



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Diversidad de abejas en cultivos de nopal tunero y su influencia
en un servicio ecosistémico**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD
Y CONSERVACIÓN

PRESENTA

EVA SAMANTA ÁVILA GÓMEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA

MINERAL DE LA REFORMA, HGO., 2019



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería



Mineral de la Reforma, Hgo., a 09 de mayo de 2019.

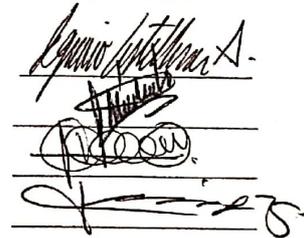
Número de control: ICBI-D/363/2019
 Asunto: Autorización impresión de Tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
 DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado “**Diversidad de abejas en cultivos de nopal tunero y su influencia en un servicio ecosistémico**”, que presenta la alumna del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **M. en C. Eva Samanta Ávila Gómez**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

- PRESIDENTE Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark
- SECRETARIO Dra. Virginia Meléndez Ramírez
- VOCAL Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
- SUPLENTE Dra. Iriana Leticia Zuria Jordán



Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.



Dr. Oscar Rodrigo Suárez Castillo
 Director del ICBI

ORSC/GPF



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km. 4.5 Colonia Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 2231 Fax 2108
 direccion: icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

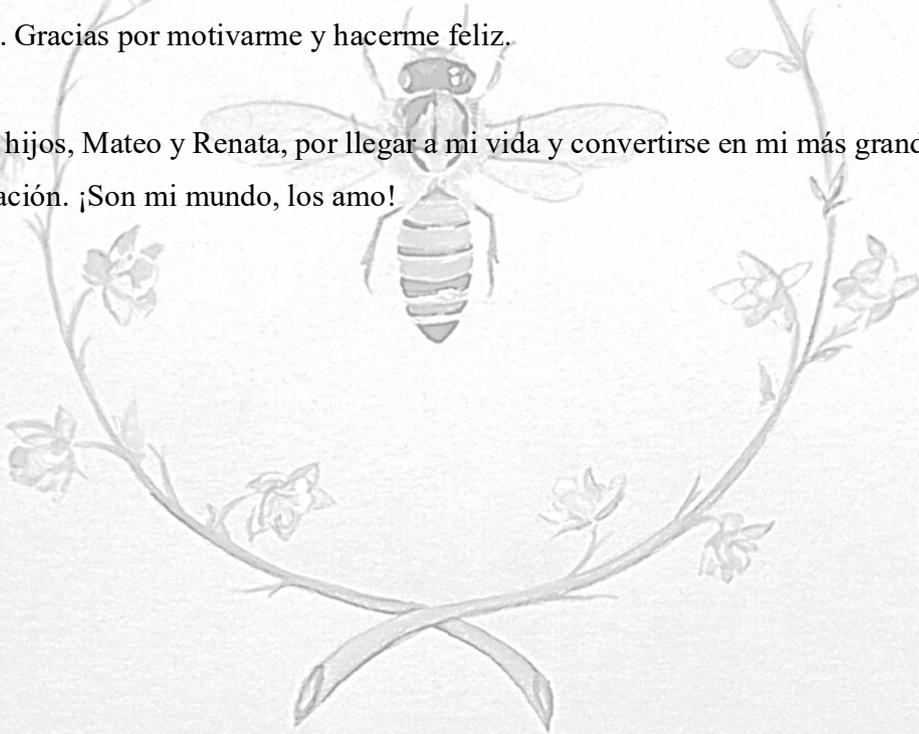
DEDICATORIA

A mis padres, Jorge Ávila y Olga Gómez, por su incondicional apoyo en cada segundo de la vida y porque todos mis logros se los debo a ustedes. ¡Gracias, los amo!

A mis hermanos, Valerio y Benigno,  porque son unos hombres increíbles y porque a pesar de que ahora cada uno tenemos nuestra historia, siempre están para mí, gracias.

A Edgar Hernández, porque ahora formas parte de mi vida y porque tu ayuda y apoyo han sido fundamentales, no fue fácil y nunca lo será, pero ahora avanzamos juntos. Gracias por motivarme y hacerme feliz.

A mis hijos, Mateo y Renata, por llegar a mi vida y convertirse en mi más grande inspiración. ¡Son mi mundo, los amo!



AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Claudia Moreno, mi sincero y eterno agradecimiento por su apoyo y motivación en cada una de las etapas de este proceso, por la paciencia, orientación y todas las oportunidades otorgadas, pero sobre todo por compartir su experiencia en la realización de esta tesis. ¡Mil gracias Clau!

A la Dra. Iriana Zuria y al Dr. Ignacio Castellanos, por su tiempo y apoyo constante, así como el conocimiento y valiosas aportaciones brindadas en la elaboración de este trabajo. Muchas gracias.

A la Dra. Virginia Meléndez Ramírez, un especial agradecimiento por todo el apoyo, trabajo y esfuerzo dedicados a la identificación de los ejemplares y por compartir en esta investigación una parte de su extenso conocimiento sobre las abejas. Gracias por su amistad y orientación.

Al Mtro. Manuel Ledezma, por su apoyo en la determinación de las especies *Opuntia* y en cualquier aclaración sobre el tema.

A las autoridades y dueños de los cultivos tuneros y terrenos con nopaleras naturales de los municipios de Pachuca, Actopan, Mineral de la Reforma, Singuilucan y Epazoyucan de la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo por su apoyo para la realización del trabajo de campo.

A Edel Gómez y Yessica Ortiz, por convertirse en mis amigos y compañeros de campo, por todas las pláticas, experiencias y aventuras que compartimos juntos. También a mis dos amigas, Judith e Ilse, quienes me ofrecieron su valiosa ayuda en campo. Y, a Dante por el gran apoyo en la elaboración de los mapas y todo lo referente a SIG.

A todas las personas del CIB y del laboratorio que son mis amigos y que tengo la grata fortuna de conocer, por su amistad, compañía y momentos increíbles: Sandra García, Ilse Ortega, Judith Galván, Anahí Esquivel, Yessenia Ramírez, Maricela López, Jaime Calderón, Lucero Ríos, Natalia Martín, Ana Paola Martínez, Karina Calva, Jessica Bravo, Hansel Hernández, Yuriana Gómez, Karina Sánchez y Dante Hernández.

A mis amigas “no biólogas” por su constante apoyo y recuerdos interminables: Regina Hernández, Alejandra Hernández y Carolina Vargas.

A mi cuñada Sam Landaverde y a mi tía Vero Gómez por su amistad y consejos en nuestro diario compartir.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado para la realización de mis estudios de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación a través del Programa Nacional de Posgrados de Calidad (beca No. 412900). Agradezco también el apoyo financiero del proyecto de Ciencia Básica 222632 “Evaluación de la diversidad de especies mediante el análisis e integración de elementos ecológicos, funcionales y evolutivos”.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 8 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 9 |
| Generalidades de las abejas (Hymenoptera: Apoidea) | 11 |
| OBJETIVO GENERAL..... | 13 |
| ESTRUCTURA DE LA TESIS | 13 |
| LITERATURA CITADA | 14 |

CAPÍTULO I

Caracterización de cultivos de nopal tunero (*Opuntia albicarpa*) del Altiplano Central Mexicano y su potencial en la conservación biológica

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 21 |
| INTRODUCCIÓN | 22 |
| MATERIAL Y MÉTODOS | 25 |
| Área de estudio..... | 25 |
| Características de la cobertura vegetal a escala local | 27 |
| Características de la composición a escala de paisaje | 28 |
| Análisis de datos | 29 |
| RESULTADOS Y DISCUSIÓN..... | 29 |
| Caracterización a escala local..... | 29 |
| Caracterización a escala de paisaje | 35 |
| Implicaciones para la conservación | 39 |
| CONCLUSIONES | 40 |
| AGRADECIMIENTOS..... | 40 |
| LITERATURA CITADA | 40 |

CAPÍTULO II

Prickly pear crops as bee diversity reservoirs and the role of bees in *Opuntia* fruit production

| | |
|--|----|
| ABSTRACT | 47 |
| INTRODUCTION | 47 |
| MATERIALS AND METHODS..... | 48 |
| Study area | 48 |
| Description of vegetation cover on the local scale | 48 |
| Description of vegetation cover on the landscape scale | 48 |

| | |
|--|----|
| Bee sampling | 49 |
| Data analysis..... | 49 |
| RESULTS..... | 51 |
| Bee communities in <i>Opuntia</i> crops and natural <i>Opuntia</i> scrubs..... | 51 |
| Relationships between the bee communities, local and landscape variables | 52 |
| Bee diversity and fruit production | 52 |
| DISCUSSION | 52 |
| Prickly pear cactus crops as bee diversity reservoirs..... | 52 |
| The role of bee diversity in prickly pear fruit production | 53 |
| CONCLUSIONS..... | 53 |
| ACKNOWLEDGMENTS..... | 54 |
| REFERENCES..... | 54 |

CAPÍTULO III

Flower visiting bees in cactus pear crops (*Opuntia albicarpa*) and *Opuntia* spp. in semi-arid scrublands of Central Mexico

| | |
|--|----|
| ABSTRACT | 57 |
| INTRODUCTION | 58 |
| METHODS..... | 60 |
| Study area | 60 |
| Bee sampling and data analysis..... | 61 |
| RESULTS..... | 62 |
| DISCUSSION | 62 |
| Conservation implications | 65 |
| ACKNOWLEDGMENTS..... | 66 |
| DECLARATION OF CONFLICTING INTERESTS | 66 |
| FUNDING | 66 |
| REFERENCES..... | 66 |
| DISCUSIÓN GENERAL | 77 |
| LITERATURA CITADA | 81 |
| CONCLUSIONES GENERALES..... | 85 |

RESUMEN

La demanda en la producción de alimentos a nivel mundial induce la expansión agrícola y ha hecho necesaria la evaluación del impacto de las actividades humanas (p. ej., los cambios en el uso de suelo) sobre distintos grupos de organismos y de ecosistemas. Dependiendo de sus características y del entorno, algunos sistemas agrícolas pueden contribuir al mantenimiento de la biodiversidad local y regional. En el Altiplano Mexicano, gran parte de la población humana se ha visto beneficiada con el cultivo de nopal tunero (*Opuntia* spp.), agroecosistema perenne que por sus características tanto fisiológicas como morfológicas crece más rápidamente que otras plantas cultivadas, logrando una elevada producción de frutos. Sin embargo, solo recientemente se han realizado estudios en los que se ha dado a conocer su potencial como reservorio biológico, pero no hay información sobre su relación y los probables nuevos horizontes para la conservación de los insectos como las abejas, grupo de organismos vital en el proceso de la polinización tanto de plantas silvestres como cultivadas. En esta tesis se incluyen tres capítulos en los cuales se abarcan aspectos tanto de la estructura de la vegetación a escala local como de la composición del paisaje, y su relación con la diversidad de abejas, comparando un sistema agrícola con un ecosistema. En el primer capítulo se explica que características como el volumen de las plantas, el número de flores activas por día y la composición del paisaje determinan la diferencia entre los cultivos y las nopaleras naturales en la zona de estudio. En el segundo capítulo se registra una colecta total de 4012 abejas, 2405 en cultivos y 1607 en las nopaleras naturales, correspondientes a un total de 56 especies. Se demuestra la capacidad de los cultivos de nopal para contribuir al mantenimiento de la homogeneidad biótica de la diversidad de abejas con las nopaleras naturales, y que esta diversidad se encuentra relacionada positivamente con la composición del paisaje y con la cantidad de recursos florales y de frutos que ofrecen los cultivos de nopal. El tercer capítulo aporta información relevante sobre los visitantes florales de *Opuntia* en los cultivos de nopal y en las nopaleras naturales, información que aún es escasa en la actualidad. Reporta un total de 1330 abejas colectadas, 1003 en cultivos y 327 en nopaleras naturales, pertenecientes a 21 especies, casi la mitad de las especies registradas para toda la zona en el capítulo II. En general, los resultados de este trabajo destacan la importancia de los cultivos de nopal en la conservación de parte de la biodiversidad regional y los servicios ambientales, proporcionando algunos recursos de hábitat y alimento a especies locales como los que ofrecen las nopaleras naturales, así mismo se destaca la importante participación que la diversidad de abejas podría tener en la producción de tunas. Finalmente, se proponen prácticas agroecológicas para la conservación y mantenimiento de la diversidad de abejas, como la reducción del uso de plaguicidas y herbicidas, y la implementación de ciertas alternativas biológicas como la conservación de remanentes de vegetación natural en la zona.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La actividad agrícola tiene gran importancia económica, social y ambiental debido a su significativa contribución a la producción de materias primas y al empleo, así como por su aporte a la seguridad alimentaria en todo el mundo (Cassman y Wood, 2005). Sin embargo, la intensificación y expansión de la agricultura moderna se ha convertido en una de las mayores preocupaciones actuales para la conservación de la biodiversidad (Swift *et al.*, 2004; Hole *et al.*, 2005; Hazell y Wood, 2008), ya que la relación entre la agricultura y el medio natural no es siempre positiva debido a que las prácticas agrícolas pueden tener efectos negativos, como la degradación, la fragmentación y la pérdida de hábitats (Bossio *et al.*, 2004; Scherr y McNeely, 2008; Sans *et al.*, 2013).

Una disminución dramática en la riqueza y abundancia de muchas especies asociadas con campos de cultivo ha llevado a la creciente preocupación por la sostenibilidad de las prácticas actuales de la agricultura (Bossio *et al.*, 2004; Hole *et al.*, 2005; Pretty, 2008). Sin embargo, la agricultura también puede contribuir a la conservación de sistemas de alta diversidad biológica que pueden proporcionar importantes servicios ecosistémicos, como el control de plagas, la polinización y la descomposición de materia orgánica (Tilman *et al.*, 2002; Wilby y Thomas, 2002; Thompson *et al.*, 2007). Por lo tanto, la comprensión de los efectos negativos y positivos del manejo del suelo para la agricultura, para la conservación de la biodiversidad y su relación con los servicios de los ecosistemas se ha convertido en un tema central en los últimos años (Tscharntke *et al.*, 2005; Scherr y McNeely, 2008; Holzschuh *et al.*, 2010; Rollin *et al.*, 2015).

A menudo, el manejo se centra en pocas especies y procesos locales, pero en los paisajes agrícolas dinámicos, múltiples especies interactúan a distintas escalas espaciales (Bengtsson *et al.*, 2003; Tscharntke *et al.*, 2005). Los paisajes estructuralmente complejos pueden aumentar la diversidad en los agroecosistemas locales, y algunos organismos con alta capacidad de dispersión

pueden incrementar la biodiversidad y participar en servicios de los ecosistemas, debido a su capacidad de recolonización y adaptación (Daily *et al.*, 2000; Weibull *et al.*, 2003; Schroth *et al.*, 2004). Por ello, para evaluar el impacto de los cambios de uso del suelo sobre la biodiversidad, especialmente en regiones con una larga historia de actividad humana, los estudios a escala de paisaje han sido sugeridos como los más apropiados (Haber, 2004; Wojtkowski, 2004; Tschamtker *et al.*, 2005; Scherr y McNeely, 2008). La heterogeneidad ambiental de una región afecta a los patrones y procesos ecológicos en los paisajes (Farina, 2006; Gaucherel, 2007; Scheiner *et al.*, 2011). Por ejemplo, se ha demostrado que la diversidad a una escala local se puede ver afectada por la diversidad que habita en los alrededores (Steffan-Dewenter, 2003; Weibull *et al.*, 2003; Devictor y Jiguet, 2006).

En México, aunque aproximadamente el 30% de la superficie del territorio se dedica a la agricultura (INEGI-CONABIO-INE, 2005), se ha prestado poca atención a la evaluación del potencial de los sistemas agrícolas para la conservación de la biodiversidad, con excepción de las plantaciones de café (*e.g.*, Vergara y Badano, 2009; Valencia *et al.*, 2014). En el Altiplano Central de México uno de los sistemas agrícolas con mayor extensión son los huertos de nopal para la producción de "tuna", con 53,876 ha (Gallegos y Mondragón, 2011; Gallegos-Vázquez *et al.*, 2013). Estos cultivos son agroecosistemas tradicionales, no mecanizados, perennes, que utilizan variedades domesticadas y nativas de *Opuntia* ("nopal") para la producción de fruta (Gallegos *et al.*, 2004; Gallegos-Vázquez *et al.*, 2013). Las nopaleras (huertos de nopal) pueden desempeñar un papel importante como hábitat alternativo para la vida silvestre, ya que proveen suministro de alimentos y refugio a mamíferos, aves, anfibios y reptiles (Riojas-López, 2006; 2012). Sin embargo, se conoce muy poco sobre la diversidad y función ecológica de las comunidades de invertebrados en este tipo de hábitats.

Las abejas son un grupo biológico importante en los agroecosistemas por su papel en el mantenimiento de las comunidades vegetales naturales y en el proceso de recuperación de áreas perturbadas, ya que intervienen en la reproducción de más del 50% de las plantas con flores al actuar como vectores del polen (Ashworth *et al.*, 2009; Reyes-Novelo *et al.*, 2009; Mandelik *et al.*, 2012; Torres-Ruiz *et al.*, 2013). Estos insectos son los principales polinizadores de muchas plantas con flores, tanto silvestres como cultivadas, dentro de la familia Cactaceae han sido fuertemente asociados con la polinización y como visitantes florales de *Opuntia* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996)

Dada la escasa información que existe, resulta importante evaluar la diversidad de especies de abejas en nopaleras, tanto naturales como antropizadas (cultivadas), en paisajes con distinto grado de heterogeneidad; así como su posible influencia en el servicio ecosistémico de producción de tuna, regulado por el proceso de polinización.

Generalidades de las abejas (Hymenoptera: Apoidea)

El orden Hymenoptera constituye uno de los grupos más diversos de insectos; se distribuyen en una amplia gama de hábitats y se les puede encontrar en todas las latitudes, excepto la Antártida. Se divide en dos subórdenes: Symphyta y Apocrita, dentro de este último suborden se encuentra la superfamilia Apoidea, que incluye a las abejas, abejorros y a las avispas (Triplehorn y Johnson, 2005).

A nivel mundial, se estima la existencia de más de 20,000 especies de apoideos incluidos en 425 géneros y siete familias; cinco de lengua corta (Stenotritidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae) y dos de lengua larga (Megachilidae y Apidae) (Michener, 2007). La diversidad de abejas en México se estima en 1589 especies, distribuidas en 153 géneros y seis familias las que, ordenadas de mayor a menor según el número de especies, son: Apidae,

Andrenidae, Megachilidae, Halictidae, Colletidae y Melittidae (Ayala *et al.*, 1998; Michener, 2007).

Poseen un aparato bucal de tipo lamedor y dos pares de alas membranosas. Las hembras presentan al final del abdomen una estructura para la puesta de huevos, que en los grupos más evolucionados se transforma en un aguijón venenoso. El desarrollo es holometábolo. Las larvas se alimentan de hojas, semillas, néctar, polen, hongos y tejido acumulado en agallas o pueden depredar huevos, larvas, pupas y adultos de otros insectos incluso ranas. Los adultos se alimentan principalmente de néctar, algunos pueden ingerir tejidos vegetales, fluidos de hospederos o presas, secreciones azucaradas de otros insectos, saliva de las larvas y material regurgitado por individuos de la misma especie (Arnett, 2000; Michener, 2007).

Las formas de vida actualmente reconocidas son tres, basadas en sus estrategias de anidación, reproducción y comportamiento: social, solitaria y cleptoparásita. En general, la forma social se divide en dos grupos, eusociales y parasociales. Las primeras construyen nidos complejos y tienen estructura de castas en la colonia con diferenciación genética y reproducción haplodiploide. Las segundas presentan algún grado de socialidad pero con menos complejidad, normalmente sin castas genéticamente definidas. En la forma de vida solitaria, una hembra construye un nido, usualmente con varias celdas de cría, según la especie; pueden encontrarse en el suelo, en galerías dentro de troncos en descomposición o en agujeros dentro de la madera. Finalmente, las cleptoparásitas, en general tienen forma de vida solitaria, sin embargo hay algunas sociales. Las solitarias depositan sus huevos para que sus larvas se alimenten de las provisiones del nido hospedero (Wille, 1983; Roubik, 1989; Ayala, 2004; Michener, 2007).

Las abejas se pueden clasificar de acuerdo al número de plantas de las que colectan polen y/o néctar, esta característica se denomina constancia floral. Las especies que son extremadamente generalistas, es decir, que recogen polen de un amplio número de especies pertenecientes a diversos

taxones, son llamadas poliléticas. Las que se especializan en la colecta de polen y/o néctar de un mismo género, tribu, subfamilia o familia de plantas, son conocidas como oligoléticas, mientras que aquellas que se alimentan exclusivamente de una especie de planta son monoléticas (Michener, 2007).

Estos insectos son vectores del polen de muchas plantas con flores, tanto silvestres como cultivadas, por lo que juegan un papel determinante en la polinización y en la regeneración e integridad de los ecosistemas, lo que las convierte en un grupo clave para el funcionamiento ecológico (Potts, 2005); esto es muy importante ya que entre 60 y 80% de las plantas con flores requieren de la polinización por animales (Kearns *et al.*, 1998) y aproximadamente 35% de los alimentos de consumo humano, son producto de la polinización por abejas (Klein *et al.*, 2007; Ashworth *et al.*, 2009; Torres-Ruiz *et al.*, 2013).

OBJETIVO GENERAL

- Analizar la diversidad de especies de abejas en cultivos de nopal tunero y nopaleras naturales en paisajes del Altiplano Central dentro del estado de Hidalgo con distinta composición, así como su posible influencia en un proceso ecosistémico (la polinización y producción de tunas).

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis responde a las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Cómo se encuentran estructurados los cultivos de nopal tunero del Altiplano Central en el estado de Hidalgo? Esta pregunta se abordó en el Capítulo I de la tesis donde se presenta un estudio descriptivo y comparativo de los cultivos de nopal y las nopaleras naturales de matorral xerófilo,

específicamente describiendo la vegetación a escala local así como los paisajes en los que se encuentran.

2. ¿Cómo afecta el cambio de uso de suelo a la diversidad de especies en las comunidades de abejas? Para responder esta pregunta, en el Capítulo II de la tesis se analizó la diversidad alfa y beta de las comunidades de abejas en 13 sitios de la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo incluyendo tanto cultivos de nopal como nopaleras naturales. Se evaluó la influencia de variables a escala local (estructura de la vegetación) y a escala de paisaje (composición del paisaje) en la diversidad de abejas. Además, se analizó la influencia de las comunidades de abejas en el servicio ecosistémico de la polinización y la producción de frutos (tunas).

3. ¿Cuáles son las especies de abejas visitantes de las flores de *Opuntia* en los cultivos de nopal y las nopaleras naturales? Esta pregunta se abordó en el Capítulo III de esta tesis donde se describió la diversidad de especies de abejas que visitan las flores de las plantas de nopal tanto en los cultivos como en las nopaleras naturales en la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo.

Finalmente, se realizó una discusión general de los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, y se hicieron algunas propuestas de conservación que se derivaron de estos resultados.

LITERATURA CITADA

Arnett, R. H. Jr. 2000. American insects. 2a Ed. CRC Press, Washington, D. C.

Ashworth, L., Quesada, M., Casas, A., Aguilar, R. y Oyama, K. 2009. Pollinator-dependent food production in Mexico. *Biological Conservation* 142: 1050-1057.

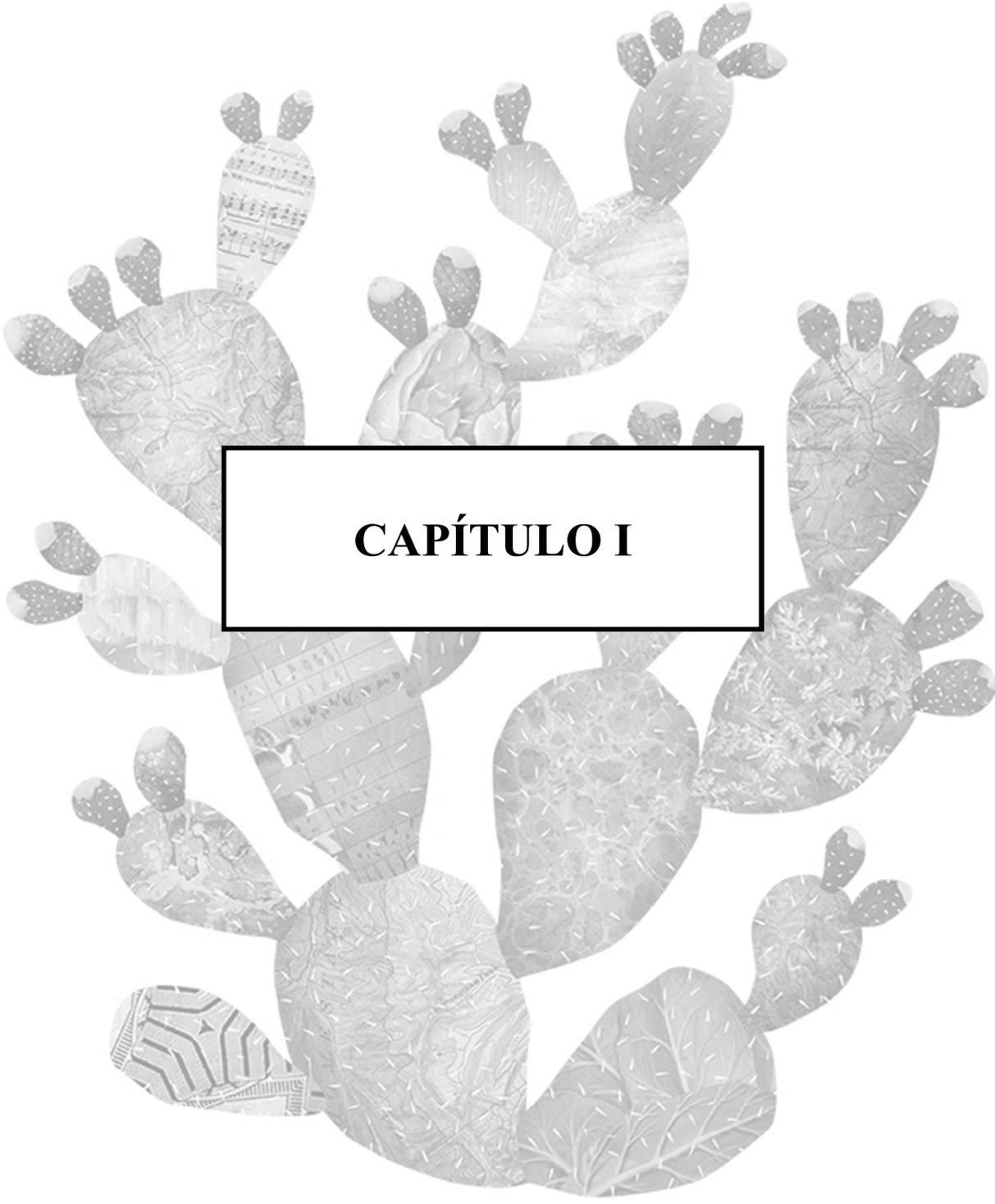
- Ayala, R. 2004. Fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea). En: García-Aldrete, A.N. y Ayala, R. (Eds.). Artrópodos de Chamela. UNAM, Ciudad de México. Pp. 193-219.
- Ayala, R., Griswold, T. L. y Bullock, S. H. 1998. Las abejas nativas de México. En: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, Ciudad de México. Pp.179-225.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Forbes, C., Ihse, M., Morberg, F. y Nystrom, M. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio: A Journal of the Human Environment* 32: 389-396.
- Bossio, D., Noble, A., Pretty, J. y Penning de Vries, F. 2004. Reversing land and water degradation: trends and 'bright spot' opportunities. Paper presented at the Seminar of the International Water Management Institute. Estocolmo, Suecia.
- Cassman, K., y Wood, S. 2005. Cultivated systems. Ecosystems and human well-being, millennium ecosystem assessment (current state and trends). Island Press, Washington, D.C.
- Daily, G. C., Ehrlich, P. R. y Sanchez-Azofeifa, G. A. 2000. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.
- Devictor, V. y Jiguet, F. 2006. Community richness and stability in agricultural landscapes: the importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120: 179-184.
- Farina, A. 2006. Principles and methods in landscape ecology: towards a science of the landscape (landscape series). Springer, Dordrecht.
- Gallegos, C. y Mondragón, J. C. 2011. Cultivares selectos de tuna, de México al mundo. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas-Secretaría de Agricultura, Ganadería,

- Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SNICS-SAGARPA) - Universidad Autónoma Chapingo (UACH). Chapingo, México. 159 p.
- Gallegos, C., Cervantes H. J., y Méndez, S. J. 2004. La producción de tuna en la región centro-norte de México. *Geografía Agrícola* 33: 143-157.
- Gallegos-Vázquez, C.; Méndez-Gallegos, S. de J. y Mondragón-Jacobo, C. (eds.). 2013. Producción sustentable de tuna en San Luis Potosí. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí. San Luis Potosí, México. 203 p.
- Gaucherel, C. 2007. Multiscale heterogeneity map and associated scaling profile for landscape analysis. *Landscape and Urban Planning* 82: 95-102.
- Haber, W. 2004. Landscape ecology as a bridge from ecosystems to human ecology. *Ecological Research* 19: 99-106.
- Hazell, P. y Wood, S. 2008. Drivers of change in global agricultura. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 363: 495-515.
- Hole, D. G., Perkins, A. J., Wilon, J. D., Alexander, I. H. y Evans, A. D. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122: 113-130.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. y and Tschardtke, T. 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology* 79: 491-500.
- INEGI-CONABIO-INE. 2005. Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación, Escala 1:250,000, Serie 3 (Continuo Nacional). Instituto Nacional de Estadística y Geografía - INEGI, Aguascalientes, México.
- 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: 83-112.

- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H, Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. y Tschardtke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society (B)* 274: 303-313.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T. y Kremen, C. 2012. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications* 22: 1535-1546.
- Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World*. 2a. ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Potts, S. G. Kevan, P. y Boone, J. W. 2005. Conservation on pollination: collecting, surveying and monitoring. En: Dafni. A. Kevan, P. y Husband, B. C. (Eds). *Practical pollination biology*. Enviroquest, Cambridge, Ontario.
- Pretty, J. 2008. Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Philosophical Transactions of The Royal Society* 363: 447-465.
- Reyes-Novelo, E., Meléndez, R. V., Delfin, G. H. y Ayala, R. 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 10: 1-13.
- Riojas-López, M. E. 2006. Rodent communities in two natural and one cultivated “nopaleras” (*Opuntia* spp.) in north-eastern Jalisco, Mexico. *Journal of Arid Environments* 67: 428-435.
- Riojas-López, M. E. 2012. Response of rodent assemblages to change in habitat heterogeneity in fruit-oriented nopal orchards in the Central High Plateau of Mexico. *Journal of Arid Environments* 85: 27-32.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Guilbaud, L. y Henry, M. 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation* 24: 1195-1214.

- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press, Londres.
- Sans, F. X., Armengot, L., Bassa, M., Blanco-Moreno, J. M., Caballero-López, B., Chamorro, L. y José-María, L. 2013. La intensificación agrícola y la diversidad vegetal en los sistemas cerealistas de secano mediterráneos: implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 22: 30-35.
- Scheiner, S. M., Chiarucci, A., Fox, G. A., Helmus, M. R., McGlenn, D. J. y Willig, M. R. 2011. The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81: 195-213.
- Scherr, S.J y McNeely, J.A. 2008. Biodiversity conservation and agricultural sustainability: towards a new paradigm of 'ecoagriculture' landscapes. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*. 363: 477-494.
- Schroth, G., da Fonseca, A. B., Harvey, C. A., Gascon, C., Vasconcelos, H. L. e Izac, A. M. N. 2004. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington D. C.
- Steffan-Dewenter, I. 2003. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard Meadows. *Conservation Biology* 17: 1036-1044.
- Swift, M. J., Izac, A.-M. N. y van Noordwijk, M. 2004 Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes-are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104: 113-134
- Thompson, J., Hodgkin, T., Atta-Krah, K., Jarvis, D., Hoogendoorn, C., y Padulosi, S. 2007. Biodiversity in agroecosystems. En: Scherr, S. J. y McNeely, J. A. (Eds.) *Farming with nature: the science and practice of ecoagriculture*. Island Press, Washington, D. C.

- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R. y Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*: 418: 671-677.
- Torres-Ruiz, A., Wallace, R. y Ayala, R. 2013. Present and potential use of bees as managed pollinators in Mexico. *Southwestern Entomologist* 38: 133-148.
- Triplehorn, C. A. y Johnson, N. F. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects. 7th Edition. Thomson Brooks/cole. Belmont, California.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., y Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Valencia, V., Garcia-Barrios, L., West, P., Sterling, E. J. y Naeem, S. 2014. The role of coffee agroforestry in the conservation of tree diversity and community composition of native forests in a Biosphere Reserve. *Agriculture Ecosystems & Environment* 189: 154-163.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A. y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119
- Vergara, C. H. y Badano, E. I. 2009. Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 129: 117-123.
- Weibull, A. C., Ostman, O. y Granqvist, A. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farmmanagement. *Biodiversity Conservation* 12: 1335-1355.
- Wilby, A. y Thomas, M. B. 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters* 5: 353-360.
- Wille, A. 1983. Biology of the stingless bees. *Annual Review of Entomology* 28: 41-64.
- Wojtkowski, P. A. 2004. Landscape agroecology. Food Products Press, Nueva York.



CAPÍTULO I

**CARACTERIZACIÓN DE CULTIVOS DE NOPAL TUNERO (*Opuntia albicarpa*) DEL
ALTIPLANO CENTRAL MEXICANO Y SU POTENCIAL EN LA CONSERVACIÓN
BIOLÓGICA**

**CHARACTERIZATION OF CACTUS PEAR CROPS (*Opuntia albicarpa*) IN THE
CENTRAL HIGH PLATEAU MEXICAN AND ITS POTENTIAL IN BIOLOGICAL
CONSERVATION**

Eva Samanta Ávila-Gómez, Claudia Elizabeth Moreno Ortega*, Iriana Leticia Zuria Jordan,
Manuel González-Ledesma, Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

RESUMEN

Los sistemas agrícolas son fuente de servicios ambientales y pueden ser reservorios para la conservación de la biodiversidad regional, dependiendo de las características del cultivo y de su entorno. Los cultivos de nopal (*Opuntia albicarpa*) en el Altiplano Central Mexicano pueden ser esos sistemas. El objetivo de este estudio fue comparar las características de los cultivos de nopal tunero con zonas de matorral xerófilo dominado por *Opuntia* spp. (nopaleras naturales) en el Altiplano Central del estado de Hidalgo a dos escalas espaciales. La hipótesis fue que existen diferencias tanto en la estructura, composición, y producción de flores y frutos entre los cultivos de nopal tunero y las nopaleras naturales. El diseño fue estratificado, las unidades experimentales fueron 13 sitios, ocho cultivos de nopal y cinco nopaleras naturales. En cada unidad experimental se midieron a escala local características relacionadas con la estructura de las plantas de nopal (volumen, cobertura, número de flores activas por día, densidad y complejidad vertical), y en los cultivos se midieron la distancia entre plantas de nopal sembradas y la distancia entre las hileras de nopales. También la edad y la producción de flores y frutos se midieron en ambos tipos de hábitat. A escala de paisaje, se midió la proporción de la cobertura de usos de suelo para determinar la

composición circundante de cada uno de los sitios. Los cultivos presentaron menor complejidad estructural y mayor producción de flores y frutos en comparación con las nopaleras naturales. El volumen, el número de flores activas por día y la composición del paisaje determinaron la diferencia entre los cultivos y las nopaleras naturales. Los resultados indican la importancia de los cultivos de nopal como una opción potencial para la conservación de la biodiversidad regional y los servicios ambientales, proporcionando posiblemente recursos de hábitat y alimento a especies de polinizadores regionales como algunos de los que ofrecen las nopaleras naturales, así como una importante producción de alimentos (tunas) contribuyendo además al bienestar social en esta región del Altiplano.

Palabras clave: agroecosistemas, matorral xerófilo, nopaleras, *Opuntia*, reservorios, conservación.

INTRODUCCIÓN

La expansión de las tierras agrícolas puede ser una amenaza importante para la diversidad biológica, pero algunos agroecosistemas pueden contribuir a la conservación regional y a la provisión de servicios ambientales, según las características del cultivo y de su entorno (Tschardtke *et al.*, 2005; Tschardtke *et al.*, 2012). La actividad agrícola puede tener efectos en la biodiversidad a distintas escalas espaciales, por ejemplo, a escala local algunos cultivos estructuralmente complejos pueden ser hábitats apropiados para la supervivencia de muchas especies (Perfecto *et al.*, 1996; Riojas-López y Fuentes, 2006; Vergara y Badano, 2009; Riojas-López, 2012; Valencia *et al.*, 2014), mientras que a escala de paisaje, las áreas cultivadas pueden estar inmersas en mosaicos heterogéneos con diferentes usos de suelo, que pueden representar efectos negativos, positivos o neutros según la estructura de los paisajes (Olson y Brewer, 2003; Tschardtke *et al.*, 2005). A pesar de su importancia, la mayoría los estudios se enfocan a la conservación en bosques tropicales y bosques mesófilos de montaña, donde se ha mostrado que agroecosistemas como los

cafetales pueden ser importantes reservorios para la conservación de la biodiversidad (Perfecto y Armbrrecht, 2003; Manson *et al.*, 2008; Perfecto y Vandermeer, 2008; Vergara y Badano, 2009; Valencia *et al.*, 2014).

Alrededor del 40 % del territorio mexicano corresponde a zonas áridas y semiáridas de matorral xerófilo, con cerca de 70.49 millones de ha (Rzedowski, 1998; INEGI, 2005; INEGI-CONABIO-INE, 2005). El matorral xerófilo del Altiplano Central de México es una de las áreas más extensas en el país e incluye cultivos de nopal (*Opuntia* spp., Cactaceae) para la producción de tuna (53 876 ha, Gallegos y Mondragón, 2011; Gallegos-Vázquez *et al.*, 2013). La mayoría de estos cultivos son agroecosistemas perennes tradicionales, no son mecanizados e incluyen variedades domesticadas nativas de *Opuntia* (Gallegos *et al.*, 2004; Gallegos-Vázquez *et al.*, 2013).

El nopal es un cultivo con características fisiológicas y morfológicas que le permiten crecer más rápidamente y tener mayor productividad que otras plantas cultivadas en ambientes áridos y en suelos con baja fertilidad, como los de los matorrales xerófilos (Cervantes, 2003). Por su bajo requerimiento de insumos y tecnología se usa con éxito en diversos propósitos en México y en otros países de América y África, principalmente. Es un cultivo cada vez mejor valorado y apreciado por sus propiedades alimenticias, funcionales (productos naturales con efectos positivos sobre la salud) y terapéuticas, así como por su potencial en las industrias de cosméticos y bioenergéticos (Flores, 2002; Gallegos *et al.*, 2005; Riojas-López y Fuentes, 2006; Valencia-Sandoval *et al.*, 2010; Méndez y García, 2013). En términos ambientales, los cultivos de nopal pueden contribuir exitosamente a la conservación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos (Riojas-López y Mellink, 2005; Riojas-López, 2006; Riojas-López *et al.*, 2011; Riojas-López, 2012). Por ejemplo, en el estado de Jalisco, se evaluó por primera vez la fauna de vertebrados en los hábitats más representativos de una zona semiárida del estado, incluyendo nopaleras naturales y cultivadas, y se demostró que estos agroecosistemas pueden mantener

poblaciones locales, incluyendo especies de interés para la conservación o que requieren algún tipo de protección (Riojas-López y Mellink, 2005). Además, los cultivos de nopal crean un mosaico de hábitats que puede ser utilizado por especies de diferentes gremios de roedores contribuyendo así al mantenimiento de la biodiversidad local y regional de estos organismos en regiones severamente degradadas (Riojas-López, 2006; Riojas-López *et al.*, 2011; Riojas-López, 2012).

La proporción, la calidad y la disposición espacial de los hábitats seminaturales y la heterogeneidad del hábitat desempeñan un papel importante en la conservación de la biodiversidad y en el funcionamiento de los servicios ambientales en los agroecosistemas (Albrecht *et al.*, 2007). La importancia de conservar una alta diversidad en los agroecosistemas es vital, especialmente por la provisión de servicios de interés para el bienestar humano, tales como la polinización y el control biológico (Balvanera *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2012). Por ejemplo, la producción de tunas en los cultivos de nopal representa un servicio ecosistémico de suministro, y ésta puede depender de la complejidad estructural local, y de la composición del paisaje, ya que la estabilidad de los ecosistemas y su funcionamiento, así como la composición de la comunidad de especies que los habitan y la persistencia de una producción alimentaria, parecen estar influenciados por variables locales y del paisaje (Gagic *et al.*, 2011; Stouffer y Bascompte, 2011; Fabian *et al.*, 2013). El objetivo de este estudio fue comparar las características de los cultivos de nopal tunero con las del matorral xerófilo dominado por *Opuntia* (nopaleras naturales) a escala local, en función de la estructura de la vegetación, y a escala de paisaje, en función de la composición circundante. Además, para evaluar el papel potencial de estos agroecosistemas en la conservación de la biodiversidad regional y los servicios ecosistémicos se compararon la producción de flores y frutos entre los cultivos y las nopaleras naturales. La hipótesis de este trabajo fue que existen diferencias en la estructura, la composición y la producción de flores y frutos entre los cultivos de nopal tunero y las nopaleras naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la zona de matorral xerófilo de la región sur del Altiplano Central, en el estado de Hidalgo, México (Figura 1). En la región, con tierras semiáridas de buena calidad, abundan áreas extensas dominados por cultivos de nopal (INEGI, 1992); presenta un sistema productor de nopal tunero semi-intensivo de secano e inversión alta. En los cultivos se practica la poda, fertilización, control de plagas, enfermedades y malezas regularmente. El trazado de terrazas individuales alrededor de las plantas para la captura de agua de lluvia es común, así como la utilización intensiva de mano de obra (Consejo Mexiquense de Nopal-Tuna, A. C., 1999). El rendimiento promedio en esta área es de 11.4 ton/ha y se cosecha en un 70% la tuna blanca o Reyna (*Opuntia albicarpa*; Aguilar *et al.*, 2008; Mondragón y Gallegos, 2013).

El trabajo de campo se llevó a cabo durante los meses de mayo a agosto del 2014 y en marzo y abril de 2015, meses durante los cuales se presentaron la época de floración y la temporada de producción de tunas en el estado de Hidalgo.

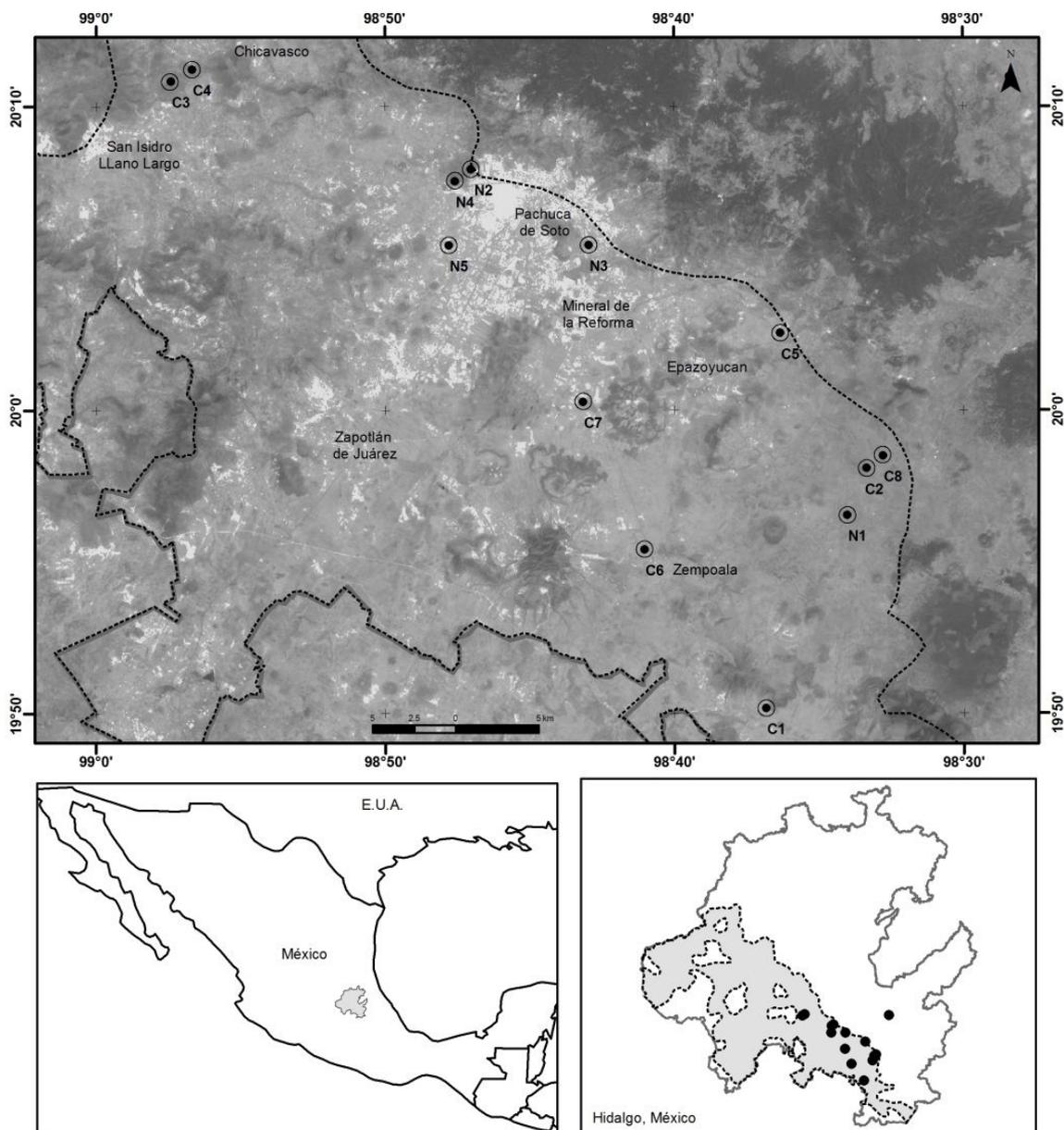


Figura 1. Ubicación de los 13 sitios de muestreo y buffers de 1 km de radio, utilizados para la caracterización de cultivos de nopal (C) y nopaleras naturales (N) a escala de paisaje. En el primer recuadro se muestra la ubicación del estado de Hidalgo en México, y en el segundo recuadro la ecorregión del Altiplano Central en Hidalgo, tomado de la WWF (1997).

El diseño fue estratificado, las unidades experimentales fueron 13 sitios, ocho cultivos de nopal y cinco nopaleras naturales (identificados como C y N de aquí en adelante; Figura 1). Los sitios muestreados estuvieron a una distancia mínima de 1 km entre ellos.

Los cultivos de nopal correspondieron a la variedad de tuna blanca de la especie *Opuntia albicarpa*. Esta variedad se encuentra con el registro NOP-020-221104 del Catálogo Nacional de Variedades Vegetales de la SAGARPA (Aguilar *et al.*, 2008; Gallegos y Mondragón, 2013). La determinación de especies en las nopaleras naturales se realizó con ayuda de un catálogo que incluyó fotografías de las plantas de nopal, de los cladodios, de los frutos y de las flores, y fueron identificadas cuatro especies de nopal: *Opuntia streptacantha*, *O. heliabravoana*, *O. spinulifera* y *O. robusta*.

Caracterización de la cobertura vegetal a escala local

Características relacionadas con la estructura de las plantas de nopal se midieron tanto en los cultivos como en las nopaleras naturales, así como la edad y producción de flores y frutos. El volumen (ancho x largo x altura), la cobertura (ancho x altura) y el número de flores activas (abiertas) por día (promedio de 4 muestreos en el pico de floración), se midieron en 9 plantas de nopal que estaban separadas por una distancia de al menos 100 m entre sí, en cada uno de los 13 sitios. La densidad (número de individuos por área) se midió en un cuadrante de 100 m² al centro de cada sitio de muestreo. La complejidad vertical se tomó como una medida de la densidad vertical de la vegetación a diferentes alturas, y se estimó utilizando una barra de 2 m x 10 cm pintada con rayas blancas y negras alternativamente cada 10cm de longitud. La barra se colocó a una distancia de 50 m perpendicularmente a las plantas de nopal desde el centro de cada sitio de muestreo. Desde el punto central de cada sitio, se estimó el porcentaje de rayas que eran visibles para un observador. Se utilizó el inverso de este porcentaje como el índice de la complejidad vertical (Griffith y Youtie,

1988) y se usó el promedio obtenido de 10 medidas hechas a lo largo de dos transectos de 100 m de longitud en cada sitio.

La edad se determinó por medio de entrevistas a los dueños de los predios y los cultivos. El número de flores y el número de frutos (tunas) fueron contabilizados en dos trayectos lineales en banda (100 x 1 m), en individuos del centro de cada uno de los sitios de muestreo (Gardner, 1998; Rich *et al.*, 2005).

Como características únicas para los cultivos de nopal se midieron la distancia entre plantas de nopal sembradas, y la distancia entre las hileras de nopales.

Caracterización de la composición a escala de paisaje

Todos los sitios de muestreo se caracterizaron en función de la proporción de cobertura de los diferentes tipos de uso de suelo dentro de un círculo concéntrico (buffer) de 1 km de radio por sitio. Seis tipos de uso de suelo fueron identificados en total: cultivos de nopal tunero, nopaleras naturales (matorral xerófilo dominado por *Opuntia*), vegetación secundaria (por ejemplo pastizales y vegetación degradada), otros cultivos, zonas urbanas y caminos. La categoría de “otros cultivos” incluyó campos agrícolas dedicados principalmente a la siembra de maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*), trigo (*Triticum aestivum*), avena (*Avena sativa*) y cebada (*Hordeum vulgare*).

Esta información se obtuvo mediante la técnica de clasificación supervisada, utilizando imágenes satelitales obtenidas de Google Earth de los años 2004-2014 con una resolución de 0.5-0.8 m. A partir de estas imágenes, la proporción de cobertura de los tipos de uso de suelo se confirmó con visitas al campo y se cuantificó usando el programa ArcGis 10.1.

Análisis de datos

Las diferencias en el volumen, la cobertura, el número de flores, el número de tunas, la complejidad vertical y el número de flores activas por día, entre los cultivos de nopal y las nopaleras naturales, fueron evaluadas con pruebas de t-Student; previo a estos análisis se realizaron pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y homogeneidad de varianzas. Estos análisis se llevaron a cabo con el programa Sigma Stat Versión 3.5 (Systat Software, 2006).

La dimensionalidad de los conjuntos de características entre los cultivos de nopal y las nopaleras naturales se analizó con un análisis de componentes principales (ACP) para cada una de las escalas. A escala local se usaron aquellas características que fueron compartidas entre ambos ecosistemas: el volumen promedio, la desviación estándar del volumen promedio, la cobertura promedio, la desviación estándar de la cobertura promedio, la edad, la complejidad vertical, el número de flores activas por día y la desviación estándar del número de flores activas por día. A escala de paisaje se usaron las proporciones de cobertura de todos los usos de suelo de los 13 paisajes. En ambos casos, se usaron los dos primeros componentes (CP1 y CP2) para explicar la variación en el conjunto de datos e identificar las variables más importantes que determinaron las diferencias entre los tipos de ecosistemas. Para dicho análisis se usó el programa Statistica Versión 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización a escala local

Los cultivos tenían edades de 10 a 25 años y la de las nopaleras naturales se estimó que era mayor a 50 años. El volumen y cobertura de las plantas de nopal fue menor en los cultivos en comparación con las plantas de las nopaleras naturales, que resultaron ser más altas, largas y anchas en su estructura. La densidad promedio fue de 0.12 individuos/m² para los cultivos, y de 0.05

individuos/100 m² para las nopaleras naturales. La complejidad vertical de la vegetación también fue menor dentro de los cultivos de nopal. Sin embargo, el número de flores y frutos fue mayor dentro de los cultivos, mientras que el número de flores activas por día fue mayor en las plantas de las nopaleras naturales (Cuadro 1, Figura 2).

Cuadro 1. Características a escala local, tanto en los cultivos de nopal como en las nopaleras naturales, en la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo, México. C= Cultivo de nopal, N= Nopalera natural, N/A= No aplica.

| Característica | Tipo de ecosistema | Promedio | Mínimo | Máximo |
|---|--------------------|----------|--------|--------|
| Edad (años) | C | 18 | 10 | 25 |
| | N | 50 | N/A | N/A |
| Volúmen (m ³)* | C | 23.20 | 4.70 | 86.30 |
| | N | 72.51 | 14.28 | 264.0 |
| Cobertura (m)* | C | 11.36 | 3.36 | 27.34 |
| | N | 19.91 | 6.8 | 48.0 |
| Densidad (individuos/100 m ²) | C | 11.75 | 6 | 24 |
| | N | 5 | 8 | 14 |
| Distancia entre nopales sembrados (m) | C | 3.59 | 2.0 | 5.3 |
| | N | N/A | N/A | N/A |
| Distancia entre hileras de nopal (m) | C | 4.5 | 3.0 | 6.0 |
| | N | N/A | N/A | N/A |
| Número de flores* | C | 2156 | 1732 | 2895 |
| | N | 1514 | 1350 | 1782 |

| | | | | |
|--------------------------------------|---|-------|------|------|
| Número de tunas* | C | 1964 | 1550 | 2056 |
| | N | 1264 | 1002 | 1623 |
| Complejidad vertical (%)* | C | 75 | 67.5 | 82.5 |
| | N | 94 | 90 | 100 |
| Número de flores activas por día* | C | 40.20 | 30 | 55 |
| | N | 48.2 | 35 | 60 |

*Comparaciones con diferencias significativas

Se encontraron diferencias significativas en la estructura de la vegetación entre los cultivos de nopal y las nopaleras naturales en función del volumen, la cobertura, el número de flores y frutos, la complejidad vertical y el número de flores activas por día (Figura 2). En general, los cultivos presentaron menor volumen, cobertura y complejidad vertical, pero fueron más productivos (flores y tunas) en comparación con las nopaleras naturales.

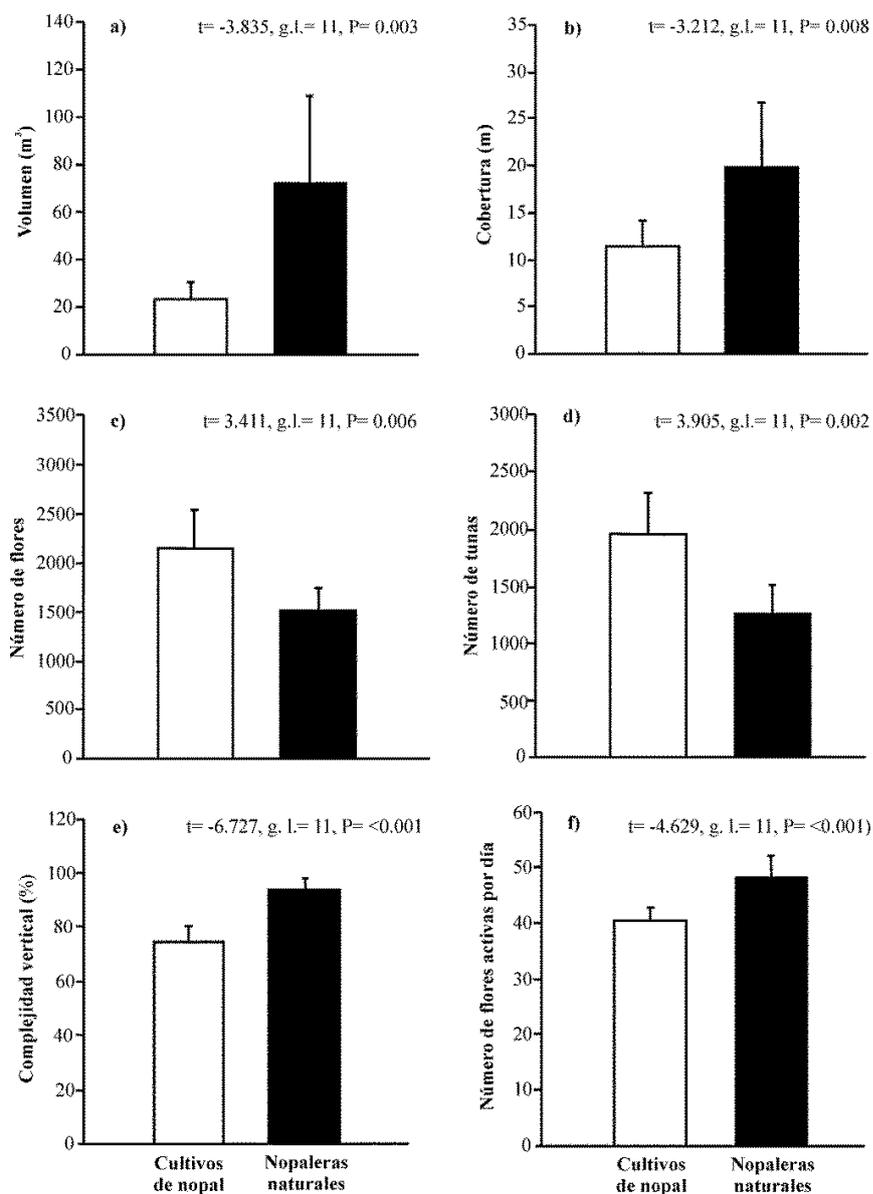


Figura 2. Comparación entre volumen (a), cobertura (b), número de flores (c), número de tunas (d), complejidad vertical de la vegetación (e) y número de flores activas por día (f), entre cultivos de nopal tunero y nopaleras naturales. Las barras indican el valor promedio y las líneas de error representan el error estándar.

En relación con las características únicas para los cultivos, la distancia entre planta y planta de nopal sembrada tuvo un promedio de 3.5 m, mientras que la distancia entre hileras de nopales fue de 4.5 m en promedio, ambas distancias dadas por las técnicas de siembra (Cuadro 1).

En el ACP con las variables a escala local los dos primeros componentes principales explicaron alrededor del 87.10% de la varianza total. El CP1 explicó el 74.25% de la varianza total acumulada con una relación positiva con todas las características usadas para el análisis que en conjunto mostraron ser importantes para separar a los cultivos de nopal de las nopaleras naturales (Cuadro 2, Figura 3a). El CP2 se relacionó positivamente con la edad, la complejidad vertical y el número de flores activas. En general, el ACP muestra que las nopaleras naturales presentan una mayor complejidad estructural, así como en el número de flores que mantienen activas por día en comparación con los cultivos (Cuadro 2, Figura 3a).

Cuadro 2. Valores de los componentes principales primeros en el ACP de las características locales en los cultivos de nopal y las nopaleras naturales en la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo, México.

| Variable | CP1 | CP2 |
|-------------------------------------|--------|---------|
| Volumen | 0.9746 | -0.1295 |
| Desviación estándar del volumen | 0.9112 | -0.1665 |
| Cobertura | 0.9364 | -0.1601 |
| Desviación estándar de la cobertura | 0.9153 | -0.2325 |
| Edad | 0.8447 | 0.1302 |
| Complejidad vertical | 0.9164 | 0.0733 |

| | | |
|---|---------|---------|
| Número de flores activas por día | 0.8983 | 0.2211 |
| Desviación estándar del número promedio de flores activas por día | 0.2897 | 0.9145 |
| Varianza explicada | 74.2462 | 12.8988 |
| Varianza acumulada (%) | 74.2462 | 87.1451 |

En este trabajo, a escala local la descripción de las características asociadas a la estructura de las plantas de nopal, así como la producción de flores y frutos, mostró que existen diferencias importantes entre los cultivos de nopal y las nopaleras naturales. Los cultivos son recientes (edad promedio de 18 años) y posiblemente son resultado de procesos de deforestación de zonas naturales que en algún momento fueron matorral xerófilo, o de reconversión de pastizales utilizados para la ganadería. Además, las plantas en los cultivos tuvieron menor volumen y presentaron una menor cobertura vegetal, debido a que los productores mantienen un sistema de manejo y poda frecuente, lo que hace que cada individuo mantenga un tamaño constante (Aguilar *et al.*, 2008). La complejidad de la vegetación también fue menor dentro de los cultivos, precisamente por el manejo del cultivo, que impide el crecimiento de las plantas de nopal así como de vegetación asociada, como pastos y herbáceas. Sin embargo, el número de flores activas por día resultó ser mayor en las nopaleras naturales, lo que llama la atención ya que los cultivos de nopal tuvieron una mayor producción de flores y frutos. Es probable que este resultado se deba a dos factores: a que las flores de las nopaleras naturales pudieran ser menos viables, y a la diferencia en el método de muestreo, dado que el conteo de las flores y frutos se realizó en transectos mientras que el conteo de flores activas se llevó a cabo en individuos separados. Por ello, se sugiere que para estudios posteriores se realice una estandarización del método de muestreo de estas tres características. Por otra parte,

la distancia entre plantas de nopal sembradas y la distancia entre hileras están también determinadas por las técnicas de manejo y siembra (Aguilar *et al.*, 2008).

Caracterización a escala de paisaje

En el ACP los dos primeros componentes principales explicaron el 74.90% de la varianza total. El CP1 explicó 43.32% de la varianza mostrando una relación positiva con los cultivos de nopal, y negativa con los otros usos de suelo (nopaleras naturales, vegetación secundaria, otros cultivos, caminos y zona urbana) (Cuadro 3, Figura 3b). El CP2 mostró una relación positiva con la cobertura de nopaleras naturales, y negativa con los otros usos de suelo (Cuadro 3, Figura 3b). En general, el ACP a escala de paisaje muestra una clara separación entre los cultivos de nopal y las nopaleras naturales por su proporción de cobertura de los distintos usos de suelo.

Cuadro 3. Valores de los dos primeros componentes principales en el ACP con la proporción de cobertura de usos de suelo en los 13 sitios de muestreo a escala de paisaje en la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo, México.

| Cobertura (%) | CP1 | CP2 |
|-----------------------|---------|---------|
| Cultivos de nopal | 0.7394 | -0.6074 |
| Nopaleras naturales | -0.2551 | 0.9381 |
| Vegetación secundaria | -0.5688 | -0.5674 |
| Otros cultivos | -0.3387 | -0.5447 |
| Caminos | -0.8315 | -0.2917 |
| Zona urbana | -0.9260 | 0.0662 |
| Varianza explicada | 43.3205 | 32.6224 |

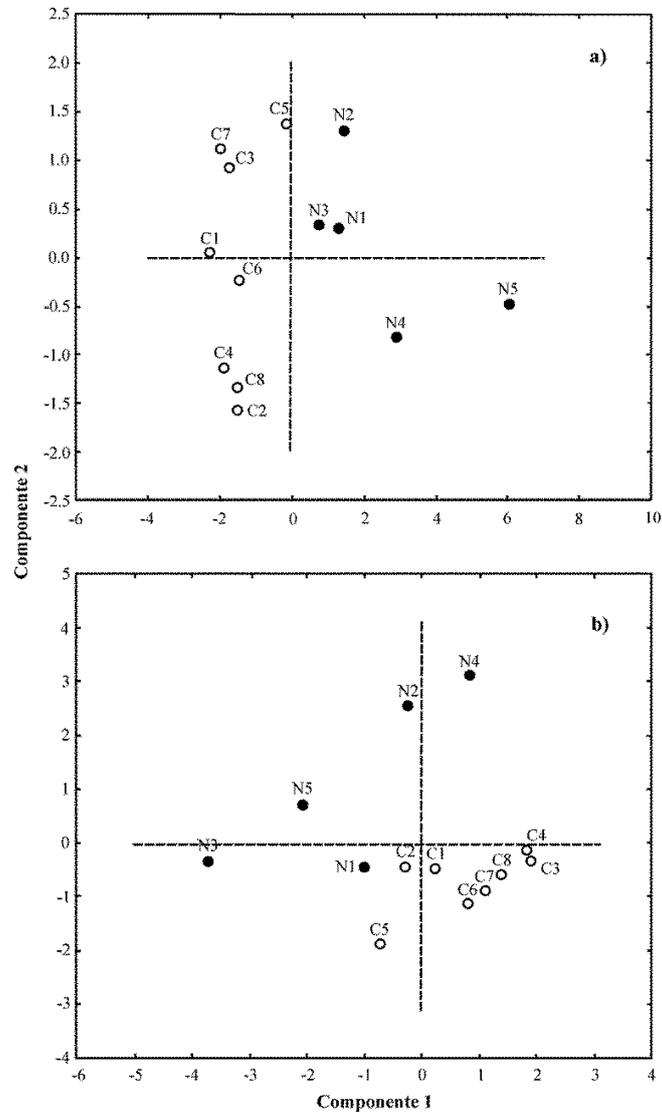


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) para los cultivos de nopal (C) y las nopaleras naturales (N), a escala local (a) y a escala de paisaje (b), en la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo, México.

La composición del paisaje en los 13 sitios de muestreo fue muy contrastante en los dos tipos de cobertura principales de este estudio, los cultivos de nopal y las nopaleras naturales, en comparación con los otros tipos de uso de suelo (Cuadro 4, Figura 4). En los ocho sitios catalogados como cultivos la proporción de cobertura de cultivos de nopal varió de un 41 a un 89%, mientras que, en los cinco sitios catalogados como nopaleras naturales, el matorral xerófilo dominado por *Opuntia* tuvo una cobertura de 35 a 97%, con una amplia variación pues al menos en dos de los paisajes el porcentaje de cobertura de las nopaleras naturales fue pequeño (<36%, Cuadro 4).

Cuadro 4. Proporción de la cobertura de los usos de suelo presentes en los 13 sitios de muestreo, dentro de buffers de 1 km de radio, en el Altiplano Central del estado de Hidalgo, México. C= Cultivo de nopal, N= Nopalera natural.

| Sitio | Cultivo de nopal | Nopalera natural | Vegetación secundaria | Otros cultivos | Camino | Zona urbana |
|-------|------------------|------------------|-----------------------|----------------|--------|-------------|
| C1 | 54.52 | 19.43 | 7.61 | 6.90 | 5.61 | 5.93 |
| C2 | 45.98 | 12.66 | 1.22 | 20.12 | 7.27 | 12.74 |
| C3 | 89.53 | 3.73 | 0.57 | 0 | 4.91 | 1.26 |
| C4 | 80.58 | 10.09 | 0.61 | 3.13 | 3.56 | 2.03 |
| C5 | 41.56 | 4.84 | 12.08 | 29.41 | 5.81 | 6.29 |
| C6 | 82.43 | 1.54 | 7.55 | 0 | 8.49 | 0 |
| C7 | 66.03 | 4.97 | 1.65 | 21.71 | 4.70 | 0.95 |
| C8 | 65.07 | 12.72 | 4.71 | 15.16 | 1.77 | 0.55 |
| N1 | 18.92 | 35.71 | 7.93 | 24.65 | 6.99 | 5.81 |
| N2 | 0 | 85.53 | 1.22 | 0 | 4.81 | 8.44 |
| N3 | 0 | 35.59 | 11.69 | 9.88 | 14.42 | 28.43 |

| | | | | | | |
|----|---|-------|------|-------|-------|-------|
| N4 | 0 | 97.49 | 0 | 0 | 0.74 | 1.77 |
| N5 | 0 | 45.94 | 2.49 | 15.98 | 10.68 | 20.41 |

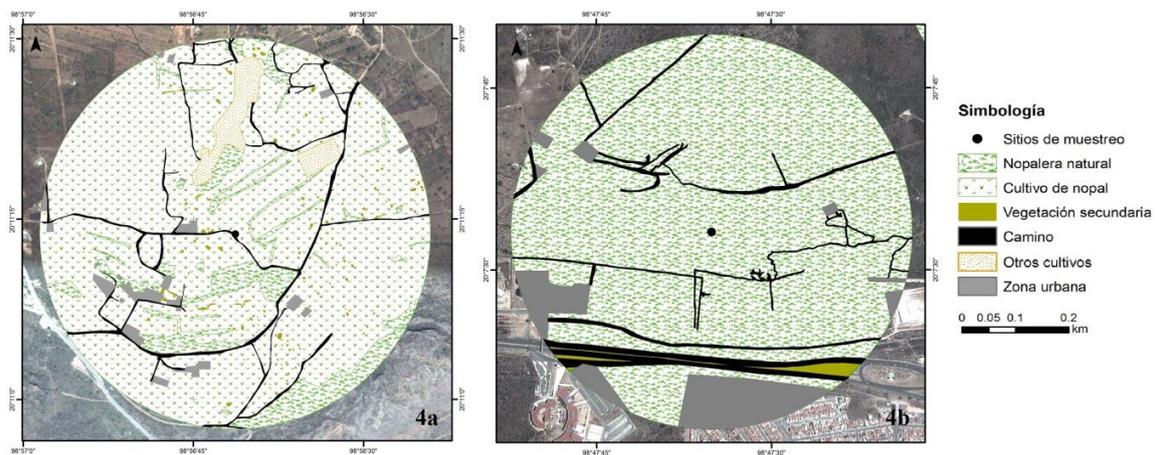


Figura 4. Ejemplo de la cobertura de usos de suelo en dos paisajes de estudio: a) un cultivo de nopal (paisaje C4) y, b) una nopalera natural (paisaje N2).

La descripción de la composición del paisaje permitió determinar que los sitios con predominancia de cultivos de nopal son muy diferentes a los sitios con predominancia de zonas con nopaleras naturales. La proporción predominante de cultivos o de matorral hace que exista una clara separación entre ambos tipos de paisajes. En ambos casos se identificó la formación de un gradiente ambiental de los paisajes caracterizado por el porcentaje de cobertura predominante (cultivo o natural). Además, el análisis realizado corroboró la formación por separado de dos grupos, por un lado a los cultivos y por otro a las nopaleras naturales, mostrando que la nopalera natural 1 es la más parecida en composición a los cultivos, y esto seguramente se debe a que fue el único sitio que presentó una proporción pequeña de cultivos de nopal dentro del paisaje.

Implicaciones para la conservación

Los cultivos de nopal son agroecosistemas perennes con distintas variedades de especies nativas, sus prácticas agrícolas son esporádicas y permiten el establecimiento de asociaciones vegetales complejas de plantas en las parcelas (Riojas-López y Mellink, 2005). Además, los cultivos de nopal pueden ser utilizados por distintos vertebrados (Mellink y Riojas-López, 2002; Riojas-López y Mellink, 2005; Riojas-López, 2012), y por lo tanto pueden contribuir a la conservación de la biodiversidad regional. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que las nopaleras naturales podrían incluir una mayor diversidad de microhábitats, alimento y refugios para la fauna, por la mayor complejidad estructural que conservan. En general, los datos que aquí presentamos indican que los cultivos de nopal y las nopaleras naturales difieren en la calidad del hábitat que pueden proveer para la fauna, por ejemplo, en los recursos para los polinizadores.

Sugerimos que a escala local se impulsen prácticas agrícolas que reduzcan o eliminen los insumos químicos, como puede ser el uso de biofertilizantes y el control biológico de plagas, y se promueva el uso de otras plantas entre las hileras de nopales, para aumentar la estructura de la vegetación. Además, la conservación de remanentes de nopaleras naturales en paisajes dominados por cultivos, o la restauración de algunas áreas, podrían funcionar como reservorios de hábitat para la biodiversidad, favoreciendo así la diversidad de polinizadores indispensables para la producción de tunas. Estos remanentes de vegetación natural podrían ser importantes también para resguardar la diversidad genética del género *Opuntia* y de otras especies. Por lo tanto, con un manejo apropiado a escala local y de paisaje, los cultivos de nopal pueden contribuir a la conservación de la biodiversidad, manteniéndose como una opción viable para la producción de alimentos y el bienestar social y económico en la región.

CONCLUSIONES

Las nopaleras naturales del estado de Hidalgo poseen mayor: volumen, cobertura, complejidad vertical y número de flores activas (abiertas) por día, lo que indica una mayor complejidad estructural; mientras que, en contraste, los cultivos de nopal que poseen una mayor densidad plantas de *Opuntia*, así como un mayor número total de flores y frutos.

Los cultivos de nopal tunero pueden ser hábitat para la biodiversidad regional, pero es necesario conservar los remanentes de nopaleras naturales dado que aportarían una mayor complejidad estructural contribuyendo a un hábitat con mayor calidad.

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades y dueños de los cultivos tuneros y terrenos con nopaleras naturales de los municipios de Pachuca, Actopan, Mineral de la Reforma, Singuilucan, Epazoyucan de la región del Altiplano Central del estado de Hidalgo. Edel Gómez, Yessica Ortiz, Judith Galván, Ilse J. Ortega y Edgar Hernández por su valiosa ayuda en campo. Este trabajo se realizó como parte de la tesis de Doctorado en Biodiversidad y Conservación de E. S. Ávila-Gómez con la beca CONACYT 412900.

LITERATURA CITADA

- Aguilar, Z. A., B. D. Jolalpa, y D. G. Garza. 2008. Guía para cultivar nopal tunero en el estado de Hidalgo. Folleto para productores No.15. INIFAP-Hidalgo, Pachuca, Hidalgo. 60 p.
- Albrecht, M., P. Duelli, B. Schmid, y C.B. Muller. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *J. Anim. Ecol.* 76: 1015-1025.

- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli y B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9: 1146-1156.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Cervantes, R. M. 2003. Plantas de Importancia Económica en las Zonas Áridas y Semiáridas de México. *Temas Selectos de Geografía de México. I. Textos Monográficos. 5. Economía.* Instituto de Geografía. UNAM. 153 p.
- Consejo Mexiquense de Nopal-Tuna, A. C. 1999. Técnica de comercialización de tuna. Santiago Tolman, Estado de México.
- Fabian, Y., N. Sandau, O. T. Bruggisser, A. Aebi, P. Kehrl, R. P. Rohr, R. E. Naisbit and L. F. Bersier. 2013. The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 82: 1203-1214.
- Flores, V. C. A. 2002. El Nopal y la Lucha Contra la Desertificación. Centro de Investigaciones Económicas, Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y de la Agricultura Mundial. Universidad Autónoma Chapingo, México. 67 p.
- Gagic, V., T. Tschamtk, C. F. Dormann, B. Gruber, A. Wilstermann and C. Thies. 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. R. Soc. B.* 278: 2946-2953.
- Gallegos, V. C., H. J. Cervantes and S. J. Méndez. 2004. Producción de tuna en la región centro-norte de México. *Rev. Geogr. Agric.* 33: 147-162.

- Gallegos, V. C. and J. C. Mondragón. 2011. Cultivares Selectos de Tuna, de México al Mundo. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SNICS-SAGARPA) - Universidad Autónoma Chapingo (UACH). Chapingo, México. 159 p.
- Gallegos, V. C., y J. C. Mondragón. 2013. Los recursos fitogenéticos del nopal y cultivares de tuna disponibles para el Altiplano. *In*: Gallegos-Vázquez, C., S. de J. Méndez-Gallegos y C. Mondragón-Jacobo (eds). Producción Sustentable de Tuna en San Luis Potosí. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP. México. pp: 49-68.
- Gallegos, V. C., H. J. Cervantes and P. A. Barrientos. 2005. Manual Gráfico para la Descripción Varietal del Nopal Tunero y Xoconostle (*Opuntia* spp.) SNICS-SAGARPA y UACH. México. pp: 114-116.
- Gardner, R. H. 1998. Pattern, process, and the analysis of spatial scales. *In*: Peterson, D. L. and V. T. Parker. (eds). Ecological Scale. Theory and applications. Columbia University Press.
- Griffith, B. and B. A. Youtie. 1988. Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover. *Wildl. Soc. Bull.* 16: 206-210.
- INEGI, 1992. Síntesis geográfica del estado de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI. 2005. Guía para la interpretación de cartografía: uso de suelo y vegetación. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.
- INEGI-CONABIO-INE. 2005. Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación, Escala 1:250,000, Serie 3 (Continuo Nacional). Instituto Nacional de Estadística y Geografía - INEGI, Aguascalientes, Aguascalientes, México.

- Manson, R. H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina and K. Mehlreter. (eds.). 2008. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación. Instituto de Ecología A.C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México. 348 p.
- Mellink, E. and M. E. Riojas-López. 2002. Consumption of platyopuntias by wild vertebrates. In: Nobel, P. y A. Portes. (eds.). CACTI, Biology and Uses. University of California, Los Angeles. pp: 109-123.
- Méndez, G. S. and H. E. García. 2013. Aprovechamiento, usos y aplicaciones del nopal. Capítulo I. En: Gallegos-Vázquez, C., S. de J. Méndez-Gallegos y C. Mondragón-Jacobo. (eds.). Producción sustentable de tuna en San Luis Potosí. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP. México. pp: 7-23.
- Mondragón, J. C. y V. C. Gallegos. 2013. Los sistemas de producción comercial de tuna en México y su aplicación en el Altiplano. En: Gallegos-Vázquez, C., S. de J. Méndez-Gallegos y C. Mondragón-Jacobo. (eds.). Producción sustentable de tuna en San Luis Potosí. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP. México. pp: 37-48.
- Olson, R. A. y M. J. Brewer. 2003. Small mammal populations occurring in a diversified winter wheat cropping system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 95: 311-319.
- Perfecto, I. and I. Ambrecht. 2003. The coffee agrosystem in the neotropics: Combining ecological and economics goals. In: Vandermeer, J. (Ed.) *Tropical Agrosystems*. Washington, D. C. CRC Press. pp: 159-194.
- Perfecto, I. and J. Vandermeer. 2008. Biodiversity Conservation in Tropical Agroecosystems. A New Conservation Paradigm. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1134: 173-200.
- Perfecto, I., R. A. Rice, R. Greenberg and M. E. van der Voort. 1996. Shade Coffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity. *BioSci.* 46: 598-608.

- Rich, T., G. Peterken, G. Tucker, F. McMeechan and D. Dobson. 2005. Habitat requirements and issues. In: Hill, D., M. Fasham, G. Tucker, M. Shewry y P. Shaw. (Eds). Handbook of biodiversity methods. Survey, evaluation and monitoring. Cambridge University Press.
- Riojas-Lopez, M. E. 2006. Rodent communities in two natural and one cultivated “nopaleras” (*Opuntia* spp.) in north-eastern Jalisco, Mexico. *J. Arid. Environ.* 67: 428-435.
- Riojas-López, M. E. 2012. Response of rodent assemblages to change in habitat heterogeneity in fruit-oriented nopal orchards in the Central High Plateau of Mexico. *J. Arid. Environ.* 85: 27-32.
- Riojas-López, M. E. and A. A. T. Fuentes. 2006. Caracterización del manejo del cultivo de tuna (*Opuntia* spp.) en los municipios de Ojuelos de Jalisco, Jalisco y Pinos, Zacatecas, México. En: Carvajal, S. (Ed.). Avances en la Investigación Científica en el CUCBA. XVII Semana de la Investigación Científica. Universidad de Guadalajara, Zapopan. pp: 595-601.
- Riojas-López, M. and E. Mellink. 2005. Potential for biological conservation in man-modified semiarid habitats in north-eastern Jalisco, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 14: 2251-2263.
- Riojas-López, M. E., E. Mellink, F. Raoul, J. Luévano, A. Vaniscotte and P. Giraudoux. 2011. Landscape partitioning by nocturnal rodent assemblages in the Llanos de Ojuelos, in Mexico’s Central High Plateau. *Divers. Distrib.* 17: 739-747.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, México. pp: 129-145.
- StatSoft, Inc. 2004. Statistica (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stouffer, D. B. and J. Bascompte. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 108: 3648-3652.

Systat Software. 2006. Sigma Stat 3.5. Systat Software, Inc. 501 Canal Blvd, Point Richmond, CA 94804-2028. USA.

Tscharntke, T., A. M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter and C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol. Lett.*: 857-874.

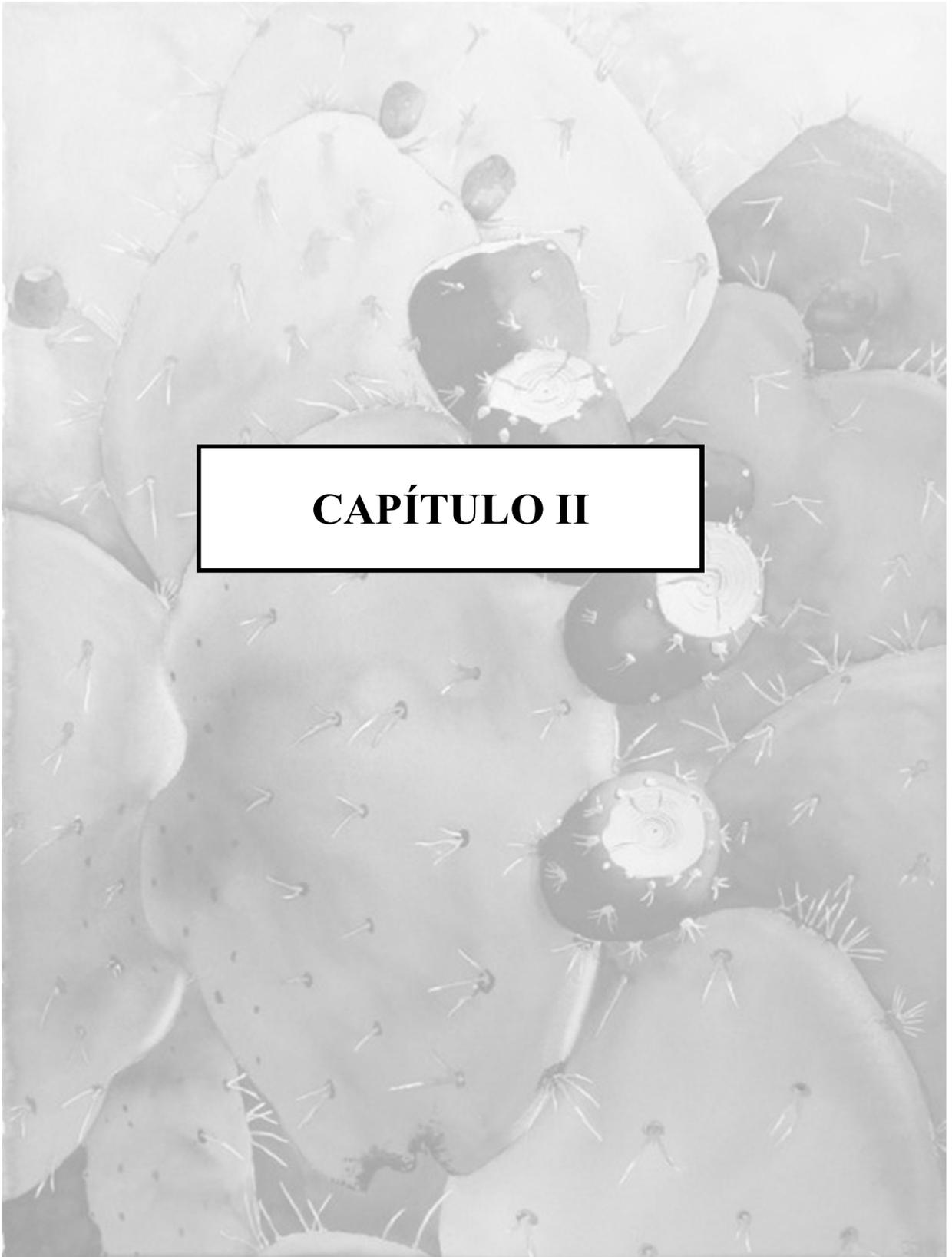
Tscharntke, T., J. M. Tylianakis, T. A. Rand, R. K. Didham, L. Fahrig, P. Batáry, J. Bengtsson, Y. Clough, T. O. Crist, C. F. Dormann, R. M. Ewers, J. Fründ, R. D. Hold, A. Holzschuh, A. M. Klein, C. Kremen, D. A. Landis, W. Laurance, D. Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. H. van der Putten and C. Westphal. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87: 661-685.

Valencia, V., L. Garcia-Barrios, P. West , E. J. Sterling and S. Naeem. 2014. The role of coffee agroforestry in the conservation of tree diversity and community composition of native forests in a Biosphere Reserve. *Agric. Ecosyst. Environ.* 189: 154-163.

Valencia-Sandoval, K., J. J. Brambila-Paz y J. S. Mora-Flores. 2010. Evaluación del nopal verdura como alimento funcional mediante opciones reales nopal. *Agrociencia* 44: 955-963.

Vergara, C. H. y E. I. Badano 2009. Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 129: 117-123.

WWF-Conabio-CCA. 1997. Ecorregiones de México, escala 1:1 000000. World Wildlife Fund-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte, México.





Contents lists available at ScienceDirect

Agriculture, Ecosystems and Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ageePrickly pear crops as bee diversity reservoirs and the role of bees in *Opuntia* fruit productionEva Samanta Ávila-Gómez^a, Virginia Meléndez-Ramírez^b, Ignacio Castellanos^a, Iriana Zuria^a, Claudia E. Moreno^{a,*}^a Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, C. P. 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México^b Departamento de Zoología, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Apartado postal 4-116, Itzimná, 97000, Mérida, Yucatán, México

ARTICLE INFO

Keywords:

Apoidea
Agroecosystems
Cactaceae
Cactus crops
Cactus pear
Ecosystem services
Opuntia albicarpa
Pollinators
Xerophilous scrub

ABSTRACT

Certain agroecosystems can contribute to regional biodiversity conservation and to the maintenance of ecosystem services. Prickly pear cactus (*Opuntia albicarpa*) crops on the Mexican Plateau could fulfill these roles, but little is known about their potential. The objective of this study was to analyze the diversity of bee communities in prickly pear cactus crops and natural cactus xerophilous scrub dominated by *Opuntia* spp., and to identify the possible influence of bee diversity in prickly pear production. Using colored pan traps, we collected 4012 bees, 2405 in crops and 1607 in natural scrub. There were no significant differences between habitats in any of the bee community parameters (richness, average abundance, diversity, and species composition). There was a negative relationship between bee abundance and the proportion of area covered by other types of crops in landscape units measuring 1 km radius around the sampling sites. In the prickly pear crops, there was a positive relationship between the number of fruits and bee diversity, although the number of fruits was also strongly dependent on the number of flowers. In the natural scrub, the number of fruits was positively related to both bee abundance and the number of flowers. Future studies should be carried out to study *O. albicarpa* pollination in depth. The results support the idea that prickly pear crops have a high conservation potential for local bee diversity, and that they provide habitat and food resources just like the natural scrub does. Moreover, the results suggest that bee diversity may have a positive influence on food production (*Opuntia* fruit) and may contribute to socio-economic well-being in the region.

1. Introduction

The constant growth of the human population and the demand for land created by food consumption and production are the main causes of natural habitat loss and their replacement by agricultural systems (Crist et al., 2017). Currently more than 58% of the Earth's surface has undergone a significant reduction in biodiversity due to changes in land use caused by human activity (Newbold et al., 2016). Given this alarming change, one of the global goals is to assess the capacity of agroecosystems as viable alternative habitats for conservation, since some farming systems might have a positive impact on biodiversity and environmental services (Johnson et al., 2017). The species composition of agricultural systems may be very different or very similar to that of native ecosystems, thus generating heterogeneity or biotic homogeneity at the regional level (Solar et al., 2015). Therefore, understanding the

differences in diversity between agroecosystems and native habitats is vital for the conservation and sustainable management of regional biota (Feledyn-Szewczyk et al., 2016; Altieri et al., 2017). For example, some tropical agroecosystems, such as shade coffee, can function as habitat and maintain regional biotic homogeneity in areas of cloud forest for different biological groups including ants (Perfecto and Vandermeer, 2002), birds (Martin et al., 2012), mammals (Caudill et al., 2015), trees (González-Zamora et al., 2016) and bees (Klein et al., 2002).

In Mexico, 27.5 million hectares are used for agriculture (SAGARPA-INEGI, 2014), and one of the main crops in arid and semiarid regions of xerophilous scrub (which covers about 30% of the country's land) is the prickly pear cactus, also known as "nopal tunero" (*Opuntia* spp., Cactaceae) (Gallegos-Vázquez et al., 2013). Prickly pear crops are agroecosystems characterized by perennial plants with physiological and morphological traits that, in many cases, allow them to grow more

* Corresponding author.

E-mail address: cmoreno@uaeh.edu.mx (C.E. Moreno).<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.012>Received 9 November 2017; Received in revised form 3 April 2019; Accepted 6 April 2019
0167-8809/ © 2019 Elsevier B.V. All rights reserved.

quickly and be more productive than other plants grown in arid environments and on low fertility soils. The fruit, known as prickly pears or “tunas”, are edible and have great market and agroindustrial potential (Méndez and García, 2013). During the flowering and fruiting season *Opuntia* plants offer abundant resources to animals. Additionally, prickly pear crops maintain plant cover that has a complex structure year-round and this offers refuge to several biological groups such as rodents (Ríoja-López, 2006, 2012; Ríoja-López et al., 2018), plants, and birds (Ríoja-López and Mellink, 2005). Thus, these agricultural systems have great conservation potential as biodiversity reservoirs and providers of ecosystem services.

Bees are a key component of global biodiversity. They are vital to the ecosystem service of pollination and thus are largely responsible for the reproductive success of most native and cultivated plants (Potts et al., 2010). The Cactaceae family, which includes plants of the genus *Opuntia*, is strongly dependent on pollination by bees (Reyes-Aguero et al., 2006). At the local scale, in temperate climates, there is evidence that some agricultural systems can provide bees with continuous, abundant and diverse floral resources, in addition to nesting sites, to a greater degree than occurs in natural habitats (Tscharntke et al., 2005; Winfree et al., 2008), though the situation might be different in the tropics. In addition, at the landscape level, there is evidence that crops generating spatial heterogeneity can maintain a high abundance and diversity of bees (Rundlöf et al., 2008; Winfree et al., 2008; Rollin et al., 2013). In agricultural landscapes crops flower in pulses at different times, and this could accentuate the spatial and temporal variation in the abundance and distribution of resources, positively influencing the composition of the bee community (Tscharntke et al., 2012; Torné-Noguera et al., 2014).

The objective of this study was to analyze bee diversity in one of the main prickly pear production regions in Mexico, along with its possible influence on fruit production, to evaluate the potential of this crop in the conservation of pollinator biodiversity. The following questions were addressed: (1) How does bee diversity vary between prickly pear crops and natural xerophilous scrub dominated by *Opuntia* (natural scrub), (2) Is there any relationship between bee diversity and environmental variables on the local scale (vegetation structure) or on the landscape scale (landscape composition), and (3) Are bee richness, abundance and diversity related to fruit production? If prickly pear crops maintain pollinator diversity, we predict that bee diversity will not differ between cultivated *Opuntia* and natural *Opuntia* scrub, nor will it depend on vegetation structure or landscape composition; thus, the biotic homogeneity of these pollinators in the region will be maintained. Additionally, we expect there to be a positive relationship between bee richness, abundance and diversity and prickly pear production. With this approach, we expect to obtain novel information about the potential role of these agroecosystems in the conservation of regional biodiversity and ecological services.

2. Materials and methods

2.1. Study area

Thirteen sites separated by at least 1 km were selected within a heterogeneous mosaic of land use in the southern part of the state of Hidalgo, in the municipalities of Actopan, Singuilucan, Pachuca, Zempoala, Epazoyucan and Mineral de la Reforma, Mexico. The region is characterized by areas with original xerophilous scrub dominated by *Opuntia* spp., with some pastures and extensive areas of agroecosystems dominated by prickly pear cactus crops (INEGI, 2010). The climate is dry and semi-warm with a mean annual temperature of 17 °C and mean annual precipitation less than 750 mm, with a rainy season from June to September (INEGI, 2010).

Of the 13 sampling sites, eight were in prickly pear crops and five were in natural scrub (Fig. 1). In the crop sites the variety of *Opuntia* grown is the white prickly pear, *Opuntia albicarpa*, record number NOP-

020-221104 in SAGARPA's National Catalog of Plant Varieties (Aguilar et al., 2008; Gallegos and Mondragón, 2013), while in the natural scrub, besides *O. albicarpa* four other species of *Opuntia* were identified: *O. streptacantha*, *O. heliabravoana*, *O. spinulifera* and *O. robusta*. Other species found in the natural scrub were: *Barkleyanthus salicifolius*, *Baccharis* sp., *Marrubium vulgare*, *Acacia* sp., *Atriplex* sp., *Nicotiana glauca*, *Eruca sativa*, *Reseda luteola*, *Asphodelus fistulosus*, *Sonchus oleraceus*, *Sphaeralcea angustifolia*, *Geranium* sp., *Buddleja sessiliflora*, *Zaluzania* sp., *Sphaeralcea angustifolia*, and some herbs in the Compositae and Brassicaceae families. In *Opuntia* crops the herbaceous layer is very scarce.

2.2. Description of vegetation cover on the local scale

Characteristics related to the structure of the cactus plants were measured in both the crops and natural scrub, along with their age, flower and fruit. Age was determined by interviewing the land and crop owners. Plant volume (width x length x height) and the number of active flowers per day (an average of four sampling days, one day per month between May and August 2014) were measured on the nine cacti where bee traps were located (see below) in each sampling site. Density (number of cacti per unit area) was measured in a 100 m² plot at the center of each sampling site. Vertical complexity was taken as a measure of vertical density of vegetation at different heights, estimated using a 2 m x 10 cm bar painted with 10 cm long alternating black and white stripes. The bar was placed perpendicular to the ground, 50 m away from the center of each sampling site. An observer at the central point of each unit estimated the percentage of stripes visible from this distance. The inverse of this percentage was used as the index of vertical cover (Griffith and Youtie, 1988), and the average of ten measurements was made along the two 100 m long transects at each site. Also, as unique characteristics of the cactus cultivars, the distance between cactus plants planted and the distance between the rows of plants was measured (see measures of vegetation structure in Table A1, Supplementary Information). All the measures of vegetation structure described above were recorded during May when *Opuntia* begins to flower.

Moreover, to assess the production of *O. albicarpa* in crops and natural scrub sites, the total number of flowers and the number of fruit (prickly pears) was counted along two linear transects (100 x 1 m) in the center of each sampling site (Gardner, 1998; Rich et al., 2005). These measures were taken only once at each sampling site: the number of flowers was counted in May during the peak of the flowering season, and the number of fruits was counted in July when the fruiting season begins.

2.3. Description of vegetation cover on the landscape scale

To quantify the proportion and types of land use, we delimited circular landscape units, 1 km in radius, around each of the 13 sampling sites using ArcGis 10. The 1 km radius was chosen as it has been used as the landscape-scale to study wild bee diversity in crops, for example Holzschuh et al. (2012) selected this buffer size because solitary bees, which comprise most of the recorded bee species, are known to be influenced by landscape factors at small spatial scales up to 1 km. A total of six types of land use were identified (Fig. 1): prickly pear cactus crops, natural scrub (xerophilous scrub dominated by *Opuntia*), secondary vegetation (e.g., pastures and degraded vegetation), other crops, urban areas and roads. The other crops include agricultural fields used mainly for sowing corn (*Zea mays*), beans (*Phaseolus vulgaris* and *P. coccineus*), oats (*Avena sativa*) and barley (*Hordeum vulgare*). Land use types were identified using the technique of supervised classification, from satellite images obtained from Google Earth for 2004–2014 (resolution: 0.5–0.80 m² per pixel), and direct observations in the field. All landscape measurements are provided in Table A2, Supplementary Information.

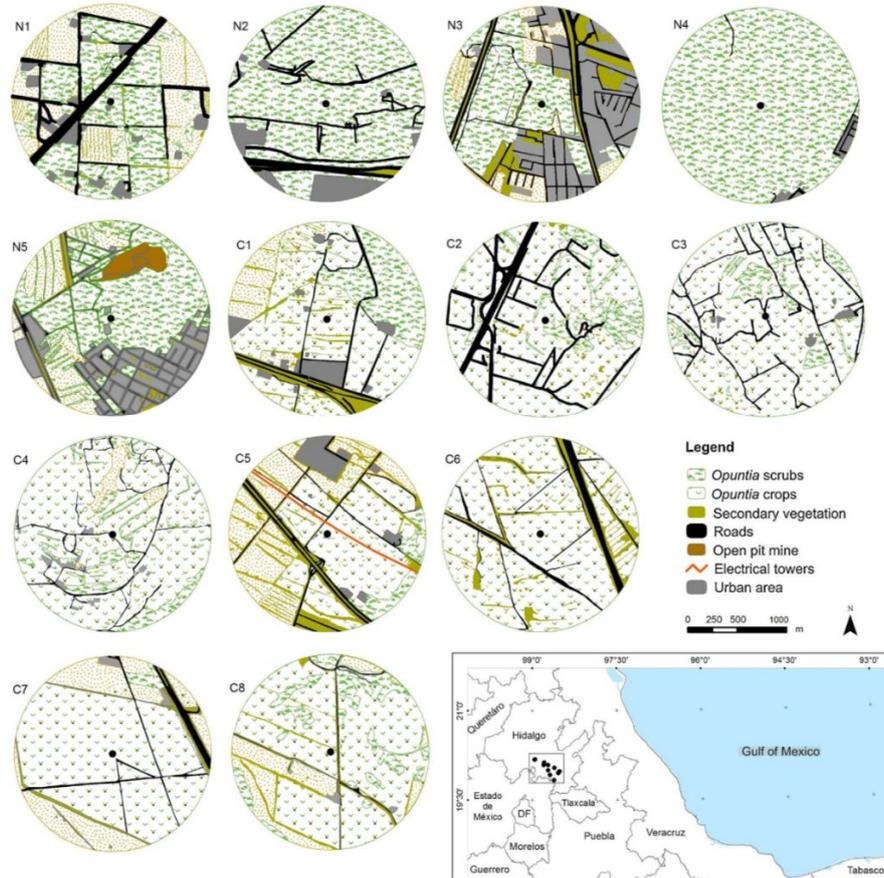


Fig. 1. Location of the 13 sampling sites on the Mexican Plateau in the state of Hidalgo (inset at bottom), Mexico. Maps of land use and cover on the circular landscape units (radius: 1 km) surrounding 8 sampling sites in prickly pear *Opuntia* crops (C) and 5 sites in natural *Opuntia* scrub (N).

2.4. Bee sampling

Bees were sampled from May to August 2014, between flowering and fruiting seasons. Each site was sampled once a month using nine sets of pan traps, each comprised of four different colored plates (plastic plates, 12 cm in diameter × 8 cm high, in yellow, pink, blue and white). The plates were filled with approximately 3 cm of a soapy solution made with 5% chamomile shampoo. Each set of traps was placed on a prickly pear cactus, with at least 100 m between sets, i.e. nine cacti selected in a 3 × 3 square grid (Fig. A1, Supplementary Information). The traps were left in place for 48 h and the bees caught were preserved in 70% alcohol for later identification. In total, 36 samples were collected at each site (9 sets of traps x four months of sampling). See Supplementary Information for further details on sampling, bee capture by month and the effect of plate color (Table A3 and Fig. A1 and 2).

Bee collection was conducted under permit SEMARNAT FAUT - 0254, and the majority of the specimens were deposited in the Regional Entomology Collection of the Universidad Autónoma de Yucatán (Colección Entomológica Regional, CER-UADY), with some specimens

deposited in the Biological Research Center of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (Centro de Investigaciones Biológicas, CIB-UAEH). Bees were identified to the genus or species level using the keys of Michener (2007) and by comparison with the reference collections at CER-UADY and CIB-UAEH.

2.5. Data analysis

To evaluate whether bee diversity varied between prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub, alpha and beta diversity were analyzed. First, sample coverage was calculated to quantify the percentage completeness of the inventories per site, measured as the proportion of total individuals in the community that belong to the species present in the sample (Chao and Jost, 2012). This is a measure of sampling efficiency, as it means that the number of observed species constitutes a certain proportion of the total number of individuals in the community. Conversely, subtracting the sample coverage from unity gives the proportion of the community belonging to species not registered (i.e., the “coverage deficit”, which is the probability that a new, previously

Table 1
List of the 56 bee species, organized by family, with the number of individual bees caught in *Opuntia* crops and natural *Opuntia* scrub on the Mexican Plateau in the state of Hidalgo, Mexico, and some biological characteristics.

| Family | <i>Opuntia</i> crops | <i>Opuntia</i> scrub | Life style | Nesting substrate |
|---------------------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
| Andrenidae | | | | |
| <i>Andrena</i> sp. | 0 | 1 | solitary | soil |
| <i>Macrotera bicolor</i> | 227 | 339 | solitary | soil |
| <i>Macrotera sinaloana</i> | 714 | 381 | solitary | soil |
| <i>Perdita</i> sp. 1 | 5 | 2 | solitary | soil |
| <i>Perdita</i> sp. 2 | 0 | 4 | solitary | soil |
| <i>Procandrena</i> sp. | 1 | 0 | solitary | soil |
| <i>Pseudopanurgus</i> sp. | 0 | 1 | solitary | soil |
| Apidae | | | | |
| <i>Ancyloscyces</i> sp. | 1 | 0 | solitary | soil |
| <i>Anthophora</i> sp. | 0 | 1 | solitary | soil |
| <i>Apis mellifera</i> | 115 | 31 | eusocial | preexisting cavities |
| Bombus | | | | |
| <i>Bombus pennsylvanicus</i> | 14 | 11 | eusocial | preexisting cavities |
| <i>Bombus</i> sp. | 0 | 1 | eusocial | preexisting cavities |
| Ceratina | | | | |
| <i>Ceratina</i> sp. 1 | 8 | 8 | solitary | preexisting cavities |
| <i>Ceratina</i> sp. 2 | 3 | 0 | solitary | preexisting cavities |
| <i>Ceratina</i> sp. 3 | 1 | 0 | solitary | preexisting cavities |
| <i>Ceratina</i> sp. 4 | 3 | 0 | solitary | preexisting cavities |
| Diadasiinae | | | | |
| <i>Diadasiina</i> sp. 1 | 337 | 287 | solitary | soil |
| <i>Diadasiina</i> sp. 2 | 6 | 1 | solitary | soil |
| <i>Diadasiina</i> sp. 3 | 0 | 2 | solitary | soil |
| <i>Diadasiina</i> sp. 4 | 1 | 1 | solitary | soil |
| <i>Diadasiina</i> sp. 5 | 2 | 0 | solitary | soil |
| <i>Eulaema polychroma</i> | 0 | 1 | solitary | preexisting cavities |
| Exomalpsini | | | | |
| <i>Exomalopsis</i> sp. | 1 | 0 | solitary | soil |
| <i>Melissodes</i> sp. 1 | 193 | 33 | solitary | soil |
| <i>Peponapis apiculata</i> | 26 | 1 | solitary | soil |
| <i>Peponapis azteca</i> | 1 | 1 | solitary | soil |
| <i>Peponapis smithi</i> | 15 | 1 | solitary | soil |
| <i>Tripeolus</i> sp. | 0 | 1 | cleptoparasitic | parasite |
| <i>Xenoglossa fulva</i> | 1 | 0 | solitary ⁺ | soil |
| Halictidae | | | | |
| <i>Agapostemon</i> sp. 1 | 19 | 0 | solitary ⁺ | soil |
| <i>Agapostemon</i> sp. 2 | 31 | 3 | solitary | soil |
| <i>Agapostemon</i> sp. 3 | 1 | 1 | solitary | soil |
| <i>Agapostemon</i> sp. 4 | 1 | 0 | solitary | soil |
| <i>Agapostemon</i> sp. 8 | 0 | 1 | solitary | soil |
| <i>Augochlora</i> sp. 1 | 5 | 1 | solitary ⁺ | preexisting cavities |
| <i>Augochlora</i> sp. 2 | 1 | 0 | solitary | preexisting cavities |
| <i>Augochloropsis metallica</i> | 20 | 0 | solitary ⁺ | soil |
| <i>Halictus hesperus</i> | 1 | 1 | eusocial | soil |
| <i>Halictus ligatus</i> | 0 | 1 | eusocial | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 1 | 329 | 178 | solitary ⁺ | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 10 | 14 | 4 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 11 | 7 | 4 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 2 | 18 | 46 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 3 | 97 | 13 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 4 | 4 | 59 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 5 | 67 | 117 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 6 | 78 | 41 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 7 | 3 | 0 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 8 | 0 | 2 | solitary | soil |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 9 | 1 | 5 | solitary | soil |
| <i>Sphecodes</i> sp. 1 | 2 | 0 | cleptoparasitic | parasite |
| <i>Sphecodes</i> sp. 2 | 2 | 1 | cleptoparasitic | parasite |
| Megachilidae | | | | |
| <i>Ashmeadiella</i> sp. 1 | 15 | 5 | solitary | preexisting cavities |

Table 1 (continued)

| Family | <i>Opuntia</i> crops | <i>Opuntia</i> scrub | Life style | Nesting substrate |
|---------------------------|----------------------|----------------------|------------|----------------------|
| <i>Ashmeadiella</i> sp. 2 | 0 | 1 | solitary | preexisting cavities |
| <i>Lithurgus</i> sp. 1 | 14 | 11 | solitary | preexisting cavities |
| <i>Lithurgus</i> sp. 2 | 0 | 3 | solitary | preexisting cavities |
| Total | 2405 | 1607 | | |

* The most common life style for the species of each genus is according to Michener (1974, 2007).

unsampled species would be found if the sample was enlarged by one individual; Chao and Jost, 2012).

Species accumulation curves were plotted and extrapolated to double the number of bees of the community with the lowest abundance, following the criterion for reliable extrapolation explained by Chao and Jost (2012). This method yields less biased comparisons of richness between communities, without the well-known biases of traditional rarefaction. Cumulative species richness per habitat type (prickly pear crops and natural scrub) was compared by standardizing samples to the same degree of sample coverage (Chao and Jost, 2012), and according to the overlap of 95% confidence intervals, as in traditional rarefaction.

Additionally, the profiles of Hill's diversity numbers were graphed: D^0 (species richness), D^1 (exponential of Shannon's index) and D^2 (inverse of Simpson's index). These diversity indices share a common set of intuitive mathematical properties and behave as one would expect of a diversity metric, while traditional raw indices like the Shannon-Wiener do not (see Jost, 2006). The order of a diversity metric in Hill's numbers indicates its sensitivity to common and rare species. The diversity of order zero (D^0) is completely insensitive to species frequencies; D^1 weighs species precisely by their frequency, without disproportionately favoring either rare or common ones, while D^2 is more influenced by abundant and common species. Besides, these diversity indices are expressed in the same units, called effective species numbers (Jost, 2006). Their values and 95% confidence intervals were calculated using the program iNEXT, available online (<https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>; Chao et al., 2016).

Generalized linear models were used to evaluate the effect of habitat type (explanatory variable) on richness, abundance, and D^1 and D^2 diversities for each sampling site (response variables). A Poisson distribution was used for richness because species numbers are count data, a binomial distribution was used for abundance to account for overdispersion, and a Gaussian distribution was used for D^1 and D^2 diversities as these continuous variables hold a normal distribution (Crawley, 2007).

Beta diversity was measured as dissimilarity using the Bray-Curtis index, which measures differences in species abundance between sampling sites. A similarity analysis (ANOSIM; Clarke, 1993) was used to test for differences in dissimilarity between *Opuntia* crops and natural scrub sites. A non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis was run in order to locate and compare the relative position of each bee community as a function of species dissimilarity.

To determine the relationship between bee diversity and the environmental variables at the local and landscape scales, GLMs were used. First, collinearity was evaluated among vegetation structure variables measured locally (plant volume, cover and complexity) and among the landscape composition variables (proportion of area covered by prickly pear crops, natural scrub, secondary vegetation, other crops, urban areas and roads), and in both cases, the variables that were significantly correlated were eliminated (Pearson's correlations, verifying the normality of the variables using Kolmogorov-Smirnov tests). Variables that were not correlated and that were used in the GLMs as

explanatory variables were cactus volume (local variable) and the proportion of area covered by natural scrub, secondary vegetation, other crops and urban areas (landscape variables), while richness, abundance and D^1 and D^2 diversities were the response variables. A Poisson distribution was used for richness, a binomial distribution was used for abundance and a Gaussian distribution was used for D^1 and D^2 diversities (Crawley, 2007).

To determine whether bee diversity was related to *Opuntia* fruit production, the richness, abundance and D^1 and D^2 diversities of bees collected exclusively during May was calculated (Supplementary Information, Fig. A3), as this is when flowering peaks and bees may have an influence on pollination. Simple linear regressions models were used to assess if the number of fruits found in July were dependent on the bee diversity sampled in May (assuming that fruit production in July was the result of pollination in May). However, taking into account that the number of fruit may be a direct result of the number of flowers, we also included the number of flowers found in May as a covariate. Thus, regression models were constructed with the number of prickly pears as the response variable and bee diversity parameters and the number of flowers as explanatory variables. Regressions were run separately for prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub.

All statistical analyses were run in R 3.3.2 (Crawley, 2007; R Core Team, 2015).

3. Results

3.1. Bee communities in *Opuntia* crops and natural *Opuntia* scrub

A total of 4012 bees belonging to four families (Andrenidae, Apidae, Halictidae, Megachilidae) and 56 species was caught (Table 1). The best represented families by abundance were Andrenidae (42% of the total) and Halictidae (29% of the total), and the most abundant species was *Macrotera sinaloana* (27% of the total). In prickly pear crops, 2405 bees belonging to 43 species were caught, and in the natural *Opuntia* scrub 1607 bees belonging to 42 species were caught (Table 1). The most abundant species in the crops were *Macrotera sinaloana* (Andrenidae), *Diadasia* sp. 1 (Apidae) and *Lastioglossum* sp. 1 (Halictidae). The most abundant species in natural *Opuntia* scrub were *Macrotera sinaloana*, *Macrotera bicolor* and *Diadasia* sp. 1. We captured 115 individuals of *Apis mellifera* in prickly pear crops and 61 in natural *Opuntia* scrub. The majority of bees found in *Opuntia* crops are solitary, soil nesting, polylectic bees, but some of them are oligolectic species (specialized pollinators), such as *Diadasia* and *Macrotera* species (Table 1).

Inventory completeness was predicted to be greater than 95% for the majority of the sampling sites, with the exception of C8, which had the lowest completeness at 89% (Table 2). Thus, the number of species

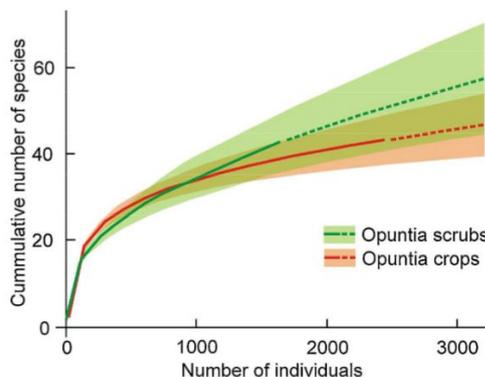


Fig. 2. Bee species accumulation curves for prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub on the Mexican Plateau in the state of Hidalgo, Mexico. The shaded area indicates the 95% confidence intervals and dashed lines are the extrapolation of the curves to 3214 bees, which is twice the abundance recorded in the natural *Opuntia* scrub.

recorded is a reliable sample of the bee communities at each sampling site. The species accumulation curves indicate that there are no significant differences in species richness between the two types of habitat given the overlap of the confidence intervals. Extrapolation indicates that it is possible to record up to an expected maximum of 46 species in the crops and 58 species in natural scrub (Fig. 2).

Once the inventories of bee communities had been standardized by habitat type to the same sample coverage (99.5), there were no significant differences (CI 95%) between crops and natural scrub; nor did the diversity profiles of the habitats reveal any statistically significant differences in bee richness (D^2) or in diversity (D^1 and D^2) (CI 95%) between prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub (Fig. 3). The generalized linear models showed that there is no significant effect of habitat type on any of the bee community parameters (richness, abundance, D^1 and D^2 diversities) (Table A4).

For beta diversity, prickly pear crops had 14 exclusive species while the natural *Opuntia* scrub had 13. From these 27 exclusive species, *Augochloropsis metallica* and *Agapostemon* sp. 1 had 20 and 19 individuals in *Opuntia* crops, but the rest had less than 4 individuals captured in one habitat (Table 1). The two habitats shared 29 species. No statistically significant differences in species composition were found between prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub (ANOSIM

Table 2
Diversity parameters for the bee communities in 13 sites on the Mexican Plateau in the state of Hidalgo (C = *Opuntia* crops, N = natural *Opuntia* scrub, Cm = Sample coverage, which is based on richness, abundance, and the number of singletons and doubletons, Chao and Jost, 2012).

| Sampling site | Richness | Abundance | Diversity | | Species with only one bee (singletons) | Species with only two bees (doubletons) | Cm |
|---------------|----------|-----------|-----------|-------|--|---|------|
| | | | D^1 | D^2 | | | |
| C1 | 15 | 155 | 9.45 | 7.44 | 5 | 0 | 0.96 |
| C2 | 14 | 197 | 6.12 | 3.55 | 4 | 0 | 0.97 |
| C3 | 29 | 632 | 7.94 | 4.12 | 8 | 5 | 0.98 |
| C4 | 28 | 541 | 7.93 | 3.84 | 6 | 4 | 0.98 |
| C5 | 17 | 235 | 8.19 | 5.90 | 4 | 2 | 0.98 |
| C6 | 17 | 329 | 8.04 | 5.97 | 5 | 2 | 0.98 |
| C7 | 15 | 202 | 7.42 | 5.33 | 5 | 2 | 0.97 |
| C8 | 22 | 114 | 13.89 | 9.18 | 12 | 1 | 0.89 |
| N1 | 20 | 175 | 8.58 | 5.21 | 8 | 6 | 0.95 |
| N2 | 23 | 348 | 9.32 | 5.90 | 8 | 3 | 0.97 |
| N3 | 21 | 488 | 9.31 | 7.17 | 6 | 3 | 0.98 |
| N4 | 17 | 263 | 6.26 | 3.56 | 4 | 2 | 0.98 |
| N5 | 22 | 333 | 7.59 | 4.92 | 10 | 5 | 0.97 |
| Total | 56 | 4012 | | | | | |

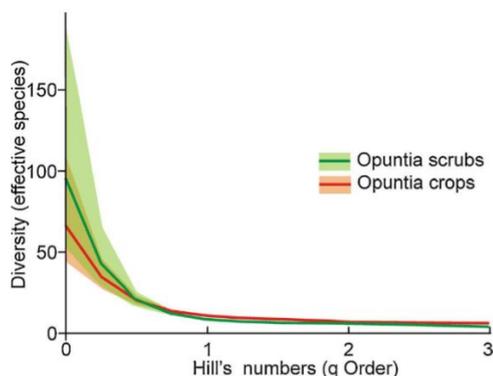


Fig. 3. Diversity profiles estimated with Hill's numbers (D^0 , D^1 and D^2 diversity) for the bee species recorded in the prickly pear crops and in natural *Opuntia* scrub on the Mexican Plateau in the state of Hidalgo, Mexico. The shaded area indicates the 95% confidence intervals.

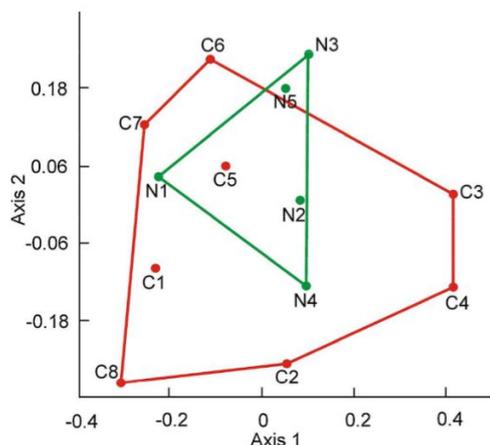


Fig. 4. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis as a function of species dissimilarity (Bray-Curtis index) for bee communities in prickly pear crops (C) and natural *Opuntia* scrub (N) scrub on the Mexican Plateau in the state of Hidalgo, Mexico.

$R = -0.02$, $P = 0.50$). The NMDS analysis (stress level = 0.12) detected no separation between habitat types in bee species composition, though there was greater dispersion in the prickly pear crops owing to dissimilarity (Fig. 4).

3.2. Relationships between the bee communities, local and landscape variables

The generalized linear models revealed no statistically significant relationships between richness, D^1 diversity and D^2 diversity, and any of the local scale (plant volume) or landscape variables (proportion of area covered by natural *Opuntia* scrub, secondary vegetation, other crops, urban areas). However the proportion of area on the landscape covered by other crops had a negative effect on bee abundance (Table A5).

Table 3

Results of linear regressions run between the number of *Opuntia* fruits (dependent variable) and four parameters of bee communities in May (species richness, abundance, D^1 diversity and D^2 diversity) and the total number of flowers as a covariate in each model.

| Explanatory variables | Variable | P value | Adjusted R^2 | Model P value |
|-------------------------------------|---------------------|---------|----------------|---------------|
| Opuntia crops | | | | |
| 1 | Bee richness | 0.485 | 0.9881 | < 0.0001 |
| | Flowers | 0.007 | | |
| 2 | Bee abundance | 0.735 | 0.9877 | < 0.0001 |
| | Flowers | < 0.001 | | |
| 3 | Bee D^1 diversity | 0.037 | 0.9918 | < 0.0001 |
| | Flowers | 0.002 | | |
| 4 | Bee D^2 diversity | 0.201 | 0.9829 | 0.0002 |
| | Flowers | 0.008 | | |
| Natural <i>Opuntia</i> scrub | | | | |
| 1 | Bee richness | 0.874 | 0.6832 | 0.1584 |
| | Flowers | 0.111 | | |
| 2 | Bee abundance | 0.099 | 0.9394 | 0.0303 |
| | Flowers | 0.247 | | |
| 3 | Bee D^1 diversity | 0.838 | 0.6866 | 0.1567 |
| | Flowers | 0.161 | | |
| 4 | Bee D^2 diversity | 0.880 | 0.6828 | 0.1586 |
| | Flowers | 0.101 | | |

3.3. Bee diversity and fruit production

Bee richness and abundance varied widely between prickly pear crop sites during May (species richness: mean = 2.25, SD = 6.09; number of individuals: mean = 138.38, SD = 146.64). Variation in the natural *Opuntia* scrub was less (species richness: mean = 12.40, SD = 2.07; number of individuals: mean = 109.80, SD = 80.38; Table A6).

According to the regression models, the number of fruits for prickly pear crops was dependent on bee community parameters and the number of flowers. However, only bee D^1 diversity had a statistically significant contribution in the relationship, while in the other models the number of flowers was the only explanatory variable that was significant (Table 3). For natural *Opuntia* scrub, the number of fruits was explained by the model that took into account both bee abundance and the number of flowers, but these single variables did not have significant contributions.

4. Discussion

In this study we show the importance of a native, perennial agroecosystem—prickly pear crops on the Mexican Plateau—in the conservation of bee diversity. Here we discuss the two main aspects of our study: (1) the crop system as a reservoir for biodiversity, and (2) the potential role of biodiversity as a service provider in the agroecosystem. No studies on the impact of changing land use to agricultural systems on bee diversity and abundance have been conducted for the region of the Mexican Plateau, but in urban areas close to our sampling sites the same total bee richness has been reported (56 species; Cué-Hernández, 2014) as that recorded in this study. Desert areas with open vegetation can host high bee richness as several solitary species nest in the soil and these are favored because the soil is dry for most of the year (Ayala et al., 1996; Reyes-Novelo et al., 2009).

4.1. Prickly pear cactus crops as bee diversity reservoirs

As expected, we found no clear differences in bee richness between prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub, though the species accumulation curves indicate that the expected maximum is 46 species for the crops and 58 for the scrub. Special attention deserve the high number of exclusive species (species found in one habitat but not in the

other): 32.56% of the species found in *Opuntia* crops were not found in the natural scrub, while 30.95% of the species caught in natural *Opuntia* scrub sites were absent in crop samples. Among the exclusive species in crops, only *Augochloropsis metallica* and *Agapostemon* sp. 1 were scarce, representing 0.83 and 0.79% of the total number of individuals found in *Opuntia* crops. But the rest of the exclusive species in crops, and more importantly, all the exclusive species in natural scrubs were extremely rare, recorded with less than 4 individuals. We think that this rarity may rely on potential sampling biases. For example, more intensive sampling increasing the number of traps, the number of sites, different sampling dates, or probably changing the distribution of sampling sites could allow us to find all these rare species in both habitats, reducing the number of exclusive species and increasing the number of shared species between crops and natural scrub. Moreover, our survey was restricted to colored pan traps and more complete species inventories could be achieved by adding complementary sampling methods such as entomological nets or direct sampling in flowers not only of *Opuntia*, but also of different plant species in this scrubland. Then, considering the rarity of exclusive species, in general terms, we noticed that the prickly pear agroecosystem appears to sustain the biotic homogeneity of bees with the native xerophilous scrub and thus contributes to conserving, at least in part, regional biodiversity.

In other agroecosystems, even higher bee species richness has been reported than that of natural and semi-natural habitats (Schüppel et al., 2012; Rollin et al., 2015; Moreno et al., 2017), and in some cases this richness is influenced by local factors related to the structural complexity of the vegetation (Holzschuh et al., 2010; Patrício-Roberto and Campos, 2014). Furthermore, habitat type has been reported (Murray et al., 2012), along with landscape structure and composition (Motzke et al., 2016; Saturni et al., 2016), to be tightly linked with bee species richness and diversity in agricultural systems. In contrast to these examples, richness, abundance and bee diversity in prickly pear crops in our study did not depend on habitat type, nor did they depend on vegetation structure at the local scale. On the landscape scale, only one negative relationship was found: that between bee abundance and the proportion of area covered by other crops such as corn, beans, oats and barley. Perhaps the timing of the management of these crops, such as plowing and the use of agrochemicals drove bee abundance down. However, the response of the bee fauna to changes in the landscape can vary widely in spatial and temporal terms and depends also on intrinsic factors such as the life history traits that determine the degree of tolerance of each species (Meléndez-Ramírez et al., 2016).

It would appear that in agricultural systems, some factors related to resource supply, such as the quantity and quality of floral resources and the location of nesting sites at the local scale (Diaz-Forero et al., 2013; Rollin et al., 2013, 2015) are closely related to the richness and diversity of bee species. In our study, in both the prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub bee abundance and richness were highest in the Andrenidae and Halictidae families, which are the most abundant at the national level (Michener, 2007). The genera *Macrotera*, *Diadasia* and *Lasioglossum* were the most abundant, as expected, given that *Macrotera* and *Diadasia* mainly feed on the pollen and nectar of flowers of plants belonging to the genus *Opuntia* (Michener, 2007). *Diadasia* coevolved with this plant (Mandujano et al., 1996), while *Lasioglossum* is one of the main visitors of *Opuntia* flowers in sites near our study area (Sánchez-Echeverría et al., 2016). These specialized pollinators have been reported to be closely related to the genus *Opuntia* (e.g. Schindwein and Wittmann, 1997; Reyes-Agüero et al., 2006).

Agroecosystems can have a high or low bee diversity compared to native habitats. As found in other agroecosystems (Moreno et al., 2017), our results suggest that the presence of microhabitats for nesting, along with the foraging resources offered by prickly pear crops, contribute to the biotic homogeneity of these agricultural systems with remnant areas of native habitat. The maintenance of high bee diversity in the region is important because many species are polylectic (e.g., the genera *Lasioglossum* and *Bombus*) since they collect pollen from a broad range

of species from a diversity of plant taxa (Michener, 2007). By acting as the pollen vectors of wild plants they play a decisive role in the pollination and regeneration of native ecosystems (Potts et al., 2005). The xerophilous scrub of the Mexican Plateau has a high degree of plant diversity, including up to 550 species of cactus, 78% of which are endemic to the country (García-Mendoza et al., 2004), suggesting a high diversity of bees, though this has not yet been completely studied. The permanence of a high diversity of bees in *Opuntia* crops, and their ecological interactions could be crucial to the conservation of the biotic integrity of xerophilous scrub.

4.2. The role of bee diversity in prickly pear fruit production

It is essential to conserve and maintain native bee diversity because bees are the optimal pollinators of crops in a world with a growing demand for food. It is estimated that between 60 and 80% of flowering plants require pollination by animals (Kearns et al., 1998), and approximately 35% of the crops grown for human consumption are possible due to pollination by bees (Klein et al., 2007; Ashworth et al., 2009; Torres-Ruiz et al., 2013). The benefits of crop pollination by bees are complex and go beyond fruit production. For example, pollination mediated by bees increases fruit quality, shelf life and thus market price given that visits by bees induce the production of hormones by the plant that regulate growth and decrease the softening of fruit (Klatt et al., 2013). While the actual impact of bee pollination on many crops is known to be vital and economically important, it remains underestimated.

Our results indicate that in prickly pear crops the commercial productivity of the agroecosystem (number of fruit) is related to at least one parameter of bee communities. Many studies, in both aquatic and terrestrial ecosystems, have reported that functional processes are related to the number of species, but the degree of this relationship is determined by the identity of species (e.g., Cardinale et al., 2006). This is perhaps why the number of prickly pears from the crops was related to bee species diversity, which measures evenness in relative frequencies among all species (D^1 diversity), while in the natural *Opuntia* scrub the number of fruits was related to the total abundance of bees. This supports the idea that the relationship between biodiversity and ecosystem functioning, especially in highly diverse systems, should not be studied solely on the basis of species richness, but rather on diversity models that test how ecosystem functions are affected by the evenness of ecological communities (Brophy et al., 2017). However, our results also show that the number of fruits produced in prickly pear crops also depends strongly on the number of flowers produced, which may result from several factors, such as fertilization, watering and other management practices not assessed in this study.

Therefore, much is still not known about prickly pear crops or the true contribution of pollination by bees to fruit production. Experimental evaluation of the pollination of *Opuntia albicarpa* and other edible varieties and species of *Opuntia* is required to quantify, among other things: (1) fruiting in flowers pollinated by bees, by other pollinators, and flowers not visited by animals; (2) the presence of *Apis mellifera* and the different species of native bees as visitors to the flowers of *Opuntia*, and their true contribution to pollination, as in this study we found 115 individuals in crops and 31 in natural scrub (Table 1); (3) the quality of the fruit that result from bee pollination, measured as pulp consistency and the number of seeds, among other variables. There is no doubt that bee diversity and the productivity of this agroecosystem has great potential as a study model for deepening our understanding of the biodiversity-function relationship, and this is important because it is a critical paradigm in conservation biology (Tilman, 2015).

5. Conclusions

This study presents evidence of the role of the prickly pear cactus

crops as reservoirs of part of native bee biodiversity and also gives the first data on the potential role of bees as providers of the service of pollination in this agroecosystem. On the one hand, the bee communities of the *Opuntia* crops did not differ (in richness, abundance, diversity or composition) from the natural *Opuntia* scrub, though in the latter there may be more species of bees. Additionally, the structural complexity of the vegetation does not seem to affect the bee communities of the prickly pear crops. Therefore, we think that prickly pear crops contribute to the biotic homogeneity of these pollinators in the region and can be considered reservoirs of part of bee biodiversity. On the other hand, the relationship between bee diversity and prickly pear production in the crops suggests these pollinators may have a positive influence by providing an important ecosystem service.

These beneficial relationships should be protected and require quantified local information regarding other aspects not addressed in this study such as the impact of the use of agrochemicals. We suggest that, in parallel with the generation of knowledge, concrete practices should be promoted for sustainable and organic management. For example, at the local scale, the use of fertilizers and insecticides should be limited, while at the landscape scale, land-use planning could favor connectivity between habitat areas that are optimal for nesting and those that offer floral resources to bees. These practices could greatly enhance the capacity of these agricultural systems to conserve local bee biodiversity and the maintenance of pollination in the production of prickly pears.

6. Acknowledgments

We are grateful to the authorities and to the owners of the prickly pear crops and natural *Opuntia* scrub in the municipalities of Pachuca, Actopan, Mineral de la Reforma, Singuilucan and Epazoyucan. We thank Manuel González-Ledesma for plant species identification, Dante Hernández for assistance with the maps and Edél Gómez, Yessica Ortiz, Judith Galván, Ilse J. Ortega and Edgar Hernández for their valuable help in the field. We also thank Bianca Delfosse for the translation of the manuscript and Rees Storm for reviewing the translated version of the manuscript. This study was done as part of the doctoral thesis of E. S. Ávila-Gómez in the *Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación* at Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, supported by Conacyt scholarship #412900. The study also received funding from SEP-Conacyt Basic Science project # 222632 (*Evaluación de la diversidad de especies mediante el análisis e integración de elementos ecológicos, funcionales y evolutivos*) and from the Red Temática Conacyt project #251272 (*Biología, Manejo y Conservación de la Fauna Nativa en Ambientes Antropizados*).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi:<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.012>.

References

- Aguilar, Z.A., Jolalpa, B.D., Garza, D.G., 2008. Guía Para Cultivar Nopal Tunero En El Estado De Hidalgo. Folleto Para Productores No. 15. INIFAP-Hidalgo, Pachuca, Hidalgo 60 p.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., Montalba, R., 2017. Technological approaches to sustainable agriculture at a crossroads: an agroecological perspective. *Sustainability* 9, 1–13.
- Ashworth, L., Quesada, M., Casas, A., Aguilar, R., Oyama, K., 2009. Pollinator-dependent food production in Mexico. *Biol. Conserv.* 142, 1050–1057.
- Ayala, R., Griswold, T.L., Yanega, D., 1996. Apoidea (hymenoptera). Pp. 423–464. In: Llorente, J.E., García, A.M., González, E. (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 660 p.
- Brophy, C., Dooley, Á., Kirwan, L., Finn, J.A., McDonnell, J., Bell, T., Cadotte, M.W., Connolly, J., 2017. Biodiversity and ecosystem functions: making sense of numerous species interactions in multi-species communities. *Ecology* 98, 1771–1778.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., Jouseau, C., 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443, 989–992.
- Caudill, S.A., DeClerck, F.J.A., Husband, T.P., 2015. Connecting sustainable agriculture and wildlife conservation: does shade coffee provide habitat for mammals? *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 85–93.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547.
- Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at: <http://chao.stai.nthu.edu.tw/wordpress/software/download/>.
- Crawley, M.J., 2007. *Statistics: an Introduction Using R*. Wiley, London.
- Crist, E., Mora, C., Engelman, R., 2017. The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science* 356, 260–264.
- Cué-Hernández, K., 2014. Efecto De La Urbanización Sobre Las Comunidades De Abejas Y Aborjorros (Hymenoptera Apoidea) en La Ciudad De Pachuca, Hidalgo. MSc Thesis. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas, México.
- Díaz-Foreiro, I., Kuusemets, V., Mänd, M., Liivamägi, A., Kaart, T., Luig, J., 2013. Influence of local and landscape factors on honeybees in semi-natural meadows: a multiple-scale study in a forested landscape. *J. Insect Conserv.* 17, 113–125.
- Feledyn-Szewczyk, B., Kuś, J., Stalenga, J., Berbec, A.K., Radzikowski, P., 2016. The role of biological diversity in agroecosystems and organic farming. In: Konvalina, P. (Ed.), *Organic Farming - a Promising Way of Food Production*. IntechOpen, pp. 1–27. Pula, Poland.
- Gallegos, V.C., Mondragón, J.C., 2013. Los recursos fitogenéticos de nopal y cultivos de tuna disponibles para el altiplano. In: Gallegos-Vázquez, C., Méndez-Gallegos, S., de, J., Mondragón-Jacobo, C. (Eds.), *Producción Sustentable De tuna En San Luis Potosí*. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí, San Luis Potosí, SLP. México, pp. 37–47.
- Gallegos-Vázquez, C., Méndez-Gallegos, S., de, J., Mondragón, J.C., 2013. Producción Sustentable De Tuna En San Luis Potosí. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP. México 203 p.
- García-Mendoza, A.J., Ordoñez, M.J., Briones-Salas, M., 2004. Biodiversidad De Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM, México 605.
- Gardner, R.H., 1998. Pattern, process, and the analysis of spatial scales. In: Peterson, D.L., Parker, V.T. (Eds.), *Ecological Scale: Theory and Applications*. Columbia University Press, pp. 17–34.
- González-Zamora, A., Esperón-Rodríguez, M., Barradas, V.L., 2016. Mountain cloud forest and grown-shade coffee plantations: a comparison of tree biodiversity in central Veracruz, Mexico. *Forest Systems* 25, e055.
- Griffith, B., Youtie, B.A., 1988. Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover. *Wildl. Soc. Bull.* 16, 206–210.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschamtké, T., 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *J. Anim. Ecol.* 79, 491–500.
- Holzschuh, A., Dudenhöfer, J.-H., Tschamtké, T., 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biol. Conserv.* 153, 101–107.
- INEGI, 2010. *Anuario Estadístico Del Estado De Hidalgo*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Johnson, C.N., Balmford, A., Brook, B.W., Buetell, C.J., Galetti, M., Guangchun, L., Wilshurst, J.M., 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356, 270–275.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375.
- Kearns, C.A., Inoué, D.W., Waser, N.M., 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 83–112.
- Klatt, B.K., Holzschuh, A., Westphal, C., Clough, Y., Smit, I., Pawelzik, E., Tschamtké, T., 2013. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B* 281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2440>.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D., Tschamtké, T., 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conserv. Biol.* 16, 1003–1014.
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschamtké, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. (B)* 274, 303–313.
- Mandujano, M.D.C., Montaña, C., Eguarte, L.E., 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrojera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare? *Am. J. Bot.* 83, 63–70.
- Martin, E.A., Viano, M., Ratsimisetra, L., Laloë, F., Carrière, S.M., 2012. Maintenance of bird functional diversity in a traditional agroecosystem of Madagascar. *Agric. Ecosyst. Environ.* 149, 1–9.
- Meléndez-Ramírez, V., Ayala, R., Delfín, G.H., 2016. Temporal variation in native bee diversity in the tropical sub-deciduous forest of the Yucatan Peninsula. *Mex. Trop. Cons. Sci.* 9, 718–734.
- Méndez, G.S.J., García, H.E.J., 2013. Aprovechamiento, usos y aplicaciones del nopal. In: Gallegos-Vázquez, C., Méndez-Gallegos, S., de, J., Mondragón-Jacobo, C. (Eds.), *Producción Sustentable De tuna En San Luis Potosí*. Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP. México, pp. 7–24.
- Michener, C.D., 1974. *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press 404 p.
- Michener, C.D., 2007. *The Bees of the World*, 2nd ed. The Johns Hopkins University Press 992 p.
- Moreno, J.M., Sánchez, S.S., García, L.E., Romero, N.J., Knowlton, J.L., Phifer, C., Flaspohler, D., Jiménez, M.A.J., 2017. Diversidad y abundancia de abejas (Hymenoptera: apoidea) en agroecosistemas de palma aceitera y pastos cultivados, en Tabasco, México. *Revista Nicaragüense de Entomología* 115, 1–21.
- Motzke, I., Klein, A.M., Saleh, S., Wanger, T.C., Tschamtké, T., 2016. Habitat

- management on multiple spatial scales can enhance bee pollination and crop yield in tropical homegardens. *Agric. Ecosyst. Environ.* 223, 144–151.
- Murray, T.E., Fitzpatrick, U., Byrne, A., Faaly, R., Brown, M.J.F., Paxton, R.J., 2012. Local-scale factors structure wild bee communities in protected areas. *J. Appl. Ecol.* 49, 998–1008.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S.L.L., Hoskins, A.J., Lysenko, I., Phillips, H.R.P., Burton, V.J., Chng, C.W.T., Emerson, S., Gao, D., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B.L., Whitmee, S., Zhang, H., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? *A Global Assess. Sci.* 353, 288–291.
- Patricio-Roberto, G.B., Campos, M.J.O., 2014. Aspects of landscape and pollinators—what is important to bee conservation? *Diversity* 6, 158–175.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conserv. Biol.* 16, 174–182.
- Potts, S.G., Kevan, P., Boone, J.W., 2005. Conservation on pollinators: collecting, surveying and monitoring. In: Dafni, A., Kevan, P.G., Husband, B.C. (Eds.), *Practical Pollination Biology*. Entropress, Cambridge, Ontario, Canada, pp. 401–434.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 25, 345–353.
- R Core Team, 2015. R: a Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Reyes-Aguero, J.A., Aguirre, R.J.R., Valiente-Banuet, A., 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *J. Arid Environ.* 64, 549–585.
- Reyes-Novelo, E., Meléndez, V., Delfin, H., Ayala, R., 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: apoidea) como bioindicadores en el neotrópico. *Trop. Subtropical Agroecosyst.* 10, 1–13.
- Rich, T., Peterken, G., Tucker, G., McMeekan, F., Dobson, D., 2005. Habitat requirements and issues. In: Hill, D., Fasham, M., Tucker, G., Shewry, M., Shaw, P. (Eds.), *Handbook of Biodiversity Methods. Survey, Evaluation and Monitoring*. Cambridge University Press, New York, pp. 107–150.
- Riojas-López, M.E., 2006. Rodent communities in two natural and one cultivated “nopalesas” (*Opuntia* spp.) in north-eastern Jalisco. *Mexico. J. Arid Environ.* 67, 428–435.
- Riojas-López, M.E., 2012. Response of rodent assemblages to change in habitat heterogeneity in fruit-oriented nopal orchards in the Central High Plateau of Mexico. *J. Arid Environ.* 85, 27–32.
- Riojas-López, M.E., Mellink, E., 2005. Potential for biological conservation in man-modified semi-arid habitats in northeastern Jalisco. *Mexico. Biodivers. Conserv.* 14, 2251–2263.
- Riojas-López, M.E., Mellink, E., Luévano, J., 2018. A semi-arid fruit agroecosystem as a conservation-friendly option for small mammals in an anthropized landscape in Mexico. *Ecol. Appl.* 28, 495–507.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., Henry, M., 2013. Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 78–86.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Gullbaud, L., Henry, M., 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodivers. Conserv.* 24, 1195–1214.
- Rundlöf, M., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *J. Appl. Ecol.* 45, 814–821.
- SAGARPA-INEGI, 2014. Encuesta Nacional Agropecuaria (ENA). Aguascalientes: INEGI.
- Sánchez-Echeverría, K., Castellanos, I., Mendoza-Cuenca, L., 2016. Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas* 18, 27–34.
- Saturni, F.T., Jaffé, R., Metzger, J.P., 2016. Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 235, 1–12.
- Schlindwein, C., Witmann, D., 1997. Stamen movement in flowers of *Opuntia* favour oligolectic pollination. *Plant Syst. Evol.* 204, 179–193.
- Schüepf, C., Rittiner, S., Entling, M.H., 2012. High bee and wasp diversity in a heterogeneous tropical farming system compared to protected forest. *PLoS One* 7, e52109. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052109>.
- Solar, R.R.C., Barlow, J., Ferreira, J., Berenguer, E., Alexander, C.L., Thomson, J.R., Louzada, J., Maus, M., Moura, N.G., Oliveira, V.H.F., Chaul, J.C.M., Schoederer, J.H., Guimarães-Vieira, I.C., Mac-Nally, R., Gardner, T.A., 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.* 18, 1108–1118.
- Tilman, D., 2015. Biodiversity: from evolutionary origins to ecosystem functioning. *Int. J. Recent. Contrib. From Eng. Sci. It* 11, 11–20. <https://doi.org/10.2436/20.7010.01.209>.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnán, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., Rocha-Filho, L., Bosch, J., 2014. Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS One* 9, e97255. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097255>.
- Torres-Ruiz, A., Wallace, R., Ayala, R., 2013. Present and potential use of bees as managed pollinators in Mexico. *Southwest. Entomol.* 38, 133–148.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 857–874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Freund, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
- Winfree, R., Williams, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S., Kremen, C., 2008. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania. *USA. J. Appl. Ecol.* 45, 793–802.



CAPÍTULO III

Flower visiting bees in cactus pear crops (*Opuntia albicarpa*) and *Opuntia* spp. in semi-arid scrublands of Central Mexico

Eva Samanta Ávila-Gómez¹, Virginia Meléndez Ramírez², Claudia E. Moreno¹, Ignacio Castellanos¹, Iriana Zuria¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, C. P. 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, Mexico.

²Departamento de Zoología, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Apartado postal 4-116, 97000 Itzimmá, Mérida, Yucatán, Mexico

Abstract

Bees are the main pollinators for the majority of flowering plants, both in natural ecosystems and agroecosystems, so their pollination service is key for agricultural production and human well-being. In semi-arid ecosystems of central Mexico cactus pear crops are perennial plantations of great economic and ecological importance, but little is known about the conservation of pollinators in such crops, and in the native ecosystem (semi-arid scrubland dominated by *Opuntia* spp., here in referred as cactus scrublands). The objective of this paper is to describe visiting bees in the flowers of cactus pear crops (*Opuntia albicarpa*) and in *Opuntia* spp. flowers at the surrounding cactus scrublands, comparing their richness and abundance in both habitat types. By direct sampling in flowers we collected 1330 bees from 21 species (1003 individuals in cactus crops and 327 in cactus scrublands). The individuals of the European bee (*Apis mellifera*) accounted for 92% of the total number of bees found, and the total abundance of this species was

significantly higher in cactus crops than in cactus scrublands. However, there were no statistical differences in the relative abundance of *A. mellifera*, the abundance of native species, and observed or estimated species richness between habitat types. We suggest key actions to increase the productivity and sustainability of this agroecosystem through the conservation of pollinator populations.

Key words: Apoidea, floral visitors, pollinators, agroecosystems, prickly-pear cactus.

Introduction

Animal pollination is a key process both in natural ecosystems and in agroecosystems, playing a fundamental role in their functioning and in food production (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO], 2016). More than 70% of worldwide crops depend on animal pollination, and bees are among the most efficient pollinators for the majority of these crops (Klein et al., 2007; Aizen, Garibaldi, Cunningham & Klein, 2009). This important contribution to agricultural production increases when there is complementarity in the diversity of resources for pollinators between remnants of natural habitat and agricultural farms (Tscharntke et al., 2012). Thus, bee pollination services are affected by landscape structure at different spatial scales (Saturni, Jaffé & Metzger, 2016) and a change in an agricultural system structure seems to affect the composition and richness of bees communities (Cepeda-Valencia, Gómez & Nicholls, 2014). In a natural park bee communities are strongly conditioned by local effects and may exhibit patterns of spatial heterogeneity on a scale as low as 500-1000 m in patches of homogeneous habitat (Torné-Noguera et al., 2014). On the other hand, it is suggested that in an agricultural landscape, small patches of natural habitat provide habitat heterogeneity and may support a high abundance of bees (Winfrey et al., 2008).

Unfortunately, in the last years there has been a decrease in bee diversity and abundance of great economic and environmental conservation concern, both in agricultural systems and in natural areas (FAO, 2008). Shortcomings in pollination services can be translated into cascade effects that result in reductions of fruit and seed sets and even in a decrease in plant density across ecosystems, threatening food security worldwide (Anderson, Kelly, Ladley, Molloy & Terry, 2011).

Notwithstanding, we still lack information on the diversity and ecological interactions of bees in many natural and agricultural crops. For example, in arid and semi-arid ecosystems the biology of perennial plants with short bloom periods is a poorly studied field (Argueta-Guzmán, Barrales-Alcalá, Galicia-Pérez, Golubov, & Mandujano, 2013). The semi-arid regions of central Mexico are naturally covered by xerophilous scrublands with a flora predominantly composed by Neotropical genera, many of them endemic to the country (Challenger & Soberón, 2008). These scrublands have been converted into different land uses, among which cactus pear crops stand out due to their extension and economic importance. These agroecosystems are perennial and include different native varieties of the genus *Opuntia* (Cactaceae) that are cultivated for the production of cactus pear fruits (prickly-pear, locally named “tunas”), vegetables (“nopal”), and fodder for livestock (Gallegos-Vázquez, Méndez-Gallegos & Mondragón-Jacobo, 2013). However, there is still very little information regarding many aspects on the ecology and reproductive biology of these crops, such as their ecological interactions. Indeed, insect pollination of plants of the genus *Opuntia* has been studied under natural conditions (Pimienta-Barrios, 1990; Reyes-Agüero, Aguirre & Valiente-Banuet, 2006) and we have very little information regarding pollination of commercial *Opuntia* farms (Lo Verde & La Mantia, 2011; Felker & Bunch, 2016).

In this study brief communication we describe abundance and species richness of bees in flowers of cactus pear crops and in flowers of *Opuntia* spp. in the surrounding scrublands. Our

objectives were to compare (1) observed species richness (number of recorded species), (2) estimated species richness, (3) total abundance (number of individuals) of native species, (4) total abundance of *Apis mellifera* and (5) relative abundance (proportion) of *A. mellifera*, between cactus pear crops and scrublands dominated by *Opuntia* spp. This is the first basic information regarding the conservation of pollinators in *Opuntia* crops, and will allow us to suggest steps towards the sustainability of this Mexican agroecosystem and the conservation of bee diversity in the region.

Methods

Study area

The study area is a heterogeneous mosaic of land uses in the state of Hidalgo, central Mexico, in the municipalities of Actopan, Singuilucan, Pachuca, Zempoala, Epazoyucan and Mineral de la Reforma. Climate is dry and warm, with a mean temperature of 17 °C, mean annual rainfall lower than 750 mm, and the rainy season goes from June to September (Instituto Nacional de Geografía y Estadística [INEGI], 2012). We selected 13 sampling sites: eight sites in cactus pear crops (C) and five sites of semi-arid scrubland dominated by *Opuntia* spp. (S), here in referred as “cactus scrublands” (Fig. 1). The minimum distance between sampling sites was 1 km. Cactus crop sites cultivate the white prickle-pear variety (“tuna blanca”) of *Opuntia albicarpa*, while cactus scrubland sites were dominated by four species: *O. streptacantha*, *O. heliabravoana*, *O. spinulifera* and *O. robusta*.

[Insert Figure 1.]

Bee sampling and data analysis

Bee sampling was carried out during March and April 2015, in coincidence with the blooming season of commercial *Opuntia* spp. At each site we sampled bees four times (two times each month). Samplings comprised 20 minutes of direct observations in the flowers of nine *Opuntia* plants of each site to collect the bees found interacting with floral reproductive structures. Samplings took place between 10:00 to 17:00 h, when bees were active. We collected bees using entomological forceps, with the FAUT-0254 permission provided by the Mexican Secretary of Environment and Natural Resources (SEMARNAT). The majority of individuals are preserved in the Regional Entomological Collection of Universidad Autónoma de Yucatán (CER-UADY), and some individuals are kept in the Biological Research Center of Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CIB-UAEH). Species identification was made with the taxonomic keys of Michener (2007) and reference collections of CER-UADY and CIB-UAEH.

At each sampling site we quantified (1) observed species richness (number of recorded species), (2) estimated total richness, (3) total abundance of native species, (4) total abundance (number of individuals) of *Apis mellifera*, and (5) relative abundance (proportion) of *A. mellifera*. For the estimation of total richness we calculated the Chao 1 estimator with EstimateS 9.1.0 software (Colwell, 2013), and we also used this richness estimator to assess the completeness of species inventories. The five response variables were compared between cactus crop sites and cactus scrubland sites with Student's t tests or Mann-Whitney U tests according to their fit to a normal distribution and their variance homogeneity (Kolmogorov-Smirnov tests). We performed all the analysis with Sigma Stat 3.5 (Systat Software, 2006).

Results

We collected 1330 individuals (1003 bees in cactus crops and 327 in cactus scrublands) from 21 species, 11 genera and 4 families (Table 1). *Apis mellifera* (Apidae) was the most abundant species in both habitats, with a total of 1225 individuals (92%), while only 105 individuals belonged to native species.

We recorded the highest bee abundance (206 individuals) and the highest abundance of *A. mellifera* (202 individuals) in a cactus crop site (C8; Table 2). The highest observed (9 species) and estimated (12.95) species richness also occurred in cactus crop sites (C4 and C3, respectively). Contrary, we found the highest abundance (30 individuals) of native species, and the lowest total (22 individuals) and relative (42%) abundance of *A. mellifera* in a cactus scrubland site (S4). We recorded more than 61.8% of the maximum expected richness, except in the C1 site, where the inventory was only 45.7% complete (Table 2).

The total abundance of *A. mellifera* was significantly higher in cactus crops than in cactus scrublands ($t=2.77$, $g.l.=11$, $P=0.01$). However we did not detect statistical differences in the relative abundance of *A. mellifera* ($U=12.00$, $P=0.28$), abundance of native species ($t=-0.78$, $g.l.=11$, $P=0.44$), observed richness ($t=-0.03$, $g.l.=11$, $P=0.97$) nor estimated richness ($t=0.24$, $g.l.=11$, $P=0.81$; Fig. 2).

[Insert Figure 2.]

Discussion

Pollination of most flowering plants greatly depends on bees, not only in natural ecosystems but also in agroecosystems. Thus, bee conservation has enormous importance in ecological and economical terms given that several food products that are massively

commercialized nowadays depend on these insects (FAO, 2016). Despite this relevance, there is still very little information on pollinator bees of several agricultural plants. In this work we recorded one exotic species (*A. mellifera*) and 20 native bee species as floral visitors of *Opuntia* spp. in cactus pear crops and the semi-arid scrubland surrounding these crops. From the 202 species of *Opuntia* that live in America, we only have records of the pollinators or floral visitors of 19 wild species (Hunt, 2002), and this is the first paper documenting visitors of *Opuntia* flowers in plantations of the continent.

The high bee abundance (1003 individuals) found in *Opuntia* pear crops (compared with the 327 individuals found in *Opuntia* scrublands) resembles the pattern observed in other studies reporting a significant and positive effect of agroecosystems on bee foraging activity due to the more continuous and diversified floral resources, as well as the higher availability of nesting places, than in natural or semi-natural habitats (Rollin et al., 2013; Torné-Noguera et al., 2014; Rollin, Bretagnolle, Guilbaud & Henry, 2015). Therefore, studies at the landscape level are needed.

Interactions between plants and their floral visitors is influenced by different factors such as the morphology of visitors, the availability of flowers, the quality of feeding rewards, and spatio-temporal variations in the abundance of both flowers and pollinators (Morales-Trejo, Sandoval-Ruiz, Fascinetto-Zago, Cruzado-Lima & Vázquez-Hernández, 2014). Besides, climate and light may influence the behavior of visitors; temperature, solar radiation and time are also factors affecting the number and frequency of floral visitors (Doll, Hensen, Schmidt-Lebuhn & Kessler, 2007, Stone & Jenkins, 2008). Flowers usually attract a wide spectrum of visitors, and several plants have more than one pollinator (Morales-Trejo et al., 2014).

In the two studied habitats (cactus crops and cactus scrublands) we recorded the same 21 bee species, belonging to genera that have been reported as floral visitors of other *Opuntia*

species in Mexico (Ordway, 1987; Reyes-Agüero, Aguirre & Flores, 2005; Reyes-Agüero et al., 2006; Sánchez-Echeverría, Castellanos & Mendoza-Cuenca, 2016). Probably cactus crops and cactus scrublands offer similar food resources and nesting places, however, there is very little information about nesting places for wild bees in agroecosystems and natural habitats, and more studies are needed. We also need to know the how the source-sink dynamics for different bee populations work in cactus crops and cactus scrublands. Although *Macrotera*, *Diadasia* and *Lasioglossum* bees have a direct relationship with *Opuntia* pollen and nectar (Mandujano, Montaña y Eguiarte, 1996; Michener, 2007), these three genera showed remarkably lower abundance than *A. mellifera*. High abundance of *A. mellifera* was also found near our study sites (Sánchez-Echeverría et al., 2016), and this bee species was also the most abundant floral visitor in another *Opuntia* species crop (*O. ficus-indica*) in Sicily (Lo Verde & La Mantia, 2011). This is probably due to the polylectic behavior of this species (Michener, 2007; Abou-Shaara, 2014) and the beekeeping in the area. Moreover, *Opuntia* flowers define food resources almost exclusively in these habitats, so this exotic bee takes advantage of these resources and stays in the area. In coffee plantations *A. mellifera* is also the dominant species, with a main role in the pollination of coffee (Cepeda-Valencia et al., 2014) and in orange (*Citrus sinensis*) and lemon (*C. limon*) orchards (Grajales, Meléndez, Cruz & Sánchez, 2013). However, although this bee is a very frequent floral visitor, it may not be an effective pollinator for some plants (Felker & Bunch, 2016), and could also strongly compete with native pollinators (Moritz, Härtel & Neumann, 2005; Traveset & Richardson, 2006; Whelan, Ayre & Beynon, 2009). For example, *A. mellifera* could be an important nectar or pollen robber for many cacti species, or a secondary pollinator as compared with other animal pollinators (Trejo-Salazar, Scheinvar & Eguiarte, 2015) and be displacing from floral resources to native bees (Pinkus, Parra & Meléndez, 2005). It is now known that in various cropping systems wild insects pollinated crops more effectively, because

increase in their visitation improved fruit set by twice as much as an equivalent increase in honey bee visitation (Garibaldi et al., 2013), and very recently for the *Opuntia* case that *A. mellifera* is not a good pollinator of this plant (Felker & Bunch, 2016).

Finally, we suggest conducting further studies to assess the role played by each pollinator species in cactus pear production, to compare the productivity reached under different conditions in the region, to assess the potential negative impact of *A. mellifera* abundance on native bees, and to include experimental designs to assess the effects of native species in the pollination of this crop.

Conservation implications

The conservation of native pollinators and the floral resources required to maintain and increase their populations is a crucial endeavor, especially in agricultural systems that require this ecosystem service. Thus, we suggest the following key actions in order to benefit bee conservation and to increase the efficiency of cactus pear crops in the region: (1) to protect native vegetation remnants and to promote landscape connectivity between optimal nesting habitats and areas offering floral resources for bees, (2) to promote agricultural practices proven to be environmentally friendly for pollinators, such as the immediate reduction of chemicals, to encourage organic sustainable practices, and (3) a controlled management of *A. mellifera* that prevents the displacement of native bees. These actions will favor the establishment, or at least the visit of bees in cactus crops. Moreover, local communities and farmers should be informed and conscious regarding bee pollination services and the role of natural vegetation remnants to improve the quality and quantity of agricultural products. In our study system, these practices could greatly improve cactus pear production and consequently human well being in the region.

Acknowledgements

We wish to thank the owner of cactus crops and scrublands, as well as the authorities of Pachuca, Actopan, Mineral de la Reforma, Singuilucan and Epazoyucan. We also thank Edel Gómez, Yessica Ortiz, Judith Galván, Ilse J. Ortega and Edgar Hernández for their valuable help in the field.

Declaration of Conflicting Interests

The author(s) declared no potential conflicts of interest with respect to the research, authorship, and/or publication of this article.

Funding

The authors (s) disclosed receipt of the following financial support for the research, authorship, and/or publication of this article: This contribution is part of the Doctoral Dissertation of E. S. Ávila-Gómez and is carried out with the Conacyt scholarship 412900 and with financial support of the Conacyt Basic Science project 222632 “Evaluación de la diversidad de especies mediante el análisis e integración de elementos ecológicos, funcionales y evolutivos”.

References

- Abou-Shaara, H. F. (2014). The foraging behaviour of honey bees, *Apis mellifera*: a review. *Veterinarni Medicina*, 59, 1-10.
- Aizen, M. A., Garibaldi, L. A., Cunningham, S. A. & Klein, A. M. (2009). How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Annals of Botany*, 103, 1579-1588.

- Anderson, S. H., Kelly, D., Ladley, J. J., Molloy, S. & Terry, J. (2011). Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density. *Science*, 331, 1068-1071.
- Argueta-Guzmán, M., Barrales-Alcalá, D., Galicia-Pérez, A., Golubov, J. & Mandujano, M. C. (2013). Sistema reproductivo y visitantes florales de *Zephyranthes carinata* Herb (Asparagales: Amaryllidaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 58, 100-117.
- Cepeda-Valencia, J., Gómez, D. & Nicholls, C. (2014). La estructura importa: abejas visitantes del café y estructura agroecológica principal (EAP) en cafetales. *Revista Colombiana de Entomología*, 40, 241-250.
- Challenger, A., & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. In J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 87-108). México: Conabio.
- Colwell, R. K. (2013). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.1.0.
- Doll, S., Hensen, I., Schmidt-Lebuhn, A. N. y Kessler, M. (2007). Pollination ecology of *Justicia rusbyi* (Acanthaceae), a common understory plant in a tropical mountain forest in eastern Bolivia. *Plant Species Biology*, 22, 211-216.
- Felker, P. & Bunch, R. (2016). The importance of native bees, especially cactus bees (*Diadasia* spp) in the pollination of cactus pears. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 18, 15-24.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2008. Tools for Conservation and Use of Pollination Services, Initial Survey of Good Pollination Practices, Global Action on Pollination Services for Sustainable Agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. Retrieved from

http://www.fao.org/fileadmin/templates/agphome/documents/Biodiversity-pollination/SURVEY_DEC_08_Small.pdf.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2016). Combinar tradición y ciencia para proteger a los polinizadores. Retrieved from <http://www.fao.org/in-action/blending-tradition-and-science-to-protect-pollinators/es/>.

Gallegos-Vázquez, C., Méndez-Gallegos, S. de J. & Mondragón-Jacobo, C. (2013). *Producción sustentable de tuna en San Luis Potosí*. San Luis Potosí, SLP. México: Colegio de Postgraduados - Fundación Produce San Luis Potosí.

Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S. A.,... Klein, A. M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339, 1608 - 1611.

Grajales, C. J., Meléndez, R. V., Cruz, L. L. & Sánchez, G. D. (2013). Native bees in blooming orange (*Citrus sinensis*) and lemon (*C. limon*) orchards in Yucatan, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana. Nueva serie*, 29, 437-440.

Hunt, D. (2002). Alphabetical list of currently accepted species. In: D, Hunt & N. Taylor (Eds.). *Studies in the Opuntioideae* (pp 250-255). Sherborne, England: The Manse and Chapel Lane.

Instituto Nacional de Geografía y Estadística (INEGI). (2012). Anuario estadístico de San Luis Potosí. Aguascalientes, México: INEGI.

Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H, Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society (B)*, 274, 303-313.

Lo Verde, G. & La Mantia, T. (2011). The role of native flower visitors in pollinating *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., naturalized in Sicily. *Acta Oecologica*, 37, 413-417.

- Mandujano, M. C., Montaña, C. & Eguiarte, L. E. (1996). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany*, 83, 63-70.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*. 2a. ed. The Johns Hopkins University Press.
- Morales-Trejo, J. J., Sandoval-Ruiz, C. A., Fascinetto-Zago, P., Cruzado-Lima, A. L. & Vázquez-Hernández, C. (2014). Abundancia y diversidad de visitantes florales de *Opuntia pilifera* en Zapotitlán Salinas, Puebla. *Entomología Mexicana*, 1, 1144-1148.
- Moritz, R. F.A., Härtel, S. & Neumann, P. (2005). Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Eco-science*, 12, 289-301.
- Ordway, E. (1987). The life history of *Diadasia rinconis* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 60, 15-24.
- Pimienta-Barrios, E. (1990). *El nopal tunero*. Zapopan, México: Universidad de Guadalajara.
- Pinkus, R. M., Parra, T. V. & Meléndez, R. V. (2005). Floral resources, use and interaction between *Apis mellifera* and native bees. *The Canadian Entomologist*, 137, 441-449.
- Reyes-Agüero, J. A., Aguirre, R. J. & Flores F, J. (2005). Variación morfológica de *Opuntia* (cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *Interciencia*, 30, 476-484.
- Reyes-Agüero, J. A., Aguirre, R. J. R. & Valiente-Banuet, A. (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments*, 64, 549-585.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B. E., & Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 179, 78-86.

- Rollin, O., Bretagnolle, V., Guilbaud, L. & Henry, M. (2015). Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation*, 24, 1195-1214.
- Sánchez-Echeverría, K., Castellanos, I. & Mendoza-Cuenca, L. (2016). Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas*, 18, 27-34.
- Saturni, F. T., Jaffé, R. & Metzger, J. P. (2016). Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 235, 1-12.
- Stone, J. L. & Jenkins, E. G. (2008). Pollinator abundance and pollen limitation of a solanaceous shrub at premontane and lower montane sites. *Biotropica*, 40, 55-61.
- Systat Software. (2006). *Sigma Stat 3.5*. Systat Software, Inc. 501 Canal Blvd, Point Richmond, CA 94804-2028. USA.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., Rocha-Filho, L. & Bosch, J. (2014). Determinants of Spatial Distribution in a Bee Community: Nesting Resources, Flower Resources, and Body Size. *PLoS ONE*, 9, 1-10.
- Traveset, A. & Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 208-216.
- Trejo-Salazar, R. E., Scheinvar, E. & Eguiarte, L. E. (2015). ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de Agave (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 358-369.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P.,... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661-685.

Whelan, R. J., Ayre, D. J. & Beynon, F. M. (2009). The birds and the bees: pollinator behaviour and variation in the mating system of the rare shrub *Grevillea macleayana*. *Annals of Botany*, *103*, 1395-1401.

Winfree, R., Williams, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S. & Kremen, C. (2008). Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology*, *45*, 793-802.

Table 1. Life strategies of bee species and number of individuals found visiting the flowers of cactus pear crops (*Opuntia albicarpa*) and *Opuntia* spp. flowers in semi-arid scrublands dominated by *Opuntia* (cactus scrublands) in Hidalgo, Mexico.

| Bee species | Cactus crops | Cactus scrublands | Sl | Ne | Fh |
|------------------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------|-----------|-----------|
| <i>Agapostemon</i> sp. 5 | 5 | 5 | So | Gr | Po |
| <i>Agapostemon</i> sp. 6 | 0 | 14 | So | Gr | Po |
| <i>Agapostemon</i> sp. 7 | 0 | 1 | So | Gr | Po |
| <i>Apis mellifera</i> | 950 | 275 | Eu | Pc | Po |
| <i>Ashmeadiella</i> sp. 1 | 1 | 3 | So | Pc | Ol |
| <i>Bombus pennsylvanicus</i> | 0 | 3 | Eu | Pc | Po |
| <i>Ceratina</i> sp. 1 | 7 | 2 | So ^a | Pc | Po |
| <i>Ceratina</i> sp. 4 | 2 | 0 | So ^a | Pc | Po |
| <i>Diadasia</i> sp. 1 | 20 | 15 | So | Gr | Ol |
| <i>Diadasia</i> sp. 2 | 2 | 0 | So | Gr | Ol |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 1 | 2 | 1 | So ^b | Gr | Po |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 2 | 1 | 1 | So ^b | Gr | Po |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 4 | 0 | 1 | So ^b | Gr | Po |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 5 | 0 | 1 | So ^b | Gr | Po |
| <i>Lasioglossum</i> sp. 6 | 3 | 4 | So ^b | Gr | Po |
| <i>Lithurgus</i> sp. 1 | 3 | 0 | So | Pc | Ol |
| <i>Macrotera bicolor</i> | 1 | 0 | So | Gr | Ol |
| <i>Macrotera sinaloana</i> | 3 | 0 | So | Gr | Ol |

| | | | | | |
|------------------------|-------------|------------|----|----|----|
| <i>Megachile</i> sp. 1 | 1 | 0 | So | Pc | Po |
| <i>Megachile</i> sp. 2 | 1 | 1 | So | Pc | Po |
| <i>Sphcodes</i> sp. 3 | 1 | 0 | Cl | Cl | Po |
| Total abundance | 1003 | 327 | | | |

Sl= Lifestyle: Cl= Cleptoparasite, Eu= Eusocial, Pa= Parasocial, So= Solitary, So^a= Most species are solitary, some semisocial or eusocial and So^b= Species solitary, communal or primitively eusocial. Ne= Nesting: Gr= Ground, Pc= Pre-existing cavity
 Pf= Pollen foraging: Ol= Oligolectic and Po= Polilectic

Table 2. Response variables of flower visiting bees in cactus pear crop and cactus scrubland sites (C and S, respectively) in Hidalgo, Mexico.

| Site | Total abundance <i>A. mellifera</i> | Relative abundance <i>A. mellifera</i> | Abundance of native species | Observed species richness | Estimated richness (Chao 1) |
|-------------|--|---|--|--|--|
| C1 | 98 | 0.96 | 4 | 5 | 10.94 |
| C2 | 63 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| C3 | 82 | 0.89 | 10 | 8 | 12.95 |
| C4 | 158 | 0.92 | 13 | 9 | 10.49 |
| C5 | 94 | 0.94 | 5 | 5 | 6.48 |
| C6 | 140 | 0.94 | 8 | 4 | 4 |
| C7 | 113 | 0.93 | 9 | 2 | 3 |
| C8 | 202 | 0.98 | 4 | 3 | 3 |
| S1 | 86 | 0.97 | 2 | 2 | 2 |
| S2 | 84 | 0.88 | 11 | 5 | 5.49 |
| S3 | 43 | 0.84 | 8 | 7 | 8.96 |
| S4 | 22 | 0.42 | 30 | 8 | 10.94 |
| S5 | 40 | 0.97 | 1 | 2 | 2 |

Figure 1. Location of sampling sites (dots) in the state of Hidalgo, Mexico (upper part). (a) Cactus pear crop (*Opuntia albicarpa*), (b) Cactus scrubland dominated by *Opuntia* spp., (c) *Apis mellifera* visiting an *Opuntia albicarpa* flower, and (d) *Diadasia* sp. visiting an *Opuntia* sp. flower.

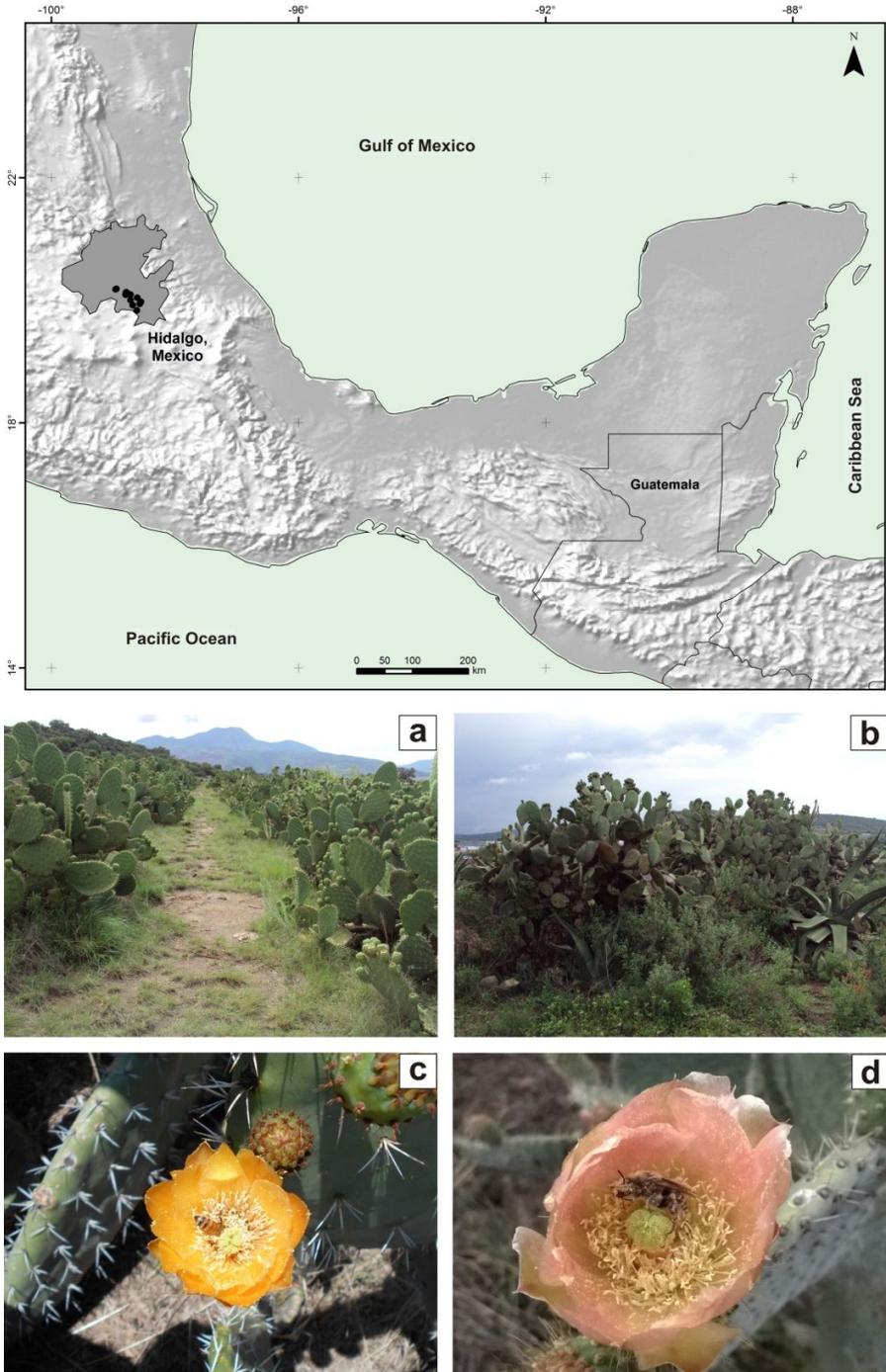
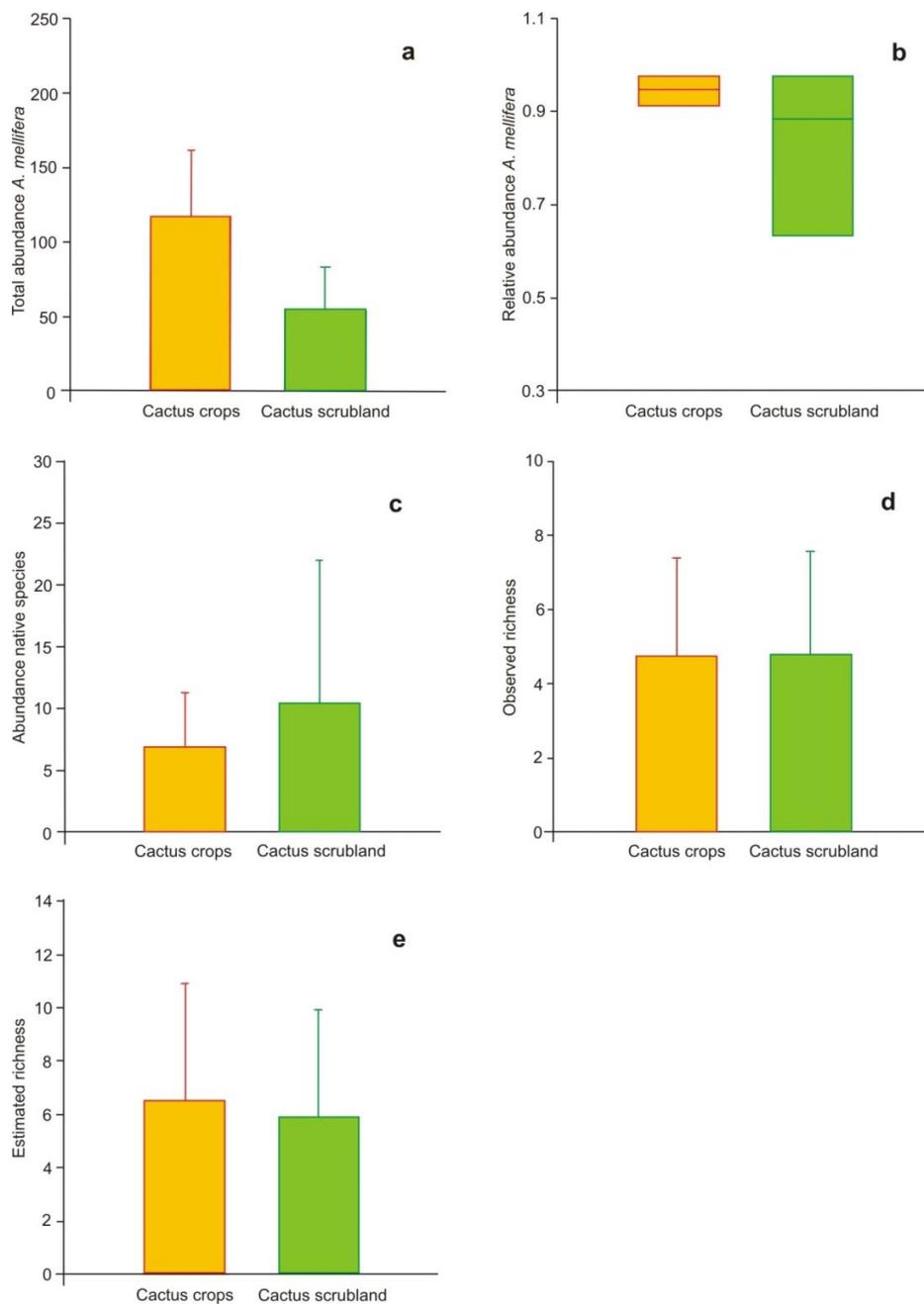


Figure 2. Total abundance of *A. mellifera* (a), relative abundance of *A. mellifera* (b), abundance of native species (c), observed species richness (d), and Chao 1 estimated richness (e) in cactus pear crops (*Opuntia albicarpa*) and cactus scrublands dominated by *Opuntia* spp. Bars indicate mean value and lines are standard error, except in the box plot (b) where the line is the median and the box includes the 1st and 3rd quartiles.



DISCUSIÓN GENERAL

Debido fundamentalmente a la intensificación de las actividades humanas, los paisajes agrícolas presentan un marcado gradiente de complejidad, desde matrices de paisaje heterogéneas con campos de cultivo, remanentes de hábitats seminaturales y otros usos del suelo, hasta matrices uniformes donde la mayor parte de la superficie se encuentra cultivada (Tschamtkke *et al.*, 2012; Torné-Noguera *et al.*, 2014). Comprender el papel que juegan algunos remanentes como hábitats dentro en estos paisajes, así como las características de los propios cultivos y el grado de intensificación agrícola, es esencial para la conservación de muchas comunidades de insectos asociadas a los agroecosistemas (Tschamtkke *et al.*, 2005; Williams y Kremen 2007; Altieri *et al.*, 2017). Los servicios que brindan las comunidades de algunos polinizadores, como las abejas, pueden verse afectados por los cambios de usos de suelo y sus consecuencias en la calidad del hábitat y en la estructura del paisaje, a escalas que van desde los campos agrícolas individuales a las regiones agrícolas en su totalidad (Kremen *et al.*, 2007; Díaz-Forero *et al.*, 2013), aunque, por otro lado, estas comunidades pueden verse beneficiadas con niveles de perturbación moderados como los que tienen lugar en muchas áreas cultivadas (Winfrey *et al.*, 2007; Rollin *et al.*, 2015).

En este sentido, esta tesis engloba un aprendizaje valioso al ser el primer trabajo que documenta la importancia del cultivo de nopal tunero en la conservación de la diversidad de abejas y el probable beneficio que brinda la diversidad este grupo de polinizadores en el mantenimiento de un servicio ecológico (la producción de tunas). Además, ofrece un estudio descriptivo y comparativo de los cultivos de nopal tunero y las nopaleras naturales de matorral xerófilo dentro del estado de Hidalgo, y un registro de las especies de abejas visitantes de las flores de *Opuntia* spp. entre ambos tipos de hábitat, contribuyendo también por primera vez al conocimiento sobre los potenciales polinizadores de los cultivos de esta planta en México.

Se sabe que la diversidad es un componente importante del funcionamiento de los ecosistemas y que la respuesta de las especies a los cambios del hábitat puede variar dependiendo del tipo de uso de suelo, así como de las necesidades y de las capacidades específicas de cada especie (Tschamtké *et al.*, 2012; Torné-Noguera *et al.*, 2014). En general, la diversidad de las abejas parece estar estrechamente relacionada con la disponibilidad para establecer sitios de anidamiento, con la distribución espacial y temporal de recursos, y con las capacidades de forrajeo y dispersión de los individuos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Kremen *et al.*, 2007; Couvillon *et al.*, 2014). Algunas especies de abejas pueden ser más abundantes en los campos cultivados ricos en polen y con mayor diversidad, continuidad y abundancia de recursos florísticos que la que presentan los hábitats naturales (Winfrey *et al.*, 2007; Torné-Noguera *et al.*, 2014). En resumen, las comunidades de abejas se benefician de forma diferente de las características del paisaje agrícola. El sistema de cultivo local, el grado de intensificación del uso del suelo y la presencia en el paisaje de estructuras seminaturales influyen de forma diferente en la abundancia, riqueza y diversidad de abejas. Además, la persistencia de las comunidades está determinada por factores tanto locales como paisajísticos.

Aunque para la región del Altiplano Mexicano no se habían realizado estudios del impacto del cambio de uso del suelo hacia sistemas agrícolas en la diversidad y abundancia de abejas; en un panorama general, la riqueza de abejas registrada en este trabajo (56 especies) es similar a la riqueza total reportada en un estudio realizado en zonas urbanas cercanas a los sitios de muestreo de nuestro trabajo (59 especies, Cué-Hernández, 2014), con el mismo número de géneros reportados como visitantes florales de otras especies de *Opuntia* en zonas urbanizadas también cercanas a la región (Sánchez-Echeverría *et al.*, 2016). México es uno de los centros de origen de diversos cultivos y de domesticación de plantas más importantes a nivel mundial. Se han domesticado o semi-domesticado 140 especies de plantas para consumir sus frutos o semillas, y las

variedades silvestres de dichas plantas son recursos genéticos potenciales para el mejoramiento de la calidad y productividad de sus parientes cultivados (Quesada *et al.*, 2010). Esto resalta la importancia de la conservación en el país de las variedades silvestres de diversos cultivos nativos. Desafortunadamente, el conocimiento de los polinizadores naturales en México aún es pobre para la mayoría de las plantas cultivadas, de manera que el conocimiento aprendido en este trabajo deja las puertas abiertas a nuevas investigaciones que evalúen este impacto.

En el caso de los cultivos de nopal tunero hace falta aún mucha información para conocer la contribución real de la polinización por abejas en la producción de tunas. Por ejemplo, hay que tomar en cuenta que a pesar de que se trata de cultivos perennes, la época de floración se da una o dos veces al año durante pocos meses, lo cual podría tener repercusiones importantes como la falta de recursos para el forrajeo para las abejas en gran parte del año. Además, en algunas zonas en las que los fragmentos de vegetación natural se encuentren muy alejados o bien, la presencia de vegetación seminatural sea escasa, la presencia de las especies más vulnerables o con requerimientos de hábitat más específicos que las generalistas podría verse también afectada. Por tanto, se sugiere llevar a cabo otros trabajos en los que se evalúe qué es lo que pasa durante el resto del año en que *Opuntia* no florece, comparando ambos periodos (con y sin floración de los cultivos de nopal). Además, es necesario conocer cuál puede ser el impacto de la siembra de otras plantas nativas entre las plantas de nopal. Sería importante también incluir en este tipo de estudios el uso de otras herramientas que involucren la configuración de los paisajes y no solo de la composición, por ejemplo, evaluando la distancia entre remanentes de vegetación natural, la densidad de bordes y el grado de fragmentación. Se sugiere evaluar experimentalmente la polinización de *Opuntia albicarpa* y de otras variedades y especies de *Opuntia* comestibles para cuantificar la fructificación de flores polinizadas por abejas, por otros polinizadores, y flores no visitadas por animales. También es indispensable cuantificar la abundancia de la especie exótica *Apis mellifera* y de las

distintas especies de abejas nativas como polinizadores reales de *Opuntia*, así como la calidad de los frutos derivados por polinización por abejas. Finalmente, se sugiere extender estos trabajos hacia otros tipos de cultivos y usos de suelo en la región, por ejemplo, en lugares donde se desempeña la minería, o donde se sabe que existe contaminación por metales pesados, en otras zonas urbanizadas y semi urbanizadas, así como en lugares donde existen aún remanentes de la vegetación nativa de la región y, hacia otros grupos de insectos.

Debido al declive global de los polinizadores, la atención se ha focalizado en las implicaciones que la pérdida de especies tiene sobre el mantenimiento de las funciones en los ecosistemas (Potts *et al.*, 2010; Pantoja *et al.*, 2014). Existe poca información sobre los cambios recientes en las poblaciones y comunidades de polinizadores silvestres, pero hay un patrón generalizado de pérdida de riqueza y abundancia como resultado de intensificación y la disminución de hábitat natural; además, estas pérdidas están sesgadas hacia las especies con rasgos particulares, por ejemplo, polinizadores con una especialización estrecha al polen, la dieta y los especialistas en hábitat en general (Potts *et al.*, 2010; Brown y Paxton, 2009; Patricio-Roberto y Campos, 2014). En los entornos con pocos polinizadores, la desaparición de una sola especie puede ejercer un fuerte impacto en la biodiversidad local. Cuando la desaparición se trata de las especies generalistas, el impacto en la comunidad de plantas podría ser muy alto, y aunque las causas de la disminución de especies generalistas suelen ser diferentes, el causante más importante es el uso de pesticidas, que puede causar la muerte de colonias enteras (Patricio-Roberto y Campos, 2014).

Se considera que *Apis mellifera* es la principal especie de abejas proveedora de servicios de polinización de los cultivos a nivel mundial, y hay estimaciones de que es responsable del 80% de los servicios de polinización agrícola en el mundo. Pero a pesar de la abundancia de esta especie en los cultivos, no logra sustituir totalmente el servicio de polinización provisto por polinizadores nativos (Patricio-Roberto y Campos, 2014). Notablemente, esta especie también se ve amenazada

por actividades antrópicas, pues varios factores actúan en sinergia para ocasionar el colapso de colonias completas. Entre estos factores se incluyen el estrés ambiental (*e.g.* mala nutrición, exposición a agroquímicos), plagas y patógenos (Hayes, 2010; Quesada *et al.*, 2010).

Finalmente, dado que en el Altiplano Central de México una parte de la población humana depende del beneficio económico obtenido a partir del cultivo del nopal tunero, y del potencial aporte del servicio ecosistémico de polinización por parte de las abejas, sugerimos implementar algunas estrategias para el mantenimiento y mejora de este proceso, así como para la conservación local de las abejas. Por ejemplo: a) Establecimiento de franjas de vegetación nativa y de cercas vivas que ofrezcan recursos alimenticios y de nidificación para los polinizadores, ubicadas entre las hileras de nopales dentro el cultivo o en los bordes del terreno, b) Prácticas agrícolas amigables con el medio ambiente que limiten y justifiquen el uso de agroquímicos e insecticidas para el control de plagas en los cultivos, c) Conservar parches de vegetación natural que permitan el sostenimiento de las poblaciones de polinizadores que visitan los cultivos de nopal durante la época de floración y el hábitat de otros insectos benéficos como los parasitoides que pueden controlar otros insectos plaga para el cultivo. Estos remanentes podrían ser importantes también para resguardar la diversidad genética del género *Opuntia* y de otras especies y, d) Promover y fomentar sociedades de agricultores, y divulgar entre los campesinos en general, la importancia de la polinización y el papel fundamental que juegan las abejas y los ecosistemas naturales en la mejora de la calidad y cantidad de la producción agrícola (producción de tunas).

LITERATURA CITADA

Altieri, M. A., Nicholls, C. I. y Montalba, R. 2017. Technological approaches to sustainable agriculture at a crossroads: an agroecological perspective. *Sustainability* 9: 1-13.

- Brown, J. F. M. y Paxton, R. J. 2009. The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie* 40: 410-416.
- Couvillon, M. J., Schürch, R., y Ratnieks, F. L. W. 2014. Waggle dance distances as integrative indicators of seasonal foraging challenges. *PLoS ONE* 9: 1-7.
- Cué-Hernández, K. 2014. Efecto de la urbanización sobre las comunidades de abejas y abejorros (Hymenoptera Apoidea) en la ciudad de Pachuca, Hidalgo. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas. México.
- Diaz-Forero, I., Kuusemets, V., Mänd, M., Liivamägi, A., Kaart, T. y Luig, J. 2013. Influence of local and landscape factors on bumblebees in semi-natural meadows: a multiple-scale study in a forested landscape. *Journal of Insect Conservation* 17: 113-125.
- Hayes, J. 2010. Global honeybee decline and its effects on agricultural production. *American Bee Journal* 150: 853-855.
- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. y Ricketts, T. H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299-314.
- Pantoja, A., Smith-Pardo, A., García, A., Sáenz, A., y Rojas, F. 2014. Principios y avances sobre polinización como servicio ambiental para la agricultura sostenible en países de Latinoamérica y el Caribe. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura-FAO. Santiago, Chile. 56 pp.
- Patricio-Roberto, G. B. y Campos, M. J. O. 2014. Aspects of landscape and pollinators—what is important to bee conservation? *Diversity* 6: 158-175.

- 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: 345-353.
- Quesada, M., Rosas, V., Letelier, L., Rodríguez, H., Lopezaraiza, M., Ashworth, L., Aguilar, R., Martén, S., Balvino, F., Bastida, J., Sánchez, G., Orduña, O., Ghilardi, A. y González, A. 2010. Evaluación de los impactos del cambio climático en polinizadores y sus consecuencias potenciales en el sector agrícola en México. Informe final. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto Nacional de Ecología, México.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Guilbaud, L. y Henry, M. 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation* 24: 1195-1214.
- Sánchez-Echeverría, K., Castellanos, I. y Mendoza-Cuenca, L. 2016. Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas* 18: 27-34.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. y Tscharrntke, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421-1432.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., Rocha-Filho, L. y Bosch, J. 2014. Determinants of Spatial Distribution in a Bee Community: Nesting Resources, Flower Resources, and Body Size. *PLoS ONE* 9: 1-10.
- Tscharrntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., y Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*: 857-874.
- Tscharrntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Freund, J., Holt, R.D., Holzschuh,

A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H. & Westphal, C. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews* 87: 661-685.

Williams, N. y Kremen, C. 2007. Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* 17: 910-921.

Winfree, R., Griswold, T. y Kremen, C. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* 21: 213-223.

CONCLUSIONES GENERALES

- Las nopaleras naturales del estado de Hidalgo poseen una mayor complejidad estructural en contraste con los cultivos de nopal tunero. Características como el volumen de la planta, la cobertura, la complejidad vertical y el número de flores activas por día son mayores en las nopaleras naturales, mientras que los cultivos poseen una mayor densidad de plantas de *Opuntia* con un número mayor de flores y frutos. De esta forma, ambos ambientes pueden funcionar como hábitat para la biodiversidad regional (Capítulo I).
- Los cultivos de nopal tunero del Altiplano Central de México mantienen homogeneidad en la composición de especies de abejas con las nopaleras naturales y contribuyen a la conservación de las abejas en la región, funcionando como reservorios de la diversidad de estos polinizadores (Capítulo II).
- La diversidad de abejas está relacionada positivamente en la producción de flores y tunas en los cultivos de nopal tunero, por lo que estudios específicos sobre el papel de las abejas en la polinización de este cultivo resultan indispensables para comprender el servicio ecosistémico de la polinización y su impacto en el bienestar económico y social de la región (Capítulo II.)
- La riqueza y abundancia de las abejas visitantes a las flores de *Opuntia* no difiere entre los cultivos de nopal tunero y las nopaleras naturales. Posiblemente los cultivos de nopal ofrecen a las abejas recursos alimentarios y sitios de anidamiento similares a los que ofrecen los matorrales nativos, contribuyendo a la conservación de polinizadores en este agroecosistema (Capítulo III).