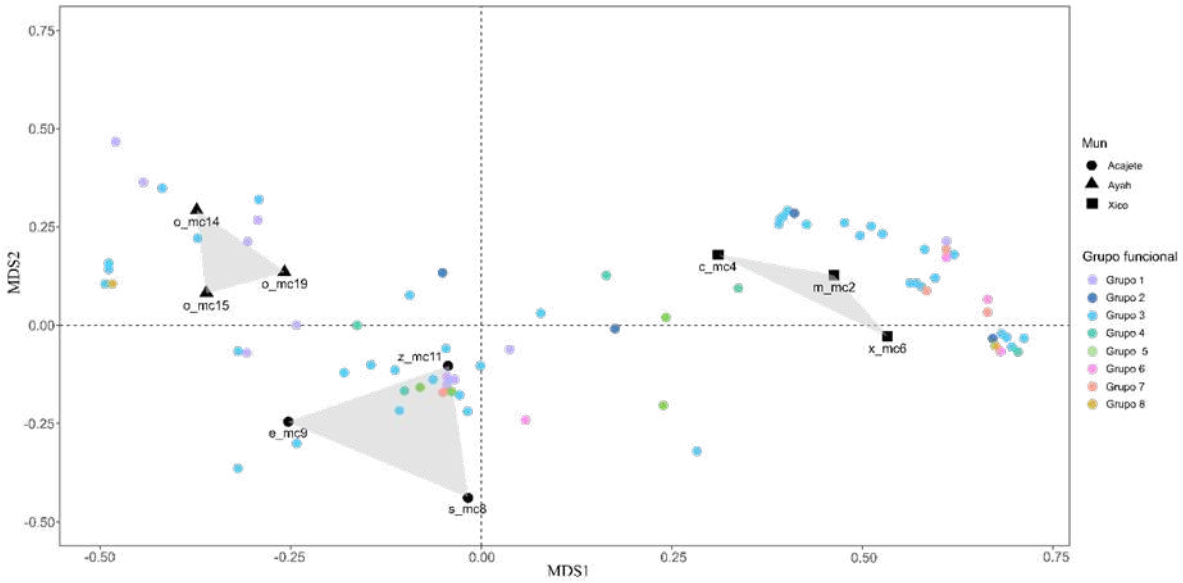

Figura 18. NMDS basado en la abundancia de especies dentro de tres paisajes agroforestales (estrés = 0.107). Los círculos representan las milpas de Acajete, los triángulos las de Ayahualulco y los cuadrados las de Xico. Las especies pertenecientes a cada grupo funcional están codificadas por color.

La equidad funcional (FEve) para los tres paisajes agroforestales presentó valores entre 0,17 y 0,20 (Tabla 5), lo que sugiere la presencia de especies con densidades muy altas o varias especies altamente abundantes cuyos rasgos funcionales son similares. La divergencia funcional (FDiv) registró valores que oscilaron entre 0,85 y 0,98 (Tabla 5), indicando que las especies más abundantes o dominantes se distribuyen en diferentes regiones del espacio funcional, desempeñando roles distintos. La dispersión funcional (FDis) fluctúo entre 0,32 y 0,42 (Tabla 5), lo cual se considera moderada. Esto sugiere que, en cada paisaje agroforestal,

las especies de abejas tienden a diferir en sus rasgos funcionales. No obstante, la cercanía de los valores de FDis entre los tres paisajes podría indicar la existencia de cierta redundancia funcional o solapamiento en los roles funcionales entre especies.

Tabla 5. Índices de diversidad funcional (FEve = equidad funcional, FDiv = divergencia funcional y FDis = dispersión funcional) para la comunidad de abejas nativas en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto).

Paisajes agroforestales	FEve	FDiv	FDis
Bajo (Acajete)	0.17	0.97	0.32
Intermedio (Xico)	0.18	0.98	0.42
Alto (Ayahualulco)	0.20	0.85	0.39

5.6 Flora arvense

Hasta el momento se han registrado en las nueve milpas más de 180 especies de plantas con flor, pertenecientes a 62 familias, incluyendo especies cultivadas, domesticadas, toleradas y silvestres. Las familias con mayor riqueza son: Asteraceae (51 spp.), Solanaceae (11), Fabaceae (8), Rosaceae (7), Lamiaceae (6), Polygonaceae (6) (Fig. 19). Del total de especies, 144 son nativas lo que representa el 80% de las plantas muestreadas. Entre los géneros más diversos encontramos: *Solanum* (8 sp.), *Bidens* (6), *Stevia* (4), *Trifolium, Tagetes, Rumex, Polygonum, Phytolacca, Paspalum, Lobelia, Ipomea* (3) (Datos extraídos de: Inventario de flora arvense y acompañante elaborado por Catalina Ruíz-Dominguez). Las especies más abundantes y visitadas frecuentemente por insectos fueron (Fig. 20): *Raphanus raphanistrum, Eruca sativa, Polygonum capitatum, P. nepalense, Lopezia racemosa, Rumex acetosella, Tibouchina galeottiana¸ Oxalis jacquiniana, Salvia arthrocoma, Lepechinia schiedeana, Bidens alba* y *B. triplinervia*.

Asteraceae se destacó como la familia con la mayor riqueza de especies en los tres municipios, con una representación particularmente notable en Xico (Fig. 19). La distribución de la riqueza de herbáceas muestra variaciones significativas en función del nivel de perturbación del paisaje. En Xico (perturbación intermedia), se observó la mayor riqueza de especies, superando a Acajete y Ayahualulco. Estos últimos, aunque presentan una menor

riqueza en general, exhiben patrones de distribución de especies que varían entre las diferentes familias de plantas.

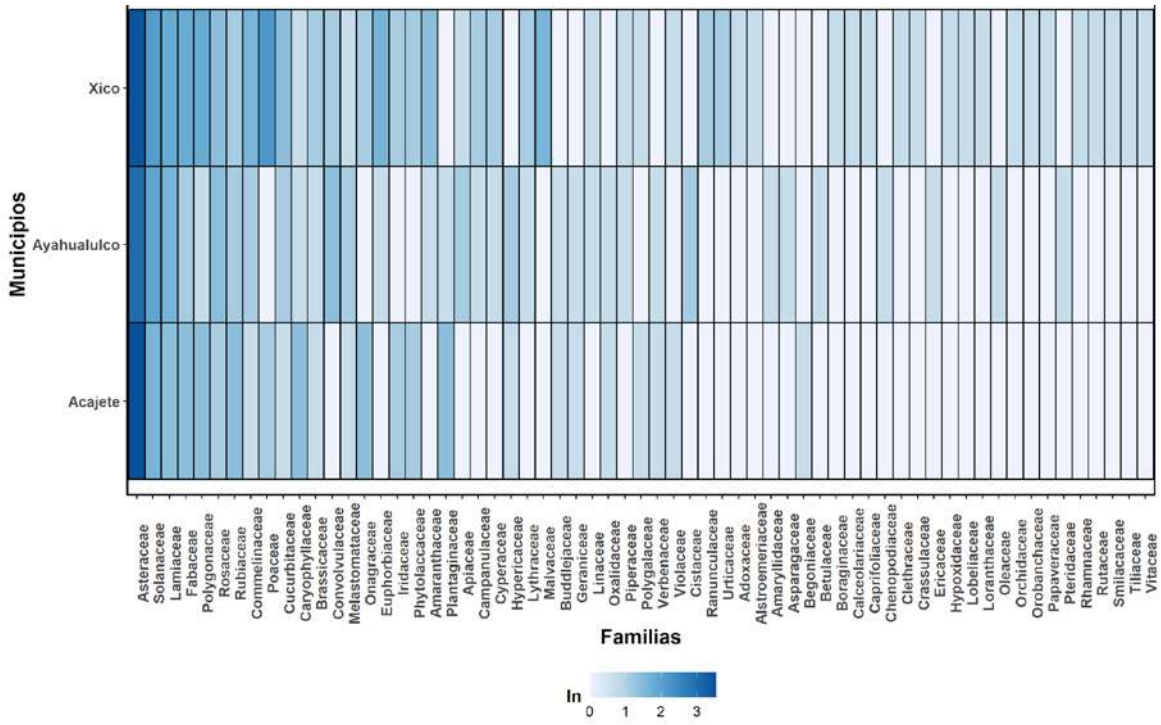

Figura 19. Mapa de calor de la riqueza de especies de plantas herbáceas en flor, por familia, en tres municipios con distinto nivel de perturbación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto).

Figura 20. Algunas de las herbáceas en flor más abundantes registradas en las nueve milpas. En rojo se indican las especies exóticas, en amarillo las nativas y en naranja las endémicas.

6. Discusión

Contrario a nuestras expectativas basadas en la hipótesis del disturbio intermedio, nuestros resultados muestran que los patrones de diversidad taxonómica y funcional varían según el grupo de visitantes florales analizado y el nivel de perturbación del paisaje. La diversidad de abejas y moscas parece estar más influenciada por la disponibilidad de herbáceas en flor, que ofrecen recursos cruciales para la alimentación y la anidación, que por el grado de perturbación del paisaje en sí. Esto podría explicarse por una interacción entre la oferta floral local y el contexto del paisaje. Aunque Ayahualulco presenta un paisaje con alta cobertura agrícola, la similitud en la diversidad de recursos florales herbáceos con Acajete podría estar facilitando la permanencia de comunidades diversas de polinizadores en ambos sitios.

Adicionalmente, mientras que la diversidad taxonómica (alfa y beta) se evaluó tanto en abejas como en moscas, la diversidad funcional sólo se estimó en abejas. Las diferencias funcionales observadas reflejan cómo los rasgos específicos de las abejas responden a los cambios en la estructura del paisaje y la oferta de recursos. La presencia de grupos funcionales sensibles en todos los niveles de perturbación subraya la importancia de los agroecosistemas de milpa y los hábitats naturales adyacentes como refugios clave para la biodiversidad de polinizadores. En este contexto, la heterogeneidad de recursos a nivel local y paisajístico parece ser un factor determinante en la estructura y composición de las comunidades de visitantes florales. Esto resalta el papel dominante de los agroecosistemas tradicionales, como la milpa, en el sostenimiento de comunidades diversas de polinizadores en los paisajes de montaña de Veracruz. Estos sistemas emergen como componentes valiosos de una estrategia agrícola amigable con la biodiversidad. Su conservación, junto con la preservación de los remanentes de bosque nativo, podría contribuir al mantenimiento de servicios ecosistémicos esenciales, como la polinización, y a la promoción de la resiliencia en estos paisajes en rápida transformación.

6.1 Estructura y composición de las comunidades de abejas nativas y moscas

En las comunidades de abejas, *Bombus weisi* fue consistentemente la especie más abundante en los tres paisajes, evidenciando su alta plasticidad ecológica. En Acajete, el paisaje con

menor perturbación, *B. weisi* y *B. ephippiatus* dominaron, lo que podría estar relacionado con su preferencia por paisajes con alta cobertura nativa, que ofrecen recursos florales de alta calidad y sitios adecuados para la anidación, especialmente en sustratos protegidos como troncos huecos o suelos ricos en vegetación (Hines & Hendrix 2005; Martins et al. 2015). En Xico, con perturbación intermedia, *Partamona orizabaensis* y *B. weisi* fueron las especies más comunes. *P. orizabaensis*, una abeja sin aguijón, muestra una notable adaptabilidad a paisajes heterogéneos, gracias a su capacidad para anidar en cavidades y explotar recursos florales tanto de áreas agrícolas como de remanentes nativos (Vides Borrell et al. 2019). Esto refuerza la idea de que paisajes intermedios generan un mosaico de hábitats que favorecen la coexistencia de especies eusociales y solitarias. En Ayahualulco, el paisaje con mayor perturbación, las especies dominantes fueron *B. weisi* y *Paranthidium* sp., una abeja solitaria. Esta última suele asociarse a ambientes más simplificados, gracias a su capacidad para anidar en cavidades preexistentes y a su dieta generalista que le permite aprovechar recursos florales de áreas agrícolas (González-Vanegas et al. 2021).

En cuanto a las moscas, las comunidades variaron notablemente entre paisajes. En Acajete, las especies dominantes fueron un múscido (*Helina* sp.) y un taquínido, lo que refleja un entorno con mayor cobertura nativa, donde las larvas de estas especies pueden aprovechar microhábitats específicos para su desarrollo, como hojarasca y suelos orgánicos (Rotheray & Gilbert 2011). En Xico y Ayahualulco, con perturbación intermedia y alta respectivamente, los sírfidos fueron dominantes, destacándose especies como *Asemosyrphus mexicanus*, *Copestylum violaceum*, *Toxomerus mutuus*, *Palpada mexicana*, *Allograpta* cf. *neotropica*, *Eristalis tenax* y *Syrphus* sp1. Estas especies tienen alta capacidad para prosperar en ambientes con perturbación debido a su dieta generalista y su tolerancia a una amplia gama de condiciones florales y climáticas (Kennedy et al. 2013). Además, géneros como *Eristalis* y *Syrphus* son conocidos por su capacidad de colonizar rápidamente paisajes alterados, beneficiándose de recursos como materia orgánica en descomposición, residuos agrícolas y flores cultivadas (Pellissier et al. 2020).

Estos patrones respaldan la hipótesis del disturbio intermedio, donde los paisajes con condiciones heterogéneas favorecen la coexistencia de especies generalistas y especializadas, mientras que en paisajes extremos (menos o más perturbados), predominan especies con alta especialización ecológica o tolerancia al disturbio (Chazdon et al. 2009; Mouillot et al. 2013; Albrecht et al. 2021).

6.2 Diversidad alfa

Los patrones de diversidad alfa de abejas nativas y moscas visitantes florales destacan la influencia de las características del paisaje y la estructura de los bosques nativos en la riqueza y composición de especies bajo diferentes niveles de perturbación.

Para las abejas, la mayor riqueza se registró en Xico, el paisaje con perturbación intermedia. Este sitio combina áreas de bosque mesófilo con un mosaico de zonas agrícolas, lo que proporciona una alta diversidad de recursos florales y hábitats de anidación, elementos esenciales para la persistencia de comunidades diversas de abejas nativas (Albrecht et al. 2021; Kremen et al. 2018). En contraste, Ayahualulco, caracterizado por una alta cobertura agrícola y la predominancia de bosque de coníferas, mostró la menor riqueza de especies de abejas. Esto podría atribuirse a la simplificación estructural del paisaje y a la limitada disponibilidad de recursos florales en comparación con el bosque mesófilo (Meyer et al. 2009; Ulyshen et al. 2023).

En cuanto a las moscas, el patrón observado fue diferente: Ayahualulco presentó la mayor riqueza de especies, un hallazgo consistente con estudios previos que destacan la alta tolerancia de muchas especies de sírfidos a la fragmentación y perturbación, así como su capacidad para explotar recursos florales en ambientes agrícolas (Warzecha et al. 2021; Rader et al. 2020). Además, especies dominantes como *Asemosyrphus mexicanus* y *Toxomerus mutuus*, reconocidas como polinizadores efectivos en cultivos y paisajes abiertos, fueron particularmente abundantes en este sitio.

La composición específica de especies refuerza estos patrones. En Acajete, el paisaje menos perturbado, dominado por bosque mesófilo y pino-encino, se observó la prevalencia de abejas generalistas y eusociales como *Bombus weisi* y *B. ephippiatus*, que se benefician de la

abundante flora nativa de este ecosistema (Potts et al. 2003; Kennedy et al. 2013). En cambio, en Ayahualulco, el predominio del bosque de coníferas y la mayor perturbación limitaron la riqueza y equidad de especies de abejas. Aquí, las especies dominantes fueron *Bombus weisi* y *Paranthidium* sp., que parecen adaptarse a las condiciones simplificadas del paisaje con recursos florales más fragmentados. Este patrón subraya cómo los paisajes agrícolas intensivos tienden a estar dominados por un pequeño número de especies tolerantes al disturbio.

Por su parte, la alta riqueza de moscas en Ayahualulco podría estar vinculada a los hábitats agrícolas y las actividades humanas que favorecen a ciertas especies como *Helina* sp. y *Asemosyrphus mexicanus,* las cuales encuentran condiciones óptimas para sus ciclos de vida en estos contextos (Orford et al. 2015; Pellissier et al. 2010). Las estimaciones de diversidad alfa (^{q}D) reflejaron, además, diferencias entre los grupos estudiados. En abejas, Xico presentó la mayor riqueza de especies (^{0}D), lo que sugiere condiciones favorables para la coexistencia de especies con requerimientos específicos. En Ayahualulco, en cambio, la menor riqueza de especies y la baja cantidad de especies compartidas con otros paisajes evidencian cómo las condiciones más degradadas pueden limitar la diversidad local.

Para las moscas, las estimaciones de diversidad alfa fueron más heterogéneas. Acajete presentó una mayor abundancia relativa de especies comunes y dominantes (^{1}D y ^{2}D), lo que podría estar relacionado con diferencias en la disponibilidad de recursos o con una mayor sensibilidad de este grupo a las variaciones en la estructura del paisaje.

La combinación de la composición de especies, su dominancia y la calidad de las coberturas nativas resalta cómo el manejo del paisaje influye en la diversidad de polinizadores. Los bosques mesófilos, en particular, sostienen una mayor riqueza florística y promueven interacciones ecológicas clave que mantienen comunidades diversas (Williams et al. 2015; Carbajal-Córdova et al. 2018). Por otro lado, los bosques de coníferas, más restrictivos en términos ecológicos, tienden a actuar como filtros que favorecen especies mejor adaptadas a condiciones extremas o perturbadas (Melo et al. 2009; Carbajal-Córdova et al. 2018).

6.3 Diversidad beta

La diversidad beta en las comunidades de abejas y moscas evidenció una baja proporción de especies compartidas entre paisajes, lo que subraya la influencia de las condiciones ambientales y los gradientes de perturbación en la estructuración de las comunidades. En Xico, el paisaje con perturbación intermedia, se registró el mayor número de especies exclusivas tanto de abejas como de moscas. Este patrón sugiere una alta heterogeneidad ambiental y una posible conectividad con hábitats nativos que favorecen la persistencia de especies especializadas, destacando el papel de los mosaicos de vegetación en paisajes intermedios como corredores ecológicos que incrementan el recambio de especies y fomentan la diversidad regional (Tscharntke et al. 2012; Kremen & Merenlender 2018; Albrecht et al. 2021, Medeiros et al. 2018).

En contraste, Ayahualulco, el paisaje más perturbado, presentó un mayor número de especies exclusivas de moscas. Esto podría reflejar la capacidad de este grupo para colonizar nichos vacíos y aprovechar recursos alternativos en paisajes agrícolas simplificados (Rotheray & Gilbert 2011; Warzecha et al. 2021). Por otro lado, la similitud en la oferta local de herbáceas en flor entre Ayahualulco y Acajete, el paisaje menos perturbado, podría estar favoreciendo la permanencia de comunidades diversas de polinizadores en ambos paisajes, a pesar de sus marcadas diferencias en cobertura y grado de perturbación del paisaje circundante.

Estos resultados refuerzan la importancia de la heterogeneidad del paisaje y la cobertura nativa en la configuración de la composición de especies. Mientras que paisajes como Acajete sostienen comunidades especializadas asociadas a hábitats con alta integridad ecológica, y Ayahualulco promueve comunidades adaptadas a condiciones más simplificadas, los paisajes intermedios como Xico desempeñan un rol crucial al conectar áreas agrícolas con remanentes nativos, promoviendo dinámicas de recambio y diversificación de especies.

Este patrón concuerda con estudios previos que señalan que la mezcla de vegetación nativa y cultivos en paisajes heterogéneos favorece comunidades más diversas al proporcionar una mayor gama de recursos y refugios a lo largo del tiempo y el espacio (Warzecha et al. 2021; Albrecht et al. 2021; Medeiros et al. 2018). Estos hallazgos resaltan la importancia de

preservar y manejar paisajes con diferentes grados de perturbación como estrategia para conservar la biodiversidad y mantener la funcionalidad ecosistémica en regiones agrícolas.

6.4 Estructura funcional de las comunidades locales de abejas nativas

El análisis de la diversidad funcional reveló patrones específicos relacionados con los niveles de perturbación del paisaje, así como con las características de los grupos funcionales presentes en cada sitio.

En el paisaje de alta perturbación (Ayahualulco), dominado por coberturas agrícolas y bosque de coníferas, predominaron los grupos funcionales G1 y G3. Estos grupos incluyen especies generalistas, de tamaño pequeño a mediano, que nidifican bajo el suelo y transportan el polen en escopas ubicadas en las patas. La predominancia de estos grupos podría atribuirse a su alta tolerancia a las condiciones simplificadas de los paisajes agrícolas, como se ha observado en otros estudios (Ganuza et al. 2022; Kremen et al. 2018).

En Acajete, el paisaje menos perturbado, que cuenta con una mezcla de bosque mesófilo y pino-encino, se registró una distribución más dispersa de los grupos funcionales, incluyendo G1, G3, G4 y G5. Esto podría reflejar la mayor heterogeneidad ambiental y la disponibilidad de recursos diversos, lo cual favorece tanto a especies generalistas como especialistas (Albrecht et al. 2021; Ford & Topsey 2019). Por ejemplo, especies del grupo G4, caracterizadas por ser eusociales y de mayor tamaño, son más frecuentes en entornos con abundante vegetación nativa, que proporciona sitios de anidación y recursos florales especializados.

En Xico, el paisaje con perturbación intermedia, se destacaron los grupos G3, G6 y G7. Este paisaje, compuesto principalmente por mosaicos de bosque mesófilo y áreas agrícolas, favorece la coexistencia de una amplia gama de estrategias funcionales, desde generalistas hasta especialistas. El grupo G6, integrado por especies medianas que transportan polen en escopas ventrales, y el grupo G7, que incluye especies eusociales como las meliponinas, resaltan la importancia de los paisajes agroforestales en el mantenimiento de la diversidad funcional (Badillo-Montaño et al. 2019; Escobedo-Kenefic et al. 2022).

El grupo G3, el más representativo en todos los paisajes, incluye especies pequeñas, solitarias, que nidifican en el suelo, lo que subraya su adaptabilidad a una amplia gama de condiciones ambientales. La presencia generalizada de este grupo está asociada a su capacidad para explotar recursos florales dispersos, así como a la disponibilidad de sitios de anidación en suelos desnudos o áreas abiertas (Landaverde-González et al. 2017; Vides-Borrell et al. 2019).

Por otro lado, los paisajes menos perturbados, como Acajete, no solo ofrecen recursos florales diversificados, sino también sitios de anidación más específicos para especies especializadas, como las del grupo G4. Sin embargo, la presencia de actividades humanas como la ganadería podría estar afectando la estructura funcional de las comunidades al alterar la disponibilidad de microhábitats, lo que podría beneficiar a especies generalistas en detrimento de las especialistas (Marcacci et al. 2022).

Los índices de equidad funcional (FEve), dispersión funcional (FDis) y divergencia funcional (FDiv) revelaron patrones complementarios sobre cómo las comunidades de abejas nativas responden a los gradientes de perturbación en los paisajes agroforestales del Cofre de Perote.

El valor de equidad funcional (FEve) para las comunidades de abejas fue relativamente bajo (~0.35-0.45) en los tres sitios de estudio, lo que sugiere una distribución desigual de las especies en el espacio funcional. Este patrón puede atribuirse a la superposición de características entre varias especies y a la presencia de nichos funcionales vacíos. En paisajes con mayor perturbación, como Ayahualulco, esta desigualdad podría indicar una menor capacidad del ecosistema para sostener funciones clave, ya que las especies que dominan tienen características similares, lo que las hace más vulnerables ante perturbaciones adicionales (Kleijn et al., 2015). Por el contrario, en paisajes como Acajete, la mayor heterogeneidad de hábitats podría favorecer una distribución más equilibrada de especies funcionales, aunque aún con áreas sin ocupar en el espacio funcional.

Los valores de divergencia funcional (FDiv) fueron altos (>0.85) en los tres paisajes, indicando que las especies más abundantes presentan características funcionales no solapadas. Esto implica que estas especies ocupan regiones distintas en el espacio funcional

y compiten débilmente entre sí. Por ejemplo, en Xico, especies como *Partamona orizabaensis* (eusocial y nidificante en troncos) y *Bombus weisi* (nidificante bajo el suelo) mostraron diferencias marcadas en sus hábitos de anidación y transporte de polen, lo que reduce la competencia y favorece la complementariedad funcional. Este patrón es esencial para la resiliencia del ecosistema, ya que una mayor divergencia funcional permite que múltiples especies contribuyan simultáneamente a la polinización y a otros servicios ecosistémicos (Carmona et al., 2016).

La dispersión funcional (FDis) mostró valores moderados (~0.2-0.3), siendo ligeramente mayores en Xico, lo que sugiere una mayor separación de las especies en el espacio funcional en paisajes intermedios. Esto podría deberse a la combinación de cultivos y vegetación nativa, que proporciona una mayor diversidad de microhábitats y recursos florales. Por otro lado, los valores más bajos en Ayahualulco reflejan un espacio funcional más restringido, posiblemente influenciado por la homogeneización del paisaje y la limitada oferta de recursos florales en áreas agrícolas intensivas (Martins et al. 2017). Estudios previos han demostrado que una mayor dispersión funcional está correlacionada con un aumento en la eficacia de la polinización, ya que diferentes especies pueden complementar sus funciones, mejorando así el éxito reproductivo de las plantas (Martins et al. 2017; Peralta et al. 2023).

7. Conclusiones

La heterogeneidad del paisaje y la conectividad con hábitats nativos son claves para la diversidad y funcionalidad de las comunidades de visitantes florales. Los paisajes con perturbación intermedia, como Xico, destacan por favorecer la coexistencia de especies generalistas y especialistas, lo que se traduce en una alta diversidad taxonómica y funcional. En contraste, los paisajes extremos, como Ayahualulco (altamente perturbado) y Acajete (menos perturbado), presentan comunidades dominadas por especies con alta tolerancia al disturbio o especialización ecológica. Esto subraya la importancia de los mosaicos de vegetación en el mantenimiento de comunidades diversas y resilientes frente a cambios ambientales.

La diversidad taxonómica y funcional de los polinizadores está estrechamente vinculada con la oferta local de recursos florales y la calidad del hábitat circundante. Mientras que los bosques mesófilos proporcionan refugio para especies especialistas y promueven interacciones ecológicas clave, los paisajes agrícolas simplificados, como Ayahualulco, actúan como filtros ecológicos, favoreciendo especies tolerantes, pero limitando la funcionalidad ecosistémica. Este patrón enfatiza la necesidad de conservar paisajes heterogéneos y gestionar agroecosistemas tradicionales como la milpa, que combinan productividad agrícola con la conservación de la biodiversidad.

8. Apéndice – Material Suplementario

S1 Tabla. Composición y riqueza de abejas nativas con sus respectivas abundancias en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de pertubación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto).

Especie	Grupo funcional	Municipio	Abundancia absoluta (AA)	Log(Abundancia+1)
Paranthidium sp.	G1	X, Ay, Ac	70	2.8
Andrena sp6	G1	Ac	11	2
Andrena sp5	G1	Ac	1	1.0
Andrena sp4	G1	X, Ac	2	1.3
Andrena sp3	G1	Ac	1	1.0
Andrena sp2	G1	X, Ay, Ac	5	1.7
Andrena sp1	G1	X, Ay, Ac	25	2.4
A .gr. discreta	G1	Ac, Ay	15	2.2
A. (Callandrena) sp.	G1	Ac	2	1.3
Melissodes sp.	G1	Ay	1	1.0
Peponapis pruinosa	G1	Ay	9	2.0
Ashmeadiella sp.	G2	X	1	1.0
Ceratina tepletana	G2	X, Ay	2	1.3
C. ignara	G2	X, Ac	6	1.8
Ceratina sp.	G2	X	1	1.0
Protandrena sp3	G3	Ac, Ay	5	1.7
Protandrena sp2	G3	Ac	2	1.3
Protandrena sp1	G3	X, Ay, Ac	32	2.5
Neocorymura sp.	G3	X	3	1.5
Lasioglossum nyctere	G3	X	3	1.5
L. crocotorum	G3	X	3	1.5
L. (Evylaeus) sp1	G3	X, Ac	3	1.5
L. (Dialictus) sp9	G3	Ac	1	1.0
L. (Dialictus) sp8	G3	Ay	2	1.3
L. (Dialictus) sp7	G3	Ac, Ay	5	1.7
L. (Dialicuts) sp5	G3	Ac, Ay	10	2.0
L. (Dialictus) sp4	G3	X, Ac	4	1.6
L. (Dialictus) sp3	G3	Ay	1	1.0
L. (Dialictus) sp2	G3	X	1	1.0
L. (Dialictus) sp10	G3	X	1	1.0
L. (Dialictus) sp1	G3	X	7	1.8
L. (s.str.) sp9	G3	X	2	1.3
L. (s.str.) sp8	G3	Ac	1	1.0
L. (s.str.) sp6	G3	Ac	2	1.3
L. (s.str.) sp5	G3	X	1	1.0
L. (s.str.) sp4	G3	X	3	1.5
L. (s.str.) sp3	G3	X	2	1.3
L. (s.str.) sp2	G3	X, Ay, Ac	5	1.7
L. (s. str.) sp1	G3	X, Ay, Ac	26	2.4
Halictus ligatus	G3	Ay	2	1.3
Colletes sp4	G3	X	1	1.0
Colletes sp3	G3	Ay	2	1.3
Colletes sp2	G3	X, Ay, Ac	4	1.6
Colletes sp1	G3	X, Ac	2	1.3
Caenaugochlora sp.	G3	X	4	1.6
C. chaetops	G3	X	1	1.0
Augochloropsis sp1	G3	X	20	2.3
A. ignita	G3	X	3	1.5
Augochlora sp1	G3	X	1	1.0
Augochlora sp2	G3	X	6	1.8
Thygater sp3	G3	X	1	1.0
Thygater sp2	G3	X	1	1.0
Thygater sp1	G3	X, Ay, Ac	26	2.4
Deltoptila sp05F	G3	X	2	1.3
D. fulva	G3	Ay	1	1.0
D.aurolentocaudata	G3	X, Ay	3	1.5
D. elefas	G3	X, Ay, Ac	5	1.7
Eulaema meriana	G4	X	1	1.0
Bombus weisi	G4	X, Ay, Ac	260	3.4
B. trinominatus	G4	X, Ac	8	1.9
B. medius	G4	X, Ay	14	2.1
B. diligens	G4	X, Ay	3	1.5
B. ephippiatus	G4	X, Ay, Ac	96	3.0
Sphecodes sp.	G5	X, Ay, Ac	5	1.7
Epeolus sp2	G5	Ac	2	1.3
E. ferrari	G5	X, Ac	2	1.3
Epeolus sp1	G5	Ac	1	1.0
Euglossa obrima	G6	X	1	1.0
Megachile sp.	G6	X	1	1.0
M. otomita	G6	X	1	1.0
M. zapoteca	G6	X, Ay, Ac	5	1.7
Scaptotrigona pectoralis	G7	Ac	1	1.0
Plebeia parkeri	G7	X	3	1.5
P. frontalis	G7	X	1	1.0
Partamona. orizabaensis	G7	X	70	2.8
Xylocopa nautlana	G8	X	1	1.0
X.tabaniformis	G8	Ay	1	1.0
Habralictus sp.		X, Ac	3	1.5
Caenohalictus sp.		X	1	1.0

S2 Tabla. Composición y riqueza de moscas con sus respectivas abundancias en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de pertubación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto).

Especie	Municipio	Abundancia absoluta (AA)	Log(Abundancia+1)
Syrphidae			
Allograpta (Fazia) aff. *micrura*	X, Ay, Ac	14	2.1
Allograpta (Fazia) sp1	X	4	1.6
Allograpta (Fazia) sp2	Ac, Ay	5	1.7
Allograpta cf. *neotropica*	X, Ay, Ac	23	2.4
Allograpta exotica	Ac, Ay	2	1.3
Allograpta obliqua	X, Ac	3	1.5
Allograpta sp3	Ay	1	1.0
Argentinomyia morfo1	Ac	1	1.0
Argentinomyia morfo2	X	1	1.0
Argentinomyia sp1	X, Ay, Ac	20	2.3
Argentinomyia sp2	Ay	1	1.0
Asemosyrphus mexicanus	X, Ay, Ac	94	3.0
Copestylum mexicanum	Ay	1	1.0
Copestylum violaceum	X, Ac	21	2.3
Dideomima sp1	X, Ay, Ac	11	2.0
Eristalis circe	Ac	5	1.7
Eristalis tenax	Ac, Ay	11	2.0
Eupeodes sp1	X, Ac	2	1.3
Eupeodes sp2	X	2	1.3
Melanostoma sp1	Ac, Ay	2	1.3
Meromacrus zonatus	X	1	1.0
Palpada aff. *triangularis*	X	1	1.0
Palpada mexicana	X, Ay, Ac	25	2.4
Palpada sp.	X, Ac	4	1.6
Palpada vinetorum	Ac	1	1.0
Platycheirus sp1	Ay	1	1.0
Platycheirus spinipes	Ac, Ay	22	2.3
Platycheirus stegnus	X, Ay, Ac	6	1.8
Platycheirus trichopus	Ac, Ay	9	2.0
Rhingia sp.	Ac, Ay	2	1.3
Salpingongaster nigra	X	2	1.3
Syrphus sp1	X, Ay, Ac	26	2.4
Syrphus sp2	Ay	2	1.3
Toxomerus marginatus	X, Ay	3	1.5
Toxomerus mutuus	X, Ay, Ac	66	2.8
Toxomerus sp1	X, Ay, Ac	16	2.2
Xanthandrus aff. *bucephalus*	X, Ay, Ac	8	1.9
Xanthandrus sp1	Ac, Ay	6	1.8
Muscidae			
Helina sp	X, Ay, Ac	55	2.7
Thricops sp	X, Ay, Ac	8	1.9
Muscidae 1	X, Ac	7	1.8
Muscidae 2	Ac	1	1.0
Tachinidae			
Tachinidae 1	Ay	8	1.9
Tachinidae 2	Ac	2	1.3
Tachinidae 3	X, Ac	4	1.6
Tachinidae 4	X, Ac	3	1.5
Tachinidae 5	X, Ac	14	2.1
Tachinidae 6	Ay	2	1.3
Tachinidae 7	Ay	1	1.0
Tachinidae 8	X	1	1.0
Tachinidae 9	Ac	1	1.0
Tachinidae 10	Ac, Ay	9	2.0
Tachinidae 11	Ac, Ay	3	1.5
Tachinidae 12	X	4	1.6
Tachinidae 13	X, Ac	4	1.6
Tachinidae 14	Ay	3	1.5
Tachinidae 15	Ay	1	1.0
Tachinidae 16	Ac	6	1.8
Tachinidae 17	X, Ay, Ac	8	1.9
Tachinidae 18	Ac, Ay	24	2.4
Tachinidae 19	X, Ay	2	1.3
Tachinidae 20	Ay	4	1.6
Tachinidae 21	X, Ay, Ac	7	1.8
Tachinidae 22	Ay	2	1.3
Tachinidae 23	Ay	2	1.3
Tachinidae 24	X, Ay, Ac	6	1.8
Tachinidae 25	Ay	1	1.0
Tachinidae 26	Ac, Ay	6	1.8
Tachinidae 27	Ac, Ay	11	2.0
Tachinidae 28	X	1	1.0
Penthosia satanica	Ay	3	1.5
Rhinophoridae			
Rhinophoridae 1	X	1	1.0
Rhinophoridae 2	X, Ay, Ac	17	2.2
Sarcophagidae			
Sarcophagidae 1	X, Ay, Ac	15	2.2
Sarcophagidae 2	Ay	1	1.0
Sarcophagidae 3	X, Ac	2	1.3
Sarcophagidae 4	X, Ac	7	1.8
Sarcophagidae 5	X	4	1.6
Sarcophagidae 6	Ay	1	1.0

Cont. S2 Tabla. Composición y riqueza de moscas con sus respectivas abundancias en tres paisajes agroforestales con distinto nivel de pertubación: Acajete (bajo), Xico (medio) y Ayahualulco (alto).

Especie	Municipio	Abundancia absoluta (AA)	Log(Abundancia+1)
Dolichopodidae			
Condylostylus sp1	X	1	1.0
Condylostylus sp2	X, Ay, Ac	14	2.1
Lonchaeidae			
Lonchaea sp1	X, Ay, Ac	9	2.0
Lonchaea sp2	X	1	1.0
Calliphoridae			
Lucilia aff. *mexicana*	X, Ac	9	2.0
Lucilia sp1	X, Ac	7	1.8
Lucilia sp2	X	1	1.0
Calliphora sp1	Ac	1	1.0
Calliphora sp2	Ac	2	1.3
Calliphoridae 1	Ay	1	1.0
Cochliomyia macellaria	Ac, Ay	2	1.3
Scathophagidae			
Scathophaga sp1	Ac	6	1.8
Scathophaga sp2	Ac	1	1.0
Ulidiidae			
Stenomyia sp.	X, Ay	5	1.7
Eumecosomyia sp.	Ay	1	1.0
Asilidae			
Machimus sp.	Ac, Ay	5	1.7
Tephritidae			
Eutreta sp.	X, Ay	5	1.7
Bibionidae			
Plecia cf. *nearctica*	X	4	1.6
Dilophus orbatus	Ac	1	1.0
Bibio sp.	Ac	1	1.0
Stratiomyidae			
Sargus sp1	Ay	3	1.5
Sargus sp2	Ay	2	1.3
Sargus sp3	Ac	1	1.0
Sargus sp4	X	1	1.0
Ptecticus aff. *tivittatus*	X	1	1.0
Merosargus sp.	Ac	1	1.0
Sciaridae			
Rhynchosciara sp.	X	2	1.3
Lycoriella sp.	X	1	1.0
Conopidae			
Miopa sp.	Ay	1	1.0
Platystomatidae			
Rivellia sp.	X	1	1.0

9. Literatura citada

Albrecht, M., Knecht, A., Riesen, M., Rutz, T., y Ganser, D. (2021). Time since establishment drives bee and hoverfly diversity, abundance of crop-pollinating bees and aphidophagous hoverflies in perennial wildflower strips. Basic and Applied Ecology, 57, 102-114.

Altieri, M. A. (1999). Applying agroecology to enhance the productivity of peasant farming systems in Latin America. Environment, Development and Sustainability, 1, 197-217.

Altieri, M. A. (2002). Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. Agriculture, ecosystems y environment, 93(1-3), 1-24.

Ammann, L., Bosem-Baillod, A., Herzog, F., Frey, D., Entling, M. H., y Albrecht, M. (2024). Spatio-temporal complementarity of floral resources sustains wild bee pollinators in agricultural landscapes. Agriculture, Ecosystems y Environment, 359, 108754.

Badillo-Montaño R., Aguirre A., Munguía-Rosas M. A. (2019). Pollinator-mediated interactions between cultivated papaya and co-flowering plant species. *Ecology and Evolution*, 9, 587–597. https://doi.org/10.1002/ece3.4781

Blatch, S. A., Thompson, F. C., y Zumbado, M. A. (2003). A review of the Mesoamerican flower flies of the genus Meromacrus (Diptera: Syrphidae) including the description of a new species. Studia Dipterologica.

Blaauw, B. R., y Isaacs, R. (2014). Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. Journal of Applied Ecology, 51(4), 890-898.

Boege, E., y Chan, G. V. (2008). El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México: hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrodiversidad en los territorios indígenas (No. Sirsi) i97896803854). México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Brosi, B. J., Daily, G. C., y Ehrlich, P. R. 2007. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications*, 17(2), 418-430.

Brown, B. V. (2009). Manual of central american diptera (Vol. 2). NRC Research Press.

Burgio, G., y Sommaggio, D. (2007). Syrphids as landscape bioindicators in Italian agroecosystems. Agriculture, ecosystems y environment, 120(2-4), 416-422.

Calderón de Rzedowski G y Rzedowski J. 2004. Manual de malezas de la región de Salvatierra, Guanajuato. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo complementario XX. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán. 315 pp.

Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J. C., & Borges, P. A. V. (2020). BAT: Biodiversity Assessment Tools. *R package version 2.7.0*. Recuperado de https://cran.r-project.org/web/packages/BAT/index.html

Carmona, C. P., De Bello, F., Mason, N. W., & Lepš, J. (2016). Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in ecology & evolution*, *31*(5), 382-394.

Carvalho, J. C., Cardoso, P., y Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. Global Ecology and Biogeography, 21(7), 760-771.

Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A., Schmera, D., & Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, *122*(6), 825-834.

Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. A., & Díaz, S. (2011). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, *2*(3), 233-237.

Chao, A. y Jost, L. (2012). Diversity measures. In Encyclopedia of theoretical ecology (pp. 203-207). University of California Press

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological monographs, 84(1), 45-67.

Chao, A., Henderson, P. A., Chiu, C. H., Moyes, F., Hu, K. H., Dornelas, M., & Magurran, A. E. (2021). Measuring temporal change in alpha diversity: A framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT. 3D standardization. *Methods in Ecology and Evolution*, *12*(10), 1926-1940.

Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., ... & Philpott, S. M. (2009). Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*, *41*(2), 142-153.

CONABIO, 2023. Nuevo mapa de la cobertura de suelo de México. https://www.gob.mx/conabio/prensa/nuevo-mapa-de-la-cobertura-de-suelo-demexico?idiom=es

Connell, J. H. (1979). Response: Intermediate-Disturbance Hypothesis. Science, 204(4399), 1345-1345.

Cultid-Medina, C., y Escobar, F. (2019). Pautas para la estimación y comparación estadística de la diversidad biológica (qD). La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio, 175-202.

Cumming G, Fidler F, Vaux DL (2007) Error bars in experimental biology. The Journal of Cell Biology 177(1):7-11.

Diego-Pérez N. 2012. Familia Cyperaceae, Flora de Veracruz. Fascículo 157. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C. y el Centro de Investigaciones Tropicales de la Universidad Veracruzana.

Doyle, T., Hawkes, W. L., Massy, R., Powney, G. D., Menz, M. H., y Wotton, K. R. (2020). Pollination by hoverflies in the Anthropocene. Proceedings of the Royal Society B, 287(1927), 20200508.

Durán-Espinosa C. 2006. Familia Schrophulariaceae, Flora de Veracruz. Fascículo 139. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C. y el Centro de Investigaciones Tropicales de la Universidad Veracruzana.

Eckerter, P. W. (2021). Spatio-temporal effects of floral resources on pollinators and their functions in agricultural landscapes.

Ellis, E. A., Martínez-Bello, M., y Monroy-Ibarra, R. (2011). Focos rojos para la conservación de la biodiversidad. In: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Ed.), La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado (Vol. I, pp. 351–367). Mexico City: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C.

Escobedo-Kenefic, N., Landaverde-González, P., Theodorou, P., Cardona, E., Dardón, M. J., Martínez, O., y Domínguez, C. A. (2020). Disentangling the effects of local

resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands. Oecologia, 194(3), 333-344.

Escobedo-Kenefic, N., Casiá-Ajché, Q. B., Cardona, E., Escobar-González, D., Mejía-Coroy, A., Enríquez, E., y Landaverde-González, P. (2022). Landscape or local? Distinct responses of flower visitor diversity and interaction networks to different land use scales in agricultural tropical highlands. Frontiers in Sustainable Food Systems, 6, 974215.

Espejo A y López-Ferrari AR. 1994. Familia Alstroemeriaceae, Flora de Veracruz. Fascículo 83. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C.

Fisher, K., Gonthier, D. J., Ennis, K. K., y Perfecto, I. (2017). Floral resource availability from groundcover promotes bee abundance in coffee agroecosystems. Ecological Applications, 27(6), 1815-1826.

Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993. New York and Oxford. http://beta.floranorthamerica.org. Accessed Sept 2023.

Ford A., Topsey C.E. (2019). Learning from the ancient maya: conservation of the culture and nature of the maya forest. In: Jameson J.H., Musteaţă S. (eds) *Transforming Heritage Practice in the 21st Century. One World Archaeology*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-14327-5_9

Forrest, J. R., Thorp, R. W., Kremen, C., y Williams, N. M. (2015). Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. Journal of Applied Ecology, 52(3), 706-715.

Ganuza, C., Redlich, S., Uhler, J., Tobisch, C., Rojas-Botero, S., Peters, M. K., ... y Steffan-Dewenter, I. (2022). Interactive effects of climate and land use on pollinator diversity differ among taxa and scales. Science Advances, 8(18), eabm9359.

Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... y Klein, A. M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. Ecology letters, 14(10), 1062-1072.

Geslin, B., Oddie, M., Folschweiller, M., Legras, G., Seymour, C. L., Van Veen, F. F., y Thébault, E. (2016). Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity as a function of distance to natural habitats in a mass flowering crop. Agriculture, Ecosystems y Environment, 229, 21-29.

Gómez-Díaz, J. A., Brast, K., Degener, J., Krömer, T., Ellis, E. A., Heitkamp, F., y Gerold, G. (2018). Long-term changes in the forest cover in central Veracruz, Mexico (1993–2014). Tropical Conservation Sciences, 11,1–12.

González-Vanegas, P. A., Cultid-Medina, C. A., & Bedolla García, B. (2021). Abejas silvestres visitantes florales de *Salvia assurgens* (Lamiaceae): aportes a la ecología de la polinización de una salvia mexicana endémica de flores blancas. *Acta Botanica Mexicana*, (128), 1-18. https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1785:contentReference[oaicite:0]{index=0}.

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., y Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. Science, 347(6229), 1255957.

Graham SA. 1991. Familia Lythraceae, Flora de Veracruz. Fascículo 66. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C.

Hernández-Ortiz, V., y Dzul-Cauich, J. F. (2008). Moscas (Insecta: Diptera). Agroecosistemas Cafetaleros. Biodiovesidad, Manejo y Conservación. Instituto de Ecología, AC, Instituto Nacional de Ecología, México, DF, 95-105.

Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology, 54(2), 427-432.

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., y Tscharntke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. Journal of Animal Ecology, 79(2), 491-500.

Hines, H. M., & Hendrix, S. D. (2005). Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources. *Environmental Entomology*, *34*(6), 1477-1484.

Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2015) Interpolation and extrapolation for species diversity (Version 2.0.5) Package for R. Disponible en: http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/

Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H. C., y Steffan-Dewenter, I. (2012). Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. Agricultural and Forest Entomology, 14(1), 81-87.

Jha, S., y Vandermeer, J. H. (2010). Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. Biological Conservation, 143(6), 1423-1431.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. Oikos, 113(2), 363-375.

Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., ... & Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, *16*(5), 584–599.

Kevan, P. G. (1999). Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. In Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes (pp. 373-393). Elsevier.

Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., y Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proceedings of the royal society B: biological sciences, 274(1608), 303-313.

Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., Henry, M., Isaacs, R., ... & Potts, S. G. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature communications*, *6*(1), 7414.

Kremen, C., Williams, N. M., y Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(26), 16812-16816.

Kremen, C., & Merenlender, A. M. (2018). Landscapes that work for biodiversity and people. *Science*, *362*(6412), eaau6020.

Kremen, C., M'Gonigle, L. K., y Ponisio, L. C. (2018). Pollinator community assembly tracks changes in floral resources as restored hedgerows mature in agricultural landscapes. Frontiers in Ecology and Evolution, 6, 170.

Labougle, J. M. (1990). *Bombus* of Mexico and Central America (Hymenoptera, Apidae). The University of Kansas science bulletin (USA).

Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J. J. G., Theodorou, P., Murray, T. E., Husemann, M., Ayala, R., ... y Paxton, R. J. (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. Journal of Applied Ecology, 54(6), 1814-1824.

Legendre & Legendre (2012) Legendre P, Legendre L. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier; 2012.

López Gómez, J. (2014). Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) asociadas a milpas en paisajes con diferentes niveles de antropización (Tesis de maestría). El Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR. 64p.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity, 2nd ed. Blackwell Science Ltd, Oxford, U.K.

Marcacci G., Grass I., Rao V. S., Kumar S S., Tharini K. B., Belavadi V. V., Nölke N., Tscharntke T., Westphal C. (2022). Functional diversity of farmland bees across rural–urban landscapes in a tropical megacity. *Ecological Applications*, 32, e2699. https://doi.org/10.1002/eap.2699

Martins, A. C., Silva, D. P., De Marco, P., & Melo, G. A. (2015). Species conservation under future climate change: the case of Bombus bellicosus, a potentially threatened South American bumblebee species. *Journal of Insect Conservation*, *19*, 33-43.

Martins, K.T.; Gonzalez, A.; Lechowicz, M.J. Patterns of pollinator turnover and increasing diversity associated with urban habitats. *Urban Ecosyst.* **2017**, *20*, 1359–1371

Martínez-Ojeda E. 1982. Familia Papaveraceae, Flora de Veracruz. Fascículo 22. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C.

Maurer, C., Sutter, L., Martínez-Núñez, C., Pellissier, L., y Albrecht, M. (2022). Different types of semi-natural habitat are required to sustain diverse wild bee communities across agricultural landscapes. Journal of Applied Ecology, 59(10), 2604-2615.

McGinley, R. J. (1986). Studies of Halictinae (Apoidea: Halictidae), I: revisión of new world *Lasioglossum* curtis.

Medeiros, H. R., Hoshino, A. T., Ribeiro, M. C., Morales, M. N., Martello, F., Neto, O. C. P., ... y de Oliveira Menezes Junior, A. (2018). Non-crop habitats modulate alpha and beta diversity of flower flies (Diptera, Syrphidae) in Brazilian agricultural landscapes. Biodiversity and Conservation, 27, 1309-1326.

Meléndez-Ramirez, V., Magaña-Rueda, S., Parra-Tabla, V., Ayala, R., y Navarro, J. (2002). Diversity of native bee visitors of cucurbit crops (Cucurbitaceae) in Yucatán, México. Journal of Insect Conservation, 6, 135-147.

Melo, F. P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., & Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in ecology & evolution*, *28*(8), 462-468.

Mengual, X., Ruiz, C., Rojo, S., Stahls, G., y Thompson, F. C. (2009). A conspectus of the flower fly genus *Allograpta* (Diptera: Syrphidae) with description of a new subgenus and species. Zoo

Mengual, X., y Thompson, F. C. (2011). Carmine cochineal killers: the flower fly genus *Eosalpingogaste*r Hull (Diptera: Syrphidae) revised. Systematic Entomology, 36(4), 713-731.

Meyer, B., Jauker, F., y Steffan-Dewenter, I. (2009). Contrasting resource-dependent responses of hoverfly richness and density to landscape structure. Basic and Applied Ecology, 10(2), 178-186.

Michener, C. D., McGinley, R. J., y Danforth, B. N. (1994). The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. Revista mexicana de biodiversidad, 82(4), 1249-1261.

Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, *28*(3), 167-177.

Nash DL. y Nee M. 1984. Familia Verbenaceae, Flora de Veracruz. Fascículo 41. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C.

Nee M. 1993. Familia Solanaceae, Flora de Veracruz. Fascículo 72. Publicación anual editada por el Instituto de Ecología, A.C.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... & Wagner, H. (2020). *Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7*. Available at: https://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Peralta G., Webber C. J., Perry G. L. W., Stouffer D. B., Vázquez D. P., Tylianakis J. M. (2023). Scale-dependent effects of landscape structure on pollinator traits, species interactions and pollination success. *Ecography*, 2023, e06453. https://doi.org/10.1111/ecog.06453

Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., y Willmer, P. (2003). Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. Ecology, 84(10), 2628-2642.

Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Howlett, B. G., Winfree, R., ... y Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. Proceedings of the National Academy of Sciences, 113(1), 146-151.

Rader, R., Cunningham, S. A., Howlett, B. G., & Inouye, D. W. (2020). Non-bee insects as visitors and pollinators of crops: Biology, ecology, and management. *Annual review of entomology*, *65*(1), 391-407.

Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski, A., ... y Viana, B. F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns?. Ecology letters, 11(5), 499-515.

Riojas-López, M. E., Díaz-Herrera, I. A., Fierros-López, H. E., y Mellink, E. (2019). The effect of adjacent habitat on native bee assemblages in a perennial low-input agroecosystem in a semiarid anthropized landscape. Agriculture, Ecosystems y Environment, 272, 199-205.

Rodríguez-Gasol, N., Alins, G., Veronesi, E. R., & Wratten, S. (2020). The ecology of predatory hoverflies as ecosystem-service providers in agricultural systems. *Biological Control*, *151*, 104405.

Rotheray, G. E., & Gilbert, F. S. (2011). The natural history of hoverflies. *Forest Research Annual Report*.

Ruiz-Toledo, J., Vandame, R., Penilla-Navarro, P., Gómez, J., y Sánchez, D. (2020). Seasonal abundance and diversity of native bees in a patchy agricultural landscape in Southern Mexico. Agriculture, Ecosystems y Environment, 292, 106807.

Rzedowski J y Calderón de Rzedowski G. 2000. Notas sobre el género *Phytolacca* en México. Acta Bot. Mex. 53: 49-67.

Sánchez-Bayo, F., y Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. Biological conservation, 232, 8-27.

Sagot P, Mérida J, González-Vanegas P A, Vandame R, Cultid-Medina C A, Barrios J M (2023). Taxonomic Diversity and Ecomorphological Traits of Wild Bees in Mexico and Mesoamerica. Version 1.5. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Checklist dataset https://doi.org/10.15468/m78tu9 accessed via GBIF.org on 2023-11-27.

Secretaria de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER). (2022). Atlas Agroalimentario 2022. Disponible en: www.gob.mx/agricultura.

Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Smith, H. G., y Kleijn, D. (2013). Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss–a meta-analysis. Ecology letters, 16(7), 912-920.

Serralta-Batun, L. P., Jiménez-Osornio, J. J., Meléndez-Ramírez, V., y Munguía-Rosas, M. A. (2024). Taxonomic and Functional Diversity of Bees in Traditional Agroecosystems and Tropical Forest Patches on the Yucatan Peninsula. Tropical Conservation Science, 17, 19400829231225428.

Servicio de Información Agroalimentación y Pesquera (SIAP). Ciudad de México, México.

Stevens PF. 2023. Angiosperm Phylogeny Website. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. Version 14.

Theodorou, P., Radzevičiūtė, R., Lentendu, G., Kahnt, B., Husemann, M., Bleidorn, C., ... y Paxton, R. J. (2020). Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. Nature communications, 11(1), 576.

Tropicos.org. 2023. Missouri Botanical Garden. Visited Sept 2023. https://tropicos.org

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., y Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. Ecology letters, 8(8), 857-874.

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... y Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. Biological reviews, 87(3), 661-685.

Twerd, L., y Sobieraj-Betlińska, A. (2020). Wild bee (Apiformes) communities in contrasting habitats within agricultural and wooded landscapes: implications for conservation management. Agricultural and Forest Entomology, 22(4), 358-372.

Ulyshen, M., Urban-Mead, K. R., Dorey, J. B., & Rivers, J. W. (2023). Forests are critically important to global pollinator diversity and enhance pollination in adjacent crops. *Biological Reviews*, *98*(4), 1118-1141.

Urban, D. (1999). Espécies novas de *Thygater* Holmberg (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). Revista brasileira de Zoologia, 16, 213-220.

Vibrans H. (ed.). 2010. Malezas de México. Acceso en sept 2023. http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm

Vides-Borrell, E., Porter-Bolland, L., Ferguson, B. G., Gasselin, P., Vaca, R., Valle-Mora, J., y Vandame, R. (2019). Polycultures, pastures and monocultures: Effects of land use intensity on wild bee diversity in tropical landscapes of southeastern Mexico. Biological Conservation, 236, 269-280.

Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V., y Jauker, F. (2021). Spatial configuration and landscape context of wildflower areas determine their benefits to pollinator α-and β-diversity. Basic and Applied Ecology, 56, 335-344.

Wiegmann, B. M. (2013). Flies: The Natural History and Diversity of Diptera.

WFO. 2023. World Flora Online. Published on the Internet; http://www.worldfloraonline.org. Accessed on: 13 Oct 2023.

Winfree, R., Bartomeus, I., y Cariveau, D. P. (2011). Native pollinators in anthropogenic habitats. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 42, 1-22.

Young, A. D., Marshall, S. A., y Skevington, J. H. (2016). Revision of *Platycheirus* Lepeletier and Serville (Diptera: Syrphidae) in the Nearctic north of Mexico. Zootaxa, 4082(1), 1-317.