



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DEL ESTADO DE PERTURBACIÓN DEL PAISAJE EN EL SERVICIO DE
POLINIZACIÓN EN EL ALTIPLANO AGRÍCOLA DE GUATEMALA**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
NATALIA ESCOBEDO KENEFIC

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CESAR A. DOMÍNGUEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
DRA. MARÍA JOSÉ DARDÓN PERALTA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA, USAC

CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, AGOSTO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DEL ESTADO DE PERTURBACIÓN DEL PAISAJE EN EL SERVICIO DE
POLINIZACIÓN EN EL ALTIPLANO AGRÍCOLA DE GUATEMALA**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
NATALIA ESCOBEDO KENEFIC

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CESAR A. DOMÍNGUEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
DRA. MARÍA JOSÉ DARDÓN PERALTA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA, USAC

CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA
OFICIO CPCB/493/2022
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de junio de 2020**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante: **ESCOBEDO KENEFIC NATALIA** con número de cuenta: **512451888**, con la tesis titulada: **“EFECTO DEL ESTADO DE PERTURBACIÓN DEL PAISAJE EN EL SERVICIO DE POLINIZACIÓN EL ALTIPLANO AGRÍCOLA DE GUATEMALA”**, bajo la dirección del **DR. CÉSAR AUGUSTO DOMÍNGUEZ PÉREZ TEJADA** Tutor principal, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Vocal: DRA. MARÍA EUNICE ENRÍQUEZ COTTON
Secretario: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Suplente: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Suplente: DR. ZENON CANO SANTANA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de mayo de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al programa de Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por mis estudios de doctorado.

A las instituciones que contribuyeron con el financiamiento de esta tesis doctoral, en especial al programa PAEP-UNAM por el financiamiento para realizar estancias académicas, y a la Dirección General de Investigación, USAC por financiar el proyecto 4.8.63.2.27, 2012, durante el cual se produjo parte de la información presentada en esta tesis.

A mi comité tutorial: Dr. César Domínguez, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y Dra. María José Dardón, por su apoyo y consejos en cada paso del proceso.

Al Centro de Estudios Conservacionistas de la Universidad de San Carlos de Guatemala, CECON-USAC, por su apoyo constante durante la duración del doctorado.

Al Instituto de Ciencia y Tecnología Agrícolas, sede Chimaltenango, por el apoyo en instalaciones y recurso humano para el cultivo de las plantas experimentales, y la instalación de experimentos.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco infinitamente a todas las personas que me acompañaron de alguna forma y en algún momento en esta aventura tan increíble e impredecible, especialmente:

A mi familia, de Guatemala y de México, por su apoyo incondicional.

A mi grupo de investigación (“La Colmena”, Unidad de Biodiversidad, CECON, USAC), por su incansable ayuda.

A los investigadores, investigadoras y estudiantes del Laboratorio de Interacciones Planta-Animal, del Instituto de Ecología, UNAM, por su apoyo y sus incontables consejos a lo largo de la elaboración de este trabajo.

A los profesores y las profesoras de la UNAM que contribuyeron a este trabajo con conocimientos, ideas y recomendaciones.

A todos los agricultores que nos brindaron espacio y su esfuerzo para instalar las parcelas experimentales, además de su amistad, su tiempo, sus consejos y sabiduría.

Por otro lado, formulo los siguientes agradecimientos especiales para quienes han hecho posible esta tesis:

A Edson, quien ha estado lado a lado conmigo, trabajando duro desde el principio, y no me ha dejado rendirme en ningún momento.

A Margarita Kenefic, por apoyarme en todo y de todas las formas.

A Julia Tejada, por interceder por mí y no dejar de cuidarme.

A Patricia Landaverde, por el apoyo, los ánimos y la paciencia, pero principalmente por la generosidad con su tiempo, esfuerzo y conocimientos.

A Eunice Enríquez, por su amistad y apoyo constante e ininterrumpido.

A Ricardo Ayala Barajas, por sus consejos y acompañamiento a lo largo de los años.

A María del Coro Arizmendi, por sus valiosos aportes e incontables amabilidades.

Y a César Domínguez, por impulsarme a lograr lo que no creí posible.

A Edson;
esta tesis es tuya también

Al pueblo Kaqchikel
que no claudica en su lucha por sembrar lo que comemos

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción y presentación	3
Capítulo I. Efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas (Apoidea) de un mosaico de bosque pino-encino y áreas agrícolas de Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala.....	12
Capítulo II. Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands.....	21
Capítulo III. Do forest reserves help maintain pollinator diversity and pollination services in tropical agricultural highlands? A case study using <i>Brassica rapa</i> as a model.....	57
Discusión y perspectivas	90
Conclusiones generales	109
Anexos: Información suplementaria	110
Capítulo I.....	111
Capítulo II.....	117
Capítulo III.....	126
Reconocimientos finales.....	133

RESUMEN

La importancia de la polinización para los sistemas agrícolas y naturales ha sido enfatizada por numerosos estudios recientes. El valor económico de este servicio ecosistémico está calculado entre 195 y 657 mil millones de dólares al año. Los insectos son los principales polinizadores, y las abejas son los más importantes. Asimismo, las poblaciones de abejas silvestres son muy relevantes para mantener el proceso de polinización y la diversidad genética tanto de muchos cultivos como de plantas silvestres, lo que ayuda a disminuir la depresión por endogamia en las plantas autógamas y a mejorar su productividad. Por otro lado, la degradación de los bosques, el uso de insecticidas y la pérdida de hábitats y de sitios de anidamiento a causa de la fragmentación, son aspectos que amenazan a las poblaciones de polinizadores y a los servicios que éstos proveen a la agricultura. El manejo adecuado del paisaje y la diversificación de las comunidades vegetales a través del cambio de las prácticas agrícolas, constituyen alternativas que pueden contribuir a aminorar la crisis de polinizadores. Estudios realizados en América Central y otras regiones han demostrado que la productividad de diversos cultivos mejora cuando éstos se encuentran rodeados de parches de vegetación natural que los provea de polinizadores nativos. En Guatemala podría presentarse el mismo fenómeno; sin embargo, las zonas agrícolas no han sido consideradas como prioritarias para estudios de diversidad y de conservación biológica, por lo que los estudios son escasos.

Este trabajo busca evaluar el efecto de la estructura del paisaje, —entendido como la proporción de usos y fragmentación de las áreas naturales— sobre el servicio ecosistémico de polinización en el altiplano guatemalteco. Para esto, se evalúa el efecto de la estructura del paisaje y el uso del suelo sobre: 1) la diversidad y composición de las poblaciones de abejas, ya que son éstas el principal grupo de animales polinizadores; 2) las interacciones planta-polinizador; y 3) el servicio de polinización, medido como el éxito reproductivo de una planta dependiente de la polinización por insectos. Para esto, se eligió como modelo de estudio el nabo común, *Brassica rapa* L. (Brassicaceae). Los resultados de este trabajo resaltan la importancia de conservar las áreas con vegetación natural, tanto reservas forestales como otros tipos de vegetación silvestre, con el fin de mantener la viabilidad de las poblaciones naturales de insectos polinizadores, así como la estructura de sus interacciones y el servicio de polinización en áreas agrícolas del altiplano tropical. Se identificó 101 morfoespecies de abejas, lo que corresponde al 25% de las especies conocidas en Guatemala, así como un efecto positivo de las áreas de bosque natural sobre la abundancia de algunas especies de abejas sociales nativas. Entre los principales hallazgos se encuentra una mayor abundancia de abejas —en particular de abejas sociales— en áreas con extensiones de bosque continuo, aunque la diversidad fue mayor en áreas heterogéneas que incluyen fragmentos de bosque. Estos resultados sirven de base para esperar que el servicio de polinización sea favorecido por áreas de bosque relativamente grandes, con mayor abundancia de polinizadores. No se detectó que las interacciones planta-abeja fueran afectadas por las variables de paisaje. Sin embargo, se encontró un efecto significativo de la disponibilidad de recursos florales sobre la diversidad de abejas, y que la estructura de las interacciones planta-abeja muestran mayor vulnerabilidad durante la estación seca, en comparación con la estación lluviosa. Finalmente, se encontró un *fruit set* mayor en las áreas con menor modificación antropogénica, y un efecto positivo significativo de la presencia de bosques naturales en la formación de frutos de *B. rapa*. Esto podría ser explicado por la eficiencia de los polinizadores sociales que dependen de los remanentes boscosos.

Estos resultados aportan evidencia de la importancia de la conservación de las áreas naturales —tanto fragmentos como áreas de bosque continuo— en el mantenimiento del servicio de polinización en los altiplanos agrícolas tropicales.

ABSTRACT

The importance of pollination for agricultural and natural systems has been emphasized in recent decades by numerous studies. The economic value of this ecosystem service is calculated between 195 and 657 billion dollars per year. Insects are the main group of pollinating animals, and bees are considered the most important. Also, recent evidence pointed out the importance of wild bee populations in maintaining the pollinating process and the genetic diversity of many crops and wild plants, which helps to diminish inbreeding depression in self-pollinated plants and to improve their productivity. Forest degradation, use of pesticides, and loss of habitat and nesting sites due to fragmentation, are factors that threaten pollinator populations and the services they provide to agriculture. The adequate management of landscape and the diversification of plant communities through changes in agricultural practices, are alternatives that can contribute to reducing the pollinator crisis. Studies carried out in Central America and other countries have shown that the productivity of diverse crops improves when they are surrounded by patches of natural vegetation that provides them with native pollinators. This same phenomenon could be happening in Guatemala, although agriculture areas have not been considered as a priority for studying biological diversity and conservation, and studies are scarce.

This work aims to evaluate the effect of landscape structure —understood as the proportion of use and fragmentation of natural areas— on pollination services in the Guatemalan highlands. The problem is approached from different perspectives, evaluating the effect of landscape structure and land use on 1) diversity and composition of bee populations, as they are the main group of pollinator animals; 2) its plant-pollinator interaction; and 3) the pollination service itself, measured as the reproductive success of the common turnip, *Brassica rapa* L. (Brassicaceae), which was selected as the experimental model. The results highlight the importance of conserving areas of natural vegetation, including forest reserves and other types of wild vegetation, in maintaining viability of natural populations of pollinator insects, as well as the structure of their interactions and pollinator service in agricultural areas of the tropical highlands. We identified 101 bee morphospecies, which represent 25% of the known species in the country, as well as a positive effect on the natural forest areas of the abundance of some native social bee species. Among the main results a greater abundance of bees —especially social bees— was found in areas of continuous forest, although the diversity was greater in heterogenous areas that included forest fragments. Based on these findings it is expected that the pollination service may be favored by relatively large areas of forest, with a greater abundance of pollinators.

No direct effects of the landscape variables on plant-bee interactions were detected. However, we found a significant effect of the availability of floral resources in bee diversity was found, and the structure of plant-bee interactions show greater vulnerability during the dry season, compared to the rainy season. Finally, a significantly larger fruit set was found in areas with less anthropogenic perturbation, and a positive effect of natural forests in the production of *B. rapa* pods, which can be explained by the efficiency of social pollinators that depend on forest remnants.

Altogether, these results illustrate the importance of conserving natural areas —both fragments and continuous forests— in maintaining pollination services in the agricultural tropical highlands.

INTRODUCCIÓN Y PRESENTACIÓN

Los servicios de los ecosistemas son funciones que realizan las áreas naturales y que sostienen y mejoran el bienestar humano (Daily, 1997). Entre éstos servicios se encuentra la polinización, que es realizada por organismos vivos móviles que se alimentan de recursos florales, a la vez que facilitan la deposición del polen (gametofito masculino de las plantas) en los estigmas de flores de la misma especie (Kremen et al., 2007; Willmer, 2011). Este proceso es necesario para la reproducción de alrededor del 90% de las plantas con flores (Willmer, 2011). La importancia de la polinización para los sistemas agrícolas y naturales ha sido enfatizada por numerosos estudios en las últimas dos décadas, y por el valor económico en productos agrícolas de este servicio ecosistémico que está calculado de entre 195 y 657 mil millones de dólares anuales, dependiendo de la metodología de evaluación (Porto et al., 2020).

Los insectos son el principal grupo de animales polinizadores, y las abejas son indudablemente los polinizadores más importantes (Allen-Wardell et al., 1998; Buchmann y Nabhan, 1996; Kearns et al., 1998). Existe evidencia de la importancia de las poblaciones de abejas silvestres para mantener el proceso de polinización y la diversidad genética de muchos cultivos y plantas silvestres (Enríquez et al., 2015; Landaverde-González et al. 2021). La polinización por abejas disminuye la probabilidad de endogamia en diferentes plantas y así se minimiza la depresión por endogamia, especialmente en las plantas autóгамas, las cuales suelen ser más productivas si son polinizadas por estos insectos (Michener, 2007; Stein et al., 2017).

El declive de las poblaciones de abejas podría tener efectos severos sobre la provisión del servicio de polinización (Potts et al., 2010). En el mundo existen al menos 20,000 especies de abejas, aunque algunas estimaciones varían entre 23,000 y 25,000 especies (Michener, 2007). De éstas, al menos 5,000 han sido encontradas en el Neotrópico (Freitas et al., 2009). En Guatemala se encuentran registradas 376 especies de abejas, dentro de 78 géneros y cinco familias. La familia más numerosa es Apidae (47%), seguida por Halictidae (29%), Megachilidae (16%), Colletidae (5%) y Andrenidae (3%) (Enríquez y Ayala Barajas, 2014). Aunque su diversidad todavía no ha sido estudiada en su totalidad y podría estar subestimada, es alta en al menos ciertos grupos si se toma en consideración la extensión del territorio guatemalteco. Este

es el caso de las abejas sin aguijón, con al menos 33 especies (Enríquez y Ayala Barajas, 2014; Enríquez et al., 2012).

La fragmentación está definida como la transformación de áreas de vegetación natural de tamaño variable en parches de menor tamaño, normalmente por causas antropogénicas (Rogan y Lacher, 2018) y ha sido señalada como una de las principales amenazas a la biodiversidad y causa del declive de numerosas poblaciones silvestres (e.g., Aguilar et al., 2006; Kearns et al., 1998; Murren, 2002; Quesada et al., 2003). En el caso de los polinizadores y de las abejas en particular, la degradación de los bosques, el uso de insecticidas, y la pérdida de hábitats y de sitios de anidamiento a causa de la fragmentación son aspectos que amenazan a sus poblaciones y a los servicios que proveen a la agricultura (Greenleaf y Kremen, 2006; Kevan y Phillips, 2001). Esto ha sido reportado en los trópicos de América (Freitas et al., 2009), así como a nivel mundial (Michener, 2007).

Las áreas agrícolas se caracterizan por grandes extensiones de terreno modificado por el ser humano. El manejo adecuado del paisaje y la diversificación de las comunidades vegetales a través del cambio de las prácticas agrícolas constituyen alternativas que pueden contribuir a aminorar la crisis de polinizadores (Shepherd et al., 2003). Muchos estudios sobre el efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat han sido realizados en sistemas de monocultivos intensivos, característicos de Europa y Norteamérica (Halinski et al., 2018; Kremen et al., 2002; Lonsdorf et al., 2009). En contraste, la agricultura en los altiplanos tropicales, y en particular en Guatemala, se lleva a cabo en paisajes altamente heterogéneos formados por parcelas pequeñas (de aproximadamente 1,100 m² de área) con cultivos diversos, tanto tradicionales como tecnificados (Gálvez y Andrews, 2014, observaciones personales). También es común encontrar el sistema de milpa, que combina cultivos nativos en la misma parcela, y áreas de vegetación natural de tamaños variables (Escobedo-Kenefic et al., 2020).

Estudios realizados en América Central y otras regiones han cuantificado el valor económico de los servicios de polinización que la biodiversidad nativa presta a la agricultura (e.g., Ricketts et al., 2004). También han demostrado que la productividad de diversos cultivos mejora cuando se encuentran rodeados de parches de vegetación natural que los provea de polinizadores nativos (Greenleaf y Kremen, 2006; Ricketts et al., 2004). Si se consideran las

características de los sistemas agrícolas del altiplano de Guatemala, estos hallazgos dan pauta para pensar que en este país puede repetirse el mismo fenómeno.

Esta tesis fue planteada para evaluar el efecto de la estructura del paisaje--entendido como proporción de usos y fragmentación de las áreas naturales-- en el servicio ecosistémico de polinización en el altiplano guatemalteco. Para esto, se estudió el efecto de la estructura del paisaje, entendido como la proporción de usos y fragmentación de las áreas naturales, sobre: 1) la diversidad y composición de las poblaciones de abejas, ya que son éstas el principal grupo de animales polinizadores; 2) las interacciones planta-polinizador; y 3) el servicio de polinización, medido como el éxito reproductivo del nabo común, *Brassica rapa* L. (Brassicaceae).

Los experimentos y colectas de campo de la tesis fueron realizados en el área comprendida entre los municipios de Sumpango, departamento de Sacatepéquez, y Patzicía y Patzún, departamento de Chimaltenango, Guatemala. Estos municipios están habitados de forma predominante por poblaciones de la etnia maya kaqchikel, y la mayor parte de los adultos económicamente activos se dedican a la agricultura (SEGEPLAN, 2009).

La tesis está organizada de la siguiente manera: El primer capítulo consiste en el artículo “Efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas (Apoidea) de un mosaico de bosque pino-encino y áreas agrícolas de Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala”, publicado en *Ciencia, Tecnología y Salud*, una revista científica de acceso libre de la Dirección General de Investigación de la Universidad de San Carlos de Guatemala. En éste se analiza al entorno natural del altiplano guatemalteco y la riqueza y diversidad de apifauna nativa en un paisaje fragmentado, dedicado principalmente a la agricultura anual. Se presenta una descripción de la fauna de abejas silvestres en la zona de estudio, así como indicadores de diversidad (riqueza y abundancia) en distintos usos y distintas temporadas. Este es un estudio descriptivo que sirvió de base para el diseño del experimento presentado en el Capítulo III y un análisis más detallado de su información fue utilizado para la elaboración del Capítulo II. Se incluye como información complementaria el listado total de especies de abejas encontradas durante el trabajo de la tesis, incluyendo las registradas durante los experimentos realizados posteriormente, datos que serán útiles en estudios futuros.

El segundo capítulo es el artículo “*Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical*

highlands”, publicado en la revista especializada en ecología *Oecologia*, donde se aborda la relación entre la estructura del paisaje, la diversidad de abejas nativas y las interacciones entre estas abejas y las plantas de las que obtienen recursos. Se utilizó un enfoque de redes mutualistas para analizar el papel de la estructura y proporción del paisaje natural y de las estaciones climáticas sobre la diversidad de abejas y sobre sus interacciones planta-polinizador. Este capítulo muestra la importancia del área de bosque y del tamaño de fragmentos de bosque en las poblaciones de abejas nativas sociales, que son también las más abundantes. El anidamiento y menor simetría de las redes de interacción durante la estación seca sugiere una mayor vulnerabilidad de la estructura de las interacciones. Los resultados resaltan la importancia de la disponibilidad de recursos florales para el mantenimiento de la riqueza y de las interacciones planta-abeja, mientras que para algunos grupos abundantes —como los abejorros (*Bombus* spp.)— es más importante la proporción de área natural disponible.

En el tercer capítulo se hace una aproximación experimental del servicio de polinización, donde se evalúa directamente el efecto de la estructura del paisaje, comparando entre categorías de uso (enfoque del Capítulo I) y de la proporción y heterogeneidad de usos (enfoque del Capítulo II) sobre el éxito reproductivo (medido como *fruit-set*) de *Brassica rapa* L. (= *B. campestris* L.), conocida comúnmente como nabo silvestre o colinabo. Esta especie se eligió para hacer los experimentos debido a su alta dependencia a los polinizadores, un ciclo de vida anual y ser fácil de encontrar en el área de estudio. La polinización cruzada es obligatoria en la mayoría de las variedades de esta especie y pocas o ninguna semilla se reproducen por autopolinización (Kuang et al., 2000; Sobotka et al., 2000). En condiciones de campo, el polen se transfiere de una planta a otra por contacto mediado por los polinizadores, entre plantas vecinas y se ha sugerido que los insectos polinizadores, en especial las abejas melíferas (*Apis mellifera* Linnaeus) y los abejorros (*Bombus* spp.) tienen un papel principal en la transferencia de su polen a distancias largas (Hayter y Cresswell, 2006). Asimismo, la disponibilidad de polinizadores ha sido identificada como uno de los factores de los que depende el movimiento de polen entre flores de *B. rapa* (PHPD-CFIA, 1999).

Brassica rapa es una maleza agrícola común en la zona de estudio, por lo que fue posible utilizar plantas de líneas genéticas presentes en el área. Aunque es originaria de Europa, ha sido reportada como una planta común en América Central y sus hojas son tradicionalmente

consumidas como vegetal por los pobladores, quienes la cultivan en hortalizas familiares para consumo propio o para su venta en mercados locales. (Standley y Steyermark, 1946), lo que sugiere que ha existido en la zona por un tiempo prolongado y se le considera una “especie naturalizada”.

Tomando en cuenta todo lo anterior, principalmente el hecho de que esta planta es polinizada por insectos, se consideró que *B. rapa* constituye un sujeto de estudio bueno para evaluar el efecto de la fragmentación del paisaje en las comunidades de polinizadores y en la productividad de plantas que requieren de polinización.

En este Capítulo III se comparó la producción de frutos entre parcelas experimentales ubicadas en seis áreas (sitios) circulares de 2 km de radio. Los sitios fueron clasificados dentro de dos condiciones: altamente modificada (HM, *highly modified*) y moderadamente modificada (MM, *moderately modified*), tres sitios por condición. La condición HM consistió en áreas con cultivos de temporada y poblados como usos predominantes, mientras que la condición MM estuvo caracterizada por áreas de cultivo cercanas a parches de bosque y a reservas forestales. Se realizó una descripción del área en función de la composición de usos alrededor de las parcelas experimentales, la diversidad de abejas registradas en los alrededores, y la diversidad de insectos visitantes florales de esta planta en cada condición experimental. Se encontró un *fruit-set* significativamente más alto en la condición MM y un efecto positivo del área de bosque, aunque estos resultados no pudieron ser explicados por la diversidad o abundancia de insectos polinizadores.

Para explorar más a fondo la relación entre bosque, polinizadores y *fruit--set*, se realizaron experimentos adicionales de limitación de polen y de eficiencia de polinización. El experimento de limitación de polen apunta nuevamente hacia un efecto positivo de las áreas naturales. Por su parte, el experimento de eficiencia de polinización indica un aporte importante de la abeja de la miel, *A. mellifera*, pero resalta la eficiencia de abejas nativas sin aguijón para polinizar *B. rapa* en una sola visita.

Los resultados integrados de los tres capítulos muestran que, a pesar del uso intensivo del suelo en el altiplano agrícola, las poblaciones de polinizadores que subsisten están manteniendo el servicio de polinización en el área de estudio. Sin embargo, estas poblaciones dependen en alguna medida de los remanentes de bosque, lo que podría explicar el efecto

positivo de las áreas moderadamente modificadas y de la presencia de bosque sobre el *fruit-set* del modelo experimental.

Se espera que los resultados de los tres capítulos de esta tesis contribuyan al conocimiento del efecto de la perturbación sobre las comunidades de polinizadores, sus interacciones y la provisión del servicio de polinización en los altiplanos agrícolas del trópico, en beneficio de su conservación.

Referencias

- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., y Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, *9*(8), 968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., ... Nabhan, G. P. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, *12*(1), 8–17. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.97154.x>
- Buchmann, S. L., y Nabhan, G. P. (1996). The forgotten pollinators. *The Forgotten Pollinators*, *1*, 312.
- Daily, G. C. (1997). Nature's Services: Societal dependence on natural ecosystems. In L. Robin, S. Sörlin, y P. Warde (Eds.), *The future of nature: Documents of global change* (pp. 454–464). Yale University Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.12987/9780300188479-039>
- Enríquez, E., y Ayala Barajas, R. (2014). Impacto de la Colección de Abejas Nativas de Guatemala, luego de 14 años de su conformación. *Revista Ciencia y Conservación*, *5*, 38–47.
- Enríquez, E., Ayala, R., Gonzalez, V. H., y Núñez-Farfán, J. (2015). Alpha and beta diversity of bees and their pollination role on *Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae) in the Guatemalan cloud forest. *Pan-Pacific Entomologist*, *91*(3), 211–222. <https://doi.org/10.3956/2015-91.3.211>
- Enríquez, E., Yurrita Obiols, C. L., Ayala Barajas, R., y Griswold, T. L. (2012). Diversidad de abejas silvestres (Hymenoptera:Apoidea) de Guatemala. In E. B. Cano (Ed.), *Biodiversidad de Guatemala* (Vol. 2, pp. 281–301). Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala. <https://doi.org/10.2166/wst.2011.079>

- 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.
<https://doi.org/10.1007/s00442-020-04715-8>
- Freitas, B. M., Imperatriz-Fonseca, V. L., Medina, L. M., Kleinert, A. de M. P., Galetto, L., Nates-Parra, G., y Quezada-Euán, J. J. G. (2009). Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. *Apidologie*, *40*(3), 332–346. <https://doi.org/10.1051/apido/2009012>
- Gálvez, J., y Andrews, K. L. (2014). *Perfil del agro y la ruralidad de Guatemala 2014: Situación actual y tendencias*. (C. Cleaves, Ed.). Guatemala: Universidad Rafael Landívar/Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente IARNA, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura IICA.
- Greenleaf, S. S., y Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, *133*(1), 81–87. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2006.05.025>
- Halinski, R., Dos Santos, C. F., Kaehler, T. G., y Blochtein, B. (2018). Influence of wild bee diversity on canola crop yields. *Sociobiology*, *65*(4), 751.
<https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3467>
- Hayter, K. E., y Cresswell, J. E. (2006). The influence of pollinator abundance on the dynamics and efficiency of pollination in agricultural *Brassica napus*: Implications for landscape-scale gene dispersal. *Journal of Applied Ecology*, *43*(6), 1196–1202.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01219.x>
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., y Waser, N. M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *29*(1), 83–112.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>
- Kevan, P. G., y Phillips, T. P. (2001). The economic impacts of pollinator declines: An approach to assessing the consequences. *Ecology and Society*, *5*(1), 8. <https://doi.org/10.5751/ES-00272-050108>
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., ... Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. In *Ecology Letters*

- (pp. 299–314). Washington, DC.: Island Press. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- 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 of the United States of America*, 99(26), 16812–16816. <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>
- Kuang, A., Popova, A., Xiao, Y., y Musgrave, M. E. (2000). Pollination and embryo development in *Brassica rapa* L. in Microgravity. *International Journal of Plant Sciences*, 161(2), 203–211. <https://doi.org/10.1086/314254>
- Landaverde-González, P., Enríquez, E., y Núñez-Farfán, J. (2021). The effect of landscape on *Cucurbita pepo*-pollinator interaction networks varies depending on plants' genetic diversity. *Arthropod-Plant Interactions*, 15, 917–928. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09872-y>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., y Greenleaf, S. (2009). Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Annals of Botany*, 103(9), 1589–1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Michener, C. D. (2007). *The Bees of the world* (Second Edi). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Murren, C. J. (2002). Effects of habitat fragmentation on pollination: Pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology*, 90(1), 100–107. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00638.x>
- PHPD-CFIA, (1999). *The biology of Brassica rapa* L. Government of Canada. Nepean, Ontario, Canada.
- Porto, R. G., de Almeida, R. F., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A., y Lopes, A. V. (2020). Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, 12(6), 1425–1442. <https://doi.org/10.1007/s12571-020-01043-w>
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., y Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Quesada, M., Stoner, K. E., Rosas-Guerrero, V., Palacios-Guevara, C., y Lobo, J. A. (2003). Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a

- dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*, 135(3), 400–406. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1234-3>
- Ricketts, T. H., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., y Michener, C. D. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(34), 12579–12582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405147101>
- Rogan, J. E., y Lacher, T. E. (2018). Impacts of habitat loss and fragmentation on terrestrial biodiversity. In *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10913-3>
- SEGEPLAN. (2009). *Potencial económico productivo y motores económicos, Perfil Socioeconómico de Parramos, Chimaltenango*. Guatemala. Retrieved from [http://sistemas.segeplan.gob.gt/sideplanw/SDPPGDM\\$PRINCIPAL.VISUALIZAR?pID=ECONOMICA_PDF_414](http://sistemas.segeplan.gob.gt/sideplanw/SDPPGDM$PRINCIPAL.VISUALIZAR?pID=ECONOMICA_PDF_414)
- Shepherd, M., Buchmann, S. L., Vaughan, M., y Hoffman Black, S. (2003). *Pollinator Conservation Handbook: A guide to understanding, protecting and providing habitat for native pollinator insects*. The Xerces Society for Invertebrate Conservation.
- Sobotka, R., SÁKOVÁ, L., y CURN, V. (2000). Molecular mechanisms of self-incompatibility in Brassica. *Current Issues in Molecular Biology*, 2(4), 103–112. <https://doi.org/10.21775/cimb.002.103>
- Standley, P. C., y Steyermark, J. A. (1946). *Flora of Guatemala*. Chicago: Chicago Natural History Museum.
- Stein, K., Coulibaly, D., Stenchly, K., Goetze, D., Porembski, S., Lindner, A., ... Linsenmair, E. K. (2017). Bee pollination increases yield quantity and quality of cash crops in Burkina Faso, West Africa. *Scientific Reports*, 7(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17970-2>
- Willmer, P. (2011). *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press.

CAPÍTULO I

Artículo:

Escobedo, N.; Dardón, M.J.; López, J.; Martínez, O. y Cardona, E. 2014. Efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas (Apoidea) de un mosaico de bosque pino-encino y áreas agrícolas de Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*. 1(1):15-22. <https://doi.org/10.36829/63CTS.v1i1.1>

Efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas (Apoidea) de un mosaico de bosque pino-encino y áreas agrícolas de Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala

Natalia Escobedo Kenefic*¹, María José Dardón Peralta^{1,2},
Jessica Esmeralda López¹, Oscar Martínez¹, Edson Cardona¹

¹ Centro de Estudios Conservacionistas y ² Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.

*Autor al que se dirige la correspondencia: escobedo.natalia@usac.edu.gt

Recibido: 04 de septiembre 2014 / Aceptado: 08 de Octubre 2014 / Disponible en línea: 24 de noviembre 2014

Resumen

Se compararon tres categorías de paisaje: bosque continuo, bosque fragmentado y áreas agrícolas o de cultivo, en Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala. Los sitios de estudio fueron definidos sobre la base de su grado de fragmentación y tipos de uso del suelo, durante las estaciones seca y lluviosa del año 2012. Se buscó observar patrones de variación entre la diversidad de abejas en las distintas categorías, e identificar cambios en la composición de las comunidades. Los resultados señalan hacia dos situaciones generales: (1) Se observó diferencia en la diversidad de abejas en los distintos tipos de vegetación, siendo esta más alta en los sitios que correspondían a la categoría *fragmentada*. Esta categoría está caracterizada por una composición heterogénea de áreas perturbadas y remanentes de bosque. Por otra parte, la categoría *bosque* presentó mayor abundancia de individuos, tanto en la estación seca como lluviosa. (2) Se observó algún grado de agrupamiento de los sitios de muestreo, pero parece responder más a la cercanía geográfica entre ellos que al uso del suelo. Adicionalmente, se reporta las frecuencias de visitas florales realizadas por las abejas a distintas familias botánicas. Se recomienda incentivar la protección de los remanentes boscosos, tanto fragmentados como continuos, para asegurar la conservación de la diversidad de abejas silvestres y la continuidad del servicio de polinización que proporcionan a los sistemas naturales y agrícolas de la zona.

Palabras claves: Abejas, ecología del paisaje, insectos polinizadores, terreno agrícola.

Abstract

Comparison was raised in three landscape categories (continuous forest, fragmented forest and agricultural or farming areas) in Sacatepéquez and Chimaltenango, Guatemala; defined on the basis of their degree of fragmentation and types of land use, during the dry and rainy seasons of 2012. It sought to determine patterns of bee diversity variation among the three landscape categories, and identify changes in community composition. The results point towards two general situations: (1) Difference in bee diversity was observed in different types of vegetation, this being highest at sites corresponding to the *fragmented forest* category. This category has a greater heterogeneity in landscape configuration, composed of fragmented forest and agricultural areas. In addition, the *continuous forest* category had higher abundance of individuals, both in the dry and rainy seasons. (2) Some degree of clustering of the sampling sites was observed, but it seems to respond to geographical closeness among them rather than to differences in land use. Also, frequency of floral visits made by bees to different botanical families are reported. The protection of forest remnants, both fragmented and continuous, is highly recommended in order to preserve pollination services given by native bees to natural and agricultural systems in the study area.

Keywords: Bees, landscape ecology, pollinating insects, agricultural land.



La reproducción total o parcial del contenido e imágenes de esta publicación se rige de acuerdo a normas internacionales sobre protección a los derechos de autor, con criterio especificados en la licencia Creative Commons (CC BY-NC-SA 4.0)

| 13

Introducción

La polinización es el proceso de transferencia de polen de la parte masculina de la planta a la femenina, dando lugar a la fecundación y producción de frutos y semillas. Ocurre por medio del viento, agua, y por animales. Los insectos son el principal grupo de animales polinizadores, y entre ellos, las abejas son consideradas los más eficientes (Allen-Wardell et al., 1998; Kearns, Inouye & Waser, 1998).

De acuerdo con la Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), se conoce como servicios de polinización silvestre a los servicios ecosistémicos que proveen de polinizadores a los sistemas agrícolas que dependen de la polinización para su productividad. Los servicios de polinización son considerados servicios y funciones “clave” de los ecosistemas, que pueden ser fuertemente afectados por el cambio climático (2008).

Las estimaciones de la importancia económica de la polinización por insectos han variado en los últimos años de entre 20 mil millones de dólares anuales estimados en el 2002, a entre 120 y 200 mil millones anuales (FAO, 2006; Shepherd, Buchman, Vaughan, & Hoffman, 2003). Por otra parte, en la actualidad se comercializa algunas especies de abejas para ser utilizadas como polinizadores de cultivos de frutales, alfalfa, tomate en invernadero, entre otros (Maccagnani, Burgio, Stanisavljević & Mani, 2007; Michener, 2007).

Recientemente, el tema del efecto del paisaje en los polinizadores y en los servicios de polinización ha sido abordado por diversos estudios, principalmente en Norteamérica (Murren, 2002). Frecuentemente se ha identificado la pérdida de hábitats naturales y sitios de anidamiento como una amenaza constante a las poblaciones naturales de abejas, aunada al uso excesivo de insecticidas (Luig, Peterson, & Poltimäe, 2005; Michener, 2007; Greer, 1999). También se ha resaltado que la presencia de poblaciones silvestres de abejas es necesaria para mantener el proceso de polinización y la diversidad genética de muchos cultivos y especies silvestres (Kevan & Phillips, 2001). Asimismo, la polinización por abejas disminuye la depresión por endogamia en las plantas autógamas (Michener, 2007).

Estudios sobre abejas nativas de Guatemala han reportado una alta diversidad local dentro de este grupo. Se conocen más de 30 especies de meliponinos (abejas sin agujón), y una alta diversidad en grupos con organizaciones sociales más simples (como Bombini, al menos 9 especies) y en distintos grupos de abejas

solitarias. La colección de Abejas Nativas de Guatemala ubicada en el Centro de Estudios Conservacionistas de la Universidad de San Carlos, cuenta con al menos 78 géneros y 376 especies de abejas (Armas, 2009; Barrientos, Avendaño, Yurrita, Hernández y Barrios, 2008; Enriquez, 2007; Escobedo, 2011; Marroquín, 2000; Rodríguez, 2008; Vásquez, Yurrita y Escobedo, 2010).

El altiplano guatemalteco, incluyendo buena parte de los departamentos de Sacatepéquez y Chimaltenango, se caracteriza por una extensa y variada actividad agrícola que representa el principal ingreso económico para la población de la zona, mayoritariamente de la etnia maya cakchiquel. Varios cultivos de importancia de la esta zona dependen en alguna medida de la polinización por animales, especialmente abejas. Dada la importancia de la vegetación natural para las poblaciones de polinizadores, la información sobre el efecto del uso del suelo en dichos organismos puede ser utilizada en planes de manejo enfocados en mejorar la disponibilidad de servicios de polinización en el altiplano de Guatemala, con efectos positivos sobre la agricultura y las economías locales.

En el presente estudio se planteó si la configuración del paisaje, dada por el área y grado de fragmentación del bosque, tendrá un efecto sobre la diversidad y composición de las comunidades de abejas silvestres en un mosaico de bosque pino-encino y tierras agrícolas, del altiplano guatemalteco. Para responder este planteamiento, se definieron tres categorías de paisaje según el área y grado de fragmentación del bosque natural. Se hicieron comparaciones de la riqueza y abundancia de abejas silvestres entre categorías, así como análisis de agrupamiento y multivariados para identificar patrones de similitud en la composición de las comunidades.

Materiales y métodos

Elección de sitios

Los sitios de muestreo fueron elegidos dentro de seis localidades, en los municipios de Sumpango, (Sacatepéquez), Patzún y Patzicía (Chimaltenango). Cada localidad consistió en un área circular de 2 km de radio, y fueron clasificadas según los siguientes criterios: (1) categoría bosque continuo, con al menos 65% de bosque, (2) categoría bosque fragmentado, con 20 a 50% de fragmentos dispersos de bosque, y (3) categoría área agrícola, con menos del 20% de fragmentos de bosque, altamente dispersos. Se eligieron dos localidades para

cada categoría de paisaje (Tabla 1). En cada localidad fueron ubicados al menos tres sitios de muestreo (18 para la temporada seca y 20 para la temporada lluviosa). La selección de las localidades fue realizada utilizando imágenes satelitales digitalizadas por el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación (2006).

Diversidad de abejas y visitas florales

Se realizaron dos colectas entomológicas durante el año, una durante la estación seca (febrero a abril) y otra durante la estación lluviosa (junio y julio). El esfuerzo de colecta fue de 4 horas por sitio. Las interacciones entre las distintas especies de abejas y las plantas que visitan fueron registradas, colectando también muestras botánicas. Los especímenes entomológicos y botánicos fueron curados e identificados taxonómicamente.

Análisis de la información

La diversidad de abejas en las distintas categorías de paisaje fue evaluada utilizando los índices de Shannon-Weiner (H'), para comparar diversidad total, y Equidad (J') para identificar dominancia de una o pocas especies. Para calcular estos índices se utilizaron los datos de riqueza y abundancia obtenidos para cada categoría de paisaje. Para identificar patrones de similitud en las composiciones de las comunidades de abejas, se realizó análisis de agrupamiento con la medida de similitud de Morisita, y de componentes principales (PCA), utilizando el paquete estadístico PAST versión 2.1 (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). Para estos análisis se utilizaron los valores de presencia y abundancia de cada especie en cada sitio de muestreo.

Resultados

Se colectaron y determinaron taxonómicamente hasta especie o género (morfoespecie) 1,423 especímenes de abeja, distribuidos en 51 especies dentro de 28 géneros y 5 familias (Tabla 2). Las familias Apidae y Halictidae fueron las más abundantes (26 y 16 especies, respectivamente). La familia Megachilidae solamente fue representada por una especie. La mayoría de abejas presentan hábito solitario y cerca del 20% (diez especies) son abejas con algún grado de sociabilidad. Más del 80% de las abejas colectadas fueron capturadas visitando especies vegetales en flor y el resto se atraparón en vuelo. Del total de ejemplares identificados, el 80% corresponden a hembras y el resto a machos.

Diversidad

La categoría de paisaje que presentó una mayor riqueza de especies, tanto en la temporada seca como lluviosa, fue la fragmentada, con 24 y 36 especies respectivamente. Durante la estación seca la categoría bosque fue la que presentó mayor abundancia de individuos colectados, mientras que durante la temporada lluviosa la riqueza de las categorías bosque y fragmentada mostraron riquezas similares, mayores a todas las registradas durante la temporada seca, y a la de la categoría cultivos agrícolas. Los valores de diversidad (H') más altos para ambas temporadas corresponden a la categoría "fragmentada", mientras que la equidad mostró valores similares en las tres categorías, siendo más altos durante la temporada lluviosa (Tabla 3).

Tabla 1
Sitios elegidos según su estado de conservación de las áreas de vegetación natural.

Sitio	Municipio	Estado de fragmentación	Área de bosque (%)	Categoría asignada
Bosque B'alam Juyú	Patzún	Bosque continuo (no fragmentado)	67%	Bosque
Astillero El Rejón	Sumpango	Continuo/Fragmentado	65%	Bosque
El Sitio	Patzún	Fragmentos heterogéneos	47%	Fragmentado
San José Yalú	Sumpango	Fragmentos heterogéneos	32%	Fragmentado
Recta de Patzicia	Patzicia	Altamente fragmentado	18%	Agrícola
Camino a Sta. Cruz Balanyá	Patzicia	Altamente fragmentado	5%	Agrícola

Tabla 2
Resumen de especies y géneros (con morfoespecies) colectados.

Familia Colletidae		Familia Apidae
<i>Colletes</i> (4 morfoespecies)		<i>Afin a Coelioxoides</i> (1 morfoespecie)
Familia Andrenidae		<i>Peponapis apiculata</i> Cresson, 1878
<i>Perdita</i> (4 morfoespecies)		<i>Peponapis limitaris</i> Cockerell, 1906
Familia Halictidae		<i>Thygater</i> (1 morfoespecie)
<i>Agapostemon</i> (2 morfoespecies)		<i>Anthophora</i> (1 morfoespecie)
<i>Lasioglossum</i> (9 morfoespecies)		<i>Centris</i> (1 morfoespecie)
<i>Sphcodes</i> (1 morfoespecie)		<i>Bombus (Thoracobombus) mexicanus</i> Cr., 1878
<i>Augochlora</i> (1 morfoespecie)		<i>B. (Psythyryus) variabilis</i> Cr., 1872
<i>Augochlorella</i> (1 morfoespecie)		<i>B. (Pyrobombus) ephippiatus</i> Say, 1837
<i>Augochloropsis</i> (1 morfoespecie)		<i>B. (P.) wilmattae</i> Ckll., 1912
<i>Afin a Necorymura</i> (1 morfoespecie)		<i>Melipona beecheii</i> Bennett, 1831
Familia Megachilidae		<i>P. bilineata</i> Say, 1837
<i>Megachile</i> (1 morfoespecie)		<i>Plebeia</i> (1 morfoespecie)
Familia Apidae		<i>Tetragonisca angustula</i> Latreille, 1811
<i>Xylocopa (Xylocopa) tabaniformes</i> Sm. 1854		<i>Trigona acapulconis</i> Strand, 1919
<i>Ceratina</i> (8 morfoespecies)		<i>Trigona fulviventris</i> Guérin-Ménéville, 1845
<i>Exomalopsis</i> (1 morfoespecie)		

Tabla 3
Valores de riqueza, abundancia y diversidad de abejas en las distintas categorías de paisaje y en las dos temporadas del año.

Categorías de paisaje-temporada	Riqueza	Abundancia	H'	J'
Bosque-seca	13	225	1.49	0.5808
Bosque-lluviosa	34	400	2.611	0.7403
Fragmentos-seca	24	156	2.156	0.6784
Fragmentos-lluviosa	36	242	2.879	0.8033
Cultivos-seca	14	165	1.587	0.6014
Cultivos-lluviosa	20	238	2.267	0.7567

Análisis de similitud y de componentes principales

El análisis de agrupamiento según la medida de Morisita muestra similitudes altas entre sitios a los que fue asignada la misma categoría, pero también entre sitios de categorías distintas (Figura 1). Los análisis de componentes principales presentan un patrón semejante (Figura 2), en el correspondiente a la temporada seca

(Figura 2a) la mayoría de los sitios se muestran agrupados por su cercanía geográfica.

Visitas florales

Durante la estación seca se registraron visitas florales por parte de abejas a 52 especies de plantas, dentro de 18 familias botánicas. Durante la temporada lluviosa se registraron visitas florales a 26 especies de plantas

distribuidas dentro de 13 familias. En ambas estaciones las interacciones más frecuentes fueron con plantas de la familia Asteraceae (Figura 3).

Discusión

Las abejas colectadas durante el estudio pertenecen a las familias Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae y Apidae, lo que concuerda con otros estudios realizados en el país y a lo esperado en la región (Marroquín, 2000, Michener, 2007; Rodríguez, 2008). La familia Megachilidae fue poco representada, lo que difiere de otras regiones de Guatemala destaca la presencia de cuatro morfoespecies de *Perdita* sp., familia Andrenidae, escasa en las colectas previas realizadas en nuestro país. La presencia de la familia Halictidae es moderada en comparación a otras regiones. Las diferencias encontradas en la familia Megachilidae y Andrenidae, en comparación con los datos obtenidos en estudios previos realizados en Guatemala, pueden deberse a las condiciones climáticas y agroecológicas del altiplano, distintas a las de las zonas estudiadas previamente. De igual manera es interesante la diversidad encontrada en el género *Colletes*, para la que cuatro morfoespecies identificadas significa un valor relativamente alto. La riqueza de especies del género *Ceratina* resultó alta en la zona de estudio, con nueve morfoespecies reconocidas.

En cuanto a las abejas sociales y semi-sociales, se presentan cuatro especies del género *Bombus*, tres con potencial para ser utilizados en la polinización de

cultivos, y una especie parásita (*B. variabilis*). Además fueron identificadas las abejas sin aguijón *Melipona beecheii*, *Partamona bilineata*, *Plebeia* sp., *Trigona angustula* y *Trigona acapulconis*, las cuales son aptas para la meliponicultura. La información correspondiente estos grupos no difiere de la obtenida en estudios previos realizados en el país.

Diversidad por categoría de paisaje y por temporada

Los valores de riqueza relativamente altos en la categoría fragmentada coinciden con estudios de diversidad de insectos que indican que los remanentes de bosque, aunque no sean extensos, proveen de hábitat y recursos escasos en las áreas agrícolas (Aguirre & Dirzo 2008). La abundancia relativamente alta en la categoría bosque se debe en gran parte a la frecuencia de especies sociales y semi-sociales (meliponinos y abejorros del género *Bombus*), lo que sugiere que las áreas continuas de bosque proveen a estas especies de sitios de anidación. El aumento de especies encontradas en las áreas boscosas durante la estación lluviosa, sugiere una relación ecológica entre la fauna local y la vegetación natural, relacionada a la fenología de plantas e insectos. Los valores de diversidad relativamente altos para la categoría fragmentada responden a que la diversidad de insectos aumenta en áreas de estructura vegetal heterogénea con alta diversidad florística. Sin embargo, debe tomarse en cuenta el que numerosos

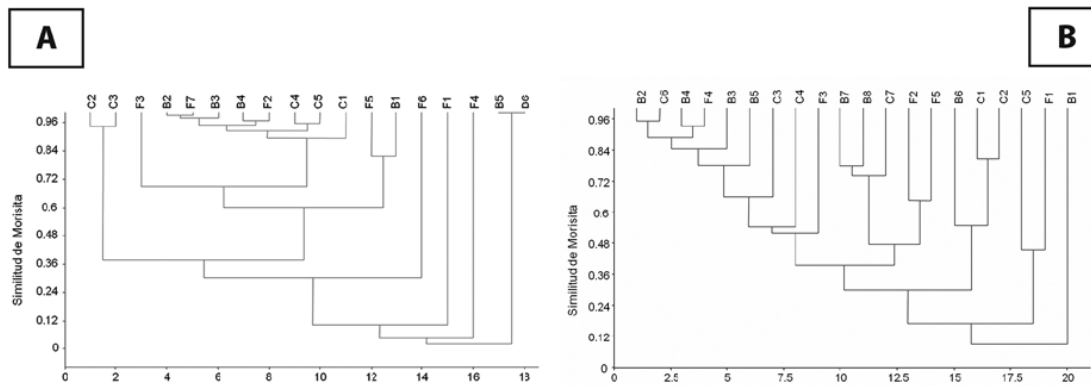


Figura 1. Análisis de agrupamiento (medida de similitud de Morisita, grupos pareados) de los sitios muestreados durante la estación seca (a), y lluviosa (b). La primera letra del nombre de los sitios identifica la categoría a la que fueron asignados: B=bosque, F=fragmentado, C=cultivos (agrícola).

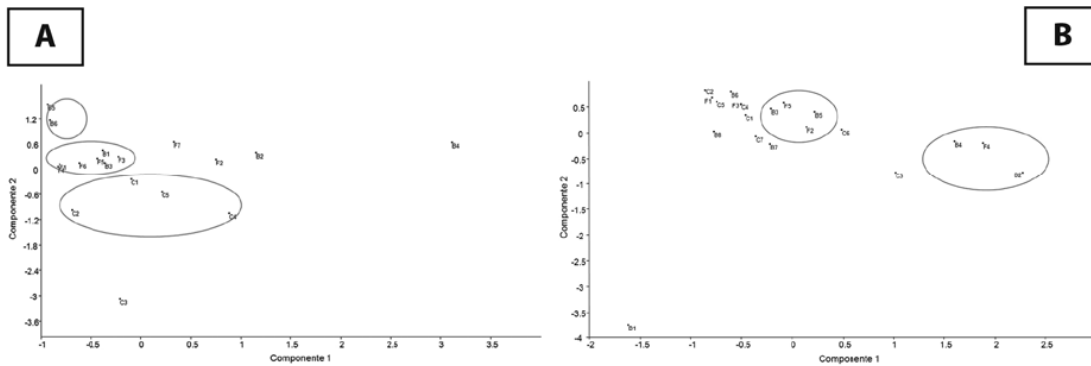


Figura 2. Análisis de componentes principales para a) temporada seca (componente 1: eigenvalue=334.5, 77.4% de la varianza, componente 2: eigenvalue=37.7, 8.7% de la varianza) y b) temporada lluviosa (componente 1: eigenvalue=161.4, 40.1% de la varianza, componente 2: eigenvalue=96.4, 24.4% de la varianza) de la composición de abejas colectadas en cada sitio de muestreo. Las elipses agrupan áreas que presentan cercanía geográfica.

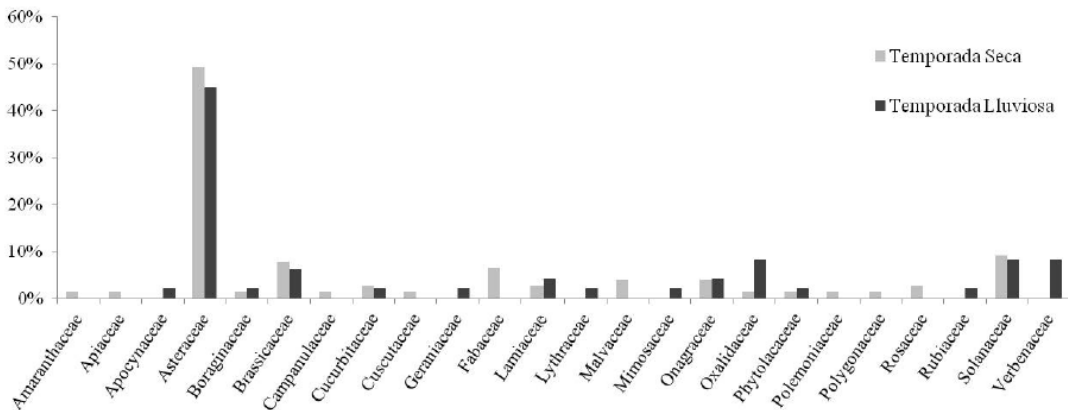


Figura 3. Frecuencia de visitas registradas para cada familia botánica durante la temporada seca y lluviosa.

estudios apoyan la importancia de los remanentes boscosos en la conservación de la diversidad de insectos polinizadores (Greenleaf & Kremen, 2006; Ricketts, Gretchen, Daily, Ehrlich & Michener, 2004).

Similitud entre los sitios de muestreo

El análisis de agrupamiento de la estación seca (Figura 1), muestra una total similitud entre los sitios B5 y B6, pero por lo demás no muestra una agrupación clara por categoría de paisaje. Estos grupos, así como otros comprendidos por sitios de distintas categorías

(B2, F7 y B3; B4 y F2; F5 y B1), corresponden a sitios con cercanía geográfica. Esto sugiere que la similitud entre las comunidades responde más a la cercanía geográfica (y similitudes ambientales y climáticas) que al estado de conservación del hábitat. El análisis de PCA de la estación seca (Figura 2a), apoya los argumentos anteriores. Las elipses resaltan grupos de localidades que pertenecen a la misma área y al mismo municipio. Los análisis de agrupamiento y componentes principales de la estación lluviosa (Gráfica 2b) muestran patrones menos definidos pero con tendencias semejantes.

Interacciones entre abejas y plantas

La familia Asteraceae, así como otras familias visitadas por las abejas (Figura 3), Solanaceae, Brassicaceae y Fabaceae, entre otras, han sido reportadas anteriormente como recurso floral elegido por las abejas, en especial los abejorros del género *Bombus* (Vásquez, Yurrita y Escobedo, 2010). Sin embargo, se reportan interacciones a otras 20 familias botánicas, aunque los registros sean escasos. Esto sugiere la existencia de un sistema complejo de interacciones, donde puedan existir asimetrías en el grado de especialización, que incidan en su conservación (Quesada et al., 2012). Sin embargo, para describirlo adecuadamente será necesario un análisis de interacciones más detallado.

Agradecimientos

Al CECON, en particular al Departamento de Estudios y Planificación y a la Unidad para el Conocimiento, Uso y Valoración de la Biodiversidad, por avalar y apoyar el proyecto. Al Herbario USCG por la asistencia en la identificación de especímenes botánicos. A los Doctores César Domínguez y María del Coro Arizmendi de la Universidad Autónoma de México por su asesoría durante el desarrollo de este trabajo. A las municipalidades de Sumpango, Patzicía y Patzún por su apoyo logístico, permisos y acompañamiento. A la Dirección General de Investigación (DIGI) por el apoyo y financiamiento del proyecto 4.8.63.2.27.

Referencias

- Aguirre, A., & Dirzo, R. (2008). Effects of fragmentation on pollination abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, 141, 375-384. doi:10.1016/j.biocon.2007.09.014
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchman, S., Cane, J. ... Nabhan, G. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of Biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12, 8-17.
- Armas, A. (2009). *Riqueza y distribución potencial de las abejas euglosinas (Apinae: Euglossini) en Guatemala*. (Tesis de licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Recuperado de http://biblioteca.usac.edu.gt/tesis/06/06_2743.pdf
- Barrientos, M., Avendaño, C., Yurrita, C., Hernández, J., y Barrios, M. (2008). *Interacción de los polinizadores con la estructura y funcionamiento del paisaje en Chelemhá, Alta Verapaz*. (Proyecto FODECYT 25-2004). Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Escuela de Biología.
- Enriquez, E. (2007). *Diversidad de potenciales polinizadores del grupo de los insectos en el Parque Nacional Laguna Lachúa y su zona de influencia a lo largo de un año*. (Proyecto FODECTY 017-2006). Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.
- Escobedo, N. (2011). *Estacionalidad del uso del polen de cardamomo (Elettaria cardamomum) por la apifauna (Himenoptera: Apoidea) e la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa*. (Tesis de licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2006). *Economic valuation of pollination services, review of methods*. Agriculture Department, Seed and Plant Genetic Resources Division. Recuperado de <http://www.fao.org/fileadmin/templates/agphome/documents/Biodiversity-pollination/econvaluepoll1.pdf>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2008). *Global actions on pollination services for sustainable agriculture*. Agriculture Department, Seed and Plant Genetic Resources Division. Recuperado de http://www.fao.org/fileadmin/templates/agphome/documents/Biodiversity-pollination/Pollination-FolderFlyer_web.pdf
- Greenleaf, S., & Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, 133, 81-87. doi:10.1016/j.biocon.2006.05.025
- Greer, L. (1999). Alternative pollinators: Native Bees. *ATTRA*. IP 126, 14.
- Hammer, Ø., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia*

- Electronica*, 4(1), 9. Recuperado de http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Kearns, C., Inouye, D., & Waser, N. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 29, 83-112.
- Kevan, P., & Phillips, T. (2001). The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. *Conservation Ecology*, 5(1), 8.
- Luig, J., Peterson, K., & Poltimäe, H. (2005). *Human impacts on pollinators and pollination services. Socio-economic Working Paper*. Tallinn: Proyecto ALARM, 10.
- Maccagnani, B., Burgio, G., Stanisavljević, L., & Mani, S. (2007). *Osmia* cornuta management in pear orchards. *Bulletin of Insectology*, 60(1), 77-82.
- Marroquín, A. (2000). *Sistemática e historia natural de las abejas (Hymenoptera: Apoidea) de Guatemala*. (Tesis de licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Michener, C. (2007). *The bees of the World*. (2nd ed.). Baltimore: The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación. (2006). *Ortofotos de la República de Guatemala*. Guatemala: Autor.
- Murren, C. (2002). Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology*, 90, 100-107. doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00638.x
- Quesada, M., Rosas, F., Lopez-Araiza-Mikel, M., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Guerrero ... Martín-Rodríguez, S. (2012). Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización en plantas tropicales. En E. Val y K. Boege (Eds.), *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* (p. 81-83). México: Universidad Autónoma de México, Colección Ediciones Científicas Universitarias.
- Ricketts, T., Gretchen, C., Daily, P., Ehrlich, R., & Michener, C. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 12579-12582.
- Rodríguez, G. (2008). Patrones temporales en la diversidad de abejas nativas (Hymenoptera: Apidae) en la región semiárida del Valle del Motagua. (Tesis de licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Shepherd M., Buchman, S., Vaughan, M., & Hoffman, S. (2003). *Pollinator Conservation Handbook*. Portland: The Xerces Society. Oregon.
- Vásquez M., Yurrita, C. y Escobedo, N. (2010). *Determinación de la diversidad y distribución de las especies de abejorros (Bombus) en las áreas bióticas Chimalteca, Volcánica y Escuintleca en Guatemala*. (Proyecto FODECYT 013-2009) Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.

CAPÍTULO II.

Artículo:

Escobedo-Kenefic, N., Landaverde-González, P., Theodorou, P., Cardona, E., Dardón, M. J., Martínez, O., & 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. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04715-8>

"Highlighted student paper" 'community ecology'

Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on
bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands

Escobedo-Kenefic, Natalia^{1,5}, Landaverde-González, Patricia^{1,2*}, Theodorou, Panagiotis^{2*}, Cardona, Edson¹, Dardón, María José³, Martínez, Oscar^{1,4}, Domínguez, César A.^{5*}.

1. Unidad para el Conocimiento, Uso y Valoración de la Biodiversidad, Centro de Estudios Conservacionistas–CECON-, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Avenida La Reforma 0-63 zona 10, 01010, Ciudad de Guatemala.
2. General Zoology, Institute for Biology, Martin-Luther University Halle-Wittenberg, Hoher Weg 8, 06120 Halle (Saale), Germany.
3. Faculty of Life Science, Institute of Agricultural and Horticultural Sciences, Humboldt-University of Berlin, Germany.
4. Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente, El Colegio de la Frontera Sur, Barrio María Auxiliadora, 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
5. Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-275 Distrito Federal 04510, México.

*Corresponding authors:

César A. Domínguez, Instituto de Ecología, UNAM, Circuito Exterior S/N anexo Jardín Botánico exterior Ciudad Universitaria, Ciudad de México, C.P. 04500, Email: tejada@unam.mx, +52 55 5622 9039

Patricia Landaverde-González; General Zoology, Institute for Biology, Martin Luther University Halle-Wittenberg, Hoher Weg 8, 06120 Halle, Germany. Email: patricia.landaverde@zoologie.uni-halle.de, +49 (0) 345 55 26503

Panagiotis Theodorou, General Zoology, Institute for Biology, Martin Luther University Halle-Wittenberg, Hoher Weg 8, 06120 Halle, Germany, Email: panatheod@gmail.com, +49 (0) 345 55 26511

Our study provides novel insights into the effects of climatic seasonality, local resources and land-use on bee communities and flower visitation networks in the understudied tropical highlands.

Author's contributions. NEK, MJD and CD designed the study; NEK, EC, MJD, PLG and OM collected, cured and made taxonomical identifications of the data, PLG and PT analysed the data; NEK, PLG and PT wrote the manuscript. All the authors reviewed and agreed to the manuscript.

Abstract

Land-use alteration and climate seasonality have profound effects on bee species diversity by influencing the availability of nesting and floral resources. Here, using twelve sites embedded in an agriculture-forest mosaic in the tropical highlands of Guatemala, we investigated the relative effects of climate seasonality and landscape heterogeneity on bee and floral resource community structure and on their mutualistic network architecture. We found that climate seasonality affected bee diversity, which was higher in the wet season and associated positively with the availability of floral resources across both seasons. Bee community composition also differed between seasons and it was mainly driven by floral resource richness and by the proportion of agricultural, semi-natural and forest cover. In addition to the effects on bee diversity, climate seasonality also affected flower-bee visitation networks. We documented higher relative (null model corrected) nestedness in the dry season compared to the wet season. Niche partitioning as a result of competition for scarce resources in the dry season could be the process driving the differences in the network structure between seasons. Furthermore, relative nestedness was consistently smaller than zero, and relative modularity and specialization were consistently larger

than zero in both seasons, suggesting the existence of isolated groups of interacting partners in all our flower-bee visitation networks. Our results highlight the effect of climatic seasonality and the importance of preserving local floral resources and natural heterogeneous habitats for the conservation of bee communities and their pollination services in tropical highlands.

Keywords: bees, mutualistic networks, climate seasonality, landscape heterogeneity, neotropics

Introduction

Insect-mediated pollination is an important ecosystem service, critical for wild and crop plant reproduction (Kremen et al. 2002; Ollerton et al. 2011). Among insects, bees are considered the most important pollinator group (Kleijn et al. 2015) and a decline in wild bees may severely affect the provisioning of pollination services in natural and agricultural ecosystems (Potts et al. 2010). Unfortunately, several recent studies have documented declines of wild bees (Biesmeijer et al. 2006; Powney et al. 2019), and pollination is currently considered under threat (IPBES, 2016).

The main global change pressures associated with wild bee declines are (i) land-use alteration including habitat loss, fragmentation and degradation; (ii) agricultural development and intensification; (iii) climate change; (iv) spread of pests and pathogens and (v) invasive non-native species (González-Varo et al. 2013). Habitat loss, fragmentation and degradation, resulting principally from anthropogenic land-use change and agricultural intensification are considered the most universal high impact factors associated with bee declines (Brown and Paxton 2009; Ollerton et al. 2014). However, due to the strong dependence of bees on flowering plants for food (i.e. nectar and pollen), a number of studies have shown that moderately disturbed flower-rich

anthropogenic, urban and low-management agricultural habitats can have neutral or even positive effects on certain bee taxonomic groups and on overall pollinator diversity in tropical (Hipolito et al. 2018; Fisher et al. 2017; Caudill et al. 2017; Landaverde-González et al. 2017; Vergara et al. 2009) and temperate regions (Winfree et al. 2011; Theodorou et al. 2016; Theodorou et al. 2017; Theodorou et al. 2020).

In addition to the strong dependence of bees on local floral food resources, bee responses to semi-natural and anthropogenic land-use differ among geographic regions. This could be due to geographic variation in bee community composition, land-use history, and land-use practices (De Palma et al. 2016). In tropical agroecosystems, forest cover and forest proximity are found to have strong positive effects on bee richness and abundance and consequently fruit production (Brosi et al. 2008; Caudill et al. 2017; Landaverde-González et al. 2017), which is not necessarily the case in temperate regions, where bee diversity has a tendency to decrease with increasing forest cover (Winfree et al. 2007). These contrasting findings could be due to the high availability of nesting and floral resources that tropical forests provide compared to temperate forests (Ollerton et al. 2011). Furthermore, agricultural intensification is reported as a strong driver of bee declines in temperate regions, compared to its less drastic effects in tropical or subtropical regions (Landaverde-González et al. 2017; De Palma et al. 2016; Kennedy et al. 2013). Research on coffee agroforestry systems in South and Central America showed that land-use intensity can have both positive and negative effects, depending on the ecological requirements of bees (Caudill et al. 2017; Fisher et al. 2017; Klein et al. 2002). Vegetation management that reduces landscape heterogeneity and isolation from forest are nevertheless suggested to be the most important factors structuring bee communities within tropical agroforestry coffee systems (Geeraert et al. 2018; Jha and Vandermeer 2010, Klein 2009, Ricketts 2004).

Besides land-use change, climate seasonality is considered a very important determinant of temporal variability and diversity of bees (Heithaus 1979). Temperatures in tropical regions are usually stable. However, precipitation varies greatly during the year, leading to changes in resource availability. Although little is known about the seasonal changes in bee diversity and bee foraging patterns in the tropics, the scarce available evidence suggests shifts in bee species composition, higher bee species richness and decrease foraging activity during the wet season (Heithaus 1979; Nascimento and Nascimento 2012; Ramírez et al. 2015; Samnegård et al. 2015; Poveda-Coronel 2018; Souza et al. 2018). In addition to influencing bee and flowering plant community structure, climatic seasonality in the tropics is expected to influence flower-bee interactions, and thus the topology of their mutualistic networks. The architecture of those networks might be important for community resilience and ecosystem functioning (Bastolla et al. 2009; Kaiser-Bunbury and Blüthgen 2015; Landi et al. 2018). However, few studies have investigated plant-pollinator networks in tropical areas, and there is a lack of studies in mountain top areas, which could be particularly affected by climate change (Rabeling et al. 2019; Souza et al. 2018; Dáttilo and Rico-Gray 2018).

Our study was conducted within a heterogeneous landscape with mixtures of forest, open habitats (i.e. low shrub land and agricultural) and settlements in the tropical highlands of Guatemala (1660-2760 m a.s.l.). We aimed to assess how climate seasonality affects bee and flowering plant community structure and their interactions. We additionally investigated the effect that local floral resources, landscape composition and configuration have on bee diversity, bee community composition and flower-bee visitation networks. Based on previous studies, we expected bee

communities, as well as the structure of flower visitation networks to be affected by i) climate seasonality (Meléndez Ramírez et al. 2016; Samnegård et al. 2015; Nascimento and Nascimento 2012; Souza et al. 2018; Rabeling et al. 2019), ii) local floral resource availability (Poveda-Coronel 2018; Landaverde-González et al. 2017; Fisher et al. 2017), iii) the proportion of forest (Klein 2009; Caudill et al. 2017) and (iv) forest fragmentation and agricultural cover (Klein et al. 2002; Ricketts 2004; Klein 2009; Jha and Vandermeer 2010; Geeraert et al. 2018). We predicted higher abundance and richness of bees during the wet season, and positive relationships between bee diversity and local floral resource availability, and forest cover (Poveda-Coronel 2018, Fisher et al. 2017). In contrast, we predicted agricultural cover and forest fragmentation to have negative effects on bee diversity and to influence flower-bee visitation networks, by decreasing nestedness and modularity (Klein et al. 2002; Berecha et al. 2015; Smith and Mayfield 2018; Morrison et al. 2020; Spiesman and Inouye 2013). Finally, due to the expected higher resource availability and bee diversity, we predicted lower network specialisation, higher modularity and flower-bee network nestedness during the wet season (Dormann et al. 2009; Spiesman and Inouye 2013).

Materials and methods

Study area and field site selection

Our study was conducted in the highlands of the Sacatepéquez and Chimaltenango departments of Guatemala, in the central region of the country, devoted to intensive agriculture with little forest cover. The main crops grown in the area are corn, green beans, broccoli, snow peas and zucchini (Gálvez and Andrews 2014). Settlements are composed of housing areas combined with small plots of “*milpa*” (i.e. traditional scale, mixed agriculture), thus increasing landscape heterogeneity (Nigh and Diemont 2013). Forest remnants are dominated by pine-oak mixtures.

Precipitation in our study area is highly seasonal. Most rainfall occurs between May and October (precipitation in wet season [mm]: 1021 ± 214 , mean \pm SD), whereas the driest months are between December and April (precipitation in dry season [mm]: 51.0 ± 33.3 , mean \pm SD) (data from four meteorology stations, from 1990 to 2010) (INSIVUMEH 2018).

Our sampling took place in 12 sites (distance between sites [km]: 10.5 ± 6.78 , mean \pm SD) (Fig. 1) that were selected *a priori* within a 500 km² rectangular area (N 14.702 to N 14.567, and W 90.025 to W 90.694), with altitudes between 1660 and 2760 m a.s.l. Sampling sites were selected based on their forest cover and landscape configuration (continuous forest, forest-agriculture mosaic, and mostly agriculture) using land cover maps (Grupo Interinstitucional de Monitoreo de Bosques y Uso de la Tierra 2014) with ArcGIS v9.3 (ESRI 2008). Sites were selected to represent the heterogeneity of the landscape as much as possible. Each site was visited twice between March and July 2012, once during the dry season (March to April) and once during the wet season (June to July). In order to avoid sampling effects due to variation in weather conditions, sampling was performed during high pollinator activity hours (9:00 AM to 1:00 PM), and during sunny weather conditions. All except two of the 12 sites were sampled in both seasons. When sites that were sampled during the dry season were inaccessible during the wet season, we performed our sampling as close as possible to the previous sampling location (average distance between dry-wet pairs [km]: 0.81 ± 1.10 , mean \pm SD; Table S1).

Sampling floral resources, bees and their interactions

Flowering plants and their bee flower-visitors were sampled using transect walks at each site. Each sampling event consisted of four hours of transect walk per site and season, resulting in a

total of 5288 minutes of sampling effort. We sampled both flower-visiting bees that touched the reproductive parts of a flower and bees on the wing (e.g. one meter from the sampled flower). Only the bees that touched the reproductive parts of a flower and the visited plant were included in the flower visitation network analyses. Bees that were collected on the wing were included for the bee community diversity analyses. Collected bees were stored in tubes for later identification. We collected whole botanical specimens, including leaves and reproductive structures of the flowering plant. All insect and botanical specimens were curated and identified taxonomically. We collected only bees due to the very low number of non-bee flower visitors observed during sampling (<0.25% of total interactions).

All bees were identified by expert taxonomists, 41% to species level and 59% to genera (Table S2). Plant species were identified using taxonomic keys for local flora (Standley and Steyermark 1946-1974; Flora Mesoamericana 2018), 66% to species level, and 34% to genus or family levels. To describe bee diversity, we used total abundance, rarefied bee richness and the Shannon index. Additionally, we calculated the abundance of bumble bees and stingless bees (Table S3) as these groups are considered important pollinators worldwide (Garibaldi et al. 2013), in tropical areas (Thompson et al. 2019; Hrncir et al. 2016; Klein et al. 2008) and in our study region (Brosi et al. 2008). For floral resource diversity we used the richness of flowering plant species.

Landscape analysis

For each study site we quantified land cover at increasing radii of 300, 500, 750, 1000, 1250, 1500, 1750 and 2000 m from the centre of the site. Land-use was classified in five categories: 1) forest (mostly pine-oak forests), 2) low shrub (including early vegetal succession areas), 3)

annual agriculture, 4) coffee crops and orchards and 5) settlements (including villages, homesteads with milpa agriculture and other human-inhabited areas). To avoid the use of a large number of predictors in our downstream analyses, we summed the proportion of land-use classes belonging to natural habitats (i.e. forest and low shrub) and subtracted agricultural (i.e. annual agriculture and coffee crops and orchards) and calculated a land-use index, ranging from pure agricultural (-1) to pure natural (+1), based on the proportional area of each of the land classes within each radius. Due to the very low settlement cover around our sampling sites ($2.22 \pm 4.72\%$, mean \pm SD) we did not use this variable in our downstream analyses.

To determine the spatial scale of bee responses to land-use, we performed Spearman rank correlations between bee abundance, rarefied bee richness and Shannon diversity of bees against our land-use index for all radii at each site (Holland et al. 2004). The correlation coefficient peaked at the 750 m scale for bee abundance, bee richness and land-use index (Table S4). Accordingly, we used the 750 m scale for subsequent landscape-scale analyses. This scale is biologically relevant since it is within the maximum foraging range of many bees (Greenleaf et al. 2007).

Additionally, we calculated several metrics for forest fragmentation: (1) number of fragments, (2) average fragment size, (3) largest fragment size and (4) LPI (largest patch index). Largest patch index (LPI) quantifies the percentage of total landscape area comprised by the largest patch. In our downstream analyses we only used the number of forest fragments to represent landscape fragmentation, as the other variables were highly correlated with our land-use index (Table S5).

Statistical analyses

Bee diversity and community composition

We used linear mixed models (LMMs) and generalised linear mixed models (GLMMs) to explore the relationships between floral resource richness, landscape-scale environmental variables (i.e. land-use index and number of forest fragments) and season on bee diversity. Site was used as a random factor due to our repeated sampling design for sites between wet and dry seasons. Landscape-scale variables, local floral resource richness and season (dry/wet) were used as fixed effects. For overall bee abundance and for abundance of bumble bee and stingless bees, we used GLMMs with negative binomial error structure. For rarefied bee richness and Shannon diversity we used LMMs with a Gaussian error structure.

To test for differences in bee and floral resource community composition between dry and wet seasons, we performed a paired permutational multivariate analysis of variance using the *adonis* function, with 999 permutations, implemented in the R package *vegan* (Oksanen et al. 2018). In the *adonis* analysis for bees, the Bray-Curtis distance matrix of bee species composition was the response variable, with season (dry/wet) as the independent variable. The strata (block) argument was set to *site* so that randomisations were constrained to occur within each sample site and not across all sample sites. We used non-metric multidimensional scaling (NMDS) to visualise the variability of bee community composition between seasons. In the *adonis* analysis for floral resources, the Jaccard distance matrix of floral species composition was used as the response variable due to presence-absence data. The strata argument was also set to *site*.

To explore the effects of floral resource richness, land-use index and forest fragmentation on bee community composition, we performed an *adonis* analysis by setting the strata argument to *season*.

Flower visitation networks

To investigate plant-pollinator interactions across communities, we generated flower-bee network metrics using the R package *bipartite* v.2.08 (Dormann et al. 2009). Combined flower-bee visitation data (resulting from four sampling hours) were used for the flower visitation network analysis. A quantitative network for every site and season was represented as a matrix in which each cell contained the frequency of pair-wise interactions between local flowering plant morphospecies (rows) and bee morphospecies (columns). For each matrix, we computed four network metrics: complementary specialization (H_2'), nestedness (NODF), modularity and bee specialisation (d'). H_2' describes network-level specialisation; it ranges between 0 (no specialisation) and 1 (complete specialisation). For nestedness, we used the NODF metric (Almeida-Neto et al. 2008). NODF evaluates whether species with fewer partners tend to interact with subsets of species with which more connected species interact. Additionally, we calculated modularity using the QuanBiMo algorithm (Dormann and Strauss 2014). QuanBiMo computes modules in weighted bipartite networks based on a hierarchical clustering algorithm. A module is then defined by species having more interactions within the module than among modules. Bee specialisation (d') shows how specialised a bee morphospecies is with respect to the available resources (Blüthgen et al. 2006). Bee specialisation (d') was estimated for each site by averaging the d' value for each bee morphospecies per site.

Due to the dependence of network metrics on network dimensions, we simulated 1000 random interaction networks, using the Patefield's algorithm (Patefield 1981) for each site and season and then Δ -transformed all network metrics (Dalsgaard et al. 2017; Schleuning et al. 2014; Simmons et al. 2018). The Δ -transformed network metrics were calculated as $N - \bar{N}_r$ where N is the observed value of a network metric and \bar{N}_r is the mean value for the 1000 randomised networks and reflect the degree to which a network metric deviates from a random expectation. In addition, we used t-tests to evaluate whether relative metrics are consistently smaller or larger than zero.

We used linear mixed models (LMMs) to explore the relationships between landscape variables, floral resource richness and season on both the “raw” (Table S6) and the null-model Δ -transformed network metrics. Site was used as a random factor due to our repeated sampling design for sites between wet and dry seasons. Floral resource richness, landscape-scale variables and season (dry/wet) were used as fixed effects.

All mixed model analyses were performed using the R package *lme4* (Bates et al. 2015). All model (GLMMs and LMMs) assumptions were checked visually and were found to conform to expectations (e.g. normality of the distribution of residuals, homogeneity of variances, linearity). We used variance inflation factors to check for collinearity among our explanatory variables. Variance inflation factors were lower than three for all predictors in all models tested, suggesting no collinearity (Zuur et al. 2009). We checked for spatial autocorrelation in our dataset using Moran's I within the R package *spdep* (Bivand et al. 2013; Bivand and Piras 2015). No spatial autocorrelation was found in any of our statistical models ($P > 0.05$).

Results

Bee diversity and community composition

We collected a total of 1464 individual bees belonging to 28 genera and 63 morphospecies (Tables S2 and S3). Among the sampled bee species, *Bombus wilmattae* Cockerell, 1912 was the most abundant (28.6%, 419 individuals), followed by *Partamona bilineata* (Say, 1837) (18.3%, 268 individuals), *Lasioglossum (Dialictus) sp.2* Robertson, 1902 (7.31%, 107 individuals), *Bombus ephippiatus* Say, 1837, (6.76%, 99 individuals) and *Trigona fulviventris* Guérin-Méneville, 1845 (5.05%, 74 individuals). A complete list of species and abundances are detailed in Table S2 and Fig. S1.

Total abundance (dry season: 53.6 ± 43.6 , wet season: 82.1 ± 51.7 ; mean \pm SD), rarefied richness (dry season: 4.56 ± 1.67 , wet season: 6.75 ± 1.95 ; mean \pm SD) and Shannon diversity of bees (dry season: 1.24 ± 0.57 , wet season: 1.94 ± 0.49 ; mean \pm SD) were higher in the wet season (Table 1; Fig. 2). Bumble bee abundance did not differ between seasons (dry season: 28.8 ± 22.2 , wet season: 19.9 ± 18.1 ; mean \pm SD). Stingless bees were more abundant during the wet season (dry season: 8.66 ± 17.7 , wet season: 26.2 ± 34.8 ; mean \pm SD) (Table 1, Table S2 and S3).

Floral resource richness was the main predictor of bee diversity metrics (Table 1; Fig. 2).

Richness of floral resources did not differ between seasons (GLMM; $\chi^2=1.11$, $P=0.291$; Fig. S2).

Our land-use index and forest fragmentation did not have a significant effect on the overall diversity of bees (Table 1). However, we found a positive effect of our land-use index on bumble bee abundance and a negative effect of forest fragmentation on the abundance of stingless bees (Table 1).

Community composition of bees and floral resources differed between seasons (*adonis*; $F_{1,20}=2.30$, $P<0.01$, Fig. 3; $F_{1,20}=2.40$, $P<0.01$, respectively). Land-use index and floral resource richness were the best predictors for bee community composition (*adonis*; $F_{1,18}=2.75$, $P<0.01$; $F_{1,18}=2.2$, $P<0.01$, respectively).

Flower visitation networks

Overall, we observed a total of 1304 interactions (N_{int}) between bees and local flowering plants (Table S7). The most frequently visited plant species was *Raphanus sativus* L. (18.5% of all visits), followed by *Tithonia sp.* (8.35 % of all visits).

We found that all our Δ -transformed network metrics were consistently different from zero (Fig. 4). Relative specialisation (H_2'), modularity and bee species specialisation (d') were significantly higher than zero ($\Delta H_2'$: dry season: 0.25 ± 0.07 SE; t-test, $P<0.01$; wet season: 0.30 ± 0.06 SE; t-test, $P<0.001$; Fig. 4a; Δ Modularity: dry season: 0.10 ± 0.03 SE; t-test, $P<0.01$; wet season: 0.17 ± 0.04 SE; t-test, $P<0.01$; Fig. 4b and $\Delta d'$: dry season: 0.18 ± 0.05 SE; t-test, $P<0.01$; wet season: 0.17 ± 0.04 SE; t-test, $P<0.01$; Fig. 4c) and relative nestedness (Δ NODF) was significantly lower than zero (dry season: -8.07 ± 2.94 SE; t-test, $P<0.05$; wet season: -22.7 ± 2.57 SE; t-test, $P<0.001$; Fig. 4d) in both seasons.

Relative nestedness was lower in the wet season compared to the dry (LMM; $Z = -3.00$, $P<0.01$; Fig. 4d; Table S8). Relative network specialisation, modularity and bee species specialisation did not differ between seasons (Fig. 4; Table S8). In addition, our land-use index, number of forest fragments and flowering plant richness did not show a significant relationship with our relative

network metrics (Table S8). Raw network metrics did not differ between seasons (Table S6), yet our land-use index had a negative effect on “raw” modularity (LMM; $Z=-2.22$, $P=0.04$; Table S6).

Discussion

Our results revealed differences in bee community structure and flower-bee visitation network architecture between seasons in the tropical highlands of Guatemala. Abundance, richness and Shannon diversity of bees were significantly higher in the wet season and positively associated with floral resource richness across wet and dry seasons. A gradient from agricultural to natural land-use and local floral resource richness were the main predictors of bee community composition. Stingless bees were principally affected by forest fragmentation and flowering plant richness while bumble bee abundance increased with increasing forest and semi-natural cover in the surrounding landscape. Regarding flower-bee mutualistic network architecture, we documented higher relative network nestedness in the dry season.

The main drivers of bee diversity and bee community composition

We observed a significant change in bee diversity and bee community composition between seasons, supporting previous studies in the tropics that showed a higher diversity during the wet season (Poveda-Coronel 2018; Samnegård et al. 2015) and a turnover in bee species composition across seasons (Samnegård et al. 2015; Meléndez Ramírez et al. 2016). Regarding the most abundant pollinator groups, bumble bee abundance was not affected by seasonality in contrast to stingless bees, which were more abundant in the wet season. This differs from other studies on stingless bees, which showed greater abundance in the dry season (Nascimento and Nascimento

2012). Differences in the composition of floral food resources between seasons, and foraging range differences between bumble bees and stingless bees, might be the drivers of our observed abundance patterns.

Interestingly, even though we controlled for floral resource richness and landscape factors in our analysis, bee diversity was higher during the wet season. One possible explanation is that the continuity of available abundant floral resources offered during the wet season is supporting diverse bee communities. Alternatively, it could be due to a “concentration” sampling effect during the wet season. Bee activity during the wet season happens in short periods of sunny weather followed by copious rain. This weather pattern may increase the availability of water and flower resources, as observed in other studies (Lorenzon and Matrangolo 2005), however it also allows a shorter window of foraging opportunity for bees. This might lead to many bees aggregating around resource-rich patches, when there are short windows of opportunity, during suitable weather conditions (“concentration” sampling effect) in the wet season. Since the sampling was made only once per site in good weather conditions, intensified sampling across the year may be needed in order to ensure that the seasonal effect we detected is robust across the phenology of tropical bees. Sampling bees and floral-resource availability, richness and abundance across the entire flight season is needed to test this hypothesis.

Loss of plant diversity has been suggested as the main driver of pollinator diversity decline, irrespective of other factors such as land-use change, climate change and spread of pathogens (Biesmeijer et al. 2006; Potts et al. 2010; Winfree et al. 2011). In our study, floral resource richness was the main predictor of overall bee diversity supporting our hypothesis. Since we did

not measure the abundance of flowering plants in our sites, we might be overlooking the effect of higher floral resource availability on bee diversity. However, our results are in line with other studies showing floral resources as an important driver of bee diversity in tropical (e.g. Abrahamczyk et al. 2011; Caudill et al. 2017; Fisher et al. 2017) and temperate regions (e.g. Potts et al. 2003).

We also found the proportion of agricultural and natural habitat cover (land-use index) and local floral resource availability to be important drivers of bee community composition and abundance of our main pollinator groups. Bumble bee abundance was affected positively by our land-use index (gradient increasing from agricultural to more natural habitat cover) and stingless bees were affected positively by local floral resources and negatively by forest fragmentation.

Differences in average body size between these two bee groups could be one of the reasons for their responses to resource availability at different scales. Bumble bees, which have relatively bigger body size and longer flight ranges, only responded to the distribution of resources at the landscape-scale (Mayes et al. 2019; Gutiérrez-Chacón et al. 2018; Jauker et al. 2013). Our results are in line with previous studies in the tropics documenting a negative effect of forest fragmentation on stingless bees and a positive effect of forest cover on bumble bee populations (Ricketts 2004; Brosi et al. 2008; Ahrné et al. 2009; Lichtenberg et al. 2016; Gutiérrez-Chacón et al. 2018; Landaverde-González et al. 2018; Smith and Mayfield 2018). In addition to underscoring the negative impacts of agriculture, most importantly our results are in line with other studies suggesting that the conservation of floral resource availability and forest areas is important to maintaining wild bee diversity and, potentially, pollination services across seasons in the tropics (Ricketts 2004; Brosi et al. 2008; Ngo et al. 2013; Franceschinelli et al. 2017; Landaverde-González et al. 2017).

Flower visitation networks

Our network analyses revealed that seasonality can not only affect species diversity but also the way species are interacting in the community. We found higher relative network-level nestedness in the dry season compared to the wet season. Network nestedness is a measure that indicates the existence of asymmetry in plant-pollinator interactions (Bascompte and Jordano 2014). Niche partitioning as a result of competition for scarce resources in the dry season could be the process driving the differences in the network structure between seasons. The greater abundance of floral resources during the wet season may relax the intensity of competition, decreasing nestedness. However, relative nestedness was lower than zero in both seasons, which corresponds to networks that are less nested than expected by chance. In addition, relative network-level specialisation was larger than zero in both seasons. This pattern, coupled with high modularity, reveals the existence of isolated groups of interacting bee and flower plant species in our study region. Theory suggests that network architecture could be critical for the stability of mutualistic networks (Bascompte and Jordano 2014; Thebault and Fontaine 2010). Low nestedness may be related to decreased stability and robustness of a network, in response to disturbances and high modularity, which reduce the opportunity of facilitation between competitors and thus the persistence of a mutualistic network (Bastolla et al. 2009; Thebault and Fontaine 2010; Memmot et al. 2004; 2007).

Conclusions

In this study, we compared bee communities and flower-bee visitation networks between the dry and wet seasons in the tropical agricultural highlands of Guatemala. Our findings suggest a turnover in bee species, floral resources and taxonomic group distributions between seasons. Bee

diversity was higher in the wet season and probably determined by seasonal changes in local floral richness. The differences observed in bee and floral resource communities translated into differences in the architecture of their mutualistic interactions, suggesting that mutualistic networks are affected by climate seasonality. Given the negative association between stingless bee abundance and forest fragmentation and between agricultural cover and bumble bee abundance, our results also highlight the negative effects of intensive agricultural cover and the importance of surrounding habitats in maintaining wild bee diversity. In the face of climate change and increasing agricultural cover, the preservation of flower-rich natural habitats, forest and heterogeneous areas could be critical for bee conservation in tropical highlands. Our results contribute to the knowledge on native bee and floral resource communities and flower-bee interaction networks in tropical highland agroecosystems. Therefore, they may serve as a baseline for long-term diversity conservation management, in which local and landscape-scale dependent plans should be considered in order to promote wild bee diversity conservation.

Data accessibility. All data are included as supplementary material.

Acknowledgements. We thank the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de Mexico, for its support in the conception and design of this work, which will be presented as a part of the thesis of NEK to acquire the Doctoral Degree; and the Universidad de San Carlos de Guatemala for providing financial and logistical support. We also thank Terry Griswold for aiding in taxonomic identification of bees, Jessica López for curation and identification of plants, María José Hernández for field work support, María del Coro Arizmendi for her recommendations and Eunice Enríquez for her continued support.

Funding. This study was funded by the Dirección General de Investigación (DIGI), Universidad de San Carlos de Guatemala, through the grant 4.8.63.2.27-2012.

Conflict of interests. The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Abrahamczyk S, Kluge J, Gareca Y, Reichle S, Kessler M (2011) The influence of climatic seasonality on the diversity of different tropical pollinator groups. PLoS ONE 6:e27115. doi: 10.1371/journal.pone.0027115
- Ahrné K, Bengtsson J, Elmqvist T (2009) Bumble Bees (*Bombus* spp) along a Gradient of Increasing Urbanization. PLoS ONE 4:e5574. doi: 10.1371/journal.pone.0005574
- Almeida-Neto M, Guimarães PRJ, Loyola RD, Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. Oikos 117:1227-1239.
- Bascompte J, Jordano P (2014) Mutualistic Networks. Princeton University Press.
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. Nature 458:1018-1020.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. J Stat Softw 67:1-48.
- Berecha G, Aerts R, Muys B, Honnay O (2015) Fragmentation and management of Ethiopian moist evergreen forest drive compositional shifts of insect communities visiting wild Arabica coffee flowers. Environ Manage 55:373-382.

- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, et al (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313:351-354.
- Bivand R, Hauke J, Kossowski T (2013) Computing the jacobian in gaussian spatial autoregressive models: An illustrated comparison of available methods. *Geogr Anal* 45:150-179.
- Bivand R, Piras G (2015) Comparing Implementations of Estimation Methods for Spatial Econometrics. *J Stat Softw* 63:1-36.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6:9. doi:10.1186/1472-6785-6-9
- Brosi BJ, Daily GC, Shih TM, Oviedo F, Durán G (2008) The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *J Appl Ecol* 45:773-783.
- Brown MJF, Paxton RJ (2009) The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie* 40:410-416.
- Caudill S, Brokaw J, Doublet D, Rice R (2017) Forest and trees: Shade management, forest proximity and pollinator communities in southern Costa Rica coffee agriculture. *Renew Agr Food Syst* 32:417-427.
- Dalsgaard B, Schleuning M, Maruyama PK, Dehling DM, Sonne J, Vizentin-Bugoni J, Zanata TB, Fjeldså J, Böhning-Gaese K, Rahbek C (2017) Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant-frugivore interaction systems. *Ecography* 40:1395-1401.
- Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) *Ecological Networks in the Tropics*. Springer.
- De Palma A, Abrahamczyk S, Aizen MA, et al (2016) Predicting bee community responses to land-use changes: Effects of geographic and taxonomic biases. *Sci Rep* 6:31153. doi: 10.1038/srep31153

- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5:90-98.
- Dormann CF, Frund J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J* 2:7–24.
- ESRI 2008. ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fisher K, Gonthier DJ, Enis KK, Perfecto I (2017) Floral resource availability from groundcover promotes bee abundance in coffee agroecosystems. *Ecol Appl* 27:1815-1826.
- Flora Mesoamericana (2018) <http://www.tropicos.org/Project/FM>. Accessed 4 Dec 2018.
- Franceschinelli EV, Elias MAS, Bergamini LL, Silva-Neto CM, Sujii ER (2017) Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *J Insect Conserv* 21:715-726.
- Gálvez J, Andrews KL, et al (2014) Perfil del agro y la ruralidad de Guatemala 2014: Situación actual y tendencias. Cleaves C (ed) Guatemala: Universidad Rafael Landívar/Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente IARNA, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura IICA.
- Garibaldi L, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey-bee abundance. *Science* 339:1608–1611.
- Geeraert L, Aerts R, Jordaens K, Dox I, Wellens S, Couri M, Berecha G, Honnay O (2018) Intensification of Ethiopian coffee agroforestry drives impoverishment of the Arabica coffee flower visiting bee and fly communities. *Agroforest Syst* 93:1729-1739.
- González-Varo JP, Biesmeijer JC, Bommarco R, Potts SG, Schweiger O, Smith HG, Steffan-Dewenter I, Szentgyörgyi H, Woyciechowski M, Vilà M (2013) Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends Ecol Evol* 28:524-530.

- Gutiérrez-Chacón C, Dormann CF, Klein AM (2018) Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biol Conserv* 220:149-160.
- Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R, Kremen C (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153:589-596.
- Grupo Interinstitucional de Monitoreo de Bosques y Uso de la Tierra (2014) Mapa de bosques y uso de la tierra 2012 y Mapa de cambios en uso de la tierra 2001- 2010 para estimación de emisiones de gases de efecto invernadero. Universidad del Valle de Guatemala, Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Instituto Nacional de Bosques, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación, Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales, Facultad de Agronomía de la Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Heithaus ER (1979) Community Structure of Neotropical Flower Visiting Bees and Wasps: Diversity and Phenology. *Ecology* 60:190-202.
- Hipolito J, Boscolo D, Felipe Viana B (2018) Landscape and crop management strategies to conserve pollination services and increase yields in tropical coffee farms. *Agr Ecosyst Environ* 256:218-225.
- Holland FD, Bert DG, Fahrig L (2004) Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *BioScience* 54:227-233.
- Hrnčir M, Jarau S, Barth FG (2016) Stingless bees (Meliponini): senses and behavior. *J Comp Physiol A* 202:597-601.
- INSIVUMEH (2019) Instituto Nacional de Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología. <http://www.insivumeh.gob.gt/>. Accessed 27 Oct 2019.
- IPBES (2016) The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production.

- Potts SG, Imperatriz-Fonseca VL, HT Ngo (eds) Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- Jauker B, Krauss J, Jauker F, Steffan-Dewenter I (2013) Linking life history traits to pollinator loss in fragmented calcareous grasslands. *Landsc Ecol* 28:107-120.
- Jha S, Vandermeer JH (2010) Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. *Biol Conserv* 143:1423-1431.
- Kaiser-Bunbury CN, Blüthgen N (2015) Integrating network ecology with applied conservation: A synthesis and guide to implementation. *AoB Plants* 7:plv076. doi: 10.1093/aobpla/plv076
- Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, et al (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett* 16:584-599.
- Kleijn D, Winfree R, Bartomeus I, et al (2015) Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat Commun* 6:7414. doi: 10.1038/ncomms8414
- Klein AM (2009) Nearby rainforest promotes coffee pollination by increasing spatio-temporal stability in bee species richness. *Forest Ecol Manag* 258:1838-1845.
- Klein AM, Cunningham SA, Bos M, Steffan-Dewenter I (2008) Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* 89:935–943.
- Klein AM, Steffan-Dewenter I, Buchori D, Tscharrntke T (2002) Effect of Land-Use Intensity in Tropical Agroforestry Systems on Coffee Flower-Visiting and Trap-Nesting Bees and Wasps. *Conserv Biol* 16:1003-1014.
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:16812-16816.

- Landaverde-González P, Baltz L, Escobedo-Kenefic N, Mérida J, Paxton RJ, Husemann M (2018) Recent low levels of differentiation in the native *Bombus ephippiatus* (Hymenoptera: Apidae) along two Neotropical mountain-ranges in Guatemala. *Biodivers Conserv* 27:3513-3531.
- Landaverde-González P, Quezada-Euán JJG, Theodorou P, Murray TE, Husemann M, Ayala R, Moo-Valle H, Vandame R, Paxton JR (2017) Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *J Appl Ecol* 54:1814-1824.
- Landi P, Minoarivelo HO, Brännström Å, Hui C, Dieckmann U (2018) Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Popul Ecol* 60:319-345.
- Lichtenberg EM, Mendenhall CD, Brosi BJ (2016) Foraging traits modulate stingless bee community disassembly under forest loss. *J Anim Ecol* 86:1404-1416.
- Lorenzon MCA, Matrangolo CAR (2005) Foraging on some nonfloral resources by stingless bees (Hymenoptera, Meliponini) in a caatinga region. *Braz J Biol* 65:291-298.
- Mayes D, Bhatta C, Shi D, Bron JC, Smith D (2019). Body size influences stingless bee (Hymenoptera: Apidae) communities across a range of deforestation levels in Rondônia, Brazil. *J Insect Sci* 19:1-7.
- Meléndez Ramírez V, Ayala R, González HD (2016) Temporal Variation in Native Bee Diversity in the Tropical Sub-Deciduous Forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Trop Conserv Sci* 9:718-734.
- Memmott J, Gibson R, Carnevalheiro L, Henson K, Heleno R, Mickel M, Pearce S (2007) The conservation of ecological interactions. In: Stewart AJA, New TR, Lewis OT (eds). *Insect Conservation Biology: Proceedings of the Royal Entomological Society's 23rd Symposium*. CABI, United Kingdom, pp 226-244.

- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *P Roy Soc B-Biol Sci* 271:2605-2611.
- Morrison B, Brosi BJ, Dirzo R (2020) Agricultural intensification drives changes in hybrid network robustness by modifying network structure. *Ecol Lett* 23:359-369.
- Nascimento DL, Nascimento FS (2012) Extreme effects of season on the foraging activities and colony productivity of a stingless bee (*Melipona asilvai* Moure, 1971) in Northeast Brazil. *Psyche* 2012:267361. doi:10.1155/2012/267361
- Ngo HT, Gibbs J, Griswold T, Packer L (2013) Evaluating bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity using Malaise traps in coffee landscapes of Costa Rica. *Can Entomol* 145:435-453.
- Nigh R, Diemont SAW (2013) The Maya milpa: fire and the legacy of living soil. *Front Ecol Environ* 11:e45-e54. doi:10.1890/120344
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2018) Package “vegan”: Community ecology package. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>. doi: ISBN 0-387-95457-0
- Ollerton J, Erenler H, Edwards M, Crockett R (2014) Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science* 346:1360–1362.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: an efficient method of generating random R x C tables with given row and column totals. *J R Stat Soc C-Appl* 30:91–97.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol* 25:345-353.
- Potts S, Vulliamy B, Dafni A, Ne’eman G, Willmer P (2003) Linking Bees and Flowers: How do Floral Communities Structure Pollinator Communities? *Ecology* 84:2628-2642.

- Poveda-Coronel CA, Riaño-Jiménez D, Cure JR (2018) Diversity and Phenology of Wild Bees in a Highly Disturbed Tropical Dry Forest “Desierto de la Tatacoa”, Huila–Colombia. *Neotrop Entomol* 47:786-790.
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, Morris RKA, Roy HE, Woodcock BA, Isaac NJB (2019) Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat Commun* 10:1018. doi: 10.1038/s41467-019-08974-9
- Rabeling SC, Lim JL, Tidon R, Neff JL, Simpson BB, Pawar S (2019) Seasonal variation of a plant-pollinator network in the Brazilian Cerrado: Implications for community structure and robustness. *PLoS ONE* 14:e0224997. doi:10.1371/journal.pone.0224997
- Ramírez SR, Hernández C, Link A, López-Uribe MM (2015) Seasonal cycles, phylogenetic assembly, and functional diversity of orchid bee communities. *Ecol Evol* 5:1896-1907.
- Ricketts TH (2004) Tropical Forest Fragments Enhance Pollinator Activity in Nearby Coffee Crops. *Conserv Biol* 18:1262-1271.
- Samnegård U, Hambäck PA, Eardley C, Nemomissa S, Hylander K (2015) Turnover in bee species composition and functional trait distributions between seasons in a tropical agricultural landscape. *Agr Ecosyst Environ* 211:185-194.
- Schleuning M, Ingmann L, Strauß R, Fritz SA, Dalsgaard B, Dehling DM, Plein M, Saavedra F, Sandel B, Svenning JC, Böhning-Gaese K, Dormann CF (2014) Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecol Lett* 17:454-463.
- Simmons BI, Sutherland WJ, Dicks LV, Albrecht J, Farwig N, García D, Jordano P, González-Varo JP (2018) Moving from frugivory to seed dispersal: Incorporating the functional outcomes of interactions in plant-frugivore networks. *J Anim Ecol* 87:995-1007.

- Smith TJ, Mayfield MM (2018) The effect of habitat fragmentation on the bee visitor assemblages of three Australian tropical rainforest tree species. *Ecol Evol* 8:8204-8216.
- Souza C, Maruyama PK, Aoki C, Sigrist MR, Raizer J, Gross CL, Araujo AC (2018) Temporal variation in plant-pollinator networks from seasonal tropical environments: Higher specialization when resources are scarce. *J Ecol* 106:2409-2420.
- Spiesman BJ, Inouye BJ (2013) Habitat loss alters the architecture of plant-pollinator interaction networks. *Ecology* 94:2688-2696.
- Standley PC, Steyermark JA (1946-1974) *Flora of Guatemala*. Fieldiana Botany, Vol. 24. Chicago Natural History Museum, Chicago.
- Thebault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329:853-856.
- Theodorou P, Radzevičiūtė R, Lentendu G, Kahnt B, Husemann M, Bleidorn C, Settele J, Schweiger O, Grosse I, Wubet T, Murray TE, Paxton RJ (2020) Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nat Commun* 11:576. doi:10.1038/s41467-020-14496-6
- Theodorou P, Albig K, Radzevičiūtė R, Settele J, Schweiger O, Murray TE, Paxton RJ (2017) The structure of flower visitor networks in relation to pollination across an agricultural to urban gradient. *Funct Ecol* 31:838-847.
- Theodorou P, Radzevičiūtė R, Settele J, Schweiger O, Murray TE, Paxton RJ (2016) Pollination services enhanced with urbanization despite increasing pollinator parasitism. *P Roy Soc B-Biol Sci* 283:20160561. doi:10.1098/rspb.2016.0561
- Thompson H, Schneider C, Maus C, Camata C, Wolff C (2019) Prevalence and abundance of bees visiting major conventionally managed agricultural crops in Brazil. *J Apicult Res* 59:246-260.

Vergara CH, Badano EI (2009) Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: the importance of rustic management systems. *Agr Ecosyst Environ* 129: 117-123.

Winfree R, Bartomeus I, Cariveau DP (2011) Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:1-22.

Winfree R, Griswold T, Kremen C (2007) Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conserv Biol* 21:213-223.

Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer-Verlag, New York.

Table 1. Linear mixed effect models and generalised mixed effect models explaining bee diversity across all our sampling sites.

Taxon or index	Parameters	Estimate	SE	Z-value	P-value
(a) Bee abundance					
All taxa	Season (T.wet)	0.325	0.158	2.06	0.039*
	Floral resource richness	0.522	0.088	5.95	<0.001***
	Land-use index	0.135	0.087	1.55	0.120
	Forest fragmentation	-0.121	0.083	-1.45	0.147
Bumble bees	Season (T.wet)	-0.258	0.189	-1.37	0.189
	Floral resource richness	0.249	0.201	1.23	0.234
	Land-use index	0.499	0.196	2.54	0.021*
	Forest fragmentation	0.157	0.202	0.780	0.446
Stingless bees	Season (T.wet)	1.15	0.220	5.21	<0.001***
	Floral resource richness	0.499	0.153	3.25	0.001**
	Land-use index	0.297	0.254	1.17	0.242
	Forest fragmentation	-0.812	0.404	-2.01	0.044*
(b) Rarefied richness of bees					
	Season (T.wet)	1.95	0.726	2.69	0.015*
	Floral resource richness	0.908	0.359	2.29	0.034*
	Land-use index	-0.554	0.385	-1.44	0.169
	Forest fragmentation	-0.530	0.396	-1.34	0.198
(c) Shannon diversity of bees					
	Season (T.wet)	0.625	0.201	3.11	0.006**
	Floral resource richness	0.326	0.109	2.98	0.008**
	Land-use index	-0.179	0.106	-1.68	0.111
	Forest fragmentation	-0.215	0.109	-1.97	0.065

Figures

Figure 1. Locations of study sites (the blue circles numbered 1-12; site names as in Table S1) in the highlands of Guatemala. The black circle represents the 750 m scale used for the landscape analyses. Sampling was performed in both dry and wet seasons in all sites, except for sites 11 and 12, which were sampled only during the dry season.

Figure 2. Bee abundance, rarefied richness and Shannon diversity between dry and wet seasons and the relationships between floral resource richness and bee abundance, rarefied richness and Shannon diversity; means \pm SE are shown; *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$. Plotted lines show predicted relationships and the shaded areas indicate 95% confidence intervals.

Figure 3. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of bee communities between dry and wet seasons.

Figure 4. Boxplots showing the difference between dry and wet season regarding null model corrected using Δ -transformation network metrics (a) Network specialization ($\Delta H_2'$), (b) Δ modularity (c) bee specialisation ($\Delta d'$) and (d) nestedness ($\Delta NODF$). ns $P > 0.05$, **, $P < 0.01$.

Figure 1

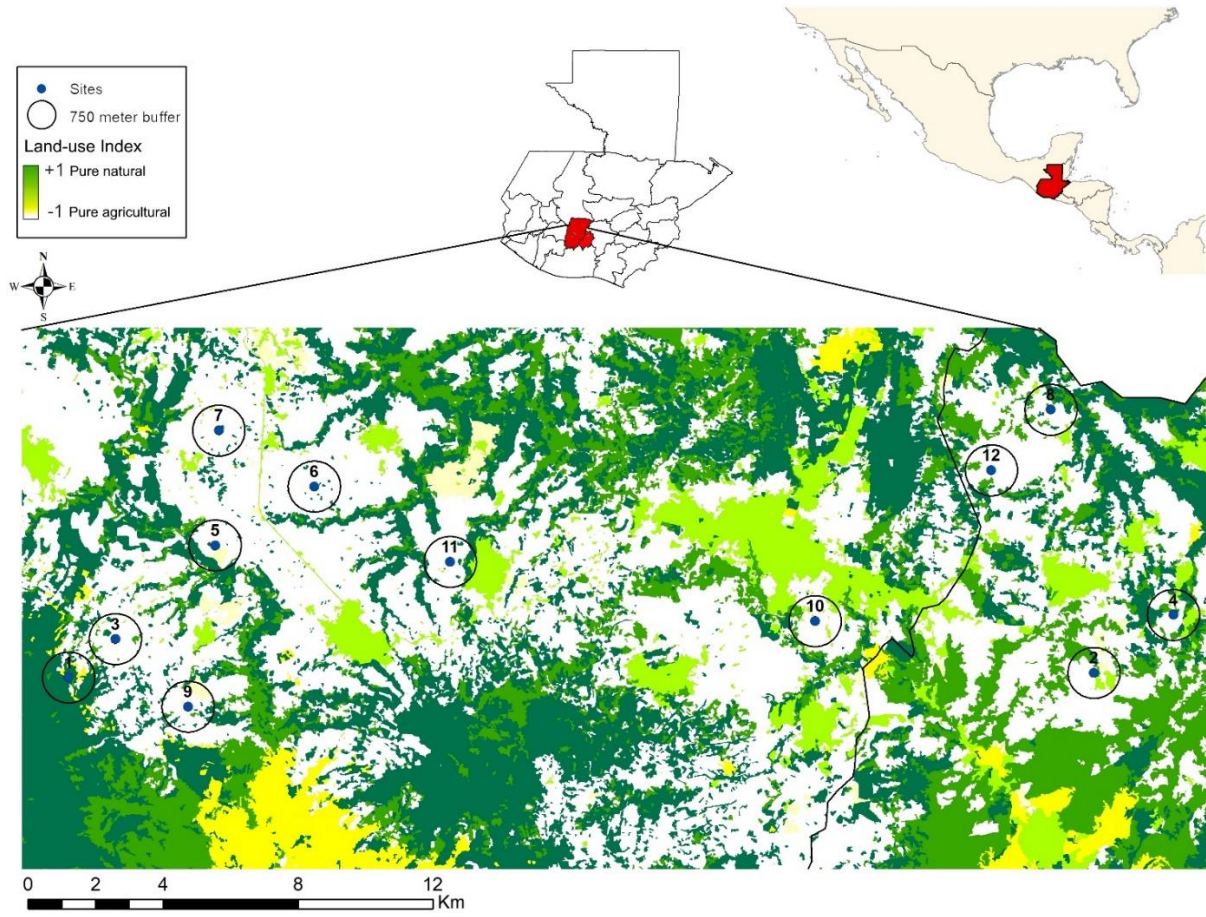


Figure 2

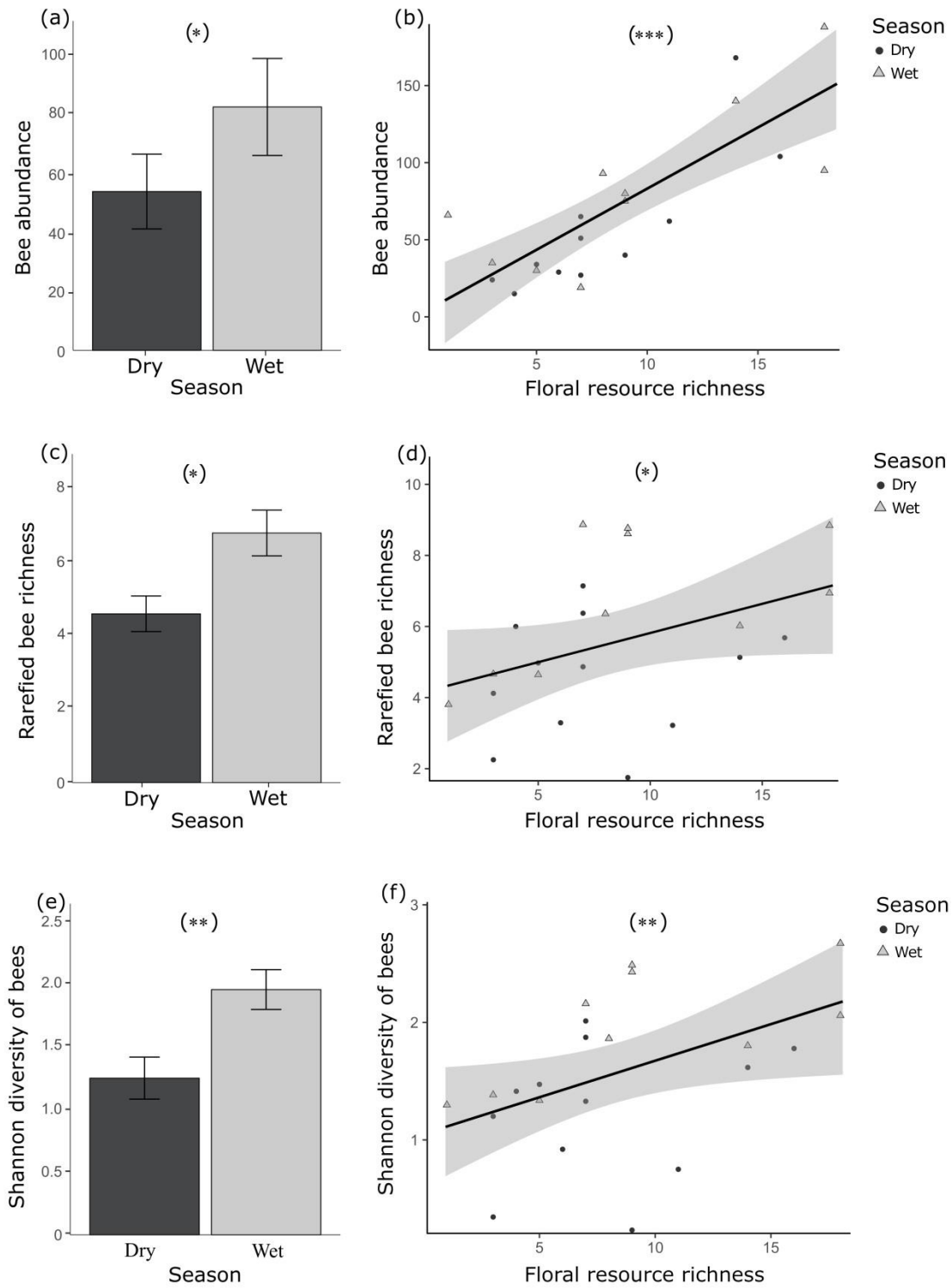


Figure 3

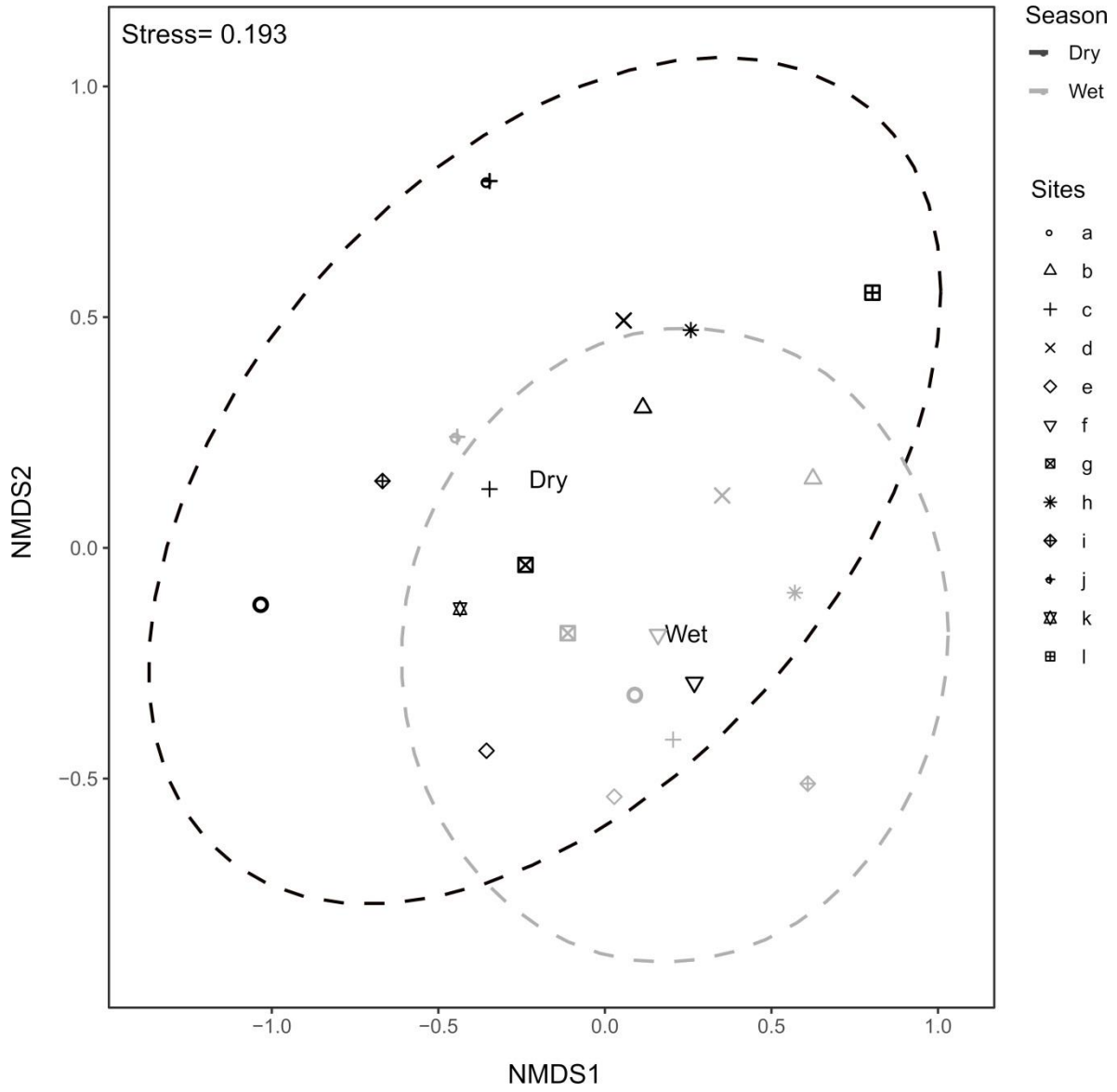
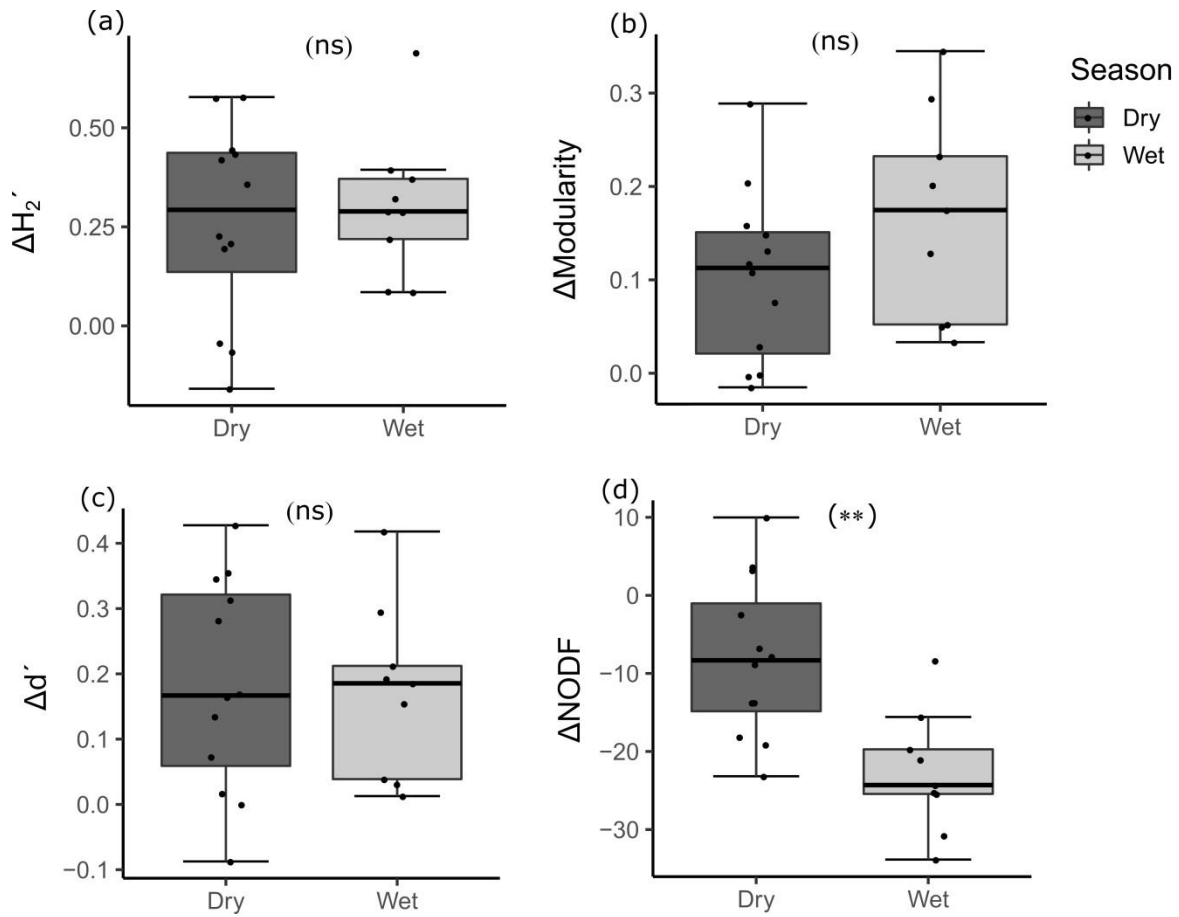


Figure 4



CAPÍTULO III.

Escobedo-Kenefic, N., Cardona, E., Arizmendi, M.C. & Domínguez, César A. Do forest reserves help maintain pollinator diversity and pollination services in tropical agricultural highlands? A case study using *Brassica rapa* L. as a model.

Do forest reserves help maintain pollinator diversity and pollination services in tropical agricultural highlands? A case study using *Brassica rapa* L. as a model.

Natalia Escobedo-Kenefic^{1,2}, Edson Cardona², María del Coro Arizmendi³ & César A. Domínguez¹

1. Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

2. Unidad de Investigación para el Conocimiento, Uso y Valoración de la Biodiversidad, Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala.

3. Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

Abstract

Habitat loss and fragmentation have negative impacts on pollinator populations and thus on the pollination services they provide. Negative effects can be lessened by the presence of forest remnants that serve as refuges and sources of food for pollinators. However, few studies have analysed the influence of highly heterogeneous agricultural landscapes (as commonly found in many developing countries), on pollination services. We compared native bee diversity, pollination visitation and fruit set of *Brassica rapa* L. between two land use conditions (moderately modified [MM] and highly modified [HM]) in the highlands of Guatemala. Native bee diversity was higher in HM areas, although social bees were more abundant in MM sites. We did not find differences in pollinator visitation rate between conditions. HM sites were mainly visited by honey bees (*Apis mellifera* Linnaeus), while native bees and syrphid flies were more frequent in the MM condition.

Fruit set was significantly higher in MM sites and was positively affected by natural forest areas. Experiments on pollen limitation and on pollinator efficiency stressed the importance of native pollinators in fruit production, especially in moderately modified areas. Our results highlight the role of forest remnants on the provision of pollination services in tropical agricultural highlands.

Key words

Fruit set, Guatemala, landscape disturbance, land use, native bees.

Introduction

Animal-mediated pollination is necessary for sexual reproduction of many wild and cultivated plants, and it is considered a key service provided by ecosystems (Sharma & Abrol, 2014). Most pollinating animals are insects and bees are considered to be the most important pollinators due to their high abundance and relative efficiency (Allen-Wardell et al., 1998; Buchmann & Nabhan, 1996; Kearns et al., 1998). Klein et al. (2006) reported at least 75 crops showing an increase in productivity if animal pollinators are available, and these crops represent 35% of human food sources. They also identified that 63 crops are vulnerable to pollinator diversity decline caused by crop intensification and land use change. Estimations of the economic value of pollination services have increased in recent years. In 2016, the estimated worldwide value of pollination was calculated between US \$235 and 577 billion (Kuriakose et al., 2009; Ricketts et al., 2004). In the particular case of Guatemala, the income derived from exporting coffee and cardamom in 2010, both known to increase fruit production after bee pollination, amounted US \$112.5 million, and animal pollinated crops, especially coffee, generated at least 500,000 yearly employments in 2020 (MAGA, 2020).

Pollination services are highly vulnerable to changes in land use and agricultural practices, especially in the tropics, due to accelerating rates of land-use conversion from native vegetation to agriculture, cattle raising and human settlements (Millard et al., 2021). These processes result in fragmentation and loss of natural habitats, disruption of habitat continuity at all temporal and spatial scales (Lord & Norton, 1990) and ultimately produces negative effects on biodiversity and ecosystem integrity (Aguilar et al., 2006; Kearns et al., 1998; Michener, 2007; Murren, 2002; Quesada et al., 2012). In particular, transformation and fragmentation of natural habitats have a negative impact on pollinator richness and pollinator abundance (Aguirre & Dirzo, 2008; Kearns et al., 1998; Mitchell et al., 2009; Redhead et al., 2020; Wang et al., 2005), which in turn produce a decrease in fruit set of natural and cultivated plants (Aizen & Feinsinger, 1994; Cunningham, 2000; Didham et al.), changes in plant-pollinator interactions (Lázaro, et al., 2020), a substantial decrease in plant heterozygosity and genetic polymorphism in small patches (Vranckx et al., 2012), and/or the extinction of one or the two partners involved in a particular interaction (Murren, 2002).

In spite of the negative effects produced by the transformation of natural spaces, small forest reserves may function as important biological diversity reservoirs and sources of ecosystem services (Volenc & Dobson, 2020). It has been shown that the presence of natural vegetation along with its proximity to agricultural fields (Bailey et al., 2014), help maintaining diversity and viable populations of pollinators (Marco & Coelho, 2004). For example, the productivity of crops (such as tomatoes, coffee and chilies) rises if plantations are surrounded by patches of natural forest that serve as habitat to native pollinators (Greenleaf & Kremen, 2006; Landaverde-González et al., 2017; Ricketts et al., 2004). Hence, landscape configuration and land use heterogeneity may affect populations of wild bees and have repercussions on agricultural production (Greenleaf & Kremen, 2006; Kevan & Phillips, 2001; Lázaro et al., 2020) and ecosystem functioning. Consequently, landscape management is critical for maintenance of pollination and other ecosystem services (Shepherd et al., 2003).

The role of the presence and configuration of natural areas on several components of pollination services has been studied in intensive single-crop systems, mostly in temperate regions (Kennedy et al., 2013; Kremen et al., 2004; Martins et al., 2015; Steckel, 2013; Steckel et al., 2014), but fewer works have addressed this issue in tropical regions (Aguirre et al., 2010; Dáttilo et al., 2015; Tschardt et al., 2005), and even less in tropical highlands (Escobedo-Kenefic et al., 2014; Landaverde-González et al., 2018).

Unlike intensive agriculture practiced in developed countries (Millard et al., 2021), the non-intensive highly diversified agroforestry practiced in the tropics may play an important role on the conservation of biological diversity, particularly in maintaining pollinator diversity by incrementing both the availability and variety of floral resources (Jha & Vandermeer, 2010; Landaverde-González et al., 2017; Vides-Borrell et al., 2019). Natural habitat remnants may play a fundamental role on the efficiency of pollination services if they provide nesting refuges for bees and other insect pollinators (Angelella, et al., 2019; Li et al., 2020).

The Guatemalan highlands, mainly inhabited by Mayan populations, are characterized by a complex mosaic of traditional crops such as beans (*Phaseolus* spp.), squash (*Cucurbita* spp.), husk tomatoes (*Physalis* spp.) and fruit trees, combined with important export crops like coffee (*Coffea arabica*), snow peas (*Pisum sativum* var. *saccharatum*) and different zucchini

varieties (*Cucurbita pepo*) (Guardiola & Bernal, 2009; personal observations), that depend to some degree on insect pollination.

In this paper we evaluated the role of forest remnants on pollination services in a highly heterogeneous agricultural landscape of the tropical highlands of Guatemala that has been historically indigenous-managed. Local agriculture is characterized by a combination of traditional and technified practices that allow a highly diverse pattern of land use, as it has been described for other tropical regions with similar historical backgrounds (Altieri, 2004; Vides-Borrell et al., 2019).

We hypothesized that forest remnants have a positive effect on pollinator diversity and pollination services in the agricultural highlands of Guatemala. To this end, we evaluated the effects of land use and forest remnants on pollination services on experimental plots located in two contrasting conditions representing different levels of anthropogenic perturbation within the Guatemalan highlands. In each site, we established experimental plots of *Brassica rapa* L. and a set of variables representing different components of pollination services were measured. We estimated the diversity of native pollinators in each plot, the rate of pollinator visitation and fruit set for every experimental plant. Two additional complementary experiments were performed. In the first one we determined whether higher anthropogenic perturbation is associated with augmented pollination limitation. In the second we analyzed if native species express higher efficiency as pollinators.

Methods

Study area

The study was conducted in the volcanic highlands in the central part of Guatemala, that extend from the Sierra Madre de Chiapas (MAGA, 2001), into the departments of Sacatepéquez and Chimaltenango (91.0211 to 90.6475 W, and 14.6066 to 14.7100 N, municipalities of Sumpango, Patzicía and Patzún; Figure 1), from July 2012 to January 2013. This region is prominently agricultural and includes a few municipally managed forests, constituting the most continuous remnants from the original humid montane and low-montane tropical forests dominated by pine (*Pinus ayacahuite*, *P. hartwegii*, *P. maximinoi*, *P. montezumae*, *P.*

pseudostrobus), oak (*Quercus acatenangensis*, *Q. brachystachys*, *Q. crispifolia*, *Q. sapotaefolia*) and alder trees (*Alnus jorulensis*) (Pérez Irungaray, et al., 2018). The main crops grown in the area are green beans, broccoli, snow peas and zucchini, mostly for exportation, and corn for local consumption (Gálvez & Andrews 2014).

Since we were interested on determining the effects of forest remnants on pollination services, we chose six locations (sites) with contrasting levels of anthropogenic perturbation. Three sites sustained high levels of agricultural transformation (Highly Modified [HM]) maintaining less than 10% of its original forest cover (\bar{x} forest cover % = 6.8 ± 12.95 SD). The other three sites were also dominated by an agricultural landscape but maintained more than 15% of its natural forest area coverage (Moderately Modified [MM]; \bar{x} forest cover % = 35.7 ± 16.8 SD). Sites were selected on the basis of the presence and extension of forest remnants by using land-use digital maps (GIMBUT, 2014) and were defined as 2-km radii circular areas (Figure 1).

Study system

Brassica rapa L. (Brassicaceae) is an annual or biannual herbaceous plant, native to Europe and Asia. The species has been present both as cultivated and as a weed in Guatemala for a long time. It is used as an edible green vegetable by indigenous populations (Standley & Steyermark, 1946) and is also frequently found as a crop-associated weed, showing an annual cycle starting with the rainy season. Plants start flowering approximately one month after sprouting in favourable conditions of light and humidity, although flower production may be affected by environmental conditions (Kapkoti, Rawal, & Joshi, 2016). *Brassica rapa* was selected as an experimental model because of its short life cycle, a self-incompatible mating system that makes it highly dependent on insect-mediated cross pollination (Kuang et al., 2000; Sobotka et al., 2000), and its long history of cultivation in the study area.

Effects of landscape condition on pollination fauna and *Brassica rapa* fruit set

Experimental design. For each site of the two conditions, we set a minimum of three and maximum of five experimental plots each including 36 *B. rapa* plants. Experimental plants were

grown from seeds obtained from two wild populations (10 plants from each population), located 50 km from each other. Seeds were mixed and sowed in germination trays and maintained inside a greenhouse in order to homogenize light, temperature and humidity conditions until germination. Individual seedlings were separated and planted in 10-liter plastic bags, grown in natural environment conditions for one month and then transplanted to experimental plots. Plants were positioned in a 6x6 grid arrangement, 1 m apart from each other. Site and position within a plot were randomly assigned for each seedling (Figure 1).

Study site characterization. Patterns of land use around each experimental plot were characterized by estimating the area occupied by natural vegetation (forest and shrubland), grasslands, crops, orchards, and settlements, within a 1000 m radius from the plot. To this end, we used digital maps (GIMBUT, 2014) and ArcGIS v9.3 (ESRI, 2008). This area included most of the flying ranges of the bee-fauna observed in the study area (Wolf & Moritz, 2008). The area of each land use obtained from the 1000 m radii was further synthesized by means of principal components analysis (PCA) and scores from each component were then used as composed proxies of the intensity of perturbation.

The composition of the pollinator fauna associated with each plot was characterized by using two independent sampling procedures. Firstly, to determine the composition of the native bee fauna associated to each plot, we made systematic one-hour collections of all bees foraging within a 100-m radius from each experimental plot (but not in the plot itself, Figure 1). Collected individuals were sacrificed using potassium cyanide killing jars, labelled, and stored in vials. Specimens were curated and identified to species and morphospecies using taxonomic keys for genera (Michener, 2007) and species (Ayala Barajas, 1999). For each plot, we calculated native bee richness, rarefied richness (Chao1), abundance, and diversity index (natural logarithm Shannon H'). Diversity measures were calculated using PAST 3.0 (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). Independent ANOVAs were applied to test for differences in diversity measures between conditions. In all cases, assumptions of normality (goodness of fit) and homoscedasticity (Levene's test) were verified. For the rarefied richness test we report the Wilcoxon signed-rank test due to lack of normality. We also performed a principal components

analysis (PCA) on covariances to describe native bee species composition in the areas surrounding the experimental plots.

To characterize the pollinator fauna foraging *within* experimental plots, we made one-hour censuses in which we counted the number of visits and registered the identity of the flower visitors. Censuses were performed by trained observers and frequent visitors (i.e., *A. mellifera*, native bees, flies, wasps, among others) were recorded, while rare species were collected for further identification. Chrysomelid coleopterans were frequently observed but were not included since they are known to feed on *B. rapa* flowers (Atmowdi et al., 2007). Other groups like wasps and butterflies were infrequent visitors (less than 1%) and were not included into the analyses. Collected specimens were processed as described for the native bee samplings. Both native bees and insect visitors' samplings were performed from November 2012 to January 2013.

Differences in visitation rates (number of visits per hour) between conditions, both cumulative and for each taxonomic group, were compared by means of Kruskal-Wallis test since the normality assumption was not achieved. Visitation data was summarized by means of principal components analysis (PCA) and scores from each component were used to test for differences between conditions and among sites within condition on the pollinator fauna that visited the experimental plots.

Analyses evaluating the effects of condition and site nested within condition on landscape composition, native bee fauna and the pollinator fauna visiting experimental plots, were independently performed by using nested ANOVA. In all cases, scores from principal components (land use, native bee fauna or pollinator composition) were used as dependent variables. Normality was verified using the Shapiro-Wilk goodness-of-fit test, and homoscedasticity was tested using the O'Brien test.

Fruit set. Fruit set was evaluated by marking up to 50 inflorescences in each plant. We counted the total number of flowers produced by each inflorescence and the number of fruits once they matured. We tested for differences in fruit set between perturbation conditions using a nested ANOVA. Accordingly, condition, site nested within condition, and plot nested within site and condition were used as independent variables in the model. Fruit set data was

normalized with a Johnson Su transformation in combination with a trimmed mean as recommended by Luh and Guo (2001) to control for Type 1 error. Because we were interested on the effect of forest remnants on pollination success, we performed regression analysis between fruit set per plot and our composed proxies of the intensity of perturbation (the scores derived from PCA on land use).

Pollination limitation experiment

Because we hypothesized that forest remnants provide refuge to pollinators, we expected higher levels of pollination limitation in sites within the HM condition in comparison to the MM condition. To this end, we performed a hand-pollination experiment in which we compared the fruit set of hand-pollinated versus open-pollinated plants in both perturbation conditions. Accordingly, we chose two locations, one for each condition, and 25 *B. rapa* plants were randomly assigned to each condition (N=100 plants). Plants were kept in 2-liter grow bags throughout the experimental period.

At the flowering onset, flowers from plants in the hand-pollination treatment were marked and hand-pollinated using cotton swabs coated with a mixture of pollen from 10 other plants. Flowers in plants assigned to the open-pollination treatment (25 plants in each condition) were marked and allowed to be visited by foraging insects. Once fruits matured, we counted the number of mature fruits in each plant (N=1600 flowers). Differences in fruit set between conditions were evaluated by means of a nested least-squares model in which we included condition and treatment nested within condition as independent variables. Experimental plants were grown from seeds produced by randomly mated leftover plants from the same cohort of the plants that was used to estimate fruit set. The experiment was performed from September to December 2017.

Pollination efficiency experiment

To determine the species-specific pollination efficiency of the flower visitors of *B. rapa*, we performed an experiment in which we recorded the probability of setting a fruit of a single visit performed by a particular species of pollinator. For this experiment, we randomly chose

80 flowering plants that were maintained within an insect-proof mesh enclosure. We then randomly selected the plants that would be used the day before the experiment and marked all the floral buds we thought were going to open the next day. The day after we marked the buds, we took the plants outdoors and exposed them to pollinator visitation. Each flower was allowed to be visited only once and then it was covered with a mesh bag to exclude it from additional visitors. Observations were made during the high-activity period of pollinators (from 8:00 to 13:00 h). Each visited flower was tagged and the identity of the visitor annotated (species or the lower possible taxonomic level). After 1 h of exposure, experimental plants were moved back to the enclosure and maintained until fruit maturation or flower wilt. Six plants were used as a negative control and were kept in the mesh room for the entire duration of the experiment. Two weeks after the observations all plants were evaluated and for each visited flower, we annotated whether a pod was produced (1) or not (0). We repeated this procedure 10 days in a row, until we obtained 20 or more visit records of the most common flower visitors. Differences in fruit set among single-visiting taxa were analysed with Generalized Linear Models with a complementary Log-Log link function, as recommended by Zuur et al. (2009), since our data set had a large proportion of “successful” fruit production records. The assumption of normality was verified visually using quantile-quantile plots.

The intensity of an interaction depends on the frequency of occurrence multiplied by the magnitude of its fitness consequences as stated by Herrera (1987, 1989). Accordingly, we built a pollination efficiency index for each pollinator species (PE_i) by multiplying the proportion of visits performed by species i times the fruit set per visit attained by such species:

$$PE_i = \frac{V_i}{TV} \times FS_i$$

Where V_i stands for the number of visits performed by species i , TV is the total number of visits observed in this experiment and FS_i is the average fruit set per visit of species i .

All the ANOVA tests, linear models and PCA used in this study were performed using the JMP statistical software, version 10.0.0 (SAS Institute, 2012).

Results

Effects of landscape condition on pollinator fauna and *B. rapa* fruit set

Study site characterization. PCA analysis on landscape use revealed that the two first components accumulated 97.4% of the total land use variance (89.2% and 8.2% for component 1 and 2, respectively). Crop and forest areas had the higher loadings on PC1 but of opposite sign. Hence, high positive score values on PC1 are indicative of plots mainly surrounded by cropped areas (i.e., HM sites), while low or negative score values represent plots with more forested areas (i.e., MM sites, Figure 2). A nested ANOVA on the first component scores, showed a significant difference between conditions ($F_{4,1} = 0.89$, $P < 0.0001$) and no effect of site within condition, thus supporting our classification of perturbation.

Native bee diversity: We collected 473 specimens from a total of 60 bee morphospecies (Table S1). Observed richness ($\chi^2_{1,N=22} = 4.96$, $P = 0.021$), Chao1 rarefied richness ($F_{1,21} = 5.43$, $P = 0.029$) and Shannon ($F_{1,21} = 8.20$, $P = 0.009$) values were significantly higher in the HM areas than in MM areas (Figure 3), but no significant difference in total abundance between HM and MM was observed ($F_{1,21} = 3.27$, $P = 0.09$).

A PCA analysis on bee species abundances (Figure 4) showed a relatively even distribution of eigenvalues, suggesting that species abundances are relatively independent from each other. The first three components accounted for 53.84% of the cumulated variance (21.67%, 16.88%, and 15.3% for components 1, 2 and 3, respectively; Table S2). The social species *Bombus wilmattae*, *Partamona bilineata* and *Plebeia melanica* had the highest loadings on PC1, while solitary species had the higher loadings on the second and third components (Table S3). Nested ANOVA on the scores from PC1 revealed a significant difference between perturbation conditions ($F_{4,4} = 0.95$, $P = 0.025$), indicating that social species were more abundant in MM sites (Figure 5). Excepting the analysis performed on the scores from PC3, where we found an effect of site within condition ($F_{4,4} = 4.044$, $P = 0.017$), no other significant effect of condition was found.

Floral visitors to B. rapa plots. There was no significant difference in visitation rate ($\chi^2_{1,N=22} = 0.09$, $P = 0.764$) or by taxonomic group, (wild bees: $\chi^2_{1,N=22} = 0.95$, $P = 0.33$; *A. mellifera*: $\chi^2_{1,N=22} = 0.06$, $P = 0.81$; flies: $\chi^2_{1,N=22} = 0.14$, $P = 0.71$) between HM and MM conditions.

Nevertheless, HM sites had almost twice the number of *A. mellifera* visits than MM sites (Figure 6). A PCA supported a general strong dominance of *A. mellifera*. The first principal component accounted for 87.9% of the total variance in pollinator abundance and *A. mellifera* was by far the most influencing species on PC1 (Table S4). Because of this, high scores from this component can be interpreted as plots dominated by *A. mellifera*, while low values represent plots with a diverse pollinator assemblage (native bees and syrphid flies).

A nested ANOVA explained 64% of the variance in the composition of the pollinator assemblage visiting the experimental plots and showed a significant difference between conditions ($F_{1,1}=4.48$, $P=0.049$) and among sites within condition ($F_{4,4}=6.58$, $P=0.002$). While HM sites had a positive least square mean, a negative value was obtained for the MM condition, thus indicating that highly modified sites were dominated by *A. mellifera* and native bees and syrphid flies were the main pollinators in plots associated to the MM condition (Table S5).

Effects of land use on Fruit Set. Fruit set was significantly higher in the MM condition ($F_{1,20} = 83.02$, $P<0.0001$; Figure 7). Site ($F_{1,4} = 17.98$, $P<0.0001$) and plot within site ($F_{5,16}=6.21$, $P<0.0001$) effects were also significant. This result suggests that besides the general effect of HM vs. MM conditions on fruit-set, there is substantial variation among sites and plots. Accordingly, we further explored the relationship between fruit set and the scores from PC1 (obtained from land use areas from 1000 m radii from experimental plots and used as a composed proxy of the intensity of perturbation, Fig. 2). To this end we performed a linear regression analysis between the scores from PC1 on land use and fruit set per site. Results from this analysis were marginally significant ($F_{1,20}=3.76$, $P=0.06$) suggesting that most of the variance among sites is accounted for by differences in the crop – forest ratio. A regression analysis exploring the effect of forest area on fruit set further supported our hypothesis that forested areas increase pollination success ($F_{1,20}=4.56$, $P=0.045$; $R^2=0.14$, Figure 8).

Pollination limitation. We found significant differences between conditions ($F_{1,90}=53.95$, $P<0.0001$, Fig. 9) and between pollination treatments (Control vs. Manual) within vegetation conditions ($F_{2,90}=23.54$, $P<0.0001$). The model explained 50.6% of the total variance in fruit set ($F_{3,90}=32.77$, $P<0.0001$). Overall fruit set was significantly higher in the HM condition, thus

suggesting environmental factors affected fruit production. Nonetheless, fruit set derived from hand pollination was significantly higher only in the HM condition, thus indicating that pollination (or pollen) limitation occurred in the HM, but not at the MM condition (Figure 9).

Pollination efficiency. We recorded 301 single visit observations. The most abundant visitor was *A. mellifera* accounting for more than twice the number of visits of *T. fulviventris* or *P. bilineata* (Table 1). These three species accounted for 73.7% of the total number of visits observed in this experiment. The average fruit set per visit showed significant differences among pollinator species (GLM; $\chi^2_{[7, N=293]}=21.19, P=0.003$). The highest fruit set per visit was attained by three native visitors (*Trigona sp.*, an unidentified Anthophoridae and *P. bilineata* (Table 1). Nonetheless, once the frequency of visitation was considered, *A. mellifera* obtained the highest index of pollination efficiency. Pollination efficiency of *T. fulviventris* and *P. bilineata* were identical (Table 1).

Discussion

The results from this study support our hypothesis that forest remnants have a positive effect on pollination services in the agricultural highlands of Guatemala. We found a significant relationship between the presence and extension of forested areas and the fruit set of *B. rapa*, an annual, self-incompatible, insect pollinated plant we used to tally pollination services at our study site. The higher fruit set observed in sites within the moderately modified condition was associated with pollinator fauna dominated by social native bees and syrphid flies, while *A. mellifera* was the dominant species at highly modified locations. Hence, although both richness and diversity of native bees was higher at HM sites and no differences in flower visitation between conditions were found, the dominance of native bees in MM plots seem to explain the observed differences in fruit set. We also found a positive effect of forest area on fruit set, thus suggesting these sites may function as nesting sites and refugees for native bees, especially social bees. Furthermore, pollination limitation and pollination efficiency experiments showed that pollination limitation was evident only in the HM condition, while *A. mellifera* was the most efficient pollinator because of its abundance, but the highest efficiency per visit was attained by three native pollinators. In short, our results suggest that the positive effect of the

presence and extension of forested areas on fruit set is associated with healthier populations of native bees (especially social bees), which in turn are better pollinators in a per capita basis. Overall, these findings point out the complex relationship underlying crop production and conservation and stress the relevance of maintaining natural areas around agricultural settings.

As indicated by our analyses, HM and MM conditions showed significant differences in both land use and native bee composition. The landscape composition of the HM sites was dominated by croplands and included most human settlements. The MM sites, in contrast, were mainly characterized by a higher proportion of natural forested areas, shrublands and orchards. Interestingly, PCA performed on land use variables supported the above interpretation and further revealed that the two conditions we used in this study (HM and MM) represent extremes of a perturbation continuum ranging from crop dominated sites to more forested areas. Consequently, the Guatemalan highlands constitute a complex mosaic of perturbation, which in turn influences the composition of native bees' fauna. Plots within the HM condition showed higher richness and diversity of native bees, but highly efficient social bees such as *Partamona bilineata*, *Plebeia melanica* and *Bombus wilmattae* were more abundant in MM plots. It has been shown that diversified agriculture, as the one observed at the Guatemalan highlands, can promote pollinator diversity due to a more varied offer of floral resources (Basu et al., 2016). Moreover, flower rich agriculture and urban areas may promote bee diversity more than mature forests, such as pine and oak forests (Du Clos et al., 2020). Our results support this interpretation since HM sites are dominated by agricultural areas and maintain a richer and diverse community of native bees. Floral resource richness, indeed, has been found to be an important driver of bee diversity in this and other studies (Escobedo-Kenefic et al., 2020; Fisher et al., 2017; Landaverde-González et al., 2017). Social bees, on the other hand, were more abundant at the HM sites, suggesting these species are more dependent on forested areas and rely less on floral resource richness. These findings agree with other studies performed in the same area showing that native bumble bees are positively associated with natural forest, while stingless bees are negatively affected by habitat fragmentation (Escobedo-Kenefic et al., 2020). Overall, these results suggest that forest

remnants could function as refuges and nesting places that are scarce in open areas (Kline & Joshi, 2020; Roubik, 1983; Samejima et al., 2004).

Interestingly, we did not find a significant effect of perturbation condition on visitation rate, but we did find a striking difference in the composition of the fauna visiting HM versus MM experimental plots. HM plots were dominated by *A. mellifera*, while wild native bees and flies were more frequent in MM plots. A comprehensive study analyzing the patterns of honey bee dominance throughout Brazil also found this species dominates highly disturbed communities due to its extremely high abundance and developed sociality (Aizen et al., 2020; Garibaldi et al., 2021). On the other hand, the presence of honey bees may negatively affect native bees through exploitative competition, changes in plant communities, or transmission of pathogens (Mallinger et al., 2017). Hence, besides the potentially negative effect of the presence of honey bees, native bees also experience the negative effects of habitat loss-reduction, less diverse floral resources, and loss of nesting sites brought about by habitat degradation (Bennet & Isaacs, 2014). The dominance of *A. mellifera* in HM plots, could help explaining the observed difference in fruit set between HM and MM plots. MM plots sustained a significant higher fruit set than that obtained under the HM condition. Several studies have demonstrated that while *A. mellifera* is a very efficient nectar and pollen forager, this efficiency is not necessarily translated into pollination success (Osorio-Beristain et al., 1997; Valido, Rodríguez-Rodríguez, & Jordano, 2019; Watts et al., 2013; Westerkamp, 1991; but see Hung et al., 2018). For example, by analyzing 41 insect pollinated crop systems worldwide, Garibaldi et al. (2013) found that wild insects pollinated crops increased fruit set by a factor of two when compared with honey bee visitation. Interestingly, honey bee and wild insect pollination were complementary instead of competitive, thus indicating that crop yield would benefit from the pollination services of *both* honey bees and native pollinators (Garibaldi et al., 2013). Accordingly, if the combined effect of *A. mellifera* dominance in HM plots, along with its characteristic extreme pollen collection/deposition ratio (Sun, Huang, & Guo, 2013; Watts et al., 2013; Wilson & Thomson, 1991) resulted in a pollen shortage within HM plots, both the lower fruit set and pollen limitation observed in these sites could be explained. This conclusion

is further supported by the lack of significant differences in the rates of pollinator visitation and by the per capita pollinator efficiency of *A. mellifera*.

Agroforestry management has been found to provide food and nesting resources to wild bees and promote pollination services (Kay et al., 2020). Our results show a positive effect of natural areas on the pollination success and fruit production of *B. rapa*, an insect-pollinated plant. Other insect pollination-dependent crops that are grown in the study area are economically important; such a decrease in fruit production could have significant implications for local economies in the study area, as well as in other important agricultural zones of the country. We strongly recommend that regional management policies consider the importance of preserving the continuity of forest remnants in sustaining and improving pollination services.

References

- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9(8), 968-980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Aguirre, A. & Dirzo, R. (2008). Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, 141(2), 375-384.
- Aguirre, A., Guevara, R., & Dirzo, R. (2010). Effects of forest fragmentation on assemblages of pollinators and floral visitors to male- and female-phase inflorescences of *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) in a Mexican rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 27(1), 25-33. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000556>
- Altieri, M. A. (2004). Linking ecologists and traditional farmers in the search for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(1), 35-42. <https://doi.org/10.2307/3868293>
- Aizen, M. A. & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75(2), 330-351.

- Aizen, M. A., Arbetman, M. P., Chacoff, N. P., Chalcoff, V. R., Feinsinger, P., Garibaldi, L. A., ... Vanbergen, A. J. (2020). Invasive bees and their impact on agriculture. *Advances in Ecological Research*, 63, 49-92. <https://doi.org/10.1016/BS.AECR.2020.08.001>
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C. E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G. P., Pavlik, B., ... Walker, S. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12(1), 8-17. <http://www.jstor.org/stable/2387457>
- Angelella, G. M., Stange, L., Scoggins, H. L., & O'Rourke, M. E. (2019). Pollinator refuge establishment and conservation value: Impacts of seedbed preparations, seed mixtures, and herbicides. *HortScience*, 54(3), 445-451. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13600-18>
- Atmowidi, T., Buchori, D., Manuwoto, S., Suryobroto, B., & Hidayat, P. (2007). Diversity of pollinator insects in relation to seed set of mustard (*Brassica rapa* L.: Cruciferae). *HAYATI Journal of Biosciences*. 14(4), 155-161.
- Ayala Barajas, R. (1999). Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomológica Mexicana*, 123(106), 1-123.
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S. P. M., Potts, S. G., & Bouget, C. (2014). Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, 4(4), 370-380. <https://doi.org/10.1002/ece3.924>
- Basu, P., Parui, A. K., Chatterjee, S., Dutta, A., Chakraborty, P., Roberts, S., & Smith, B. (2016). Scale dependent drivers of wild bee diversity in tropical heterogeneous agricultural landscapes. *Ecology and Evolution*, 6(19), 6983-6992. <https://doi.org/10.1002/ece3.2360>
- Bennett, A. B. & Isaacs, R. (2014). Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 193, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Buchmann, S. L. & Nabhan, G.P. (1996). The forgotten pollinators. *Island Press*. Washington D.C.
- Cunningham, S. A. (2000). Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 267(1448), 1149-1152.

- Dáttilo, W., Aguirre, A., Quesada, M., & Dirzo, R. (2015). Tropical forest fragmentation affects floral visitors but not the structure of individual-based palm-pollinator networks. *PLOS ONE*, *10*(3), 1-15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121275>
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*(6), 255-260.
- Du Clos, B., Drummond, F. A., & Loftin, C. S. (2020). Noncrop habitat use by wild bees (Hymenoptera: Apoidea) in a mixed-use agricultural landscape. *Environmental Entomology*, *49*(2), 502-515. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa001>
- Escobedo-Kenefic, N., Dardón, M. J., López, J., Martínez-López, O., & Cardona, E. (2014). Efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas (Apoidea) de un mosaico de bosque pino-encino y áreas agrícolas de Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, *1*(1), 13-20.
- Escobedo-Kenefic, N., Landaverde-González, P., Theodorou, P., Cardona, E., Dardón, M. J., Martínez-López, O., & 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. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04715-8>
- Environmental Systems Research Institute (2008). ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fisher, K., Gonthier, D. J., Enis, K. K., & Perfecto, I. (2017) Floral resource availability from groundcover promotes bee abundance in coffee agroecosystems. *Ecological Applications*, *27*(6), 1815-1826.
- Gálvez, J. & Andrews, K. L. (2014). *Perfil del agro y la ruralidad de Guatemala 2014: Situación actual y tendencias*. (C. Cleaves, Ed.). Guatemala: Universidad Rafael Landívar/Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente IARNA, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura IICA.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L., Harder, L., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N., Dudenhöffer, J., Freitas, B., Ghazul, J., Greenleaf, S., ... Klein, A.

- M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(6127), 1608-1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Garibaldi, L. A., Pérez-Méndez, N., Cordeiro, G. D., Hughes, A., Orr, M., Alves-dos-Santos, I., Freitas, B. M., Freitas de Oliveira, F., LeBuhn, G., Bartomeus, I., Aizen, M. A., Andrade, P. B., Blochtein, B., Boscolo, D., Drumond, P. M., Gaglianone, M. C., Gemmill-Herren, B., Halinski, R., Krug, C., ... Viana, B. F. (2021). Negative impacts of dominance on bee communities: Does the influence of invasive honey bees differ from native bees? *Ecology*, 102(12), 1-8. <https://doi.org/10.1002/ecy.3526>
- GIMBUT, Grupo Interinstitucional de Monitoreo de Bosques y Uso de la Tierra (2014) *Mapa de bosques y uso de la tierra 2012 y Mapa de cambios en uso de la tierra 2001- 2010 para estimación de emisiones de gases de efecto invernadero*. Universidad del Valle de Guatemala, Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Instituto Nacional de Bosques, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación, Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales, Facultad de Agronomía de la Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Greenleaf, S. S. & Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, 133(1), 81-87. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2006.05.025>
- Guardiola, J & Bernal, J. (2009). Factores influyentes en la adopción de cultivos no tradicionales: el caso de Guatemala. *Agroalimentaria*, 15(29), 27-39.
- Hammer, Ø., Harper, D., & Ryan, P. (2001). Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontological Electronica*, 4(1), 1-9.
- Herrera, C. M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80(2), 241-248. <https://doi.org/10.1007/BF00380158>
- Herrera, C. M. (1987). Components of pollinator “quality”: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50(1), 79-90. <https://doi.org/10.2307/3565403>
- Hung, K. J., Kingston, J. M., Albrecht, M., Holway, D. A., & Kohn, J. R. (2018). The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal*

- Society B: Biological Sciences*, 285(1870). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2140>
- Jha, S. & Vandermeer, J. H. (2010). Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. *Biological Conservation*, 143(6), 1423-1431. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.017>
- Kapkoti, B., Rawal, R. S., & Joshi, R. K. (2016). Insect pollinators of *Brassica campestris* in Kumaun, West Himalaya: influence of crop composition, altitude and flowering phenology. *National Academy Science Letters*, 39(5), 389-394. <https://doi.org/10.1007/s40009-016-0500-y>
- Kay, S., Kühn, E., Albrecht, M., Sutter, L., Szerencsits, E., & Herzog, F. (2020). Agroforestry can enhance foraging and nesting resources for pollinators with focus on solitary bees at the landscape scale. *Agroforestry Systems*, 94(2), 379-387. <https://doi.org/10.1007/s10457-019-00400-9>
- Kearns, C. A, Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29, 83-112.
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L., Gratton, C., ... Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5), 584-599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Kevan, P. & Phillips, T. (2001). The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. *Conservation Ecology*, 5(1), 8.
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2006). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303-313.
- Kline, O. & Joshi, N. K. (2020). Mitigating the effects of habitat loss on solitary bees in agricultural ecosystems. *Agriculture*, 10(4), 115. <https://doi.org/10.3390/agriculture10040115>
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., & Thorp, R. W. (2004). The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology*

- Letters*, 7(11), 1109-1119. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00662.x>
- Kuang, A., Popova, A., Xiao, Y., & Musgrave, M. E. (2000). Pollination and embryo development in *Brassica rapa* L. in microgravity. *International Journal of Plant Sciences*, 161(2), 203-211.
- Kuriakose, G., Sinu, P. A., & Shivanna, K. R. (2009). Domestication of cardamom (*Elettaria cardamoum*) in Western Ghats, India: divergence in productive traits and a shift in major pollinators. *Annals of Botany*, 103(5), 727-733.
- Landaverde-González, P., Baltz, L. M., Escobedo-Kenefic, N., Mérida, J., Paxton, R. J., & Husemann, M. (2018). Recent low levels of differentiation in the native *Bombus ephippiatus* (Hymenoptera: Apidae) along two Neotropical mountain-ranges in Guatemala. *Biodiversity and Conservation*, 27(13), 3513-3531. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1612-0>
- Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J. J. G., Theodorou, P., Murray, T. E., Husemann, M., Ayala, R., Moo-Valle, H., Vandame, R., & 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. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12860>
- Lázaro, A., Fuster, F., Alomar, D., & Totland, Ø. (2020). Disentangling direct and indirect effects of habitat fragmentation on wild plants' pollinator visits and seed production. *Ecological Applications*, 30(5), 1-13. <https://doi.org/10.1002/eap.2099>
- Li, P., Kleijn, D., Bandenhausser, I., Zaragoza-Trello, C., Gross, N., Raemakers, I., & Scheper, J. (2020). The relative importance of green infrastructure as refuge habitat for pollinators increases with local land-use intensity. *Journal of Applied Ecology*, 57(8), 1491-1503. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2664.13658>
- Lord, J. M., & Norton, D. A. (1990). Scale and the Spatial Concept of Fragmentation. *Conservation Biology*, 4(2), 197-202. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00109.x>
- Luh, W. M., & Guo, J. H. (2001). Using Johnson's transformation and robust estimators with heteroscedastic test statistics: An examination of the effects of non-normality and heterogeneity in the non-orthogonal two-way ANOVA design. *British Journal of*

- Mathematical and Statistical Psychology*, 54(1), 79–94.
<https://doi.org/10.1348/000711001159438>
- Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R., & Gratton, C. (2017). Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLOS ONE*, 8(12): e0189268.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>
- Marco, P. De & Coelho, F. M. (2004). Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. *Biodiversity and Conservation*, 13(7), 1245-1255.
- Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200(October), 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Millard, J., Outhwaite, C. L., Kinnersley, R., Freeman, R., Gregory, R. D., Adedija, O., Gavini, S., Kioko, E., Kuhlmann, M., Ollerton, J., Ren, Z. X., & Newbold, T. (2021). Global effects of land-use intensity on local pollinator biodiversity. *Nature communications*, 12(1), 2902.
<https://doi.org/10.1038/s41467-021-23228-3>
- MAGA, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación. (2020).
<https://www.maga.gob.gt/maga-impulsa-emprendimiento-de-pequenos-caficultores/>
- Ministerio de Agricultura Ganadería y Alimentación. (2001). Mapa Fisiográfico-Geomorfológico de la República de Guatemala.
- Mitchell, R. J., Irwin, R. E., Flanagan, R. J. & Karron, J. D. (2009). Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany*, 103(9), 1355-1363.
- Murren, C. (2002). Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology*, 90(1) 100-107.
- Osorio-Beristain, M., Domínguez, C. A., Eguiarte, L. E., & Benrey, B. (1997). Pollination efficiency of native and invading Africanized bees in the tropical dry forest annual plant, *Kallstroemia grandiflora* Torr ex Gray. *Apidologie*, 28(1), 11-16.
<https://doi.org/10.1051/apido:19970102>

- Pérez Irungaray, G. E., Rosito Monzón, J. C., Maas Ibarra, R. E., & Gándara Cabrera, G. A. (2018). *Ecosistemas de Guatemala basado en el Sistema de Clasificación de Zonas de Vida*. (IARNA-URL, Ed.). Retrieved from <http://www.infoiarna.org.gt/wp-content/uploads/2019/02/Ecosistemas-de-Guatemala-final.pdf>
- Quesada, M., Rosas, F., Lopezaraiza-Mikel, M., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Guerrero, V., Sánchez-Montoya, M., & Martén-Rodríguez, S. (2012). Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización en plantas tropicales. In: Del Val, E. & Boege, K. (Eds.) *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* (76-101). Ediciones Científicas Universitarias, UNAM.
- Redhead, J. W., Powney, G. D., Woodcock, B. A., & Pywell, R. F. (2020). Effects of future agricultural change scenarios on beneficial insects. *Journal of Environmental Management*, 265, 110550. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110550>
- Ricketts, T. H., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., & Michener, C. D. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(34), 12579-12582.
- Roubik, D. W. (1983). Nest and Colony Characteristics of Stingless Bees from Panamá (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 56(3), 327-355.
- Samejima, H., Marzuki, M., Nagamitsu, T., & Nakasizuka, T. (2004). The effects of human disturbance on a stingless bee community in a tropical rainforest. *Biological Conservation*, 120(4), 577-587. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2004.03.030>
- SAS Institute Inc. (2012). JMP®, Version 10.0.0 Cary, NC.
- Sharma, D. & Abrol, D. P. (2014). Role of pollinators in sustainable farming and livelihood security. In: Gupta, R. K., Reybroeck, W., van Veen, J., & Gupta, A. (Eds.), *Beekeeping for Poverty Alleviation and Livelihood Security* (pp. 379-411). Springer Nature.
- Shepherd, M., Buchmann, S. L., Vaughan, M., & Hoffman Black, S. (2003). *Pollinator Conservation Handbook* (pp. 145). The Xerces Society.
- Sobotka, R., Sáková, L., & Curn, V. (2000). Molecular mechanisms of self-incompatibility in *Brassica*. *Current Issues in Molecular Biology*, 2(4), 103-112.

- Standley, P. C., & Steyermark, J. A. (1946). *Flora of Guatemala*. Chicago: Chicago Natural History Museum.
- Steckel, J. (2013). *Effects of landscape heterogeneity and land use on interacting groups of solitary bees, wasps and their flying and ground-dwelling antagonists*. Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwöhler, C., Erasmi, S., Scherber, C., Tschardtke, T., & Steffan-Dewenter, I. (2014). Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biological Conservation*, *172*, 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.015>
- Sun, S. G., Huang, S. Q. & Guo, Y. H. (2013). Pollinator shift to managed honeybees enhances reproductive output in a bumblebee-pollinated plant. *Plant Systematics and Evolution*, *299*(1), 139-150. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0711-8>
- Tschardtke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management. *Ecology Letters*, *8*(8), 857-874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports*, *9*(1), 4711. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>
- Vides-Borrell, E., Porter-Bolland, L., Ferguson, B. G., Gasselin, P., Vaca, R., Valle-Mora, J., & Vandame, R. (2019). Polycultures, pastures and monocultures: Effects of land use intensity on wild bee diversity in tropical landscapes of southeastern Mexico. *Biological Conservation*, *23*, 269–280. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.025>
- Volenc, Z. M. & Dobson, A. P. (2020). Conservation value of small reserves. *Conservation Biology*, *34*(1), 66-79. <https://doi.org/10.1111/cobi.13308>
- Vranckx, G., Jacquemyn, H., Muys, B., & Honnay, O. (2012). Meta-analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation. *Conservation Biology*, *26*(2), 228-237.

- Wang, R., Yang, Ch., Zhao, G., & Yang, J. (2005). Fragmentation effects on diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa* L. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47(1), 20-26.
- Watts, S., Sapir, Y., Segal, B., & Dafni, A. (2013). The endangered *Iris atropurpurea* (Iridaceae) in Israel: Honey-bees, night-sheltering male bees and female solitary bees as pollinators. *Annals of Botany*, 111(3), 395–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs292>
- Westerkamp, C. (1991). Honeybees are poor pollinators — why? *Plant Systematics and Evolution*, 177, 71–75. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/23674659>
- Wilson, P., & Thomson, J. D. (1991). Heterogeneity Among Floral Visitors Leads to Discordance Between Removal and Deposition of Pollen. *Ecology*, 72(4), 1503–1507. <https://doi.org/10.2307/1941124>
- Wolf, S. & Moritz, R. F. A. (2008). Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 39(4), 419-427.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer-Verlag New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

Table 1

Visit frequency, proportion of visits, fruit set per visit and pollination efficiency for the most common visitors of *B. rapa* flowers. To determine species-specific pollination efficiency, we recorded the probability of setting a fruit of a single visit by each observed species of insect flower visitor.

Taxa	N	Visiting proportion	Fruit set	Pollination efficiency
<i>Apis mellifera</i>	125	0.415	0.776	0.32
<i>Trigona fulviventris</i>	56	0.186	0.696	0.13
<i>Partamona bilineata</i>	41	0.136	0.927	0.13
<i>Aff. Augochlora</i>	23	0.076	0.739	0.06
<i>Lasioglossum</i> spp.	23	0.076	0.739	0.06
Halictidae (other)	8	0.027	0.750	0.02
Syrphidae	11	0.037	0.273	0.01
Diptera (other)	6	0.020	0.833	0.02
<i>Trigona</i> sp.*	5	0.017	1.000	0.02
Aff. Anthophoridae*	3	0.010	1.000	0.01

*Not included in GLM

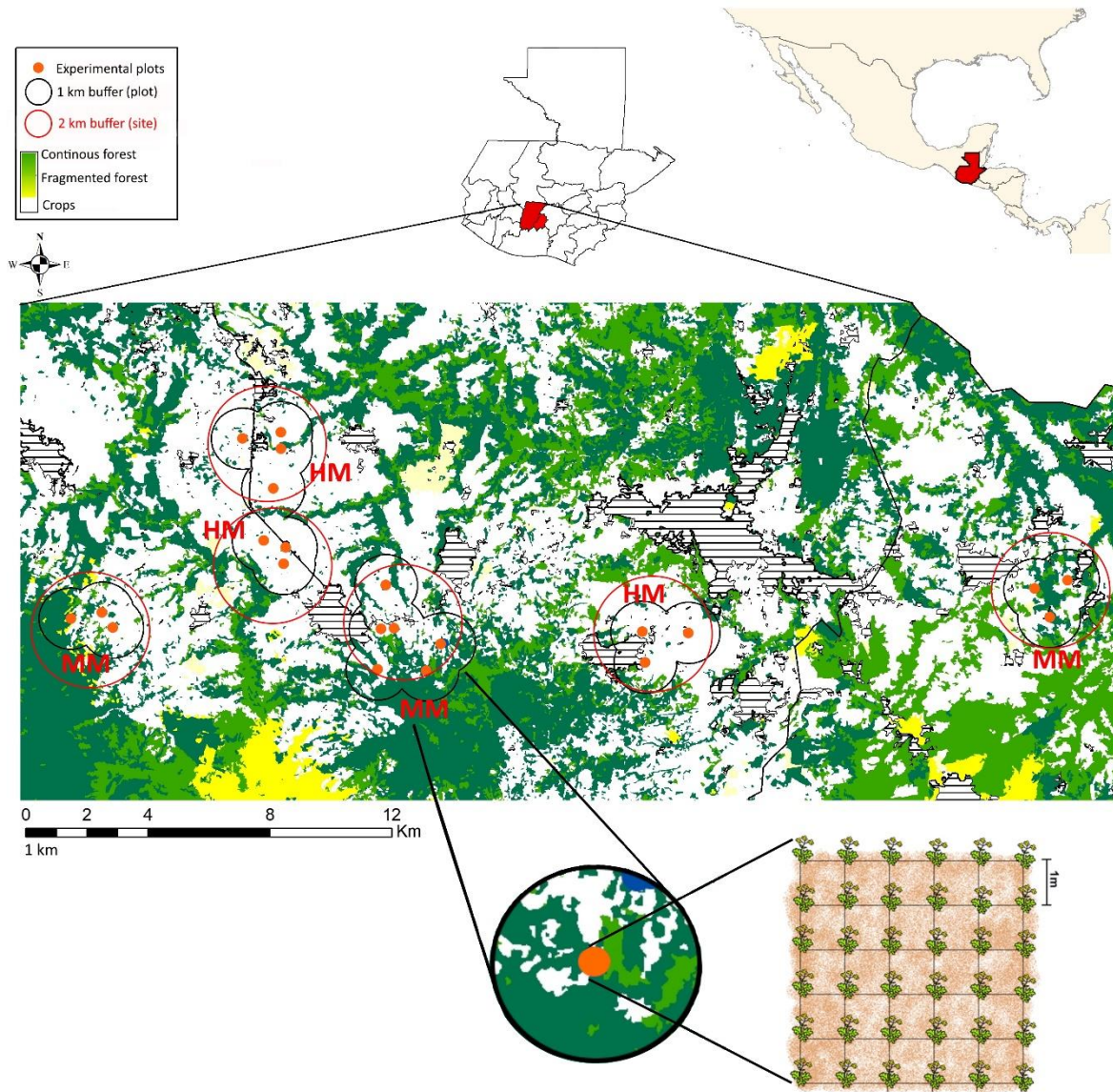


Figure 1. Location of experimental plots (orange circles) in the agricultural highlands of Guatemala. The study sites are delimited as 2 km radius circular buffers (red ellipses). The sites labelled “MM” indicate the moderately modified condition, while the sites labelled “HM” belong to the highly modified condition. Dark green areas represent continuous forest, pale green areas represent fragmented forest areas, yellow and white areas are crops (the lighter color indicates more intensive crops) and dashed areas are settlements. Each experimental plot had 36 *B. rapa* plants distributed 1 m apart from each other, in a 6x6 grid arrangement. Fruit-set and abundance of pollinator fauna that visited *B. rapa* were evaluated within the plots. One km buffers from each plot are represented in black lines. The classifications were made from 2012 land use layers (GIMBUT, 2014).

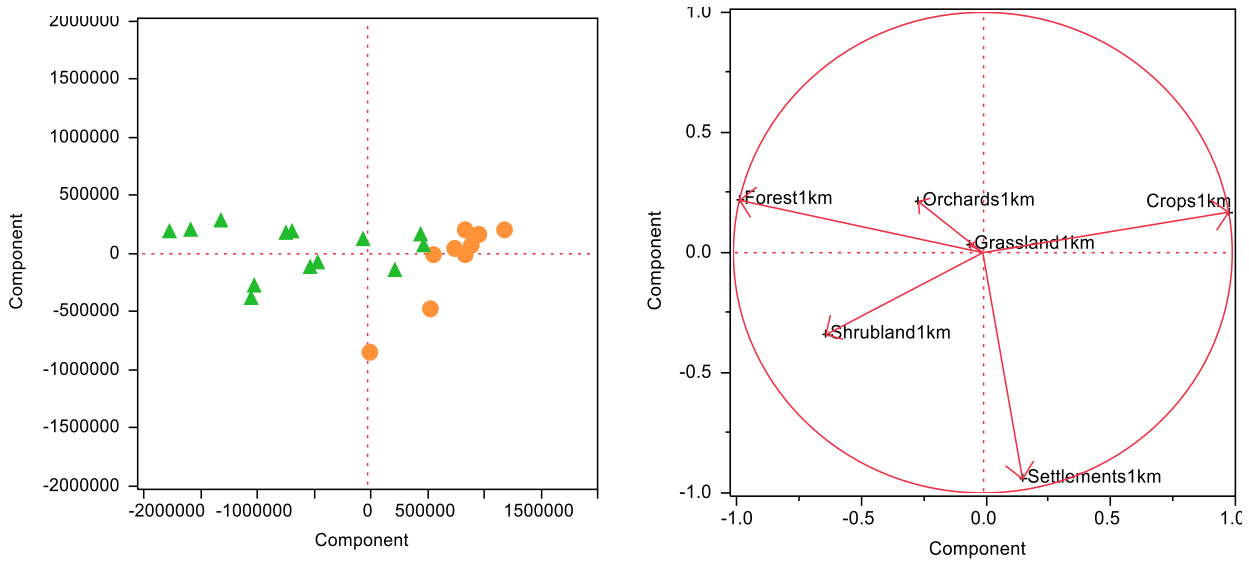


Figure 2. Principal components analysis (PCA) of the area of each land use category, from each 1000 m buffer surrounding experimental *B. rapa* plots in the agricultural highlands of Guatemala, grouped by the percentage of each land use present within the buffer (component 1, 89.2% of the variance; component 2, 8.2% of the variance). The green triangles represent the plots in “moderately modified” (MM) areas, while the orange circles represent the plots in “highly modified” (HM) areas.

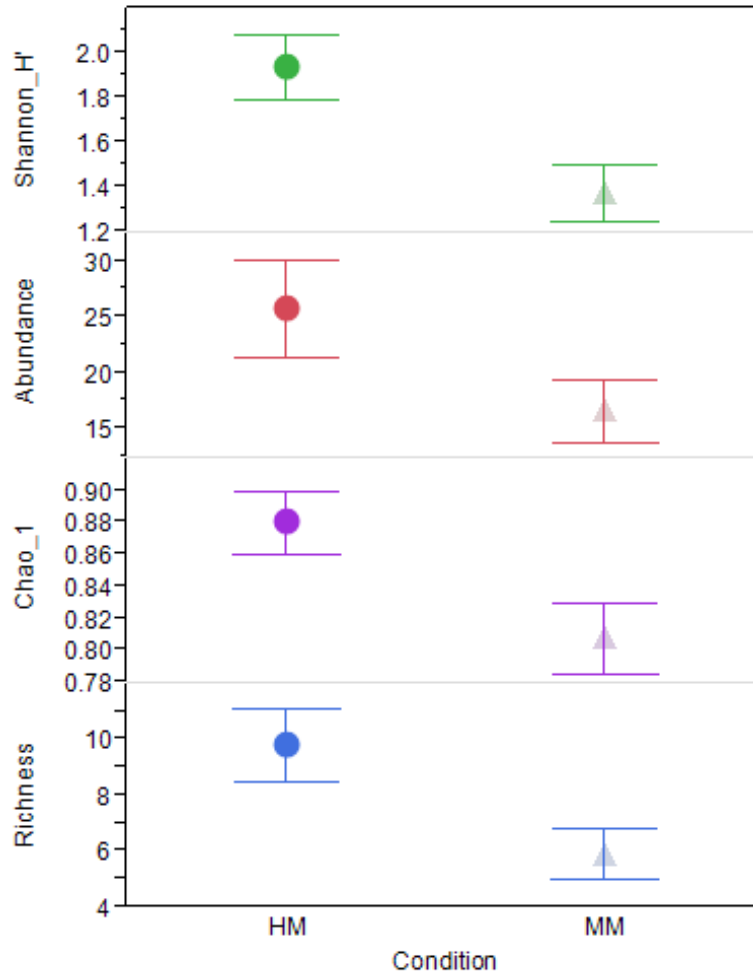


Figure 3. Observed richness ($P=0.021$), rarefied richness (Chao1; $P=0.029$), total abundance ($P=0.09$) and Shannon H' diversity index ($P=0.009$) of native bees sampled within a 100 m radius from the *B. rapa* experimental plots in the agricultural highlands of Guatemala, by perturbation condition: HM, highly modified; MM, moderately modified.

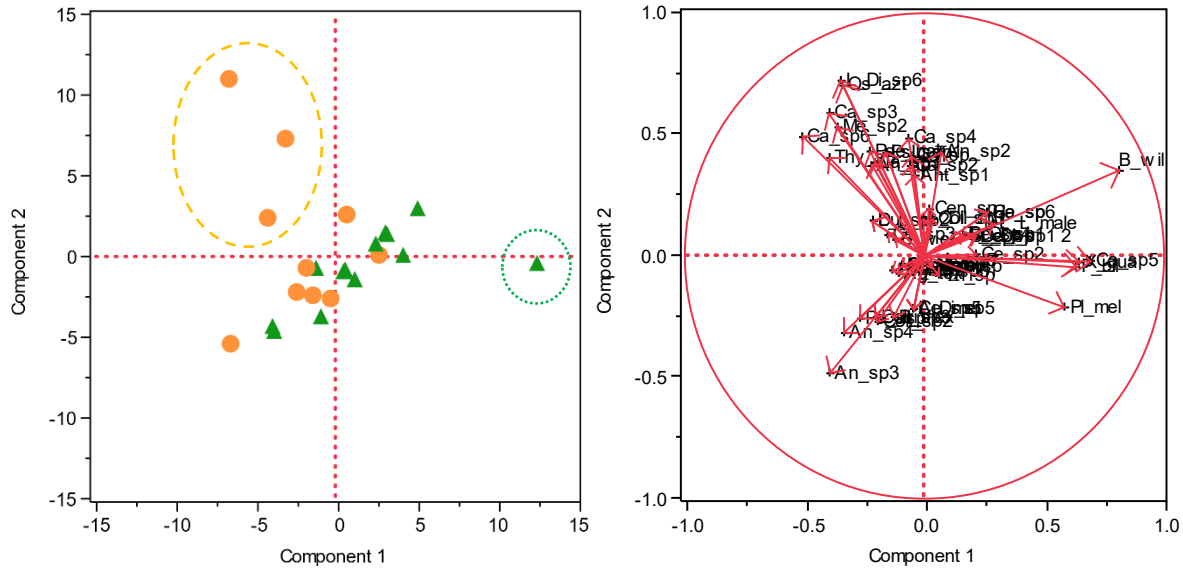


Figure 4. Principal components analysis (PCA) grouping native bees sampled in the surroundings of each experimental *B. rapa* plot in the Guatemalan highlands (variance: 21.67%, 16.88%, and 15.3% for components 1, 2 and 3, respectively). Samplings were performed within a 100 m radius from each plot. The green triangles represent the plots in “moderately modified” (MM) areas, while the orange circles represent the plots in “highly modified” (HM) areas. Bee species are abbreviated, the complete names are listed in table S3.

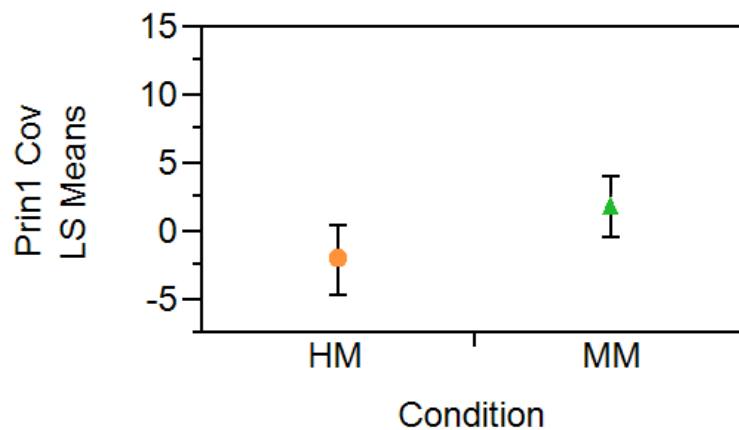


Figure 5. Least square means of native bee abundance visiting *B. rapa* in the agricultural highlands of Guatemala, between the HM (highly modified) and MM (moderately modified) perturbation conditions ($P=0.025$). Obtained from the nested ANOVA analysis on the first principal component scores of the PCA on bee species abundance. Bars are constructed from one standard error. HM, orange circle; MM green triangle.

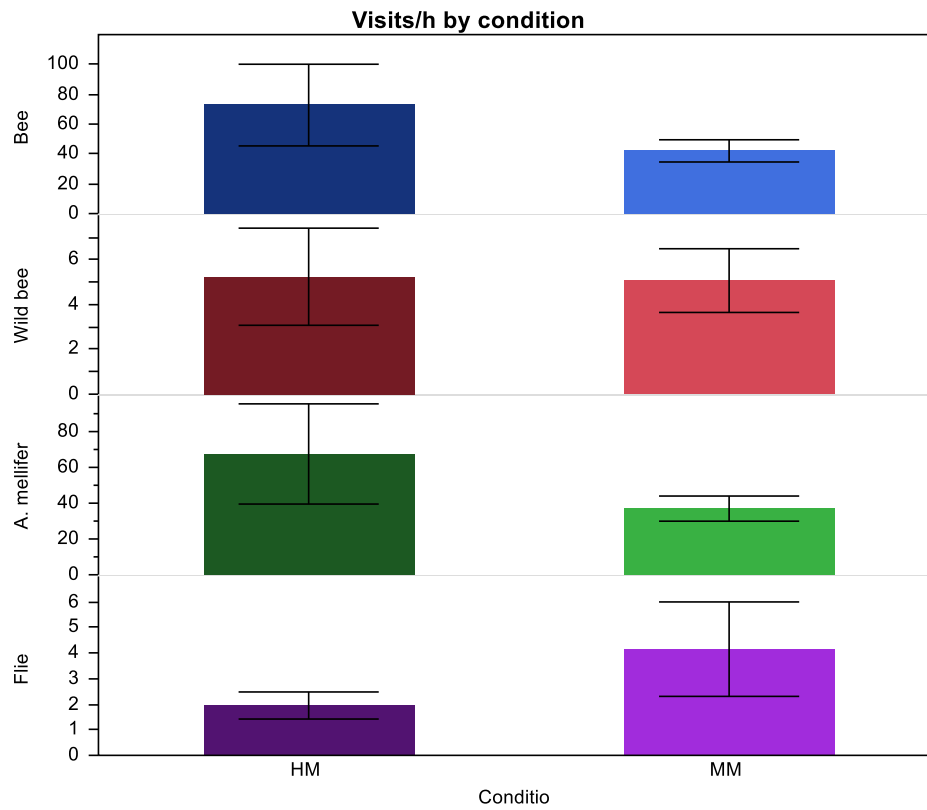


Figure 6. Floral visitation rate of *B. rapa* insect visitors in the agricultural highlands of Guatemala, between the HM (highly modified) and MM (moderately modified) perturbation conditions, by insect group: bees (all), wild bees, honey bees and wild flies. No significant differences were found between conditions, although HM sites had almost twice honey bee visits in comparison to MM.

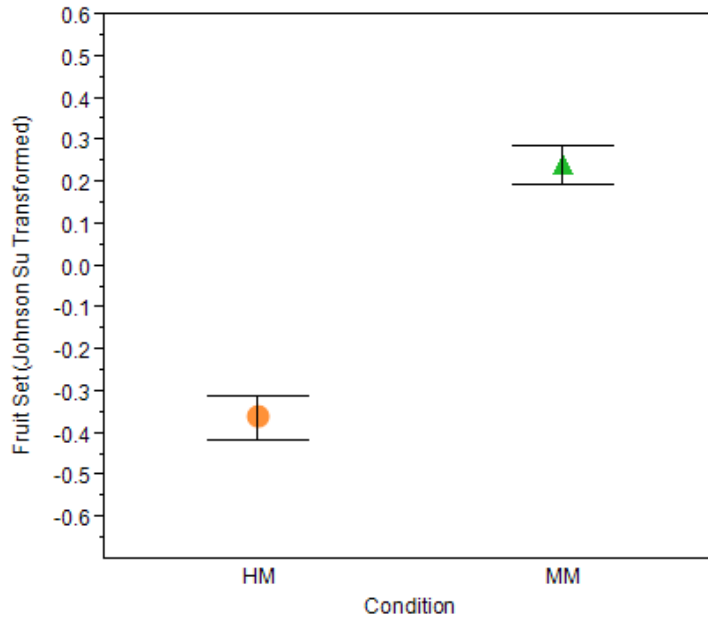


Figure 7. Mean Johnson Su-transformed fruit-set of the experimental *B. rapa* plots in the agricultural highlands of Guatemala, in the HM (highly modified) and MM (moderately modified) perturbation conditions ($P=0.049$). Bars are constructed from one standard error. HM, orange circle; MM green triangle.

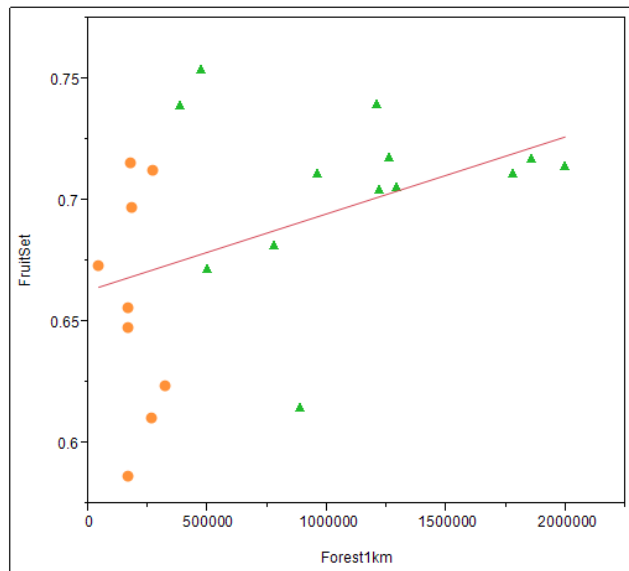


Figure 8. Fruit-set response in *B. rapa* to forest area within a 1 km radius from each experimental plot, in the agricultural highlands of Guatemala. Orange circles represent the fruit-set value in the HM (highly modified) plots, green triangles represent the fruit-set value in the MM (moderately modified) plots. The red line is the fitted least-squares model ($P=0.045$; $R^2=0.14$).

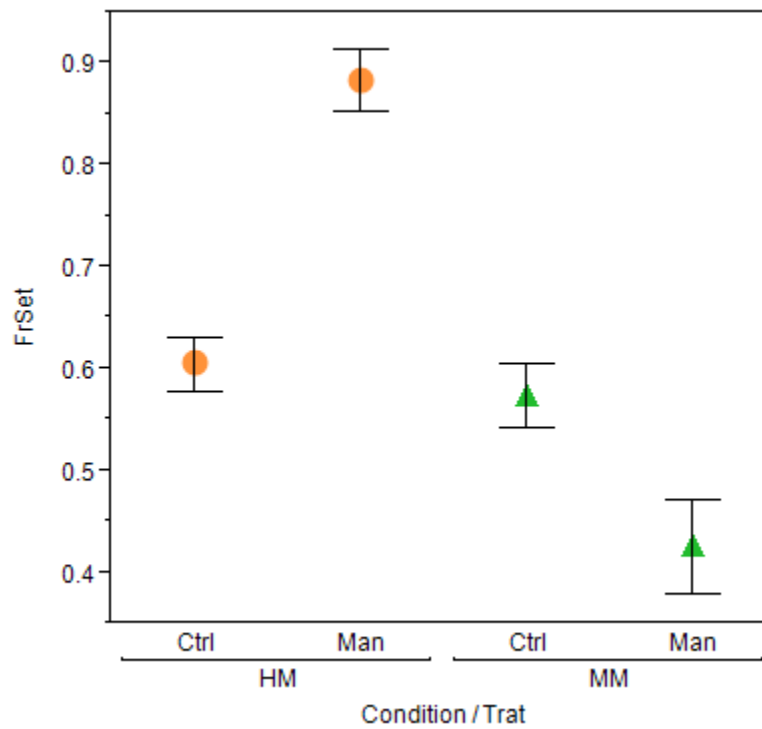


Figure 9. Fruit set differences between manual (Man) and open (Ctrl) pollination, nested within the two studied conditions: HM, highly modified (orange circles); MM, moderately modified (green triangles). The bars are constructed from one standard error. Significant differences were found between conditions ($P < 0.0001$) and between treatments (Man and Ctrl, $P < 0.0001$).

DISCUSIÓN Y PERSPECTIVAS

Los resultados de esta tesis representan un esfuerzo tanto descriptivo como experimental por entender la importancia del servicio ecosistémico de polinización en el altiplano guatemalteco, y qué tanto está siendo influenciado por la estructura del paisaje y el uso del suelo. Asimismo, resaltan la importancia de los parches de vegetación natural en el mantenimiento de las poblaciones de polinizadores, sus interacciones planta-polinizador, y su efectividad para mantener el servicio de polinización.

Fauna de abejas silvestres

En este trabajo se colectó un total de 2196 especímenes de abejas, entre los cuales fueron identificadas 101 morfoespecies (ver información suplementaria del Capítulo I). Esta riqueza de especies de abejas corresponde al 25% de la conocida para el país (Enríquez & Ayala Barajas, 2014), pero es menor que la encontrada en otros estudios realizados en regiones de Guatemala conocidas por su alta diversidad biológica, como el corredor seco del Valle del Motagua, donde se identificaron 138 especies (Rodríguez, 2008), o en la zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, donde fueron registradas 147 especies (Enríquez, 2007). Sin embargo, la riqueza encontrada fue mayor a la esperada por nosotros, considerando que el estudio fue realizado en un área geográfica limitada con condiciones climáticas relativamente homogéneas, y que se encuentra altamente intervenida, poblada, y en buena parte dedicada a usos agrícolas intensivos (Gálvez & Andrews, 2014).

El estudio de fauna de abejas, del cual se derivan los Capítulos I y II, se realizó con el objetivo de caracterizar la diversidad de abejas silvestres en el área, así como de identificar patrones relacionados al uso del suelo y a efectos estacionales (Halffter et al., 2005). El Capítulo I muestra nuestros resultados iniciales, los cuales nos sirvieron de base para el diseño de la aproximación experimental de la cual se deriva el Capítulo III. Es un análisis descriptivo de las comunidades de abejas de la zona a un nivel general y no se considera la variación en la diversidad de abejas presente en cada categoría de paisaje definida dentro de mi tesis. Durante el proceso de aprendizaje que formó parte de los estudios de doctorado de los que se deriva este trabajo, adquirí herramientas de análisis que me permitieron examinar de forma más

adecuada la información, sin embargo, no fue posible aplicarlas a los resultados del capítulo I. El análisis y posterior revisión de los datos obtenidos en esta etapa mostraron que la información disponible permitía calcular medidas de diversidad alfa para los muestreos individuales, así como medidas de dispersión entre categorías (Halffter et al., 2005). Esto además permitiría realizar una partición de la diversidad observada en diversidades α y β , y aplicar métodos de análisis más informativos y con mayor alcance. Por otra parte, al finalizar el trabajo de campo total del doctorado, se contaba con muestreos adicionales que también podrían ser incluidos en el análisis total de diversidad.

Considerando las experiencias adquiridas, el diseño de muestreo utilizado en el Capítulo I podía mejorarse en varios aspectos. Por ejemplo, al definir las localidades donde se realizarán las colectas, en lugar de asignar un área general dentro de la cual se ubicarán al azar las localidades de muestreo, conviene ubicar localidades con la suficiente independencia (distancia geográfica) que permita analizar la cobertura vegetal que lo rodea, como se abordó en los Capítulos II y III. Esto permitiría obtener un valor de área de vegetación natural real para cada valor de diversidad calculado, para cada sitio de muestreo, y así construir modelos en función de las variables de uso del suelo.

Otro aspecto a mejorar es la constancia en cuanto al esfuerzo de muestreo en cada localidad. Para estandarizar el esfuerzo de muestreo durante la primera serie de colectas entomológicas a 4 h por localidad (datos correspondientes a los Capítulos I y II), se procuró que fueran siempre realizadas por el mismo número de personas (cuatro personas) durante el mismo tiempo (una hora), incluyendo al menos a dos personas con experiencia en este tipo de colectas. Durante este trabajo de campo también se realizaron registros de interacciones, por lo que parte del esfuerzo, medido en tiempo, se dedicó a tomar los datos de interacciones planta-abeja (Escobedo-Kenefic et al., 2014). Otra posible debilidad de estos muestreos es que fueron enfocados en especies silvestres, como se muestra en la Tabla 2 del Capítulo I. Esto pudo provocar que la abundancia de *Apis mellifera* Linnaeus no haya sido registrada adecuadamente. Aunque sí se obtuvieron datos de interacciones con esta especie (Capítulo II), los resultados del capítulo III muestran que esta especie es dominante en algunas de las áreas

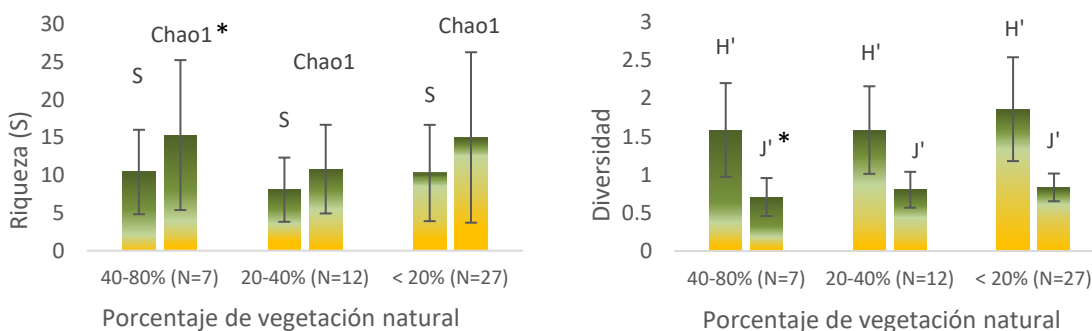
trabajadas, por lo cual su importancia en las comunidades descritas en los Capítulos I y II podría no estar bien representada.

Por otra parte, la segunda serie de colectas entomológicas (datos correspondientes al Capítulo III), fue realizada originalmente con el objetivo de poder comparar la diversidad que visitó las parcelas experimentales de *B. rapa* (ver Capítulo III) con la diversidad real presente en la localidad. Estas colectas fueron realizadas siempre por la misma persona y durante el mismo tiempo (1 h), sin realizar registros de interacciones. Esto permitió una mayor eficiencia en la colecta de insectos, aunque no se obtuvo la información de los registros de interacciones planta-abeja.

Incluso considerando las limitaciones del diseño utilizado, sería posible mejorar el análisis faunístico conservando el enfoque del Capítulo I. Para esto, en principio se incluiría toda la información faunística registrada a lo largo del estudio (Anexo 1), aumentando así el número de localidades de muestreo. Además, en lugar de asignar una categoría *a priori*, la clasificación de las localidades se realizaría según el porcentaje del área de vegetación natural circundante, como se indicó anteriormente. De esta forma, las categorías comparadas responderían al porcentaje real de vegetación natural que afecta cada localidad. La Figura D1 muestra un ejercicio de comparación entre categorías clasificadas según el porcentaje de área natural presente, donde se incluye también la variación (desviación estándar) para las medidas de diversidad α . En este caso, la partición de esta diversidad está representada como riqueza observada y estimada. Se utilizó el estimador Chao1, para tomar en cuenta las especies raras en relación a la abundancia para cada categoría (Chao & Jost, 2012; Figura 1D, a). Las medidas de diversidad de Shannon (H') y equidad de Pielou (J') (Figura 1D, b) consideran la proporción de cada especie dentro de la composición de las comunidades (e.g. Konopiński, 2020). Esta consideración es relevante debido a que se encontró mayor abundancia en las especies de abejas sociales que en las abejas solitarias, aunque las especies solitarias representan la mayoría de la riqueza encontrada (Escobedo-Kenefic et al., 2020). Por otra parte, de encontrarse diferencias entre la riqueza observada y estimada, convendría utilizar un abordaje como el propuesto por Chao y Shen (2003), donde se aplique un ajuste al índice de Shannon para tomar en cuenta las especies que no fueron detectadas en el muestreo.

Para estudiar la partición de la diversidad α y β , continuando con el enfoque de categorías, convendría utilizar un método que permita evaluar el recambio de especies entre y dentro de las categorías, sin dejar fuera la información aportada por las abundancias de cada especie. El escalamiento multidimensional no-métrico permite representar las diferencias dentro y fuera de las categorías, sin requerir de relaciones lineales u otros supuestos necesarios para otros métodos de ordenación (Escobedo-Kenefic et al., 2020; Holland, 2008). La Figura D2 ejemplifica el uso de dicho escalamiento para definir conjuntos sobre la base de distancias euclidianas. A diferencia de los análisis de agrupación y componentes principales, utilizados en el Capítulo I, este enfoque ofrece una solución numérica que permite visualizar la relación entre las categorías establecidas, sobre la base del recambio de especies entre las composiciones, representado por la medida de distanciamiento.

Los resultados estos ejercicios proveen una visión más completa del problema y evidencian que, al menos a la escala estudiada, las variaciones entre las medidas de diversidad no parecen ser explicadas únicamente por el porcentaje de cobertura. Los resultados presentados en el Capítulo I, sugieren que el recambio de especies podría responder a la cercanía geográfica entre localidades, más que al estado de la vegetación natural cercana. La Figura D3 muestra un ejercicio realizado en función de esta hipótesis, donde las localidades fueron clasificadas en función de su cercanía geográfica (localidades ubicadas dentro de áreas de 3.5 km, con un máximo de 7 km entre sí). Esta clasificación dio lugar a definir seis áreas (sitios), las cuales también fueron clasificadas según el grado de modificación antropogénica presente, de acuerdo al criterio utilizado en el capítulo III. Aquí, nuevamente se utilizó el escalamiento multidimensional no-métrico con distancias euclidianas para representar los cambios entre la composición de las comunidades. De forma interesante, los resultados coinciden con lo encontrado en función de la vegetación, lo que sugiere que las comunidades con un mayor recambio de especies sí se encuentran en áreas donde predomina la vegetación natural. Sin embargo, probablemente se requieran estudios a escalas finas donde se tomen en cuenta efectos locales, o bien, estudios a escalas geográficas mayores que faciliten la independencia entre las localidades de muestreo y el análisis a distintas escalas a nivel de paisaje (Razo-León et al., 2018; Ruiz-Toledo et al., 2020).



a)

b)

Figura D1. Valores promedio de riqueza, riqueza esperada (Chao1), diversidad (H') y equidad (J') entre localidades de muestreo totales en el altiplano agrícola de Guatemala (Anexo 1). Las localidades están clasificadas en función al porcentaje de vegetación natural en sus alrededores (40-80%, 20-40% y <20%), medido dentro de un radio de 1 km a partir de cada una. Las barras de error representan una desviación estándar a partir de la media. A pesar de que esta clasificación asigna muchas más localidades de muestreo en la categoría de menor porcentaje de área natural (N=27) que las localidades de las otras categorías sumadas (N = 7 y N = 12), los valores promedio de las medidas de diversidad muestran mucha más variación dentro de las categorías que entre ellas, en especial en cuanto a la riqueza de especies. A pesar de esto, el análisis entre medianas Kruskal-Wallis (aplicado tras verificar normalidad) indica un valor de riqueza estimada (Chao1) significativamente más alto ($\chi^2_2, N=44=17.27, P<0.0005$) y de equidad (J') significativamente más bajo ($\chi^2_2, N=43=17.43, P<0.0005$), en las áreas con mayor porcentaje de vegetación natural, respecto a las demás categorías. No se encontró diferencias significativas entre las demás medidas. En cuanto a la abundancia de abejas nativas en cada categoría y en concordancia con lo reportado en el capítulo I, en este ejercicio la categoría de mayor proporción de vegetación natural (40-80%) tuvo en promedio 71.7 (DS=62.8) individuos colectados por localidad, mientras que las categorías de entre 20 y 40% y de menos de 20% tuvieron 40.8 (DS=34.4) individuos y 44.4 (DS=37.01) individuos, respectivamente. Sin embargo, la variación fue considerable dentro de todas las categorías y no se encontró diferencias significativas.

Paisaje e interacciones planta-abeja

Como se mencionó anteriormente, durante los muestreos correspondientes al capítulo I, obtuvimos numerosos registros de visitas florales, lo cual nos permitió realizar una caracterización biológica de la zona desde la perspectiva de la estructura de las interacciones planta-polinizador. El Capítulo II retoma los resultados presentados en el Capítulo I, luego de contar con revisiones taxonómicas de los especímenes por parte de expertos taxónomos y de realizar una depuración exhaustiva de la información. Las medidas de diversidad calculadas por sitio permitieron obtener estadísticas en relación a los posibles efectos, no solo de uso del suelo, sino de la estacionalidad climática, como se planteó en el Capítulo I. Asimismo, la

cuantificación directa de variables de paisaje permitió evaluar los efectos directamente, a diferencia de la comparación entre categorías *a priori* que se plantea en el capítulo I. La disponibilidad de recursos florales fue el principal factor determinante de la composición de las comunidades de abejas. También se identificó un efecto de la estacionalidad sobre las redes de interacción planta-polinizador. La influencia de la estacionalidad en la composición de comunidades de abejas en áreas tropicales ha sido ya identificada en trabajos anteriores (Poveda-Coronel et al., 2018; Samnegård et al., 2015), así como el recambio de especies entre estaciones (Meléndez Ramírez et al., 2016; Samnegård et al., 2015).

Las métricas de interacción planta-abeja aportaron una dimensión funcional al estudio de diversidad, y permiten examinar su relación con la estructura del paisaje y sus posibles adaptaciones en función de los cambios estacionales. Debido a que los análisis utilizan las métricas obtenidas por cada red en cada sitio de muestreo, en correspondencia con sus variables independientes correspondientes, en el manuscrito no se incluyen figuras que representen las redes completas de cada estación. Sin embargo, el hallazgo de redes menos estables se refleja no solamente en los análisis de las redes locales. La representación de la red formada por todas las interacciones de la estación seca (Figura D4) sugiere una dominancia de la especie de abejorro *Bombus wilmattae*, tanto en cantidad de interacciones como en el número de distintas plantas visitadas. En contraste, la red correspondiente a la estación lluviosa (Figura D5) muestra una mayor simetría en la estructura de las interacciones. Estas figuras ilustran de forma general algunos de los principales resultados presentados en el Capítulo II: la estación lluviosa mostró un valor relativamente bajo de anidamiento, lo cual indica también una estructura más simétrica (Bascompte & Jordano, 2014). Las abejas sin aguijón también fueron más abundantes en la temporada lluviosa, sugiriendo que su actividad puede estar influenciada por condiciones climáticas (Do Nascimento & Nascimento, 2012). Además, la mayor disponibilidad de recursos florales en la temporada lluviosa podría estar disminuyendo la presión por competencia, favoreciendo la simetría (Escobedo-Kenefic et al., 2020). La abundancia relativamente baja de varias especies de abejas sociales podría explicar que en la temporada seca las redes de interacción fueron más anidadas, lo que muestra una menor robustez y estabilidad en la estructura de las interacciones (Thébault & Fontaine, 2010).

En conjunto, estos resultados resaltan la importancia de mantener la disponibilidad de recursos florales a lo largo del año para que las poblaciones de polinizadores, y el servicio de polinización, sean sostenibles (Landaverde-González, et al., 2017; Ngo et al., 2013).

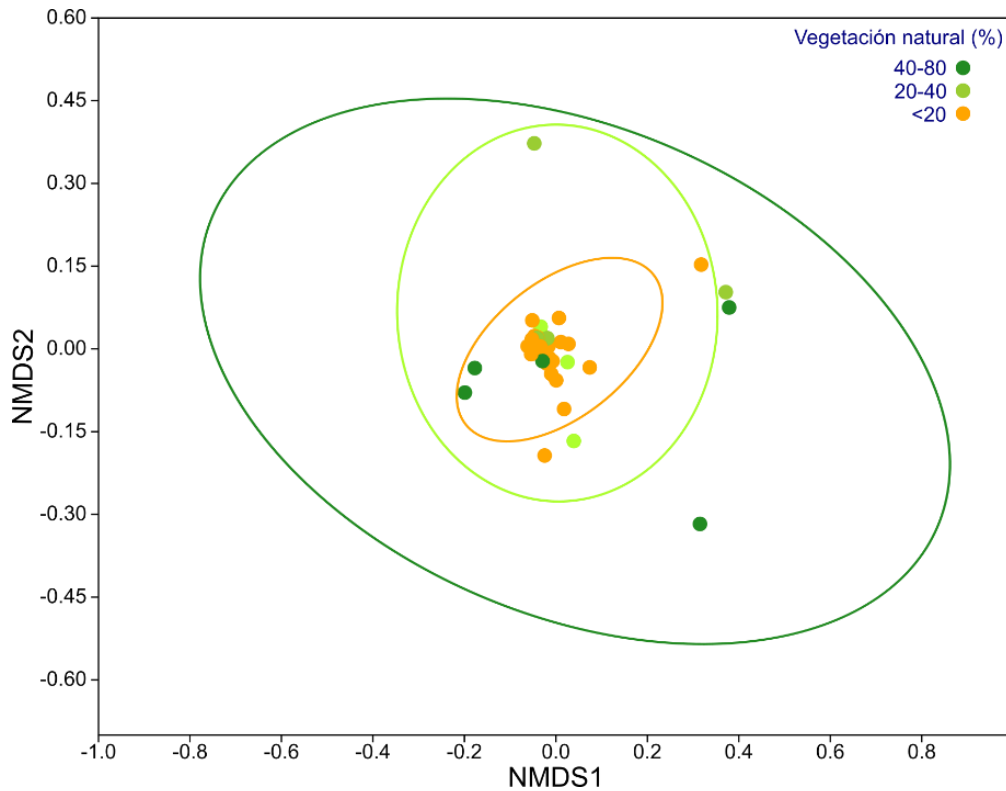


Figura D2. Escalamiento multidimensional no-métrico de las comunidades de abejas (abundancia por especie) entre localidades de muestreo del altiplano agrícola de Guatemala, con distintos porcentajes de vegetación natural (40-80%, 20-40% y <20%) dentro de un área circundante de 1 km de radio. Medida de distanciamiento: distancia euclidiana, stress =0.1202. Los marcadores verdes oscuro representan las localidades con 40 a 80% de vegetación natural, los marcadores verdes claro representan las localidades con 20 a 40% vegetación natural, y las localidades color naranja representan las localidades con menos de 20% de vegetación natural circundante. Se muestran las elipses de intervalo de confianza al 95%.

De forma complementaria a lo mostrado en la Figura D1, se observa que el conjunto correspondiente a las localidades con mayor proporción de vegetación natural muestra mayores distancias respecto a las otras categorías, y entre sí. A la vez, las localidades con proporciones menores de vegetación natural, a pesar de ser más numerosas, presentan distancias menores, evidenciando la similitud entre sus comunidades. Esto indica que, si bien las diferencias en diversidad α entre las categorías no es evidente a primera vista, las áreas con vegetación natural aportan de forma importante a la diversidad total del sistema.

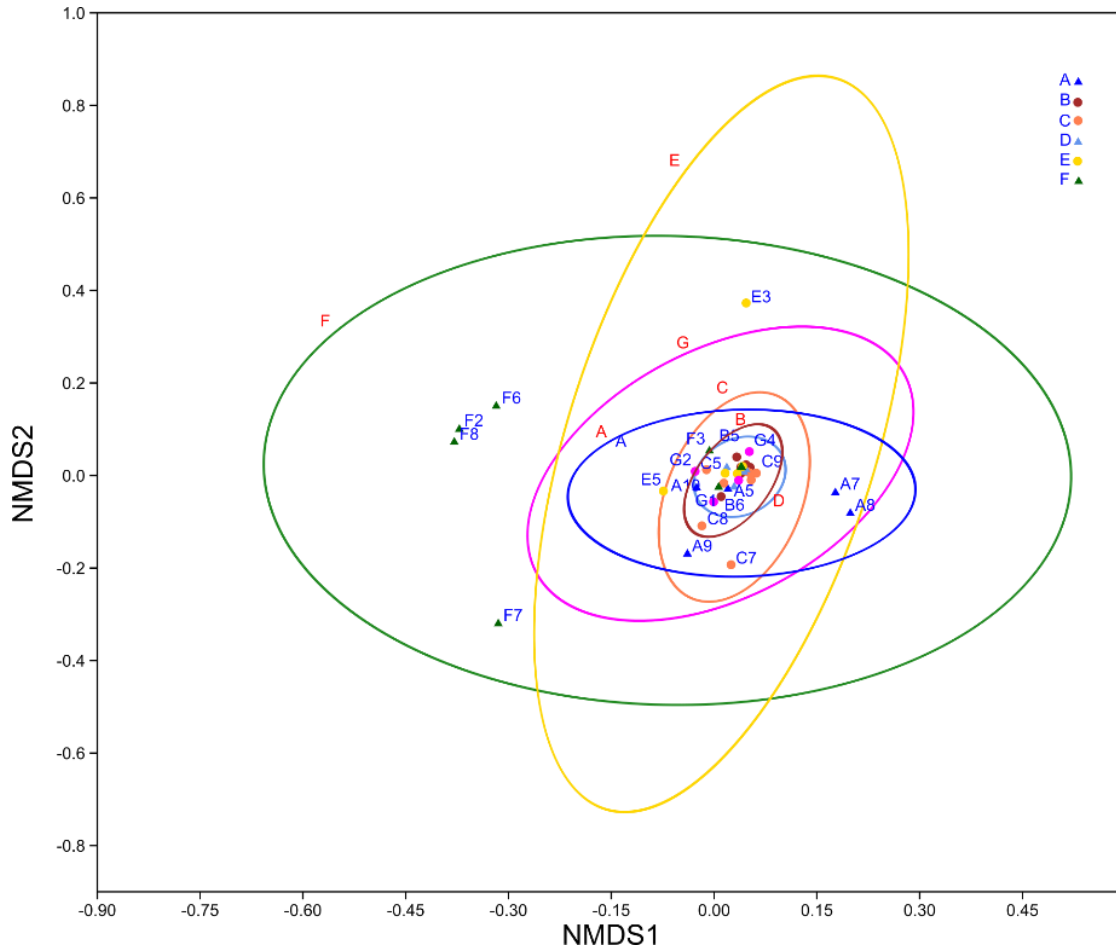


Figura D3. Escalamiento multidimensional no-métrico de las comunidades de abejas entre localidades de muestreo en el altiplano agrícola de Guatemala, agrupadas por cercanía geográfica dentro de los sitios elegidos *a priori*. Medida de distanciamiento: distancia euclidiana, stress =0.1216. Los marcadores etiquetados con la misma letra y del mismo color corresponden a localidades dentro de un mismo sitio (sitios A a F). Los marcadores circulares corresponden a las áreas más intervenidas (HM, según el enfoque del capítulo III), los marcadores triangulares corresponden a las áreas con mayor proporción de vegetación natural (MM). Se muestran las elipses de intervalo de confianza al 95%. Las etiquetas de localidades superpuestas fueron removidas para mejorar la visibilidad.

Modificación antropogénica del paisaje y el servicio de polinización

La evaluación del servicio de polinización, abordada en el Capítulo III, se realizó esperando encontrar un efecto directo de la perturbación sobre la diversidad de visitantes florales y del servicio de polinización. El diseño buscaba evaluar el efecto de la estructura del paisaje, comparando entre categorías de uso (enfoque del Capítulo I) y de la proporción y heterogeneidad de usos (enfoque del Capítulo II). Para lograrlo, se propuso instalar parcelas experimentales de una planta dependiente de polinización, en distintas ubicaciones del área de

estudio, procurando representar la heterogeneidad de la zona. Se eligió como modelo experimental al nabo común, *Brassica rapa* L., debido que es una maleza común en el área de estudio (Standley & Steyermark, 1946), y por ser una planta de rápido crecimiento y dependiente de polinización cruzada mediada por insectos para su reproducción (Kuang et al., 2000; Sobotka et al., 2000). Para representar el área lo mejor posible, seis sitios fueron definidos *a priori* sobre la base del uso predominante: 1) áreas principalmente dedicadas a la agricultura anual y a poblaciones humanas, denominadas “altamente modificada” (HM, por sus siglas en inglés); 2) áreas con fragmentos extensos y/o abundantes de vegetación natural y relativamente pocos usos antrópicos denominadas “moderadamente modificadas” (MM). Dentro de cada sitio instalamos de 3 a 5 parcelas experimentales, que consistieron en 36 plantas de *B. rapa* ubicadas en una disposición de 6 x 6, con 1 m de separación (ver Capítulo III). Respecto al primer enfoque (categorías de paisaje), las parcelas ubicadas en áreas con mayor proporción de bosque produjeron un *fruit-set* significativamente mayor. Asimismo, la proporción de bosque natural en las áreas cercanas a las parcelas tuvieron un efecto positivo sobre la producción de frutos. En contraste, áreas de paisaje más heterogéneas se relacionan positivamente con la diversidad de abejas silvestres, pero esto no parece afectar la producción de frutos.

Los resultados indican que la eficiencia en la polinización (medida como *fruit-set*) está favorecida por la presencia de mayores proporciones de bosque, no por la heterogeneidad de usos, aunque ésta parezca favorecer la diversidad de abejas. Por otra parte, los visitantes florales de *B. rapa* fueron más abundantes en las áreas de uso agrícola y habitacional, aunque las especies de abejas silvestres (incluyendo abejas sin aguijón) y las moscas polinizadoras fueron más abundantes en las áreas con más proporción de bosque natural.

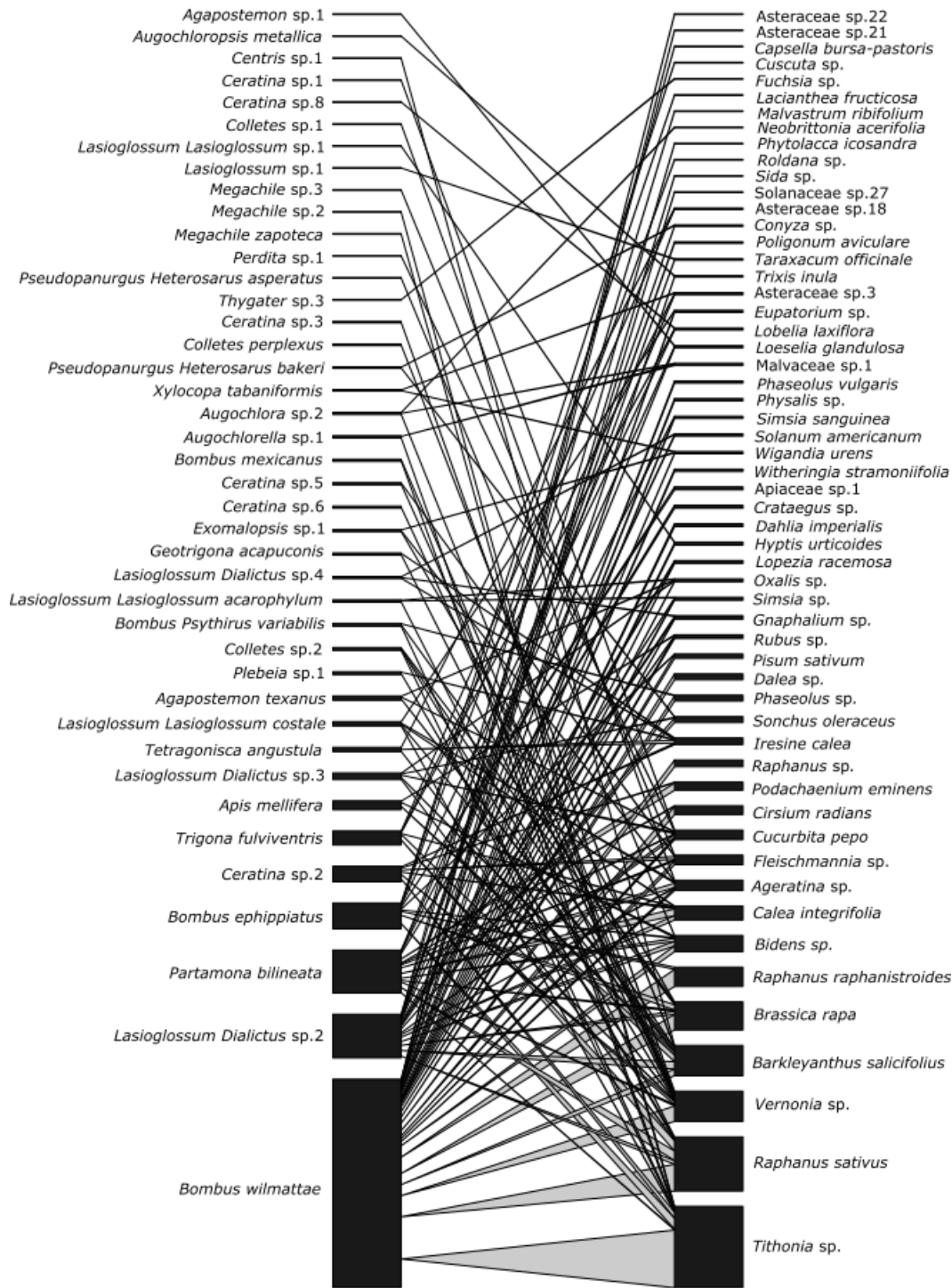


Figura D4. Gráfica de interacciones planta-abeja totales correspondientes a la estación seca del año 2012 en el altiplano agrícola de Guatemala, según los datos utilizados en el Capítulo II. La especie de abejorro *Bombus wilmattae* obtuvo una cantidad de interacciones evidentemente mayor que las demás especies de abejas, sugiriendo un comportamiento altamente generalista y dominante durante esta temporada.

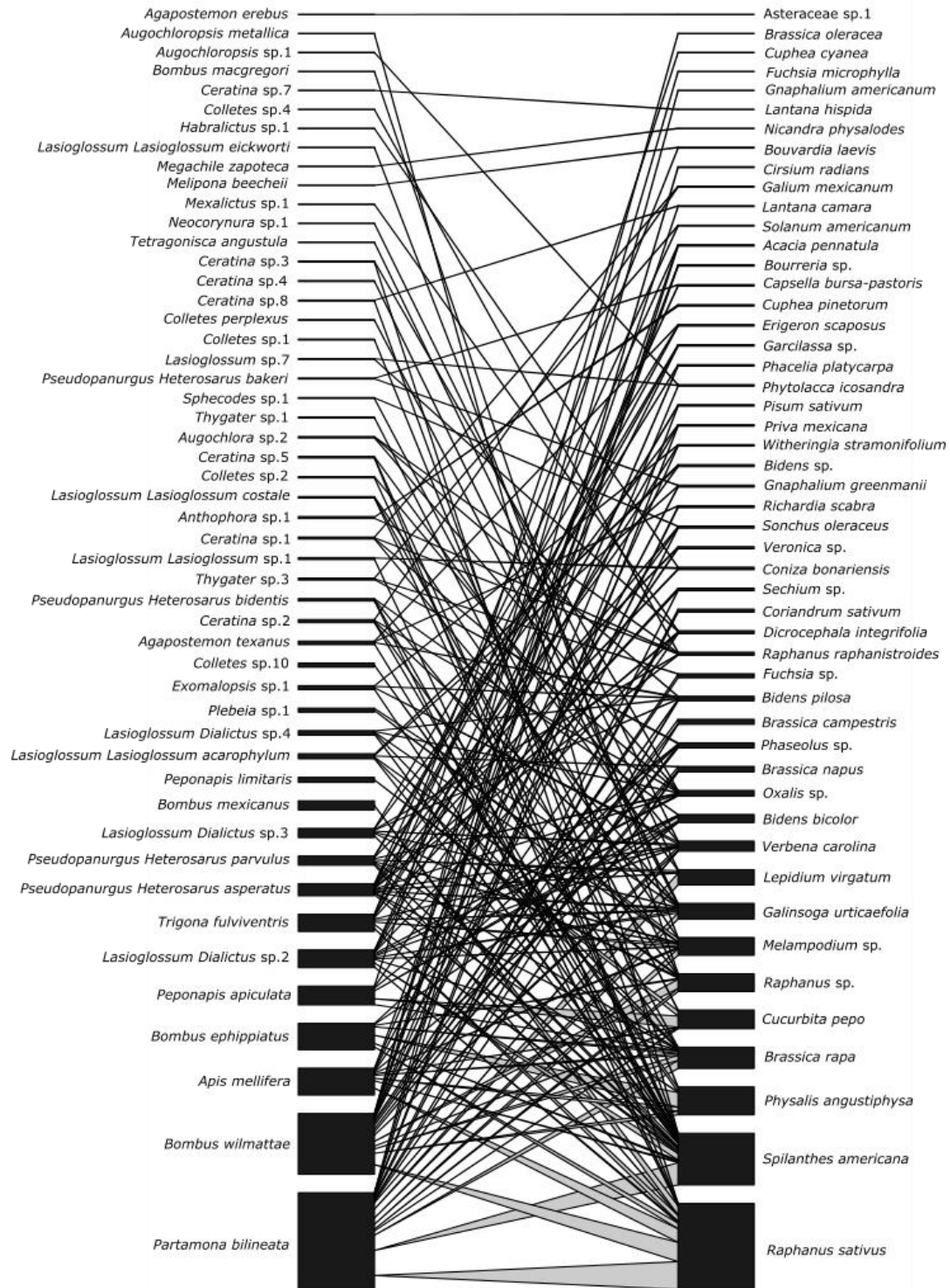


Figura D5. Gráfica de interacciones planta-abeja totales correspondientes a la estación lluviosa del año 2012 en el altiplano agrícola de Guatemala, según los datos utilizados en el Capítulo II. En esta temporada se registró un mayor número de interacciones, incluyendo de varias especies de abejas sociales, lo que produjo valores de anidamiento relativamente menores, así como una red más simétrica y posiblemente más resiliente.

Al no encontrarse relación del *fruit-set* con la diversidad de abejas, se planteó la pregunta de si la identidad de los polinizadores podría ayudar a explicar el servicio de polinización asociado a las áreas de bosque. Los resultados de las pruebas de eficiencia de polinización de una sola visita revelaron que la mayoría de las abejas silvestres son altamente eficientes como polinizadoras de *B. rapa*, de forma comparable con *A. mellifera*. Esta especie ha sido reportada como polinizadora importante del género *Brassica* (Goodell & Thomson, 2007; Munawar et al., 2009) y reportó el valor más alto del índice de eficiencia de polinización calculado en el capítulo III, al ser la especie más frecuente. Las especies nativas *Trigona fulviventris* y *Partamona bilineata* obtuvieron los siguientes valores más altos. De manera interesante, la abeja sin aguijón *P. bilineata* produjo un *fruit-set* significativamente mayor en una sola visita. Esta especie es una de las más abundantes en altitudes de montaña en Guatemala (Enríquez et al., 2015; Landaverde-González et al., 2017) y es una especie importante en las comunidades planta-polinizador del área de estudio (Escobedo-Kenefic et al., 2020), por lo que podría estar haciendo un aporte importante al servicio de polinización a otras especies vegetales de la zona.

Todas las flores visitadas por otras abejas nativas produjeron frutos, aunque hubo pocas observaciones de estas especies. Contrario a lo esperado según la literatura (Jauker & Wolters, 2008), las moscas de la familia Syrphidae produjeron menos frutos por visita que otros taxones observados. Aunque fueron visitantes frecuentes, las moscas de este grupo pueden necesitar una mayor frecuencia de visitas para alcanzar el mismo éxito que tendrían las abejas silvestres (Jauker et al., 2012). Aunque la diversidad de polinizadores ha sido reportada como beneficiosa para la polinización de *B. rapa* (Atmowdi et al., 2007), especies con una alta tasa de producción de frutos con una sola visita sugieren la presencia de polinizadores clave en el sistema.

Reflexiones finales y perspectivas

Los resultados de esta tesis indican un efecto positivo de la heterogeneidad del paisaje (Capítulos I y III) y del acceso a recursos florales, en la diversidad de abejas (Caudil et al., 2017; Fisher et al., 2017) (Capítulo II). Por otra parte, se encontró una dependencia de los polinizadores más abundantes (las abejas sociales nativas) de los remanentes de bosque

(Escobedo-Kenefic et al, 2014; Escobedo-Kenefic et al., 2020). Los valores más altos de diversidad de abejas silvestres corresponden a las áreas heterogéneas que incluyen fragmentos de bosque, indicando que aún fragmentos de vegetación natural relativamente pequeños son capaces de proveerles de hábitat (Aguirre & Dirzo, 2008). La diversidad de abejas posiblemente depende en gran medida de la diversidad florística (Garibaldi et al., 2011; Potts et al., 2010), de la cual dependen sus recursos alimenticios, entre otros.

El servicio de polinización se ve favorecido por la presencia de las reservas forestales que constituyen los fragmentos de bosque primario continuo presentes en el área (Escobedo-Kenefic et al., 2014), debido a que favorecen la abundancia de abejas nativas sociales, como los abejorros del género *Bombus* y algunas especies de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) (Escobedo-Kenefic et al., 2020). Entre estas últimas, resalta la especie *P. bilineata*, que ha sido identificada en otros estudios como polinizadora de cultivos importantes en el altiplano de Guatemala, como *Cucurbita pepo* L. (Enríquez et al., 2015; Landaverde-González, Enríquez, & Núñez-Farfán, 2021). Se sabe que *P. bilineata* es relativamente resiliente a la fragmentación, pero la pérdida de hábitat podría llevar a la disminución de su diversidad genética y aumentar la vulnerabilidad de sus poblaciones (Landaverde-González et al., 2017).

Considero que esta tesis será la base para estudios a largo plazo y servirá de insumo para planes de conservación en beneficio del mantenimiento de la polinización y de la conservación de los insectos polinizadores. Espero continuar estudiando el altiplano agrícola de Guatemala y de la región, para describir con mayor certeza los factores que afectan la diversidad de polinizadores y aplicar estos conocimientos para la conservación de sus especies y de sus interacciones.

Uno de los enfoques a abordar es la evaluación del servicio de polinización en cultivos de especies nativas, como *C. pepo*, *Phaseolus lunatus* L. y *P. coccineus* L. Estos cultivos son utilizados de forma tradicional dentro del sistema de milpa presente en la zona de estudio, y fueron considerados como posibles modelos alternativos durante el desarrollo de este trabajo. La evaluación del servicio de polinización utilizando una planta nativa con un sistema reproductivo más específico podría dar información que complementa los hallazgos aquí presentados. Otro aspecto que se espera explorar en el futuro es la influencia de efectos

locales muy específicos, como la presencia de vegetación seminatural en las áreas de cultivo, y las prácticas agrícolas que se implementan, tanto tradicionales como tecnificadas.

Por tratarse de un sistema altamente heterogéneo y complejo, incluir todas las variables que influyen en la diversidad de polinizadores del área de estudio sobrepasa el alcance de este trabajo. Sin embargo, los resultados de este estudio se proponen como una contribución novedosa al conocimiento sobre el efecto de la perturbación sobre las comunidades de polinizadores, sus interacciones y su provisión del servicio de polinización, en especial en los altiplanos agrícolas del trópico.

Referencias

- Aguirre, A., & Dirzo, R. (2008). Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, *141*(2), 375–384. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.014>
- Atmowdi, T., Buchori, D., Manuwoto, S., Suryobroto, B., & Hidayat, P. (2007). Diversity of pollinator insects in relation to seed set of mustard (*Brassica rapa* L.: Cruciferae). *HAYATI Journal of Biosciences*, *14*(4), 155–161. <https://doi.org/10.4308/hjb.14.4.155>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). *Mutualistic networks*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.5860/choice.51-6155>
- Caudill, S. A., Brokaw, J. N., Doublet, D., & Rice, R. A. (2017). Forest and trees: Shade management, forest proximity and pollinator communities in southern Costa Rica coffee agriculture. *Renewable Agriculture and Food Systems*, *32*(5), 417–427. <https://doi.org/10.1017/S1742170516000351>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, *93*(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., & Shen, T.-J. (2003). Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics*, *10*, 429–443. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1026096204727>
- Do Nascimento, D. L., & Nascimento, F. S. (2012). Extreme effects of season on the foraging activities and colony productivity of a stingless bee (*Melipona asilvai* Moure, 1971) in northeast Brazil. *Psyche*, *2012*. <https://doi.org/10.1155/2012/267361>
- Enríquez, E. (2007). *Polinizadores del grupo de los insectos en el Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia a lo largo de un año*. Guatemala. Retrieved from [http://digilib.unila.ac.id/11478/16/16.BAB II.pdf](http://digilib.unila.ac.id/11478/16/16.BAB%20II.pdf)
- Enríquez, E., & Ayala Barajas, R. (2014). Impacto de la Colección de Abejas Nativas de Guatemala, luego de 14 años de su conformación. *Revista Ciencia y Conservación*, *5*, 38-47.

- Enríquez, E., Ayala, R., Gonzalez, V. H., & Núñez-Farfán, J. (2015). Alpha and beta diversity of bees and their pollination role on *Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae) in the Guatemalan cloud forest. *Pan-Pacific Entomologist*, *91*(3), 211–222. <https://doi.org/10.3956/2015-91.3.211>
- Escobedo-Kenefic, N., Dardón, M., López, J., Martínez-López, O., & Cardona, E. (2014). Efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas (Apoidea) de un mosaico de bosque pino-encino y áreas agrícolas de Sacatepéquez y Chimaltenango, Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, *1*(1), 13–20.
- Escobedo-Kenefic, N., Landaverde-González, P., Theodorou, P., Cardona, E., Dardón, M. J., Martínez, O., & 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. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04715-8>
- Fisher, K., Gonthier, D. J., Ennis, K. K., & Perfecto, I. (2017). Floral resource availability from groundcover promotes bee abundance in coffee agroecosystems. *Ecological Applications*, *27*(6), 1815–1826. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/eap.1568>
- Gálvez, J., & Andrews, K. L. (2014). *Perfil del agro y la ruralidad de Guatemala 2014: Situación actual y tendencias*. (C. Cleaves, Ed.). Guatemala: Universidad Rafael Landívar/Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente IARNA, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura IICA.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... Klein, A. M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, *14*(10), 1062–1072. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x>
- Goodell, K., & Thomson, J. D. (2007). Influence of bee species (Hymenoptera: Apiformes) with contrasting behaviors on pollen movement in a mustard, *Brassica rapa* (Brassicaceae) and the muskmelon *Cucumis melo* (Cucurbitaceae). *Entomologia Generalis*, *29*(2–4), 237–252. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/29/2007/237>

- Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P., & Melic, A. (2005). El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma. *Monografías Tercer Milenio*, 4(84–932807–7–1), 242. Retrieved from http://sea-entomologia.org/PDF/M3M4/005_018_01_Significado.pdf
- Holland, S. M. (2008). *Non-Metric Multidimensional Scaling (MDS)*. Athens: University of Georgia.
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H. C., & Steffan-Dewenter, I. (2012). Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1), 81–87. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x>
- Jauker, F., & Wolters, V. (2008). Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia*, 156(4), 819–823. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1034-x>
- Konopiński, M. K. (2020). Shannon diversity index: A call to replace the original Shannon’s formula with unbiased estimator in the population genetics studies. *PeerJ*, 2020(6). <https://doi.org/10.7717/peerj.9391>
- Kuang, A., Popova, A., Xiao, Y., & Musgrave, M. E. (2000). Pollination and Embryo Development in *Brassica rapa* L. in Microgravity. *International Journal of Plant Sciences*, 161(2), 203–211. <https://doi.org/10.1086/314254>
- Landaverde-González, P., Enríquez, E., Ariza, M. A., Murray, T., Paxton, R. J., & Husemann, M. (2017). Fragmentation in the clouds? The population genetics of the native bee *Partamona bilineata* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in the cloud forests of Guatemala. *Conservation Genetics*, 18(3), 631–643. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0950-x>
- Landaverde-González, P., Enríquez, E., & Juan Núñez-Farfán, . (2021). The effect of landscape on *Cucurbita pepo*-pollinator interaction networks varies depending on plants’ genetic diversity. *Arthropod-Plant Interactions*, 15, 917–928. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09872-y>
- Landaverde-González, P., Quezada-Euán, J. J. G., Theodorou, P., Murray, T. E., Husemann, M., Ayala, R., ... 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. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12860>

Meléndez Ramírez, V., Ayala, R., & González, H. D. (2016). Temporal variation in native bee diversity in the tropical sub-deciduous forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 9(2), 718–734. <https://doi.org/10.1177/194008291600900210>

Munawar, M. S., Raja, S., Siddique, M., Niaz, S., & Amjad, M. (2009). The Pollination By Honeybee (*Apis Mellifera* L.) Increases Yeild of Canola (*Brassica Napus* L.). *Methods*, 31(2), 103–106.

Ngo, H. T., Gibbs, J., Griswold, T., & Packer, L. (2013). Evaluating bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity using Malaise traps in coffee landscapes of Costa Rica. *Canadian Entomologist*, 145(4), 435–453. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.16>

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>

Poveda-Coronel, C. A., Riaño-Jiménez, D., & Cure, J. R. (2018). Diversity and phenology of wild bees in a highly disturbed tropical dry forest “Desierto de la Tatacoa”, Huila–Colombia. *Neotropical Entomology*, 47(6), 786–790. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0578-z>

Razo-León, A. E., Vásquez-Bolaños, M., Muñoz-Urias, A., & Huerta-Martínez, F. M. (2018). Changes in bee community structure (Hymenoptera, Apoidea) under three different land-use conditions. *Journal of Hymenoptera Research*, 66, 23–38. <https://doi.org/10.3897/jhr.66.27367>

Rodríguez, G. (2008). *Patrones temporales de la diversidad y abundancia de abejas nativas (Hymenoptera: Apoidea) en la región semiárida del valle del Motagua*. Universidad de San Carlos de Guatemala.

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

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106807>

Samnegård, U., Hambäck, P. A., Eardley, C., Nemomissa, S., & Hylander, K. (2015). Turnover in bee species composition and functional trait distributions between seasons in a tropical agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 211, 185-194.

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.010>

Sobotka, R., SÁKOVÁ, L., & CURN, V. (2000). Molecular mechanisms of self-incompatibility in *Brassica*. *Current Issues in Molecular Biology*, 2(4), 103-112.

<https://doi.org/10.21775/cimb.002.103>

Standley, P. C., & Steyermark, J. A. (1946). *Flora of Guatemala*. Chicago: Chicago Natural History Museum.

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856.

<https://doi.org/10.1126/science.1188321>

CONCLUSIONES GENERALES

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis se formulan las siguientes conclusiones generales:

1. El altiplano agrícola de Guatemala —a pesar del alto grado de perturbación por actividades humanas— aún conserva importantes y diversas poblaciones de insectos polinizadores, que proveen en buena parte del servicio ecosistémico de polinización.
2. Existe un efecto positivo de la heterogeneidad y de la disponibilidad de recursos florales en la diversidad de abejas nativas.
3. La presencia de proporciones altas de bosque natural favorece la producción de frutos de *Brassica rapa*, una planta que depende de polinización mediada por insectos para su polinización.
4. No se encontró una relación directa de la diversidad de abejas nativas en el *fruit set*, pero se identificó la eficacia en una sola visita de algunas de estas especies, en especial *Partamona bilineata*, como polinizadores de *B. rapa*.
5. La relación de las abejas sociales nativas con el bosque natural podría explicar el efecto positivo de las áreas moderadamente modificadas sobre el *fruit-set* del modelo experimental.

ANEXOS:

INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

Anexo 1: Información suplementaria del Capítulo I

Tabla A1

Localidades de colecta de abejas silvestres

Código	Localidad	Latitud	Longitud	m s.n.m.
1a	Astillero Balam Juyú (a)	14.6256	-91.0059	2650
1b	Astillero Balam Juyú (b)	14.6172	-91.0016	2628
2a	El Rejón (a)	14.6229	-90.7290	2012
2b	El Rejón (b)	14.6229	-90.7290	2012
3a	San Lorenzo (a)	14.6310	-90.9946	2426
3b	San Lorenzo (b)	14.6308	-90.9983	2436
4a	Caserío El Manzanal	14.6351	-90.7052	1908
4b	Chiponquín	14.6423	-90.7113	1947
5a	La Canoa	14.6569	-90.9627	2070
5b	Finca Victoria	14.6569	-90.9634	2158
6a	Santa Cruz Balanyá	14.6734	-90.9327	2021
6b	Camán-Recta de Patzicía	14.6722	-90.9416	2132
7a	Chrijuyú (a)	14.6875	-90.9624	2214
7b	Chirijuyú (b)	14.6855	-90.9655	2151
8a	San José Yalú (a)	14.6930	-90.7405	1665
8b	San José Yalú (b)	14.6930	-90.7405	1665
9a	El Sitio (a)	14.6139	-90.9706	2263
9b	El Sitio (b)	14.6139	-90.9706	2263
10a	Hogar Ana Vitello	14.6206	-90.7607	1773
10b	ICTA	14.6367	-90.8034	1765
11	Recta de Patzicía	14.6551	-90.9286	2100
12a	Las Flores	14.6769	-90.7564	1965
12b	Las Flores	14.6769	-90.7564	1965

Código	Localidad	Latitud	Longitud	m s.n.m.
BA	San Lorenzo	14.6297	-90.9921	2392
BB	Cerro Socó	14.6171	-90.8991	2418
BC	Chiponquín	14.6423	-90.7113	1964
BD	El Sitán	14.6294	-90.9090	2083
BE	Cerro Socó 2	14.6251	-90.8942	2279
BF	Cojobal	14.6324	-91.0044	2489
BG	Chiponquín 2	14.6438	-90.7102	2039
BH	San Lorenzo 2	14.6342	-90.9949	2361
BI	Cerro Socó 3	14.6249	-90.8953	2284
BJ	La Muchacha	14.6174	-90.9138	2249
BK	El Rejón	14.6411	-90.7198	1962
BL	San Lorenzo 3	14.6293	-90.9963	2446
BM	Casa Hogar	14.6329	-90.7157	2059
CA	Recta de Patzicía 1	14.6486	-90.9415	2121
CB	Sta. Cruz Balanyá 1	14.6825	-90.9423	2130
CC	Itzapa 1	14.6285	-90.8358	1807
CD	Recta de Patzicía 2	14.6553	-90.9474	2127
CE	Sta. Cruz Balanyá 2	14.6874	-90.9423	2160
CF	Sta. Cruz Balanyá 3	14.6777	-90.9445	2132
CG	Recta de Patzicía 3	14.6533	-90.9414	2121
CH	Sta. Cruz Balanyá 4	14.6856	-90.9536	2166
CI	Itzapa 2	14.6282	-90.8221	1786
CJ	Itzapa 3	14.6190	-90.8348	1819

Tabla A2

Listado de morfoespecies con abundancias, por localidad de colecta

Morfoespecie/ Localidad	1a	1b	2a	2b	3a	3b	4a	4b	5a	5b	6a	6b	7a	7b	8a	8b	9a	9b	10a	10b	11	12a	12b
Andrenidae																							
<i>Perdita</i> sp. 1											1												
<i>Pseudopanurgus asperatus</i> (Timberlake, 1975)		2		7		8		5		1	1	1		1		4		3					
<i>Pseudopanurgus bakeri</i> (Cockerell, 1896)						3					2					1							
<i>Pseudopanurgus bidentis</i> (Cockerell, 1896)				3		1		3		1													
<i>Pseudopanurgus parvulus</i> (Friese, 1917)		1		4		3		6				7				3							
Apidae																							
<i>Anthophora</i> sp.				1				3															
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758			10	9	12		7	3		15	2	11	1	1							2		
<i>Bombus ephippiatus</i> Say, 1837	38	44			4	6		2			1	1					1				2		
<i>Bombus macgregori</i> Labougle and Ayala, 1985						1																	
<i>Bombus mexicanus</i> Cresson, 1878															1				2	18			
<i>Bombus variabilis</i> (Cresson, 1872)	1										3												
<i>Bombus wilmattae</i> Cockerell, 1912	1	10	15	5	51	12	79	19	2	3	41	32	15	9	28	12	22		10	23	19	11	
<i>Centris</i> sp. 1																							1
<i>Ceratina</i> sp. 1				4					1														
<i>Ceratina</i> sp. 2			1	6	1		7								6	1						8	
<i>Ceratina</i> sp. 3				2			4								2								
<i>Ceratina</i> sp. 4				2																			
<i>Ceratina</i> sp. 5				2			1	1							2								
<i>Ceratina</i> sp. 6																3							
<i>Ceratina</i> sp. 7				1																			
<i>Ceratina</i> sp. 8				1																		2	
<i>Geotrigona acapulconis</i> (Strand, 1919)															3								
<i>Melipona beecheii</i> Bennett, 1831				1												1							
<i>Partamona bilineata</i> (Say, 1837)		4	5	63		6	42	73	1			5	4	17	7	13	1	4		21	2		
<i>Peponapis apiculata</i> (Cresson, 1878)				6				4		8		17		5									19
<i>Peponapis limitaris</i> (Cockerell, 1906)				9				1															
<i>Plebeia</i> sp. 1				7			3	1							1								
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)								1							6								
<i>Thygater</i> sp. 1				1								1											
<i>Thygater</i> sp. 2																							1
<i>Thygater</i> sp. 3											1	4											
<i>Trigona fulviventris</i> Guérin-Ménéville, 1845				22			17	13							2	10				10			
<i>Xylocopa guatemalensis</i> Cockerell, 1912																							
<i>Xylocopa tabaniformis</i> Smith, 1854							1													1			

Morfoespecie/ Localidad	BA	BB	BC	BD	BE	BF	BG	BH	BI	BJ	BK	BL	BM	CA	CB	CC	CD	CE	CF	CG	CH	CI	CJ	
Colletidae																								
<i>Colletes perplexus</i> Smith, 1879			2	2																				
<i>Colletes</i> sp. 1		2			1																			
<i>Colletes</i> sp. 2			1					1			1					1		1					2	
<i>Colletes</i> sp. 4				1				1																
<i>Colletes</i> sp. 6		1																						
<i>Colletes</i> sp. 10		8																						
Halictidae																								
<i>Agapostemon erebus</i> Roberts, 1972													1											
<i>Agapostemon texanus</i> Cresson, 1872				2					1		5	1				4								
<i>Agapostemon</i> sp. 1							1																	
<i>Augochlora</i> sp. 2			1	2				1							1								1	
<i>Augochlorella</i> sp. 1				2			1																3	
<i>Augochloropsis metallica</i> (Fabricius, 1793)				1												1							1	
<i>Augochloropsis</i> sp. 1																1								
<i>Exomalopsis</i> sp. 1				3			1				1					5			1					
<i>Habralictus</i> sp. 1		1																	1					
<i>Lasioglossum acarophilum</i> McGinley, 1986					1	4					2	6		1										
<i>Lasioglossum castale</i> (Vachal, 1904)		1		2	1		4						2											
<i>Lasioglossum eickworti</i> McGinley, 1986				1																				
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 2		6		7	3	13	6	2	8	2	33	7	4		2	4		3				7		
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 3		1		1		11			2		7			1		9		1				1		
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 4		1		4		1					2	1			1	3		1						
<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 1						2							1										2	
<i>Lasioglossum</i> sp.											1													
<i>Lasioglossum</i> sp. 7																							2	
<i>Mexalictus</i> sp. 1																							1	
<i>Neocorynura</i> sp. 1																1								
<i>Sphecodes</i> sp. 1		1				2										1								
Megachilidae																								
<i>Megachile zapoteca</i> Cresson, 1878				1																			1	
<i>Megachile</i> sp. 1							1																	
<i>Megachile</i> sp. 2																								1

Morfoespecie/ Localidad	BA	BB	BC	BD	BE	BF	BG	BH	BI	BJ	BK	BL	BM	CA	CB	CC	CD	CE	CF	CG	CH	CI	CJ
Andrenidae																							
<i>Andrena</i> sp.		2		5		2				1					1			2	4	1	4		
<i>Andrena</i> sp. 1	2	6		6					2	2				2				4	2	7	5		
<i>Andrena</i> sp. 2		1			6	6	1															12	
<i>Andrena</i> sp. 3																						2	
<i>Andrena</i> sp. 4				2										2		1							
<i>Pseudopanurgus asperatus</i> (Timberlake, 1975)		1		3	1	1		3						3								3	
<i>Pseudopanurgus bakeri</i> (Cockerell, 1896)		2		1				4										1	1				
<i>Pseudopanurgus bidentis</i> (Cockerell, 1896)														3				1					2
<i>Pseudopanurgus parvulus</i> (Friese, 1917)																							1
<i>Pseudopanurgus sculleni</i> (Timberlake, 1975)															1								
Apidae																							
<i>Anthophora</i> sp. 1															1			2					
<i>Anthophora</i> sp. 2	1																						
<i>Bombus ephippiatus</i> Say, 1837	1																						
<i>Bombus mexicanus</i> Cresson, 1878																	1					1	1
<i>Bombus weisi</i> Friese, 1903		3	1	2				1	4	6		2		5		1		2		9		2	4
<i>Bombus wilmattae</i> Cockerell, 1912	8	15	3	5			10	4	8	2	8	4		1	4		9	5	2		6		1
<i>Ceratina</i> sp. 1																						1	1
<i>Ceratina</i> sp. 2											1												
<i>Ceratina</i> sp. 3									3	1			1		1			1					1
<i>Ceratina</i> sp. 4				1					1														
<i>Ceratina</i> sp. 5													1										
<i>Ceratina</i> sp. 6		1																					
<i>Ceratina</i> sp. 7				1			1															1	
<i>Deltoptila</i> LaBerge & Michener, 1963		2		1								3											
<i>Partamona bilineata</i> (Say, 1837)			6	10			74	1		1			1	2		3					1		1
<i>Peponapis apiculata</i> (Cresson, 1878)																						1	
<i>Plebeia melanica</i> Ayala, 1999			2				7				3	4				2							2
<i>Thygater</i> sp.														5	2				3	1	4		
<i>Triepeolus</i> sp.			2																				
<i>Trigona fulviventris</i> Guérin-Méneville, 1845							10				22					2							67
<i>Xylocopa guatemalensis</i> Cockerell, 1912							1																
<i>Xylocopa tabaniformis</i> Smith, 1854												1											
<i>Xylocopa tabaniformes sylvicola</i> O'Brien & Hurd, 1965															1								
Colletidae																							
<i>Caupolicana</i> sp. 1									1					2	1			4	1				
<i>Caupolicana</i> sp. 2															4			6					

Morfoespecie/ Localidad	BA	BB	BC	BD	BE	BF	BG	BH	BI	BJ	BK	BL	BM	CA	CB	CC	CD	CE	CF	CG	CH	CI	CJ						
<i>Caupolicana</i> sp. 3																		1	6	6									
<i>Caupolicana</i> sp. 4							1												2			1							
<i>Caupolicana</i> sp. 5							3				1																		
<i>Caupolicana</i> sp. 6				1													4			3	1	5							
<i>Colletes</i> sp.																			1										
<i>Colletes</i> sp. 2						1																							
<i>Colletes</i> sp. 3							1																						
Halictidae																													
<i>Agapostemon texanus</i> Cresson, 1872																			1			3							
<i>Augochlora</i> sp. 1																							1						
<i>Augochloropsis metallica</i> (Fabricius, 1793)														9															
<i>Dufourea</i> sp. 1																					7								
<i>Habralictus</i> sp. 1																							1						
<i>Lasioglossum tricornis</i> (Vachal, 1904)																							1						
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 1																				1									
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 2																							1						
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 4																				2	5		2	1	3	1	2	2	1
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 6																					1		3		3		3	11	
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 7																								1					
<i>Lasioglossum (Evylaeus)</i> sp.																								2					
<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 1																								1					
<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 2																								1					
<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 3																								1	1				
<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 4																								1					
<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 5																								3	5	1	1	1	
<i>Lasioglossum</i> sp. 3																								1	2	2	2	1	
<i>Mexalictus</i> sp. 1																									1				
<i>Sphecodes</i> sp. 1																									1	1			
Megachilidae																													
<i>Megachile</i> sp.																									4				
<i>Megachile</i> sp. 2																									1	2	1		
<i>Osmia azteca</i> Cresson, 1878																									1	11	7	1	

Anexo 2: Información suplementaria del Capítulo II

Supplementary information

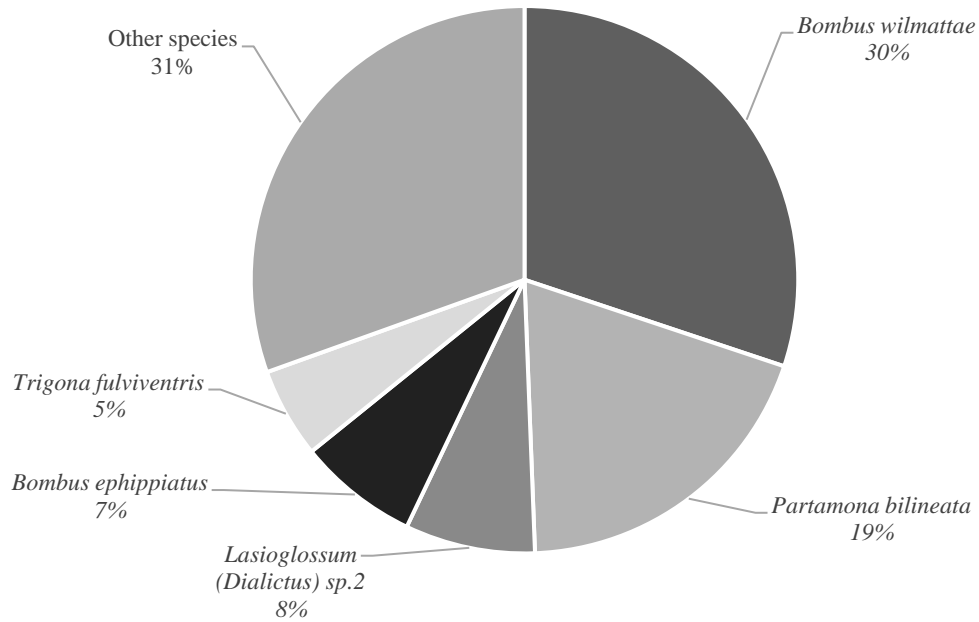


Figure S1. Percentages of sampled bee species, only the most abundant species (5% or more) are named.

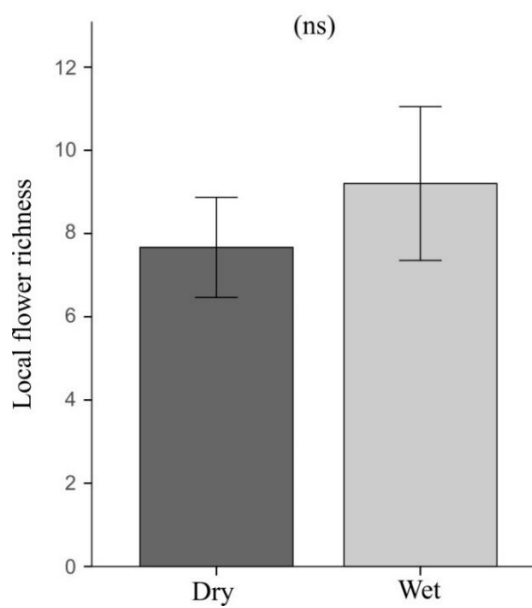


Figure S2. Local flower richness between dry and wet seasons. Means \pm SE are shown; (ns) non-significant.

Table S1

Names of our sampling sites, coordinates and altitude. The repeated number refers to sites that were sampled during both the dry and wet seasons, sites labelled with the letter “a” were sampled during the dry season, sites labelled with the letter “b” were sampled during the wet season; “distance within sites” indicates the distance in kilometers between the exact sampling locations, in each season. The lines “---” mean that only one seasonal replicate was done in the site

Code	Site	Latitude	Longitude	m a.s.l.	Season	Distance Within sites (km)
1a	Astillero Balam Juyú (a)	14.62556	-91.0059	2650	Dry	
1b	Astillero Balam Juyú (b)	14.61719	-91.0016	2628	Wet	1.04
2a	El Rejón (a)	14.62289	-90.729	2012	Dry	
2b	El Rejón (b)	14.62289	-90.729	2012	Wet	0.0
3a	San Lorenzo (a)	14.63097	-90.9946	2426	Dry	
3b	San Lorenzo (b)	14.63083	-90.9983	2436	Wet	0.5
4a	Caserío El Manzanal	14.63514	-90.7052	1908	Dry	
4b	Chiponquín	14.64225	-90.7113	1947	Wet	1.03
5a	La Canoa	14.65692	-90.9627	2070	Dry	
5b	Finca Victoria	14.65686	-90.9634	2158	Wet	0.25
6a	Santa Cruz Balanyá	14.67336	-90.9327	2021	Dry	
6b	Camán-Recta de Patzicía	14.67222	-90.9416	2132	Wet	0.98
7a	Chrijuyú (a)	14.6875	-90.9624	2214	Dry	
7b	Chirijuyú (b)	14.6855	-90.9655	2151	Wet	0.4
8a	San José Yalú (a)	14.69301	-90.7405	1665	Dry	
8b	San José Yalú (b)	14.69301	-90.7405	1665	Wet	0.0
9a	El Sitio (a)	14.61389	-90.9706	2263	Dry	
9b	El Sitio (b)	14.61389	-90.9706	2263	Wet	0.0
10a	Hogar Ana Vitello	14.62064	-90.7607	1773	Dry	
10b	ICTA	14.63669	-90.8034	1765	Wet	3.92
11	Recta de Patzicía	14.65506	-90.9286	2100	Dry	---
12a	Las Flores	14.67689	-90.7564	1965	Dry	---

Table S2

Abundance and percentage of each sampled bee species from the total sampled specimens;
Abbr. = species name abbreviation

Bee family	Bee species	Abbr.	Abundance	%
Andrenidae				
	<i>Perdita</i> sp.	Pr.sp	1	0.07
	<i>Pseudopanurgus (Heterosarus) asperatus</i>	Ps.as	33	2.25
	<i>Pseudopanurgus (Heterosarus) bakeri</i>	Ps.ba	6	0.41
	<i>Pseudopanurgus (Heterosarus) bidentis</i>	Ps.bi	8	0.55
	<i>Pseudopanurgus (Heterosarus) parvulus</i>	Ps.pa	24	1.64
Apidae				
	<i>Anthophora</i> sp.	An. sp.	4	0.27
	<i>Apis mellifera</i>	Ap.me	73	4.99
	<i>Bombus (Psythirus) variabilis</i>	Bb.va	4	0.27
	<i>Bombus ephippiatus</i>	Bb.ep*	99	6.76
	<i>Bombus macgregori</i>	Bb.mc	1	0.07
	<i>Bombus mexicanus</i>	Bb.mx	21	1.43
	<i>Bombus wilmattae</i>	Bb.wl *	419	28.62
	<i>Centris</i> sp. 1	Cn.sp. 1	1	0.07
	<i>Ceratina</i> sp. 1	Cr.sp. 1	5	0.34
	<i>Ceratina</i> sp. 2	Cr.sp. 2	30	2.05
	<i>Ceratina</i> sp. 3	Cr.sp. 3	8	0.55
	<i>Ceratina</i> sp. 4	Cr.sp. 4	2	0.14
	<i>Ceratina</i> sp. 5	Cr.sp. 5	6	0.41
	<i>Ceratina</i> sp. 6	Cr.sp. 6	3	0.20
	<i>Ceratina</i> sp. 7	Cr.sp. 7	1	0.07
	<i>Ceratina</i> sp. 8	Cr.sp. 8	3	0.20
	<i>Geotrigona acapulconis</i>	Gt.ac	3	0.20
	<i>Melipona beecheii</i>	MI.be	2	0.14
	<i>Partamona bilineata</i>	Pa.bi*	268	18.31
	<i>Peponapis apiculata</i>	Pe.ap	59	4.03
	<i>Peponapis limitaris</i>	Pe.li	10	0.68
	<i>Plebeia</i> sp. 1	Pl.sp. 1	12	0.82
	<i>Tetragonisca angustula</i>	Tg.an	7	0.48
	<i>Thygater</i> sp.	Ty.sp.	2	0.14
	<i>Thygater</i> sp. 2	Ty.sp. 2	1	0.07
	<i>Thygater</i> sp. 3	Ty.sp. 3	5	0.34
	<i>Trigona fulviventris</i>	Tr.fu*	74	5.05
	<i>Xylocopa tabaniformis</i>	Xi.ta	2	0.14

Bee family	Bee species	Abbr.	Abundance	%
Halictidae				
	<i>Agapostemon erebus</i>	Ag.er	1	0.07
	<i>Agapostemon</i> sp. 1	Ag. sp. 1	1	0.07
	<i>Agapostemon texanus</i>	Ag.tx	13	0.89
	<i>Augochlora</i> sp.	A. sp.	6	0.41
	<i>Augochlorella</i> sp.	Al. sp.	5	0.34
	<i>Augochloropsis metallica</i>	As.me	3	0.20
	<i>Augochloropsis</i> sp. 1	As.sp. 1	2	0.14
	<i>Exomalopsis</i> sp. 1	Ex.sp. 1	11	0.75
	<i>Habralictus</i> Sp. 1	Ha.sp. 1	2	0.14
	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> Sp. 2	La.sp. 2*	107	7.31
	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> Sp. 3	La. Sp. 3	34	2.32
	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> Sp. 4	La.sp. 4	14	0.96
	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) acarophilum</i>	La.ac	14	0.96
	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) costale</i>	La.co	10	0.68
	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) eickworti</i>	La.ei	1	0.07
	<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> sp. 1	La.sp. 1	5	0.34
	<i>Lasioglossum</i> sp. 2	La.sp.	1	0.07
	<i>Lasioglossum</i> sp. 7	La.sp. 7	2	0.14
	<i>Mexalictus</i> sp. 1	Mx.sp. 1	1	0.07
	<i>Neocorynura</i> sp. 1	Nc.sp. 1	1	0.07
	<i>Sphecodes</i> sp. 1	Sp.sp. 1	4	0.27
Colletidae				
	<i>Colletes perplexus</i>	Co.pe	4	0.27
	<i>Colletes</i> sp. 1	Co.sp. 1	3	0.20
	<i>Colletes</i> sp. 2	Co.sp. 2	7	0.48
	<i>Colletes</i> sp. 4	Co.sp. 4	2	0.14
	<i>Colletes</i> sp. 6	Co.sp. 6	1	0.07
	<i>Colletes</i> sp. 10	Co.sp. 10	8	0.55
Megachilidae				
	<i>Megachile</i> sp. 1	Mg.sp. 1	1	0.07
	<i>Megachile</i> sp. 2	Mg.sp. 2	1	0.07
	<i>Megachile zapoteca</i>	Mg.za	2	0.14
Total			1464	100.00

Table S3

Number of bumble bee (tribe Bombini) and stingless bee (tribe Meliponini) records per species. Abundance values for dry and wet season are provided separately, as well as total abundance

Tribe	Bee species	Abundance dry season	Abundance wet season	Total abundance
Bombini				
	<i>Bombus (Psythirus) variabilis</i>	4	0	4
	<i>Bombus ephippiatus</i>	44	55	99
	<i>Bombus macgregori</i>	0	1	1
	<i>Bombus mexicanus</i>	3	18	21
	<i>Bombus wilmattae</i>	294	125	419
Meliponini				
	<i>Geotrigona acapulconis</i>	3	0	3
	<i>Melipona beecheii</i>	0	2	2
	<i>Partamona bilineata</i>	62	206	268
	<i>Plebeia sp. 1</i>	4	8	12
	<i>Tetragonisca angustula</i>	6	1	7
	<i>Trigona fulviventris</i>	29	45	74

Table S4

Correlation coefficients (Spearman rank correlation) between community structure values and our land-use index, used to identify the scale at which the index better explained bee diversity; the values highlighted in green, that correspond to 750m buffers, had the highest absolute correlation coefficient for all diversity values

Scales (m)	Land-use index		
	Rarefied richness	Abundance	Shannon
300	0.001	0.078	-0.193
500	0.089	0.117	-0.201
750	0.093	0.138	-0.250
1000	0.071	0.093	-0.201
1250	-0.035	0.005	-0.242
1500	0.030	0.075	-0.226
1750	0.025	0.061	-0.225
2000	0.053	0.076	-0.181

Table S5

Correlation coefficients (Spearman rank correlation; below diagonal) of the relationship between forest fragmentation metrics and land-use index. Significance P values (Holm's corrected) are shown above the diagonal. LPI= largest patch index, which quantifies the percentage of total landscape area comprised by the largest patch

	Average fragment size	Number of forest fragments	Land-use index	Largest fragment size	LPI
Average fragment size	1	0.3284	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Number of forest fragments	-0.3981	1	1	1	1
Land-use index	0.8855	-0.1766	1	<0.0001	<0.0001
Largest fragment size	0.9217	-0.0868	0.8961	1	<0.0001
LPI	0.9217	-0.0868	0.8961	1	1

Table S6

*Linear mixed effect models explaining raw network metrics across all our sampling sites; T.wet = wet season; *, P<0.05*

Index	Parameters	Estimate	SE	Z	P
(a) H ₂ '					
	Season (T.wet)	0.02	0.12	0.20	0.84
	Floral resource richness	0.05	0.06	0.76	0.45
	Land-use index	-0.05	0.06	-0.89	0.38
	Forest fragmentation	-0.01	0.06	-0.20	0.84
(b) Nestedness (NODF)					
	Season (T.wet)	-6.86	7.09	-0.96	0.34
	Floral resource richness	-7.16	3.79	-1.88	0.07
	Land-use index	0.38	3.60	0.10	0.91
	Forest fragmentation	-1.57	3.85	-0.41	0.68
(c) Modularity					
	Season (T.wet)	0.10	0.06	1.58	0.13
	Floral resource richness	0.06	0.03	1.74	0.10
	Land-use index	-0.07	0.03	-2.22	0.04*
	Forest fragmentation	-0.01	0.03	-0.40	0.69
(c) d'					
	Season (T.wet)	-0.04	0.07	-0.53	0.60
	Floral resource richness	0.06	0.04	1.63	0.12
	Land-use index	0.01	0.03	0.35	0.72
	Forest fragmentation	0.01	0.04	0.32	0.75

Table S7

Bee specimens and the visited flowering plants arranged by collection event

(Esta table fue omitida debido a su extensión. Está disponible como parte del material suplementario en la dirección electrónica del artículo, en el siguiente enlace: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00442-020-04715-8>)

Table S8

*Linear mixed effect models explaining Δ -transformed network metrics across all our sampling sites; T.wet = wet season; **, $P < 0.01$.*

Index	Parameters	Estimate	SE	Z	P
(a) $\Delta H_2'$					
	Season (T.wet)	-0.02	0.10	0.20	0.83
	Floral resource richness	0.04	0.06	0.70	0.49
	Land-use index	-0.03	0.05	-0.60	0.55
	Forest fragmentation	-0.00	0.06	-0.10	0.91
(b) $\Delta NODF$					
	Season (T.wet)	-12.52	4.17	-3.00	0.008**
	Floral resource richness	-3.02	2.23	-1.35	0.19
	Land-use index	1.18	2.12	0.55	0.58
	Forest fragmentation	-1.94	2.26	-0.85	0.40
(c) $\Delta Modularity$					
	Season (T.wet)	0.04	0.04	0.93	0.36
	Floral resource richness	0.04	0.02	1.67	0.11
	Land-use index	-0.02	0.02	-1.02	0.32
	Forest fragmentation	0.00	0.02	0.37	0.71
(c) $\Delta d'$					
	Season (T.wet)	-0.03	0.07	-0.50	0.61
	Floral resource richness	0.03	0.03	0.99	0.33
	Land-use index	0.02	0.03	0.56	0.58
	Forest fragmentation	0.01	0.04	0.42	0.67

Anexo 3: Información suplementaria del Capítulo III

Supplementary information

Table S1

List of species and morphospecies of native bees collected in the surroundings of experimental plots

Morphospecies

Andrenidae

Andrena sp. 1

Andrena sp. 2

Andrena sp. 3

Andrena sp. 4

Andrena sp. 5

Pseudopanurgus asperatus (Timberlake, 1975)

Pseudopanurgus bakeri (Cockerell, 1896)

Pseudopanurgus bidentis (Cockerell, 1896)

Pseudopanurgus parvulus (Friese, 1917)

Pseudopanurgus sculleni (Timberlake, 1975)

Apidae

Anthophora sp. 1

Anthophora sp. 2

Apis mellifera Linnaeus, 1758

Bombus ephippiatus Say, 1837

Bombus mexicanus Cresson, 1878

Bombus weisi Friese, 1903

Bombus wilmattae Cockerell, 1912

Ceratina sp. 1

Ceratina sp. 2

Ceratina sp. 3

Ceratina sp. 4

Ceratina sp. 5

Ceratina sp. 6

Ceratina sp. 7

Deltoptila sp.

Partamona bilineata (Say, 1837)

Peponapis apiculata (Cresson, 1878)

Plebeia melanica Ayala, 1999

Tetragonisca angustula (Latreille, 1811)

Thygater sp.

Triepeolus sp.

Morphospecies

Trigona fulviventris Guérin-Méneville, 1845

Xylocopa guatemalensis Cockerell, 1912

Xylocopa tabaniformis Smith, 1854

Xylocopa tabaniformes sylvicola O'Brien & Hurd, 1965

Colletidae

Caupolicana sp. 1

Caupolicana sp. 2

Caupolicana sp. 3

Caupolicana sp. 4

Caupolicana sp. 5

Caupolicana sp. 6

Colletes sp. 1

Colletes sp. 2

Colletes sp. 3

Halictidae

Agapostemon texanus Cresson, 1872

Augochlora sp.

Augochloropsis metallica (Fabricius, 1793)

Dufourea sp.

Habralictus sp.

Lasioglossum trichicos (Vachal, 1904)

Lasioglossum (Dialictus) sp. 1

Lasioglossum (Dialictus) sp. 2

Lasioglossum (Dialictus) sp. 3

Lasioglossum (Dialictus) sp. 4

Lasioglossum (Dialictus) sp. 5

Lasioglossum (Evylaeus) sp.

Lasioglossum (Lasioglossum) sp. 1

Lasioglossum (Lasioglossum) sp. 2

Lasioglossum (Lasioglossum) sp. 3

Lasioglossum (Lasioglossum) sp. 4

Lasioglossum (Lasioglossum) sp. 5

Lasioglossum sp. (male)

Mexalictus sp.

Sphecodes sp.

Megachilidae

Megachile sp. 1

Megachile sp. 2

Osmia azteca Cresson, 1878

Table S2

Cumulate percent and statistic values of the PCA analysis on native bee species abundance

Number	Eigenvalue	Percent	Cumulative Percent	χ^2	DF	Prob > χ^2
1	17.8272	21.666	21.666	17191.9	1829.00	<.0001*
2	13.8862	16.877	38.543	16953.1	1769.00	<.0001*
3	12.5894	15.301	53.844	16721.3	1710.00	<.0001*
4	9.6354	11.710	65.554	16442.8	1652.00	<.0001*
5	7.7010	9.359	74.913	16162.9	1595.00	<.0001*
6	4.2926	5.217	80.130	15860.9	1539.00	<.0001*
7	3.7250	4.527	84.658	15659.3	1484.00	<.0001*
8	3.2999	4.011	88.668	15434.9	1430.00	<.0001*
9	2.8432	3.456	92.124	15167.8	1377.00	<.0001*
10	2.1441	2.606	94.730	14842.3	1325.00	<.0001*
11	1.3962	1.697	96.426	14484.3	1274.00	<.0001*
12	0.7286	0.886	97.312	14148.4	1224.00	<.0001*
13	0.5880	0.715	98.026	13924.4	1175.00	<.0001*
14	0.4801	0.583	98.610	13682.7	1127.00	<.0001*
15	0.3320	0.403	99.013	13407.7	1080.00	<.0001*
16	0.2431	0.295	99.309	13147.0	1034.00	<.0001*
17	0.2160	0.262	99.571	12881.5	989.000	<.0001*
18	0.1399	0.170	99.741	12513.3	945.000	<.0001*
19	0.0904	0.110	99.851	12130.8	902.000	<.0001*
20	0.0563	0.068	99.920	11716.9	860.000	<.0001*
21	0.0510	0.062	99.982	11261.3	819.000	<.0001*
22	0.0151	0.018	100.000	10090.9	779.000	<.0001*

Table S3

Native bee species loadings for each PCA analysis component

Eigenvectors	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
<i>Bombus wilmattae</i>	0.68	0.34	-0.09	-0.42	0.30	-0.06	-0.12
<i>Partamona bilineata</i>	0.47	-0.04	-0.15	0.73	0.06	0.17	0.12
<i>Plebeia melanica</i>	0.24	-0.10	-0.15	0.24	-0.23	-0.20	0.06
<i>Caupolicana</i> sp. 5	0.11	0.00	-0.06	0.08	0.01	-0.01	0.00
<i>Deltoptila</i> sp.	0.04	0.02	0.03	-0.04	0.06	-0.02	-0.05
<i>Andrena</i> sp. 1	0.04	0.26	0.43	0.14	0.35	-0.16	0.16
<i>Xylocopa guatemalensis</i>	0.03	0.00	-0.02	0.03	0.00	0.00	0.00
<i>L. (Dialictus)</i> sp. 12	0.02	0.01	0.01	0.05	0.04	0.02	0.00
<i>L. (Lasioglossum)</i> sp. (m)	0.02	0.01	0.01	-0.04	0.03	-0.01	-0.03
<i>Habralictus</i> sp.	0.01	0.01	0.01	-0.02	0.03	-0.02	-0.01
<i>Ceratina</i> sp. 6	0.01	0.01	0.01	-0.02	0.03	-0.02	-0.01
<i>Ceratina</i> sp. 2	0.01	0.00	-0.01	-0.02	0.00	-0.01	-0.01
<i>Bombus ephippiatus</i>	0.01	0.00	0.00	-0.02	0.00	-0.01	-0.01
<i>L. (Dialictus)</i> sp. 1	0.01	0.00	0.01	0.03	0.02	0.01	0.01
<i>Ceratina</i> sp. 4	0.01	0.00	0.01	0.03	0.02	0.01	0.01
<i>Trigona fulviventris</i>	0.01	-0.01	-0.01	0.00	-0.02	0.00	-0.01
<i>Centris</i> sp. 1	0.00	0.04	0.11	0.06	0.04	-0.09	0.16
<i>Colletes</i> sp. 1	0.00	0.01	0.01	-0.01	0.01	0.00	0.06
<i>Ceratina</i> sp. 7	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00	0.02	0.00
<i>Xylocopa tabaniformis</i>	0.00	0.00	0.00	-0.01	-0.01	0.00	-0.01
<i>Mexalictus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	-0.01	-0.01	0.00	-0.01
<i>L. (Dialictus)</i> sp. 3	0.00	0.02	0.09	0.02	0.03	-0.05	0.05
<i>Andrena</i> sp. 5	0.00	-0.01	0.03	0.06	-0.01	0.16	-0.03
<i>L. (Dialictus)</i> sp. 5	0.00	-0.01	-0.01	0.01	-0.04	-0.05	0.02
<i>Ceratina</i> sp. 5	0.00	-0.01	-0.01	0.01	-0.04	-0.05	0.02
<i>Anthophora</i> sp. 1	0.00	0.04	0.00	-0.03	0.01	0.03	0.18
<i>X. tabaniformis sylvicola</i>	0.00	0.00	0.01	0.01	-0.01	0.07	-0.02
<i>Sphecodes</i> sp.	0.00	0.00	0.01	0.01	-0.01	0.07	-0.02
<i>Caupolicana</i> (m)	0.00	0.00	0.01	0.01	-0.01	0.07	-0.02
<i>Caupolicana</i> sp. 2	0.00	0.00	0.01	0.01	-0.01	0.07	-0.02
<i>L. (Lasioglossum)</i> sp. 5	-0.01	-0.01	0.06	-0.05	0.04	0.23	-0.08
<i>Caupolicana</i> sp. 4	-0.01	0.06	-0.04	0.06	-0.02	-0.02	-0.10
<i>L. (Lasioglossum)</i> sp. 1	-0.01	0.02	-0.02	-0.01	-0.01	0.03	0.06
<i>Pseudopanurgus sculleni</i>	-0.01	0.02	-0.02	-0.01	-0.01	0.03	0.06
<i>Colletes</i> sp. 2	-0.01	-0.02	-0.01	0.00	0.01	0.00	0.00
<i>Lasioglossum tricnicos</i>	-0.01	-0.01	-0.01	0.00	0.01	-0.01	0.00
<i>Colletes</i> sp. 3	-0.01	-0.01	-0.01	0.00	0.01	-0.01	0.00
<i>Bombus mexicanus</i>	-0.01	-0.02	0.01	0.01	-0.05	0.02	-0.01
<i>L. (Lasioglossum)</i> sp. 2	-0.01	0.01	0.04	0.02	0.01	-0.03	0.01

Eigenvectors	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
<i>Caupolicana sp. 1</i>	-0.01	0.10	0.01	-0.05	0.02	0.02	0.24
<i>Ceratina sp. 3</i>	-0.02	0.01	0.00	-0.01	-0.06	-0.01	0.14
<i>Pseudopanurgus bakeri</i>	-0.02	0.03	-0.02	0.01	-0.01	-0.02	-0.06
<i>Agapostemon texanus</i>	-0.02	-0.01	0.02	-0.02	-0.04	0.03	0.04
<i>Anthophora sp. 4</i>	-0.02	-0.02	-0.02	0.00	0.04	0.00	0.01
<i>Megachile sp. 1</i>	-0.02	-0.01	0.05	0.04	-0.03	0.30	-0.07
<i>Augochloropsis metallica</i>	-0.02	-0.11	-0.05	0.07	-0.34	-0.43	0.19
<i>Caupolicana sp. 2</i>	-0.02	0.15	-0.03	-0.10	0.01	0.12	0.60
<i>Pseudopanurgus bidentis</i>	-0.02	-0.01	0.06	0.02	-0.04	0.25	-0.01
<i>L. (Lasioglossum) sp. 3</i>	-0.04	0.08	0.02	0.09	0.00	0.20	-0.08
<i>Megachile sp. 2</i>	-0.04	0.06	-0.03	0.03	-0.02	-0.02	-0.11
<i>Pseudopanurgus asperatus</i>	-0.05	-0.05	0.00	0.07	0.09	0.22	-0.03
<i>Bombus weisi</i>	-0.06	0.04	0.57	0.09	0.01	0.16	0.02
<i>Dufourea sp.</i>	-0.08	0.06	0.26	0.11	0.06	-0.23	0.08
<i>Anthophora sp. 1</i>	-0.08	0.16	-0.03	0.21	0.32	-0.08	0.05
<i>Thygater sp.</i>	-0.12	0.13	0.00	0.10	-0.02	0.33	-0.10
<i>Caupolicana sp. 6</i>	-0.14	0.15	-0.15	0.03	0.07	0.01	0.12
<i>Caupolicana sp. 3</i>	-0.16	0.27	0.14	0.18	0.04	-0.30	-0.17
<i>L. (Dialictus) sp. 6</i>	-0.19	0.45	-0.21	0.19	-0.04	-0.14	-0.42
<i>Osmia azteca</i>	-0.21	0.50	-0.36	-0.01	-0.10	0.15	0.30
<i>Anthophora sp. 3</i>	-0.27	-0.38	-0.33	0.04	0.67	-0.10	0.04

Table S4

Insect group loadings for each PCA analysis component, on the assemblage of insect visits to experimental plots

Eigenvectors	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
<i>Apis mellifera</i>	1.00	0.04	-0.03	-0.07	0.00	-0.01	0.01
<i>Partamona bilineata</i>	0.01	0.34	0.93	0.09	0.05	0.02	0.01
<i>Trigona fulviventris</i>	-0.05	0.94	-0.34	0.00	0.05	0.02	0.00
Sirphydae sp. 2	0.06	-0.04	-0.09	0.96	0.21	0.09	-0.01
Observed bees (other)	-0.02	-0.05	-0.01	-0.19	0.94	-0.22	-0.05
Diptera	0.00	-0.04	0.00	-0.14	0.22	0.93	0.04
<i>Bombus wilmattae</i>	0.00	-0.01	-0.01	-0.01	0.07	-0.12	0.85
<i>Lasioglossum</i> sp. 3	0.01	-0.01	-0.02	-0.02	0.04	-0.06	-0.21
Halicitidae (no id)	0.00	0.00	-0.02	0.00	0.07	-0.06	-0.20
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 4	0.00	0.01	-0.02	-0.03	0.00	0.23	0.12
Lepidoptera	0.01	-0.01	-0.01	-0.03	-0.04	-0.06	-0.17
<i>Pseudopanurgus (Heterosarus) asperatus</i>	0.00	-0.01	0.00	0.03	0.00	-0.02	0.30
Sirphydae sp. 1	0.00	-0.01	-0.01	0.08	0.01	0.06	0.01
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 6	0.00	0.01	0.04	0.00	-0.01	0.00	-0.07
<i>Pseudopanurgus (Heterosarus) bakeri</i>	0.00	-0.01	0.00	0.01	-0.02	-0.02	0.23

Table S5

Least squares nested model of the first principal component on the abundance of insects that visited the experimental plots; Rsq = R squared, RMSE = Root Mean Square Error

Whole Model	C1 (Predicted)	RSq	RMSE			
	P = 0.0019	0.64	40.52			
Term	Estimate	Std Error	t Ratio	Prob> t 		
Intercept	4.1116276	8.674805	0.47	0.6415		
Condition[MM]	-18.36832	8.674805	-2.12	0.0493*		
Condition[MM]:Site[MM1]	-31.56778	15.1009	-2.09	0.0519		
Condition[MM]:Site[MM2]	28.84193	15.1009	1.91	0.0732		
Condition[HM]:Site[HM1]	84.224142	19.10129	4.41	0.0004*		
Condition[HM]:Site[HM2]	-23.28702	19.10129	-1.22	0.2394		
Effect Tests						
Source	Nparm	DF	Sum of Squares	F Ratio	Prob > F	
Condition	1	1	7361.346	4.4835	0.0493*	
Site[Condition]	4	4	43219.072	6.5808	0.0022*	

Reconocimientos finales

Quisiera reconocer el apoyo y aportes de mis evaluadores durante todo el proceso del doctorado, desde el examen de admisión hasta la presentación de la tesis: Juan Núñez Farfán, María Carlota Monroy, María del Coro Arizmendi, María José Dardón, Luis E. Eguiarte, Ek del Val, Mauricio Quesada, Zenón Cano Santana, Eunice Enríquez y Karina Boege.

Asimismo, toda mi admiración para César Domínguez, quien se mantuvo constante en su guía y sus contribuciones a lo largo de la realización de esta tesis, siempre con gran paciencia, generosidad y actitud positiva.

Por favor reciban mi sincero agradecimiento por sus aportes a mi trabajo a lo largo de estos años, junto con algunos recuerdos que les comparto.
Mil gracias,
Natalia.

