



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**“SERVICIOS DE POLINIZACIÓN EN *Persea americana*: ANÁLISIS
COMPARATIVO DE POLINIZADORES NATIVOS Y *Apis mellifera*”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
LUIS ALBERTO VILLANUEVA ESPINO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

COMITÉ TUTOR:
DR. ALFONSO MÉNDEZ BRAVO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

DR. ERIC J. FUCHS CASTILLO
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

MORELIA, MICHOACÁN 2020
AGOSTO



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**“SERVICIOS DE POLINIZACIÓN EN *Persea americana*: ANÁLISIS
COMPARATIVO DE POLINIZADORES NATIVOS Y *Apis mellifera*”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
LUIS ALBERTO VILLANUEVA ESPINO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

COMITÉ TUTOR:
DR. ALFONSO MÉNDEZ BRAVO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

DR. ERIC J. FUCHS CASTILLO
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

MORELIA, MICHOACÁN 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/477/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Evolutiva, Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de enero de 2020 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **VILLANUEVA ESPINO LUIS ALBERTO** con número de cuenta 518002866 con la tesis titulada "**Servicios de polinización en *Persea americana*: análisis comparativo de polinizadores nativos y *Apis mellifera***", realizada bajo la dirección del **DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ANTONIO GONZALEZ RODRÍGUEZ
Vocal: DR. EDUARDO CUEVAS GARCÍA
Secretario: DR. ALFONSO MÉNDEZ BRAVO
Suplente: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
Suplente: DRA. IVONNE HERRERIAS DIEGO

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de agosto de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por haberme aceptado en su programa y brindarme la oportunidad de seguir formándome académicamente.

Al CONACYT (Becario No. 853680) por otorgarme una beca que me permitió la completa dedicación a los estudios de posgrado.

A los proyectos que financiaron el presente trabajo:

Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT # IV200418)

SAGARPA-CONACYT 291333

CONACYT-UNAM-UAGro-LANASE (2015-LN250996, 2016-LN271449, 2017-LN280505, 2018-LN293701, 2019-LN299033)

Programa Iberoamericana de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo RED CYTED-SEPODI (417RT0527).

CONACyT Repositorios Institucionales 271432

A mi Tutor Principal, Dr. Mauricio Quesada Avendaño

A los miembros de mi Comité Tutor, Dr. Alfonso Méndez Bravo y Dr. Eric Fuchs Castillo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero aprovechar este espacio para agradecer a las personas que formaron parte de este proyecto.

A mi tutor, el Dr. Mauricio Quesada: gracias Doc por aceptarme en el laboratorio y apoyarme durante el desarrollo de la tesis. Por proponerme este proyecto, ha sido increíble aprender sobre esta área de investigación.

A los miembros de mi comité tutor, al Dr. Alfonso Méndez Bravo y al Dr. Eric Fuchs por todos los comentarios hechos al proyecto durante los tutoriales y el apoyo brindado durante la realización de la tesis.

Al comité de jurado de examen: Dres. Antonio González Rodríguez, Eduardo Cuevas García, Alfonso Méndez Bravo, Erick de la Barrera Montpellier e Ivonne Herreras Diego por sus comentarios y correcciones sobre esta tesis.

Al técnico del laboratorio, Biol. Gumersindo Sánchez Montoya por el apoyo logístico brindado.

A la Estación Biológica “Vasco de Quiroga” de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, al Sr. Alfonso Barragan del Rancho la “Joya”, al Parque Nacional Barranca de Cupatitzio, a Sr. Efren, al Sr. José Pedro Rangel Hernández, a Miguel Angel González Hernández y al Sr. Nino Rojas por acceder a que entrara a sus huertos para la realización de este proyecto de tesis.

A mis compañeros del laboratorio: Estrella, Balvino, Sonja, Martin, Marichuy, Jacob, Francisco, Oliverio, Erika, Luz, Karman, Jorge, Samuel, Gloria, Valentina, Lucero, Gabriel, Ulises, Violeta, Marco, Cynthia, y a todos los con los que he compartido momentos durante la realización de la maestría, gracias por los comentarios al proyecto, por la ayuda y consejos brindados, por los ratos agradables durante la horas de comida.

Un agradecimiento especialmente para ti Irais, por ayudarme durante el trabajo de campo y en la revisión de las grabaciones, por darme ánimos y apoyarme siempre. Pero lo más importante, por estar conmigo y ser una parte esencial de mi vida.

Finalmente, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia, por abrirme las puertas y permitirme continuar con mi formación académica.

DEDICATORIA

Esta tesis está dedicada en primer lugar a mi madre, que ha hecho que yo esté donde estoy y que haya llegado hasta donde he llegado. Mamá, gracias por dejarme ir tan lejos de casa y apoyarme incondicionalmente.

Finalmente esta tesis la dedico muy especialmente a mi padre y a mi hermano, que dejaron este arduo camino y que ahora están en algún lugar del universo. Si me pueden ver espero estén orgullosos de esto, aún falta un largo camino por recorrer, pero sé que tengo su guía.

**“Un organismo no es sino una transición, una etapa entre lo que fue y lo que sera.”
François Jacob (La lógica de lo viviente, 1970)**

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	8
Objetivo general.....	8
Objetivos particulares.....	8
METODOLOGÍA.....	9
Especie de estudio.....	9
Sitio de estudio.....	10
Polinizadores y tasa de visitas.....	11
Carga de polen.....	12
Depósito de polen.....	13
Análisis del paisaje.....	13
Análisis estadístico.....	14
RESULTADOS.....	16
DISCUSIÓN.....	22
CONCLUSIONES.....	28
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	29

RESUMEN

La polinización es un servicio ecosistémico vital para el mantenimiento tanto de comunidades de plantas silvestres como en la productividad agrícola. La abeja *Apis mellifera*, es el polinizador manejado más ampliamente utilizado, y muchos cultivos dependen de su uso; no obstante, la gran mayoría de polinizadores son especies silvestres nativas que pertenecen a diferentes grupos taxonómicos, proporcionando un servicio ecosistémico a los cultivos. *Persea americana* es un cultivo nativo de las regiones tropicales de América, donde México es el principal productor a nivel mundial, sin embargo, el cambio de uso de suelo se ha incrementado en los últimos años en esta región y no existe mucha información sobre los diferentes grupos de visitantes y su contribución a la polinización de este cultivo. En este trabajo se estudiaron los servicios de polinización proporcionados por polinizadores manejados y no manejados en cultivos de *P. americana*, de la variedad “Hass” en el estado de Michoacán, México. Se comparó la tasa de visita, la carga de polen y el depósito de polen de polinizadores manejados y no manejados en los cultivos. Además, se analizó el efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre el servicio de polinización. *Apis mellifera* fue el visitante floral más abundante en los cultivos y transportó mayor cantidad de polen de *P. americana* que de polen heteroespecífico. Otros grupos de visitantes fueron insectos de las familias Tachinidae, Syrphidae, Calliphoridae, Bibionidae, Vespidae y de la tribu Meliponini. La comparación del depósito de polen muestra que todos los grupos de polinizadores depositan una cantidad similar de polen conoespecífico. Los grupos Calliphoridae y Syrphidae transportan mayor cantidad de polen heteroespecífico, además Calliphoridae deposita más polen heteroespecífico que conoespecífico en las flores de *P. americana*. No se observó relación entre los servicios de polinización y la heterogeneidad del paisaje. A pesar de que *A. mellifera* fue el polinizador más abundante en los cultivos de *P. americana*, otros insectos polinizadores pueden tener un efecto significativo en la polinización de *P. americana*. Los diferentes insectos polinizadores pueden actuar de manera complementaria para alcanzar el umbral de polinización de *Persea americana*.

ABSTRACT

Pollination is a vital ecosystem service for the maintenance of both wild plant communities and agricultural productivity. The honeybee *Apis mellifera*, is the most widely used managed pollinator, and many crops depend on its use, however; the vast majority of pollinators are native wild species that belong to several taxonomic groups, providing an ecosystem service to crops. *Persea americana* is a native crop of the tropical regions of America, where México is the most important producer, however, in recent years the change in land use has increased in this region and there is not much information on the different visitor groups and their contribution to pollination of this crop. In this work, we studied the pollination services provided by managed and unmanaged pollinators in *P. americana* crops of the “Hass” variety in the state of Michoacán, México. We compared visitation rate, pollen load and pollen deposition of managed and unmanaged pollinators in *P. americana* crops. In addition, the effect of landscape heterogeneity on the pollination service was analyzed. *Apis mellifera* was the most abundant floral visitor in the crops and transported more pollen of *P. americana* than heterospecific pollen. Other groups of visitors were insects from the families Tachinidae, Syrphidae, Calliphoridae, Bibionidae, Vespidae, and the Meliponini tribe. Pollen deposition comparison shows that all pollinator groups deposit a similar amount of conspecific pollen. The Calliphoridae and Syrphidae groups carry a greater amount of heterospecific pollen, in addition Calliphoridae deposits more heterospecific than conspecific pollen in *P. americana* flowers. There is no relationship between the pollination services and the heterogeneity of the landscape. Although *A. mellifera* was the most abundant pollinator in *P. americana* crops, other pollinating insects can play a significant role in the pollination of *P. americana*. The different pollinating insects can act in a complementary manner to reach the pollination threshold of *Persea americana*.

INTRODUCCIÓN

Los servicios ecosistémicos son procesos y recursos que surgen de los ecosistemas, los cuales ayudan a la supervivencia y calidad de vida de los seres humanos (Kremen et al. 2007, Noriega et al. 2018). Estos servicios incluyen el suministro de alimentos, la regulación de inundaciones, la resiliencia a enfermedades y alteraciones ambientales, la descomposición de la materia orgánica y los ciclos biogeoquímicos, el control de plagas y los servicios culturales asociados a la recreación y educación (Díaz et al. 2015).

Entre estos servicios, la polinización representa uno de los más importantes y estudiados globalmente, ya que es vital para el mantenimiento tanto de comunidades de plantas silvestres como en la productividad agrícola (Klein et al. 2007, Ricketts et al. 2008, Potts et al. 2010, Breeze et al. 2016). A pesar de que la polinización puede llevarse a cabo por medios abióticos, tales como el viento y el agua, la mayoría de las plantas silvestres y cultivadas dependen de la polinización asistida por especies animales (Wilcock & Neiland 2002, Freitas 2013, Potts et al. 2016).

Los animales polinizan aproximadamente 87% de las especies de angiospermas (Ollerton et al. 2011, Winfree et al. 2011). Además, la polinización animal afecta directamente la producción y calidad de al menos el 70% de los cultivos más importantes a nivel mundial, incluyendo la mayoría de frutos, semillas y nueces (Klein et al. 2007, Garibaldi et al. 2011, Potts et al. 2016, Koh et al. 2017). La polinización es conducida por diferentes especies pertenecientes a uno o más grupos taxonómicos: la comunidad de polinizadores en los ecosistemas incluye abejas, moscas, escarabajos, polillas, mariposas y aves, entre otros taxa (Young 2002, Kremen et al. 2007, Freitas 2013, Willcox et al. 2017).

La abeja *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), es el polinizador manejado más ampliamente utilizado, y muchos cultivos dependen de su uso (Klein et al. 2007, Frier et al. 2016, Blitzer et al. 2016). Sin embargo, *A. mellifera* no es el único insecto que poliniza cultivos; la mayor parte de polinizadores son especies silvestres nativas, que proporcionan un importante servicio ecosistémico a los cultivos (Javorek et al. 2002, Ricketts 2004, Winfree et al. 2007, 2008, Isaacs & Kirk 2010, Frier et al. 2016, Rader et

al. 2016). En algunos casos se ha observado que incluso cuando las abejas introducidas son polinizadoras efectivas, las abejas nativas mejoran la producción de semillas, además de la calidad y el valor comercial de una gran variedad de cultivos (Klein et al. 2003, Winfree et al. 2007, Garibaldi et al. 2011, 2013, Frier et al. 2016, Rader et al. 2016). Por ejemplo, en un estudio de polinización con sandía (*Citrullus lanatus*) en USA, las abejas nativas fueron responsables de un número significativamente mayor de visitas florales (62%) en comparación con *A. mellifera*, y el depósito de polen estuvo fuertemente correlacionado con la visita de abejas nativas, pero no con la visita de *A. mellifera* (Winfree et al. 2007). De manera similar, un incremento en la abundancia y diversidad de abejas nativas mejoró significativamente la producción de frutos en plantaciones de café (*Coffea arabica*; Klein et al. 2003) y la producción de semillas en cultivos de canola (*Brassica* sp; Morandin & Winston 2005). Diversos estudios indican que otros insectos polinizadores además de abejas, son igualmente importantes en los cultivos, por ejemplo en *Brassica rapa*, se observó que *Eristalis tenax* (díptero) depositó una cantidad de polen similar a *A. mellifera* (Rader et al. 2009). Asimismo, ciertos cultivos requieren únicamente de otros grupos para su polinización, tal es el caso de *Annona squamosa*, donde escarabajos de la familia Nitidulidae son los polinizadores (Blanche & Cunningham 2005).

Los distintos grupos de polinizadores pueden actuar como complementos, con la actividad de una especie o grupo de especies mejorando la calidad y la cantidad de los servicios de polinización, en general (Greenleaf & Kremen 2006, Brittan et al. 2013, Hanley et al. 2015). A esta sinergia ecológica se le denomina complementariedad funcional y sugiere que diferentes especies en conjunto contribuyen más a la función ecológica que alguna de las especies por sí misma (Blüthgen & Klein 2011). Tal complementariedad puede ocurrir a múltiples escalas temporales y espaciales (Albrecht et al. 2012, Blitzer et al. 2016). Por ejemplo, cuando diferentes especies de polinizadores de una planta forrajeaban a diferentes horas del día (Hoehn et al. 2008, Hanley et al. 2015) o debido a la distinción entre polinizadores diurnos y nocturnos (Blüthgen & Klein 2011). Alternativamente, las especies de polinizadores pueden actuar como sustitutos de otras

especies, cuando las fluctuaciones en las condiciones ambientales tales como cambios en la temperatura, la humedad o en la velocidad del viento perturban la actividad de forrajeo de algunas especies de polinizadores, pero no de otras, las cuales continuarán forrajeando (Blüthgen & Klein 2011, Hanley et al. 2015, Rader et al. 2016).

Sin embargo, los insectos polinizadores están bajo la amenaza de un gran número de factores limitantes, tales como el cambio climático, la introducción de especies exóticas, la proliferación de agentes patógenos, la aplicación de pesticidas y el cambio de uso de suelo (Kearns et al. 1998, Steffan-Dewenter et al. 2005, Goulson et al. 2015, Földesi et al. 2016, Settele et al. 2016). Principalmente, el cambio de uso de suelo es reconocido como un factor que contribuye al declive de los insectos polinizadores a través de la destrucción y fragmentación del hábitat causado por la expansión de la agricultura, el pastoreo y el crecimiento urbano desmedido, generando una de las principales amenazas de extinción para los polinizadores y las poblaciones de plantas cuya reproducción depende de éstos (Ashworth et al. 2009, Rafferty 2017).

Mesoamérica es considerado un importante centro de diversidad biológica, sin embargo, ha sufrido una severa pérdida de su vegetación original (>70%) en los últimos 30 años (Landaverde-González et al. 2017), como resultado de la expansión agrícola que ha conducido a la fragmentación del hábitat y a la pérdida de biodiversidad de un amplio rango de taxa (Riojas-López et al. 2018).

El cultivo frutal más importante en los últimos años en México es el aguacate (*Persea americana* Mill.). El aguacate es una especie de árbol leñoso perenne nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América Central y México, donde fue domesticado en la antigüedad, pero ahora es un cultivo importante en numerosos países, como Israel, Estados Unidos, Chile, Sudáfrica, Australia, Perú y México, siendo este último el principal productor a nivel mundial (Ish-Am et al. 1999, Can-Alonzo et al. 2005, Alcaraz & Hormaza 2014). Dentro del territorio Mexicano, el estado de Michoacán es el principal productor de aguacate, con una producción de $\approx 1,700,000$ toneladas anuales (SIAP 2019), alcanzando un 77.16 % de la producción nacional (CONAPA 2019).

En algunas regiones productoras de aguacate en México se han descrito varios grupos de visitantes florales, entre los que se encuentran los Himenoptera, Diptera, Coleoptera y Heteroptera. De estos grupos, se han mencionado como posibles polinizadores a las abejas sin aguijón de la subfamilia Meliponinae, a la avispa colectora de néctar *Brachygastra mellifica* y a la mosca *Chrysoma megacephala* (Ish-Am et al. 1999, Vildózola Castañeda et al. 1999, Can-Alonzo et al. 2005, Pérez-Balam et al. 2012, Jardón Barbolla et al. 2013).

Aunque la abeja cosmopolita europea es el principal polinizador comercial del aguacate a nivel mundial (Davenport 1986, Vithanage 1990, Ish-Am & Eisikowitch 1993, Ish-Am et al. 1999, Read et al. 2017), se ha documentado una polinización inadecuada, incluso cuando las colmenas de *A. mellifera* son colocadas dentro de los cultivos. Este fenómeno ha sido atribuido a la preferencia de *A. mellifera* por otras especies de flores cercanas a los cultivos (Vithanage 1990, Ish-Am & Eisikowitch 1998). Otros trabajos como el de Afik et al. (2006) han sugerido que la composición del néctar de aguacate puede contribuir a la baja atraktividad de sus flores hacia *A. mellifera*.

Los cultivos en sí mismos proveen importantes recursos para muchos polinizadores; pero la corta duración de la floración, la baja diversidad de flores y de fuentes de anidamiento, además de la aplicación de pesticidas, frecuentemente comprometen la capacidad de esas áreas para soportar comunidades de polinizadores abundantes y diversas (Klein 2009, Potts et al. 2010, Garibaldi et al. 2011). Sin embargo, existe una escasez de información sobre la eficiencia de los diferentes visitantes florales nativos en la polinización, en particular para los cultivos tropicales, y recientemente se ha advertido sobre la dependencia excesiva de la abeja generalista *Apis mellifera* en la polinización de cultivos.

Aunque los campos de cultivo son hábitats altamente perturbados y transitorios, una estructura del paisaje heterogénea circundante a los campos de cultivo puede tener un efecto positivo en la biodiversidad de los paisajes agrícolas, debido a que la diversidad de tipos de cobertura incrementará el número de hábitats y microhábitats disponibles para diferentes polinizadores, proporcionando un ambiente más duradero de recursos

alimenticios, de sitios de anidamiento e hibernación para abejas y otros invertebrados a lo largo del año (Benton et al. 2003, Carré et al. 2009, Ahrenfeldt et al. 2015, Földesi et al. 2016).

Por lo que es de suma importancia analizar el efecto que podría tener la pérdida del hábitat sobre la comunidad de polinizadores cercana a los paisajes agrícolas, ya que los requerimientos de polinización de muchos cultivos no son bien conocidos y la contribución de comunidades de polinizadores silvestres nativos en los cultivos de aguacate (*Persea americana*) no es clara.

OBJETIVOS

Objetivo general

Comparar los servicios de polinización proporcionados por polinizadores nativos y *Apis mellifera* en huertos productores de aguacate (*Persea americana* Mill).

Objetivos particulares

- 1) Comparar la tasa de visita de polinizadores nativos y *Apis mellifera* en cultivos de *Persea americana*.
- 2) Comparar la carga de polen de polinizadores nativos y *Apis mellifera* en cultivos de *Persea americana*.
- 3) Comparar el depósito de polen de polinizadores nativos y *Apis mellifera* en cultivos de *Persea americana*.
- 4) Analizar el efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre el servicio de polinización en cultivos de *Persea americana*.

METODOLOGÍA

Especie de estudio

El aguacate (*Persea americana* Mill.) pertenece a la familia Lauraceae, la cual comprende alrededor de 50 géneros y aproximadamente 3000 especies, predominantemente arbóreas (Galindo-Tovar et al. 2008; Alcaraz & Hormaza 2011, Jardon Barbolla et al. 2013). Los cultivos de aguacate han sido clasificados en 3 razas o variedades, llamadas: Mexicana (*P. americana* var. *drymifolia*), Guatemalteca (*P. americana* var. *Guatemalensis*) y Antillana (*P. americana* var. *americana*) (Galindo-Tovar et al. 2008). Los cultivos de la raza Guatemalteca han sido los más estudiados debido a que incluyen a variedades comerciales importantes, por ejemplo; la variedad más ampliamente cultivada en todo el mundo es la variedad “Hass”, un híbrido de las razas Guatemalteca y Mexicana (Can-Alonzo et al. 2005, Alcaraz & Hormaza 2009).

La variedad Hass presenta la floración normal en los meses de Diciembre a Febrero, aunque también se han documentado otros flujos de floración en los meses de agosto-septiembre (floración loca), octubre-diciembre (floración aventajada) y en febrero-marzo (floración marceña) (Rocha-Arroyo et al. 2011).

Persea americana desarrolla una flor circular andrógina de 1 cm de diámetro, la cual consta de seis verticilos trímeros alternados (dos verticilos de tépalos, tres de estambres y uno de estaminodios) y un pistilo. Las flores están situadas en panículas terminales, en las cuales nuevas flores abren diariamente durante el periodo de floración (Ish-Am & Eisikowitch 1993). La flor es bisexual teniendo los órganos masculinos y femeninos funcionales aunque separados en el tiempo a través de un sistema reproductivo llamado dicogamia protogina sincrónica que previene la autopolinización y promueve el entrecruzamiento (Ish-Am 2004, Jardón Barbolla et al. 2013). Los diferentes cultivos pueden ser clasificados en dos grupos (A o B) basados en sus conductas de floración (Tabla 1). En los cultivos tipo A, tales como la variedad “Hass”, la flor abre en la mañana en etapa femenina, cierra al medio día y reabre en la tarde del siguiente día en etapa

masculina. En los cultivos tipo B, tales como la variedad “Fuerte”, las flores abren durante la tarde en etapa femenina, cierran al atardecer y reabren a la mañana siguiente en etapa masculina (Pérez-Balam et al. 2012, Jardón Barbolla et al. 2013).

Tabla 1.- Patrones generales de la apertura de flor en *Persea americana* var. Hass (Tomado y modificado de Carabalí-Muñoz et al. 2016).

		Tipo A	Tipo B
Día 1	mañana	Femenina	
	tarde		Femenina
Día 2	mañana		Masculina
	tarde	Masculina	

Sitio de estudio

Se trabajó con 10 huertos de aguacate, de la variedad “Hass” en el estado de Michoacán, México, los cuales tuvieron una extensión promedio de 6 ha. La mayoría de los sitios de estudio se ubicaron en la denominada zona productora de aguacate (Fig. 1), la cual se sitúa a lo largo de una franja ubicada en la estribación sur del Eje Neovolcánico (Chávez-León et al. 2012), mientras que otros sitios fueron encontrados fuera de esta zona.

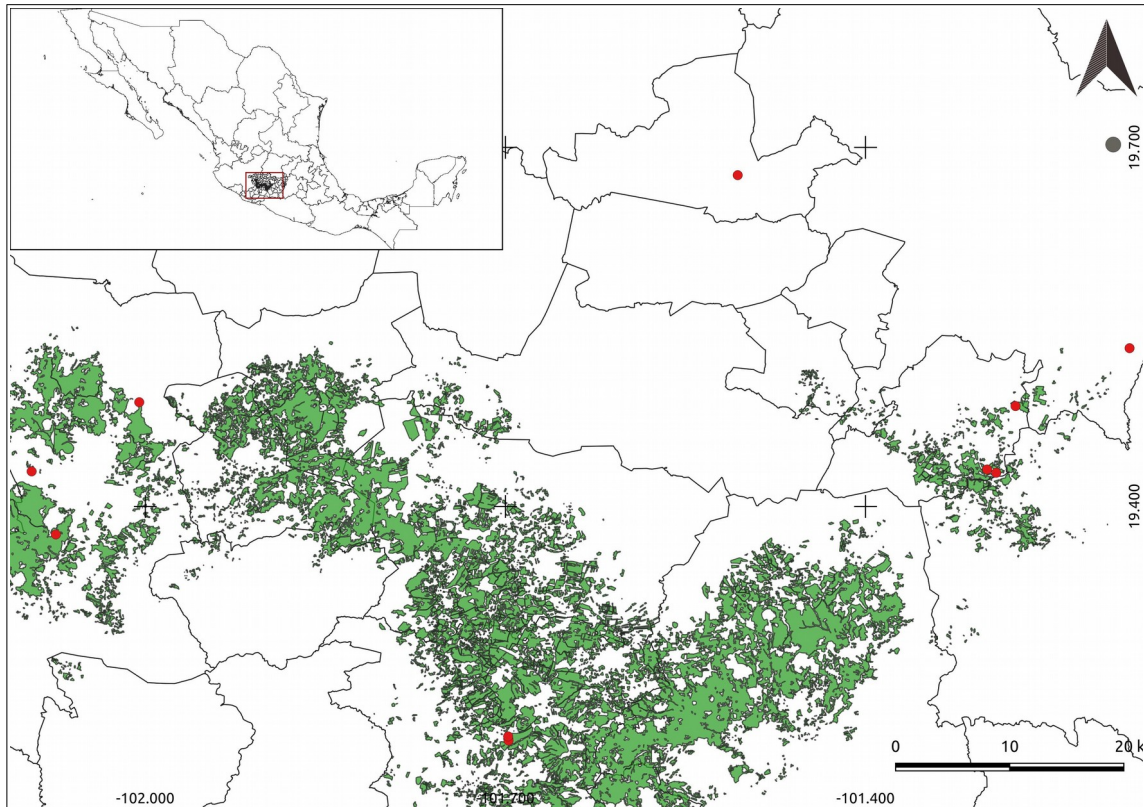


Figura 1.- Zona productora de aguacate en el estado de Michoacán en verde. Datos tomados de Morales-Manilla et al. (2012). En rojo están marcadas las 10 huertas que fueron evaluadas.

Polinizadores y tasa de visitas

Mediante filmaciones se registraron los polinizadores potenciales y la tasa de visitas. Los polinizadores potenciales se definieron como aquellos organismos que al momento de su visita tuvieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor. Se seleccionaron tres inflorescencias por árbol de un total de seis árboles por sitio de muestreo, las grabaciones se realizaron durante dos días. Se quitaron las flores ya abiertas de cada inflorescencia y se dejaron únicamente los botones florales, y se embolsó la inflorescencia con una malla fina. Después, se colocó una cámara frente a la inflorescencia enfocando de manera nítida las flores durante el periodo de tiempo en el que estas se encontraron en antesis. Cada filmación tuvo un periodo de duración de cuatro horas, para un total de 420 horas de filmación en 10 huertas. Se registró el

polinizador potencial y el número de visitas (Fig. 2). Se determinó la tasa de visita de cada visitante floral por medio de la siguiente estimación:

$$V_f = V/T$$

donde V es el número total de visitas a las flores y T es el tiempo de observación en horas.



Figura 2.- Esquema mostrando el trabajo en campo. (A) Vista panorámica de un huerto de aguacate. (B) Cámara colocada sobre el árbol enfocando una inflorescencia. (C) Visitante floral registrado con la ayuda de las filmaciones.

Carga de polen

Las colectas de los insectos visitantes de las flores de *P. americana* se realizaron durante el periodo de floración (Octubre a Febrero de 2018 y 2019 respectivamente). Los insectos fueron colectados con redes entomológicas visitando las flores de *P. americana* a lo largo de dos transectos de 100 m, durante 3 periodos de 30 minutos. Las colectas se realizaron en días soleados entre las 10:00 am y las 16:00 pm, esto es, durante la antesis de las flores en estado femenino y al menos tres días después de la aplicación de agroquímicos.

A los organismos se les frotó con un cubo de gelatina de fucsina sobre cada parte del cuerpo para obtener el polen excluyendo las corbículas en *A. mellifera*. Posteriormente el polen se fijó en un portaobjetos y fue cuantificado con la ayuda de un microscopio compuesto y el programa Zen V 1.1.2 (Zen 2012).

Depósito de polen

Para evaluar el depósito de polen por parte de cada polinizador, las inflorescencias con sólo botones fueron cubiertas con bolsas de exclusión. Una vez que las flores abrieron, las bolsas fueron removidas y las flores fueron observadas hasta que un insecto hiciera contacto con el estigma. El estigma de la flor visitada fue removido cuidadosamente del estilo usando unas pinzas de punta fina y colocado sobre un cubo (aprox. 3 x 3 x 3 mm) de gelatina de fucsina (Dafni 1992) y montado en un portaobjetos. La gelatina de fucsina fue derretida usando una pequeña flama, posteriormente se colocó un cubreobjetos aplastando suavemente el estigma. Un microscopio compuesto fue usado para contar los granos de polen conespecífico y heteroespecífico presentes en las preparaciones. El polen de aguacate fue fácilmente diferenciado del polen heteroespecífico debido a su forma distintiva.

Análisis del paisaje

Utilizando el mapa de cubierta y uso del suelo a escala 1:50,000 del estado de Michoacán del año 2014 (Mas et al. 2017), se obtuvieron las diferentes clases de cobertura de suelo circundante a los huertos dentro de un radio de 1 km alrededor del centro de cada huerta. Esta distancia de 1 km alrededor del cultivo fue elegida debido a distancias conocidas de vuelo y forrajeo de varios cientos de metros para algunas abejas (Eickwort & Ginsberg 1980, Steffan-Dewenter et al. 2002).

Con la ayuda del software Qgis 3.4.6 (QGIS Development Team 2019) y el plugin LecoS se obtuvo la heterogeneidad del paisaje por medio las siguientes métricas del paisaje: el índice de diversidad de Shannon (SHDI), el índice de equidad de Shannon (SHEI) y la riqueza del paisaje. El SHDI expresa la abundancia proporcional de cada tipo de parche de vegetación, mientras que el SHEI expresa la dominancia de los parches de vegetación dentro de un área, mientras que la riqueza del paisaje se definió como el número de diferentes clases de cobertura de suelo alrededor de los huertos. Estas métricas

del paisaje pueden ser usadas para describir la composición y arreglo espacial del paisaje, por lo que permiten evaluar el estado de salud del paisaje natural (Rajendran & Mani 2015).

Análisis estadísticos

Para determinar si la tasa de visita difería entre grupos de polinizadores se realizó un modelo lineal generalizado (GLM). Se consideró la tasa de visita como variable de respuesta, y a los grupos de polinizadores como variable explicativa. En el modelo se especificó una distribución poisson con una función de enlace “log”.

Para evaluar la capacidad de los diferentes visitantes florales de transportar polen tanto de aguacate como de otras plantas se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial negativa ya que la variable presentó sobredispersión. El modelo incluyó al número de granos de polen como variable de respuesta y como variables explicativas al grupo de polinizadores, el tipo de polen (polen de aguacate y polen heteroespecífico) y su interacción.

Para comparar la cantidad de polen depositado en el estigma de la flor de aguacate por los distintos grupos después de una sola visita se empleó un GLM con distribución binomial negativa debido a la sobredispersión de los datos. Se consideró al número de granos de polen de aguacate depositados en el estigma como variable de respuesta y como variable explicativa al grupo de polinizadores.

Igualmente se evaluó la cantidad de polen heteroespecífico depositado en el estigma de la flor por los diferentes grupos, para esto se realizó un GLM con distribución binomial negativa. Se consideró al número de granos de polen heteroespecífico en el estigma como variable de respuesta y como variable explicativa al grupo de polinizadores.

Para determinar los efectos de las variaciones del paisaje sobre la tasa de visita, la carga de polen y el depósito de polen empleamos modelos lineales mixtos generalizados (GLMM). El índice de diversidad de Shannon (SHDI) y el índice de equidad de Shannon

(SHEI) y la riqueza de clases de cobertura de suelo fueron incluidos como variables explicativas en los modelos. En todos los modelos, los sitios fueron incluidos como un factor aleatorio. En todos los modelos se especificó una distribución poisson con una función de enlace “log”.

Para todo los casos, cuando el análisis mostró diferencias significativas, realizamos la prueba de comparaciones múltiples de Tukey. Todo el procesamiento de datos y el análisis estadístico se realizó con la ayuda del programa R (R Core Team 2019) y los paquetes car (Fox & Weisberg 2019), dplyr (Wickham et al. 2019), ggplot2 (Wickham 2016), lme4 (Bates et al. 2015) y multcomp (Hothorn et al. 2008).

RESULTADOS

Polinizadores y tasa de visitas

En 420 horas de filmación se registró un total de 2247 visitas de siete grupos de insectos. La abeja *Apis mellifera* fue el visitante más frecuente en las flores de aguacate (79.12%), seguido de dípteros de la familia Tachinidae (8.32%). Abejas de la tribu Meliponini (3.33%) y dípteros de la familia Syrphidae (3.33%) mostraron el mismo porcentaje de visitas, seguidos de individuos de la familia Vespidae (3.06%) y dípteros de la familia Calliphoridae (2.31%). Finalmente en menor porcentaje se observaron visitas de dípteros de la familia Bibionidae (0.53%) (Fig. 3).

La tasa de visita mostró diferencias significativas entre los diferentes grupos de polinizadores (g.l. = 5, $X^2 = 219.25$, $p < 0.001$). El análisis de comparaciones múltiples mostró que *A. mellifera* tiene una mayor tasa de visita que los demás grupos. Asimismo se observa que el grupo Syrphidae presenta la menor tasa de visita (Fig. 4).

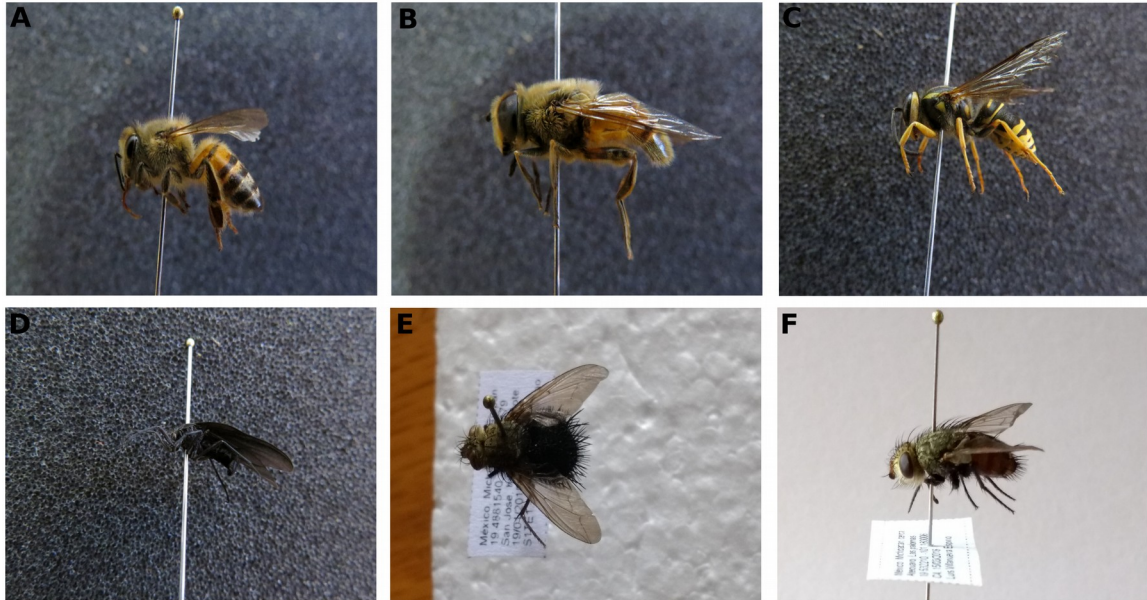


Figura 3.- Imágenes representativas de visitantes florales capturados en los huertos de aguacate. (A) *Apis mellifera*. (B) Díptero de la familia Syrphidae. (C) Vespidae. (D) Díptero de la familia Bibionidae. (E y F) Dípteros.

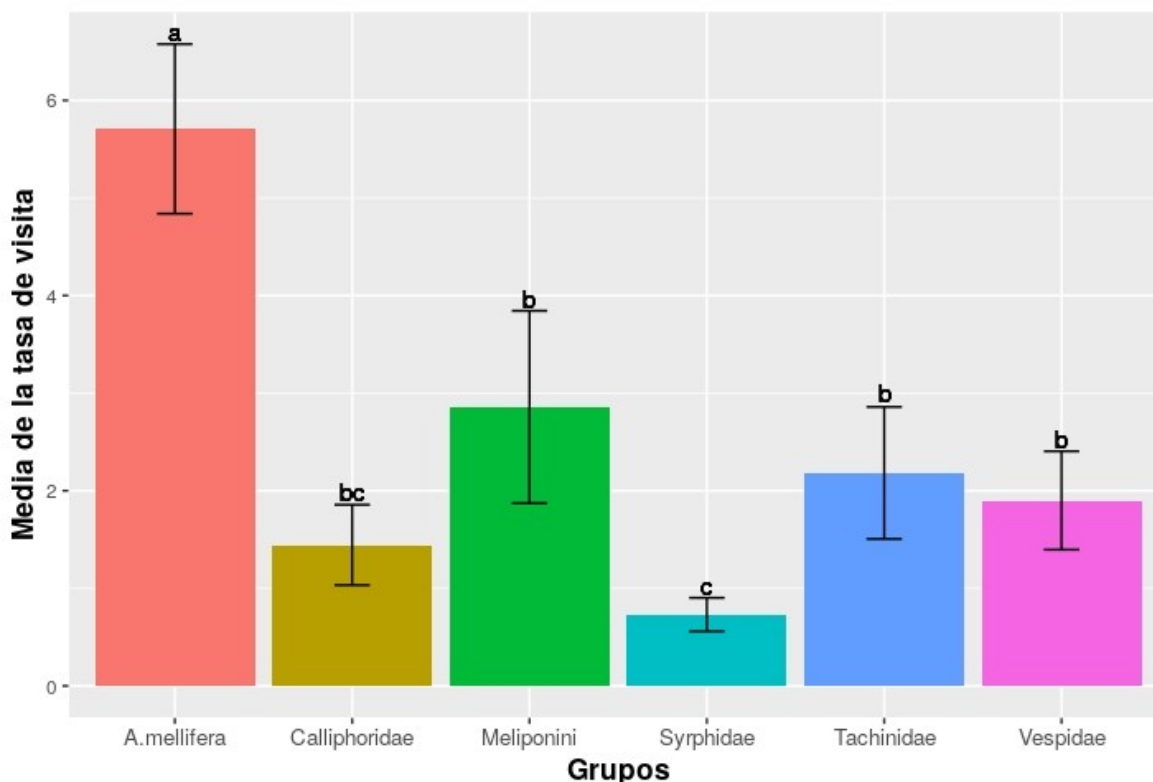


Figura 4.- Media (\pm EE) de la tasa de visita por grupo de polinizador en las flores de aguacate por inflorescencia/hora. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre grupos ($P < 0.05$).

Carga de polen

El análisis de la carga de polen mostró que existen diferencias significativas en la cantidad de polen que transportan los diferentes grupos de polinizadores (g.l. = 6, $X^2 = 22.014$, $p < 0.01$). Sin embargo, la cantidad de polen que transportan los polinizadores no difiere entre el tipo de polen: polen de aguacate o polen heteroespecífico (g.l. = 1, $X^2 = 3.586$, $p = 0.058$). Finalmente, la interacción entre los distintos grupos de polinizadores y el tipo de polen que transportan mostró diferencias significativas (g.l. = 6, $X^2 = 51.255$, $p < 0.001$), esto es, que los polinizadores transportan distintas cantidades de polen, tanto polen de aguacate como polen heteroespecífico (Fig. 5).

Respecto a la carga de polen de aguacate solamente se observaron diferencias entre *A. mellifera* contra Tachinidae ($p = 0.0255$) y *A. mellifera* contra Vespidae ($p = 0.0010$). La carga de polen heteroespecífico mostró diferencias entre los grupos *A. mellifera* contra

Calliphoridae (0.0005) y *A. mellifera* contra Syrphidae (0.0010). El grupo Vespidae también difirió del grupo Calliphoridae (0.0187).

Analizando el grupo de polinizadores por tipo de polen, se obtuvo que *Apis mellifera* transporta una mayor cantidad de polen de aguacate que de polen heteroespecífico ($p < 0.001$). De manera contraria, los grupos Calliphoridae ($p = 0.0011$) y Syrphidae ($P = 0.0072$) transportaron mayor cantidad de polen heteroespecífico que polen de aguacate.

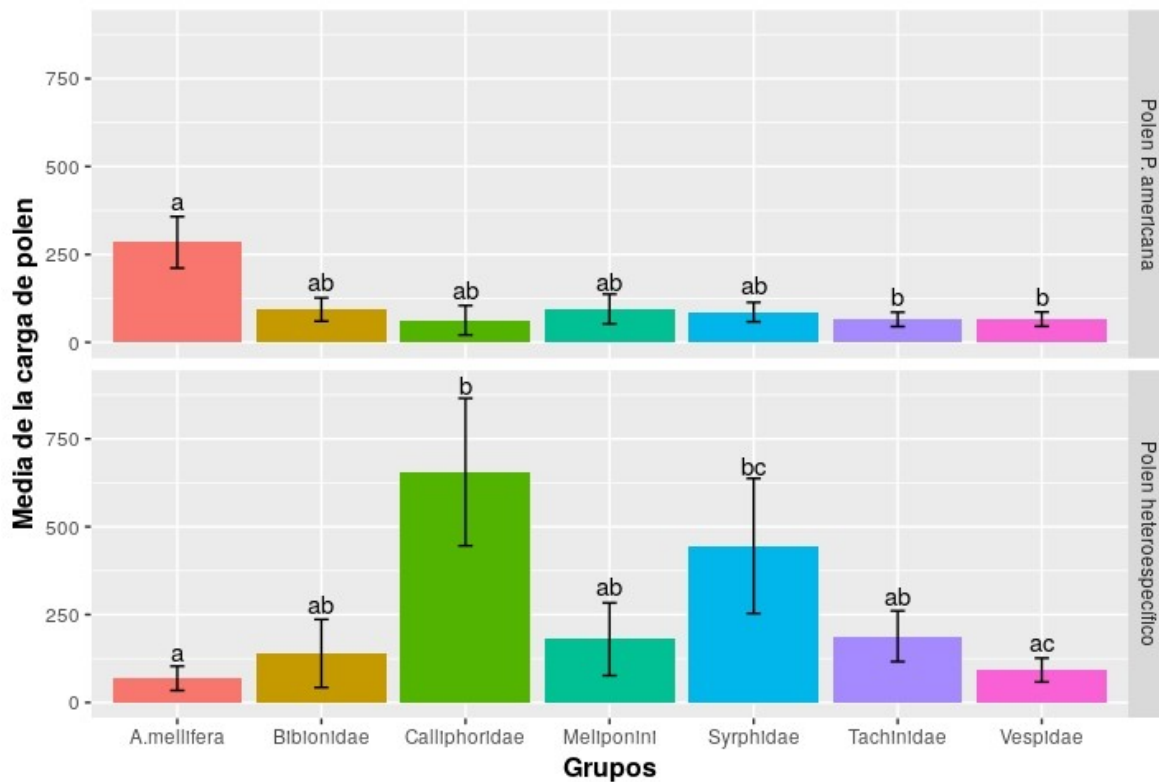


Figura 5.- Media (\pm EE) de la carga de polen entre los diferentes grupos de polinizadores y entre el tipo de polen que transportan (polen de aguacate y polen heteroespecífico). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Deposito de polen

El análisis del depósito de polen mostró que los distintos grupos de polinizadores depositan una cantidad similar de polen de aguacate en el estigma de la flor (g.l. = 4, $X^2 = 1.461$, $p = 0.8335$); observándose que los grupos de polinizadores depositaron después de una sola visita menos polen que el requerido para asegurar la fertilización (Fig. 6).

El depósito de polen heteroespecífico mostró diferencias significativas entre los grupos de polinizadores (g.l. = 4, $X^2 = 56.658$, $p < 0.001$). El grupo Calliphoridae depositó mayor cantidad de polen heteroespecífico que los grupos *Apis mellifera* ($p < 0.001$), Syrphidae ($p = 0.0131$) y Vespidae ($p < 0.001$) (Fig. 7).

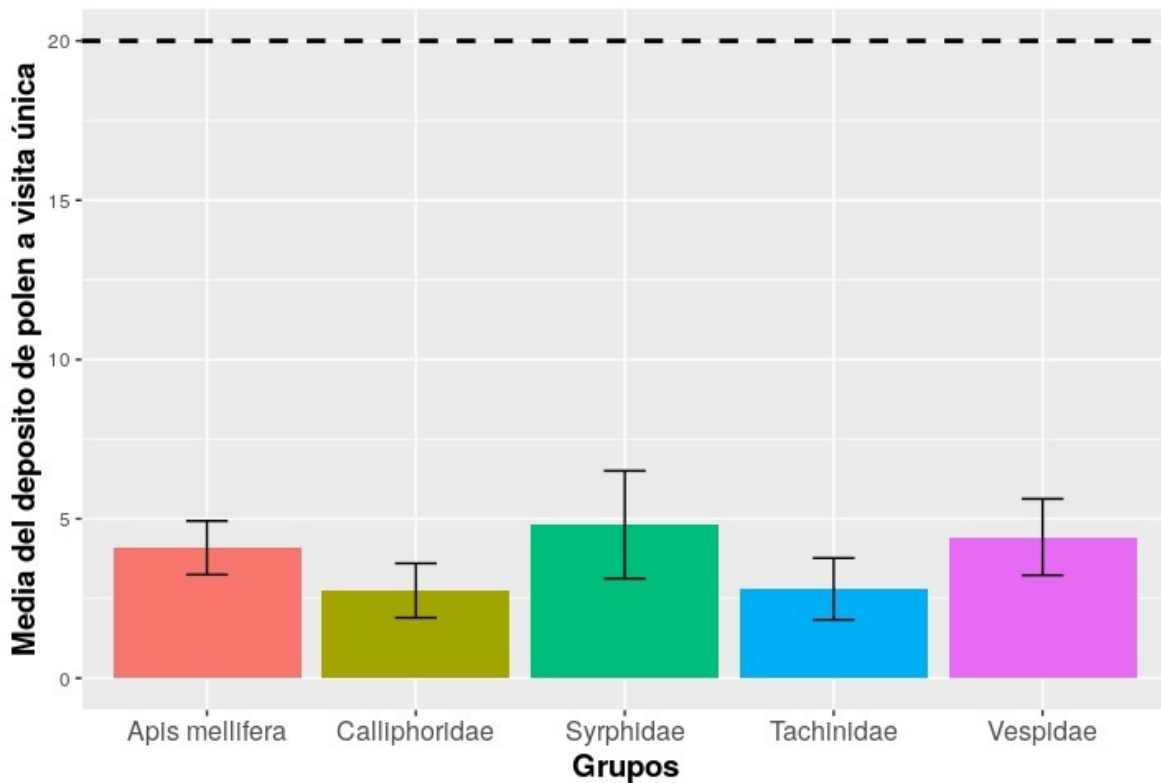


Figura 6.- Media ($\pm EE$) del depósito de polen de aguacate (*Persea americana*) a una sola visita por los diferentes grupos de polinizadores. La línea punteada representa la cantidad de polen que debe ser depositado en el estigma para asegurar la fertilización (Shoval 1987).

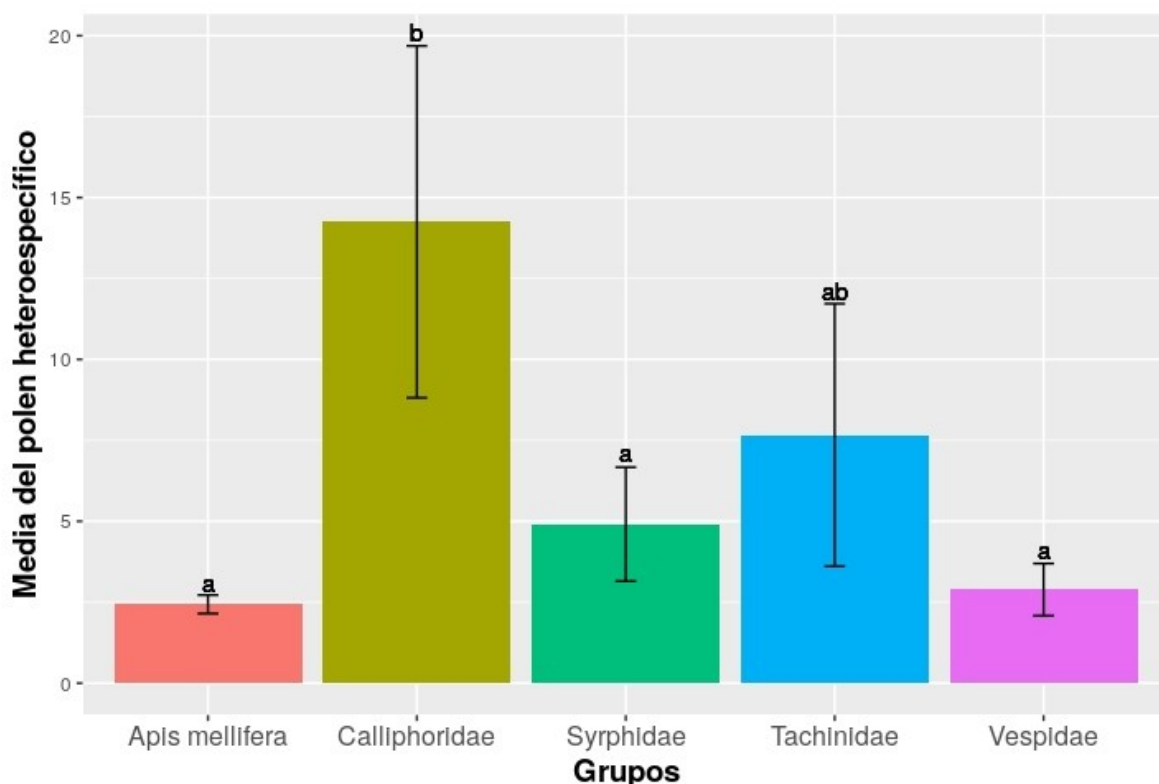


Figura 7.- Media (\pm EE) del depósito de polen heteroespecífico de los diferentes grupos de polinizadores sobre el estigma de aguacate (*Persea americana*). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Análisis del paisaje

Se obtuvieron 10 diferentes clases de cobertura de suelo circundante a los huertos muestreados. Cada huerto presentó diferentes combinaciones de coberturas de suelo (Tabla 2).

Respecto al análisis de la heterogeneidad del paisaje no se observó una relación entre la tasa de visita y las métricas del paisaje utilizadas: SHDI (g.l. = 1, $X^2 = 0.3437$, $p = 0.5577$), SHEI (g.l. = 1, $X^2 = 0.4371$, $p = 0.5085$) y riqueza de cobertura de suelo (g.l. = 1, $X^2 = 0.5396$, $p = 0.4626$). La carga de polen tampoco se vio afectada por las métricas del paisaje: SHDI (g.l. = 1, $X^2 = 0.4728$, $p = 0.4917$), SHEI (g.l. = 1, $X^2 = 0.0066$, $p = 0.9352$) y riqueza de cobertura de suelo (g.l. = 1, $X^2 = 0.3751$, $p = 0.5402$). Igualmente

tampoco se observaron relaciones estadísticamente positivas entre el depósito de polen y las métricas del paisaje: SHDI (g.l. = 1, $X^2 = 0.5100$, $p = 0.4751$), SHEI (g.l. = 1, $X^2 = 0.3532$, $p = 0.5523$) y riqueza de cobertura de suelo (g.l. = 1, $X^2 = 1.2367$, $p = 0.2661$).

Tabla 2.- Ubicación, altitud y distintas clases de cobertura de suelo en los huertos muestreados.

Huertos	Coordenadas	Altitud	Clases de cobertura de suelo
1	19.4881540, -102.0055179	2000	Bosque de encino/veg primaria, bosque de pino/veg primaria, cultivo perenne.
2	19.4841462, -101.2748517	2280	Agricultura de temporal, bosque de encino/veg secundaria, bosque de pino encino/veg primaria, bosque de pino encino/veg secundaria, cultivo perenne.
3	19.4285727, -102.0939463	1780	Agricultura de temporal, asentamientos humanos, bosque de pino/veg primaria, bosque de pino/veg secundaria, bosque de pino encino/veg secundaria.
4	19.4300869, -101.2981715	2210	Agricultura de temporal, bosque de encino/veg secundaria, bosque de pino encino/veg primaria, cultivo perenne.
5	19.4284092, -101.2914737	2160	Agricultura de temporal, bosque de pino encino/veg primaria, cultivo perenne.
6	19.5322104, -101.1800057	2370	Agricultura de temporal, bosque de pino encino/veg primaria, bosque de pino encino/veg secundaria.
7	19.204534, -101.697529	1930	Asentamientos humanos, bosque de pino encino/veg primaria, bosque de pino encino/veg secundaria, cultivo perenne, pastizal inducido/pastizal cultivado.
8	19.207808, -101.697829	1960	Asentamientos humanos, bosque de pino encino/veg primaria, bosque de pino encino/veg secundaria, cultivo perenne, pastizal inducido/pastizal cultivado.
9	19.376692, -102.074575	1580	Asentamientos humanos, bosque de pino/veg primaria, bosque de pino/veg secundaria, cultivo perenne.
10	19.676856, -101.506350	2320	Agricultura de temporal, asentamientos humanos, bosque de encino/veg primaria, bosque de encino/veg secundaria, bosque de pino encino/veg secundaria, pastizal inducido/pastizal cultivado.

DISCUSIÓN

El aguacate (*Persea americana*) es un cultivo nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América. En términos comerciales, México es el principal productor a nivel mundial, sin embargo el cambio de uso de suelo se ha incrementado en los últimos años en esta región y no existe mucha información sobre los diferentes grupos de visitantes y su contribución a la polinización de este cultivo. Nuestros resultados muestran que *Apis mellifera* es el visitante floral más abundante en los cultivos de aguacate y que transporta mayor cantidad de polen de aguacate que de polen heteroespecífico. Los otros grupos de polinizadores son menos frecuentes, pero también transportan cantidades considerables de polen de aguacate y de polen heteroespecífico. Los resultados del depósito de polen muestran que todos los grupos de polinizadores depositan una cantidad similar de polen de aguacate en una sola visita, sin embargo esta cantidad no es suficiente para alcanzar el umbral de fertilización. Los grupos de Dípteros como Calliphoridae y Syrphidae transportan mayor cantidad de polen heteroespecífico, además Calliphoridae deposita más polen heteroespecífico que conoespecífico en las flores de aguacate.

La abeja *A. mellifera* fue el visitante más frecuente en las flores de aguacate con cerca de un 80% de visitas, resultados similares se reportaron en Nueva Zelanda, donde la abeja *A. mellifera* tuvo más del 90% de las visitas (Read et al. 2017). *Apis mellifera* también tuvo la tasa de visita más alta en cultivos de Yucatán, México comparada con dos especies de abejas nativas (Can-Alonzo et al. 2005). Sin embargo, la alta tasa de visitas de *A. mellifera* encontrada en nuestro trabajo contrasta con lo reportado por varios estudios en Israel, en los cuales se menciona que la flor de aguacate presenta bajos niveles de atracción para la abeja *A. mellifera* (Ish-Am & Eisikowitch 1993, 1998, Afik et al. 2006). Ellos atribuyen esto a la composición química del néctar de aguacate, principalmente a la presencia de minerales como potasio y fósforo que pueden tener un efecto repelente en las abejas (Afik et al 2006).

Otros grupos de visitantes fueron dípteros de las familias Tachinidae, Syrphidae, Calliphoridae y Bibionidae, además de Himenópteros de la familia Vespidae y abejas de

la tribu Meliponini. Estos resultados concuerdan con un estudio realizado en Colombia, donde se encontraron estos mismos grupos de insectos visitando los cultivos de *P. americana* (Carabalí-Muñoz et al. 2017). De manera similar, en Nueva Zelanda se reportaron dípteros de las familias Bibionidae, Calliphoridae, Syrphidae y Tachinidae visitando los cultivos de aguacate (Read et al. 2017). En otros trabajos realizados en México también se han reportado insectos de los órdenes Coleoptera y Heteroptera visitando los cultivos de aguacate (Vildózola Castañeda et al. 1999, Ish-Am et al. 1999). Pérez-Balam et al. (2012) encontraron que especies del orden Diptera fueron los insectos más abundantes en un cultivo de aguacate, seguidos de *A. mellifera* y una especie de Vespidae en Yucatán. Los sírfidos son otro grupo importante que estuvo presente en todas las huertas evaluadas, sin embargo su tasa de visita fue la más baja de los grupos registrados.

En cuanto a la carga de polen, se observó que *Apis mellifera* mostró una tendencia a transportar mayor cantidad de polen de aguacate que los otros grupos de polinizadores, sin embargo, presenta una gran variación en la cantidad de polen que mueve y solamente difiere de los grupos Tachinidae y Vespidae. Los demás grupos transportan una cantidad similar de polen de aguacate. Can-Alonzo et al. (2005) reportaron que el número de granos de polen en el cuerpo no difirió entre *A. mellifera* y una especie del género *Trigona* en huertas de Yucatán, pero una especie del género *Nannotrigona* sí transportó menor cantidad de polen en el cuerpo respecto a las otras especies. También en huertas de aguacate en Yucatán se observó que especies de dípteros transportan mayor cantidad de polen de aguacate en sus cuerpos, comparados con *A. mellifera* y con especies de Vespidae (Pérez-Balam et al. 2012). En Colombia, Carabalí-Muñoz et al. (2017) describieron que *A. mellifera* transportó polen de 18 familias de plantas, siendo el polen de *P. americana* el segundo más transportado en el cuerpo, por lo que se considera un importante recurso energético utilizado por *A. mellifera*.

Respecto a la carga de polen heteroespecífico, nuestro análisis muestra que *A. mellifera* transporta menor cantidad de polen heteroespecífico que polen de aguacate. Evidencia inversa se observa en dípteros como Calliphoridae y Syrphidae, los cuales

transportan mayor cantidad de polen heteroespecífico. Esto puede ser explicado en función de la naturaleza generalista de estos grupos de insectos; por ejemplo, se sabe que los sírfidos muestran poca especialización floral, visitando principalmente flores abiertas con abundante néctar (Winfrey et al. 2011). Los segundos visitantes florales más abundantes en las huertas de aguacate fueron dípteros de la familia Tachinidae, sin embargo, este grupo transportó mayor cantidad de polen heteroespecífico comparado con los otros visitantes. Según Ish-Am et al. (1999), en México se observaron poblaciones abundantes de taquínidos visitando flores de aguacate, pero trasladando bajos contenidos de polen de aguacate. En Colombia se ha observado que los Tachinidae son insectos que demuestran poca preferencia por los recursos florales ofrecidos por el aguacate, y que están orientados a otras fuentes alimenticias, principalmente plantas de la familia Asteraceae (Carabalí-Muñoz et al. 2017).

Los resultados del depósito de polen en los estigmas de flores de aguacate a visita única muestran que los grupos que logran depositar polen tienen una eficiencia similar, ya que no difieren entre ellos. Estos resultados concuerdan con un estudio realizado en una huerta de aguacate en Yucatán en el que se comparó a *A. mellifera* con una especie de díptero y una de Vespidae y tampoco se encontraron diferencias significativas en el depósito de polen (Pérez-Balam et al. 2012). Un estudio realizado en *Brassica rapa* mostró que la cantidad de polen depositado en las flores por dos especies de polinizadores no manejados fue similar a la cantidad de polen depositado por *A. mellifera* (Rader et al. 2009).

La evidencia sugiere que los insectos polinizadores diferentes a las abejas manejadas cumplen funciones importantes en la producción de cultivos, por ejemplo Rader et al. (2016) compararon los servicios de polinización proporcionados por *Apis mellifera*, otras abejas y polinizadores no abejas en 39 cultivos alrededor del mundo, encontrando que los servicios de polinización proporcionados por polinizadores no abejas son similares a aquellos suministrados por abejas.

Aunque la abeja manejada muestre una tendencia a transportar mayor cantidad de polen que otros grupos, a nivel de depósito de polen después de una sola visita no es más

efectiva que los otros grupos (Fig. 6). Debido a que la mayoría de las flores de aguacate tienen que ser visitadas más de una vez para acumular los 20 granos de polen necesarios para alcanzar la fertilización (Shoval 1987), se requiere de la acción conjunta de los diferentes grupos de polinizadores. La complementariedad de los polinizadores nativos en conjunto con *A. mellifera* contribuye a los servicios de polinización en otros cultivos (Greenleaf & Kremen 2006, Brittan et al. 2013).

La ventaja que presenta *A. mellifera* es su gran abundancia en los cultivos, lo que puede resultar en visitas florales repetidas y por lo tanto en mayor cantidad de polen depositado en los estigmas de las flores (Javorek et al. 2002). Resultados similares se han registrado en estudios realizados con cultivos de calabaza (*Cucurbita moschata*), observando que *A. mellifera* es un polinizador menos eficiente que abejas del género *Peponapis* después una sola visita, pero esta baja eficiencia en la polinización es compensada por su alta tasa de visita y por la polinización efectuada por otros grupos, tales como halíctidos y abejas meliponas (Delgado-Carrillo et al. 2018).

Se ha observado que ensambles diversos de polinizadores incrementan los servicios de polinización como resultado del uso complementario de recursos que resultan de variaciones en la morfología y en la conducta entre los taxa de polinizadores (Blüthgen & Klein 2011, Albrecht et al. 2012); esto debido a que las especies de polinizadores pueden visitar diferentes partes dentro de una flor o inflorescencias o diferentes flores de una misma planta, mejorando la cantidad y la calidad de los servicios de polinización en general (Rader et al 2016). En comunidades ricas en especies de polinizadores, la complementariedad puede potenciar el éxito reproductivo de las plantas, debido a que, tanto los polinizadores comunes como los escasos pueden contribuir para alcanzar el umbral de polinización (Kremen et al. 2002, Bushmann & Drummond 2015). Igualmente, fluctuaciones en la abundancia y en la tasa de visita de las especies de polinizadores, en lugar de cambios en la riqueza de especies, pueden conducir a variaciones temporales en los servicios de polinización (Genung et al. 2017). Sin embargo, debemos considerar brevemente la posibilidad opuesta, que exista competencia en lugar de complementariedad ya que las diferencias en la abundancia de los grupos de

polinizadores más la cantidad de polen conespecífico y heteroespecífico que transportan, además de la cantidad de polen que depositan en los estigmas, pueden afectar la cantidad y la calidad de la visita (Mitchell et al. 2009), lo que finalmente incidirá en el éxito reproductivo de las plantas y en la productividad de los cultivos.

Finalmente, los resultados de la relación entre el servicio de polinización evaluado por medio de la tasa de visita, la carga y el depósito de polen no se vio afectado por ninguna de las métricas empleadas para evaluar la heterogeneidad del paisaje. Estos resultados son similares a lo reportado por Carré et al. (2009) quienes encontraron que la abundancia de abejas silvestres no fue afectada por la composición del paisaje. Sin embargo la evidencia es contrastante, ya que nuestros resultados contrastan con lo reportado por Lázaro & Alomar (2019), quienes encuentran que de manera general, la heterogeneidad del paisaje incremento la estabilidad espacial de los servicios de polinización en cultivos de almendra. Igualmente Steffan-Dewenter et al. (2002) indican que el contexto del paisaje afecta de manera diferente a los distintos grupos de insectos polinizadores, ya que cada grupo tiene requerimientos específicos de hábitat. Por ejemplo, la disponibilidad de abejas silvestres polinizadoras en cultivos de manzana depende de los parches de bosques y pastizales del paisaje circundante que proveen recursos alimenticios y de anidamiento antes y después de la floración (Martins et al. 2015). En cultivos de calabaza (*Cucurbita pepo*), algunas especies de abejas (*A. mellifera*, *Bombus* spp. y *Peponapis pruinosa*) tuvieron una respuesta diferencial a la composición del paisaje, siendo afectadas por parches de diferentes coberturas de suelo dependiendo de cada polinizador (Phillips & Gardiner 2015). Otro ejemplo viene de los sírfidos, en los cuales se observó que no respondieron a la abundancia de hábitat seminatural a una escala de 2000 m (Jauker et al. 2009), mientras que en otro estudio, estos insectos si mostraron una asociación positiva con la cantidad de hábitat seminatural dentro de un radio de 1000 m (Kleijn & van Langevelde 2006).

Los resultados del presente trabajo muestran que los servicios de polinización proporcionados por *A. mellifera* son de gran importancia para los cultivos de *P. americana*; sin embargo, también mostramos que los polinizadores no manejados pueden

contribuir a los servicios de polinización en estos cultivos. Por lo que es importante reconocer el papel que los grupos de polinizadores no manejados pueden tener para el mejoramiento y el mantenimiento de los servicios de polinización en los cultivos, tanto en México como en otras partes del mundo.

CONCLUSIONES

Apis mellifera es el visitante floral de *Persea americana* más abundante en los huertos incluidos en nuestro estudio.

Apis mellifera transporta mayor cantidad de polen de aguacate que de polen heteroespecífico. A diferencia de los grupos Calliphoridae y Syrphidae que transportan mayor cantidad de polen heteroespecífico que polen de *Persea americana*.

Los diferentes grupos de polinizadores tienen una eficacia similar en el depósito de polen, pero ninguno alcanza el umbral de polinización de *Persea americana*, por lo que se podría requerir de complementariedad de los diferentes grupos de insectos polinizadores.

Los grupos Calliphoridae y Tachinidae pueden reducir la calidad de la visita ya que nuestros resultados muestran que depositan mayor cantidad de polen heteroespecífico que de polen conoespecífico en los estigmas de *P. americana*.

No se observó relación entre los servicios de polinización proporcionados por polinizadores y las métricas de heterogeneidad del paisaje.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Afik, O., A. Dag, Z. Kerem, and S. Shafir. 2006. Analyses of avocado (*Persea americana*) nectar properties and their perception by honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Chemical Ecology* 32:1949–1963.
- Ahrenfeldt, E. J., B. K. Klatt, J. Arildsen, N. Trandem, G. K. S. Andersson, T. Tschardtke, H. G. Smith, and L. Sigsgaard. 2015. Pollinator communities in strawberry crops – variation at multiple spatial scales. *Bulletin of Entomological Research* 105:497–506.
- Albrecht, M., B. Schmid, Y. Hautier, and C. B. Müller. 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Alcaraz, M. L., and J. I. Hormaza. 2009. Selection of potential pollinizers for “Hass” avocado based on flowering time and male-female overlapping. *Scientia Horticulturae* 121:267–271.
- Alcaraz, M. L., and J. I. Hormaza. 2011. Influence of physical distance between cultivars on yield, outcrossing rate and selective fruit drop in avocado (*Persea americana*, Lauraceae). *Annals of Applied Biology* 158:354–361.
- Alcaraz, M. L., and J. I. Hormaza. 2014. Optimization of controlled pollination in avocado (*Persea americana* Mill., Lauraceae). *Scientia Horticulturae* 180:79–85.
- Ashworth, L., M. Quesada, A. Casas, R. Aguilar, and K. Oyama. 2009. Pollinator-dependent food production in Mexico. *Biological Conservation* 142:1050–1057.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18:182–188.
- Blanche, R., and S. A. Cunningham. 2009. Rain Forest Provides Pollinating Beetles for Atemoya Crops. *Journal of Economic Entomology* 98:1193–1201.
- Blitzer, E. J., J. Gibbs, M. G. Park, and B. N. Danforth. 2016. Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 221:1–7.

- Blüthgen, N., and A. Klein. 2011. Functional complementarity and specialisation : The role of biodiversity in plant – pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* 12:282–291.
- Breeze, T. D., N. Gallai, L. A. Garibaldi, and X. S. Li. 2016. Economic Measures of Pollination Services: Shortcomings and Future Directions. *Trends in Ecology and Evolution* 31:927–939.
- Brittan, C., N. Williams, C. Kremen, and A. M. Klein. 2013. Synergistic effects of nonApis bees and honey bees for pollination services. *Proc. R. Soc. B–Biol. Sci* 280.
- Bushmann, S. L., and F. A. Drummond. 2015. Abundance and Diversity of Wild Bees (Hymenoptera : Apoidea) Found in Lowbush Blueberry Growing Regions of Downeast Maine. *Environmental Entomology* 44:975–989.
- Can-Alonzo, C., J. J. G. Quezada-Euán, P. Xiu-Ancona, H. Moo-Valle, G. R. Valdovinos-Nunez, and S. Medina. 2005. Pollination of “criollo” avocados (*Persea americana*) and the behaviour of associated bees in subtropical Mexico. *Journal of Apicultural Research* 44:3–8.
- Carabalí-Muñoz, A., P.-T. S. Y, I. M. Lamprea-Rodríguez, J. F. Peña-Mojica, and D. . Carabalí-Banguero. 2017. Insectos polinizadores del aguacate (*Persea americana* Mill .) cv . Hass en Colombia. Page (C. C. de I. Agropecuaria., Ed.). Colombia.
- Carré, G., P. Roche, R. Chifflet, N. Morison, R. Bommarco, J. Harrison-Cripps, K. Krewenka, S. G. Potts, S. P. M. Roberts, G. Rodet, J. Settele, I. Steffan-Dewenter, H. Szentgyörgyi, T. Tscheulin, C. Westphal, M. Woyciechowski, and B. E. Vaissière. 2009. Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 133:40–47.
- Chávez-León, G., L. M. Tapia Vargas, M. Bravo Espinosa, J. T. Sáenz Reyes, H. J. Muñoz Flores, I. Vidales Fernández, A. Larios Guzman, J. B. Rentería Ánima, F. J. Villasenor Ramírez, J. Sánchez Pérez, J. J. Alcántar Rocillo, and M. Mendoza Cantu. 2012. Impacto del cambio de uso de suelo forestal a huertos de aguacate. Instituto nacional de investigaciones forestales, agrícolas y pecuarias, México.
- CONAPA. 2019. Comité Nacional del Sistema Producto Aguacate: Estados productores. <https://www.productoresdeaguacate.com/MODULArevista/modulos/web/www/index.php>.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach.* Oxford University Press, New

York.

- Davenport, T. L. 1986. Avocado Flowering. *Horticultural Reviews* 8:257–289.
- Delgado-Carrillo, O., S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, R. Aguilar, M. Lopezaraiza-Mikel, and M. Quesada. 2018. Temporal variation in pollination services to *Cucurbita moschata* is determined by bee gender and diversity. *Ecosphere* 9.
- Díaz, S., S. Demissew, J. Carabias, C. Joly, M. Lonsdale, and et al. Ash, N. 2015. The IPBES conceptual framework—Connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14:1–16.
- Eickwort, G. C., and H. S. Ginsberg. 1980. Foraging and Mating Behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25:421–446.
- Földesi, R., A. Kovács-Hostyánszki, Á. Korösi, L. Somay, Z. Elek, V. Markó, M. Sáropataki, R. Bakos, Á. Varga, K. Nyisztor, and A. Báldi. 2016. Relationships between wild bees, hoverflies and pollination success in apple orchards with different landscape contexts. *Agricultural and Forest Entomology* 18:68–75.
- Fox, J., and S. Weisberg. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Third edit. Sage, Thousand Oaks CA.
- Freitas, L. 2013. Concepts of pollinator performance: Is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? *Revista Brasileira de Botanica* 36:3–8.
- Frier, S. D., C. M. Somers, and C. S. Sheffield. 2016. Comparing the performance of native and managed pollinators of Haskap (*Lonicera caerulea*: Caprifoliaceae), an emerging fruit crop. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 219:42–48.
- Galindo-Tovar, M. E., N. Ogata-Aguilar, and A. M. Arzate-Fernández. 2008. Some aspects of avocado (*Persea americana* Mill.) diversity and domestication in Mesoamerica. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55:441–450.
- Garibaldi, L. A., I. Steffan-Dewenter, C. Kremen, J. M. Morales, R. Bommarco, S. A. Cunningham, L. G. Carvalheiro, N. P. Chacoff, J. H. Dudenhöffer, S. S. Greenleaf, A. Holzschuh, R. Isaacs, K. Krewenka, Y. Mandelik, M. M. Mayfield, L. A. Morandin, S. G. Potts, T. H. Ricketts, H. Szentgyörgyi, B. F. Viana, C. Westphal, R. Winfree, and A. M. Klein. 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters* 14:1062–1072.
- Garibaldi, L. A., I. Steffan-dewenter, R. Winfree, M. A. Aizen, R. Bommarco, S. A. Cunningham, C. Kremen, and L. G. Carvalheiro. 2013. Wild Pollinators Enhance

- Fruit set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339:1608–1611.
- Genung, M. A., J. Fox, N. M. Williams, C. Kremen, J. Ascher, J. Gibbs, and R. Winfree. 2017. The relative importance of pollinator abundance and species richness for the temporal variance of pollination services. *Ecology* 98:1807–1816.
- Goulson, D., E. Nicholls, C. Botias, and E. L. Rotheray. 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347:1255957.
- Greenleaf, S., and C. Kremen. 2006. Wild bees enhance honey bees pollination of hybrid sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:13890–13895.
- Hanley, N., T. D. Breeze, C. Ellis, and D. Goulson. 2015. Measuring the economic value of pollination services : Principles , evidence and knowledge gaps. *Ecosystem Services* 14:124–132.
- Hoehn, P., T. Tschamtker, J. M. Tylianakis, and I. Steffan-dewenter. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2283–2291.
- Hothorn, T., F. Bretz, and P. Westfall. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50:346–363.
- Isaacs, R., and A. K. Kirk. 2010. Pollination services provided to small and large highbush blueberry fields by wild and managed bees. *Journal of Applied Ecology* 47:841–849.
- Ish-Am, G. 2004. Avocado Pollination Basics – a Short Review:1–10.
- Ish-Am, G., A. Barrientos-Priego, A. Castaneda-Vildozola, and S. Gazit. 1999. Avocado (*Persea americana* Mill.) pollinators in its region of origin. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5:137–143.
- Ish-Am, G., and D. Eisikowitch. 1993. The behaviour of honey bees (*Apis mellifera*) visiting avocado (*Persea americana*) flowers and their contribution to its pollination. *Journal of Apicultural Research* 32:175–186.
- Ish-Am, G., and D. Eisikowitch. 1998. Low attractiveness of avocado (*Persea americana* Mill.) flowers to honeybees (*Apis mellifera* L.) limits fruit set in Israel. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 73:195–204.
- Jardón Barbolla, L., V. Alavez, V. Méndez, A. Gaona, X. Damián, D. Piñero, S. Petrone,

- A. Uscanga, and A. L. Wegier. 2013. Análisis para la determinación de los centros de origen, domesticación y diversidad genética del género *Persea* y la especie *Persea americana* (aguacate). Biodiversidad.Gob.Mx:99.
- Jauker, F., T. Diekötter, F. Schwarzbach, and V. Wolters. 2009. Pollinator dispersal in an agricultural matrix: Opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology* 24:547–555.
- Javorek, S. K., K. E. Mackenzie, and S. P. Vander Kloet. 2002. Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on lowbush blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*). *Annals of the Entomological Society of America* 95:345–351.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye, and N. M. Waser. 1998. ENDANGERED MUTUALISMS: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83–112.
- Kleijn, D., and F. van Langevelde. 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology* 7:201–214.
- Klein, A.-M., I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 270:955–61.
- Klein, A.-M., B. E. Vaissiere, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, and T. Tscharntke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:303–313.
- Klein, A. M. 2009. Nearby rainforest promotes coffee pollination by increasing spatio-temporal stability in bee species richness. *Forest Ecology and Management* 258:1838–1845.
- Koh, I., E. V. Lonsdorf, D. R. Artz, T. L. Pitts-Singer, and T. H. Ricketts. 2018. Ecology and economics of using native managed bees for almond pollination. *Journal of Economic Entomology* 111:16–25.
- Kremen, C., N. M. Williams, M. A. Aizen, B. Gemmill-Herren, G. LeBuhn, R. Minckley, L. Packer, S. G. Potts, T. Roulston, I. Steffan-dewenter, D. P. Vázquez, R. Winfree, L. Adams, E. Crone, S. S. Greenleaf, T. Keitt, A. M. Klein, J. Regetz, and T. H.

- Ricketts. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*:299–314.
- Landaverde-González, P., J. J. G. Quezada-Euán, P. Theodorou, T. E. Murray, M. Husemann, R. Ayala, H. Moo-Valle, R. Vandame, and R. J. Paxton. 2017. Sweat bees on hot chillies : provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *Journal of Applied Ecology* 54:1814–1824.
- Lázaro, A., and D. Alomar. 2019. Landscape heterogeneity increases the spatial stability of pollination services to almond trees through the stability of pollinator visits. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 279:149–155.
- Martins, K. T., A. Gonzalez, and M. J. Lechowicz. 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 200:12–20.
- Mas, J., R. Lemoine-rodríguez, R. González, J. López-sánchez, and A. Piña-garduño. 2017. Evaluación de las tasas de deforestación en Michoacán a escala detallada mediante un método híbrido de clasificación de imágenes SPOT. *Madera y Bosques* 23:119–131.
- Mitchell, R. J., R. J. Flanagan, B. J. Brown, N. M. Waser, and J. D. Karron. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103:1403–1413.
- Morales Manilla, L. ., A. Reyes González, G. y Cuevas García, and M. O. Ramuco. 2012. Inventario 2011 del cultivo del aguacate y evaluación del impacto ambiental forestal en el estado de Michoacán. Morelia, MICH.
- Morandin, L. A., and M. L. Winston. 2005. Wild bee Abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications* 15:871–881.
- Noriega, J. A., J. Hortal, F. M. Azcárate, M. P. Berg, N. Bonada, M. J. I. Briones, I. Del Toro, D. Goulson, S. Ibanez, D. A. Landis, M. Moretti, S. G. Potts, E. M. Slade, J. C. Stout, M. D. Ulyshen, F. L. Wackers, B. A. Woodcock, and A. M. C. Santos. 2018. Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and Applied Ecology* 26:8–23.
- Ollerton, J., R. Winfree, and S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated

by animals? *Oikos* 120:321–326.

- Pérez-Balam, J., J. J. Quezada-Euán, R. Alfaro-Bates, S. Medina, L. Mckendrick, and R. J. Paxton. 2012. The contribution of Honey Bees, flies and wasp to avocado (*Persea americana*) pollination in Southern Mexico. *Journal of Pollination Ecology* 8:42–47.
- Phillips, B. W., and M. M. Gardiner. 2015. Use of video surveillance to measure the influences of habitat management and landscape composition on pollinator visitation and pollen deposition in pumpkin (*Cucurbita pepo*) agroecosystems. *PeerJ* 3:e1342.
- Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger, and W. E. Kunin. 2010. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25:345–353.
- Potts, S. G., V. Imperatriz-fonseca, H. T. Ngo, M. A. Aizen, J. C. Biesmeijer, and T. D. Breeze. 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature Publishing Group* 540:220–229.
- QGIS Development Team. 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Rader, R., I. Bartomeus, L. A. Garibaldi, M. P. D. Garratt, B. G. Howlett, R. Winfree, S. A. Cunningham, M. M. Mayfield, A. D. Arthur, G. K. S. Andersson, R. Bommarco, C. Brittain, L. G. Carvalheiro, N. P. Chacoff, M. H. Entling, B. Foully, B. M. Freitas, B. Gemmill-Herren, J. Ghazoul, S. R. Griffin, C. L. Gross, L. Herbertsson, F. Herzog, J. Hipólito, S. Jaggar, F. Jauker, A.-M. Klein, D. Kleijn, S. Krishnan, C. Q. Lemos, S. A. M. Lindström, Y. Mandelik, V. M. Monteiro, W. Nelson, L. Nilsson, D. E. Pattemore, N. de O. Pereira, G. Pisanty, S. G. Potts, M. Reemer, M. Rundlöf, C. S. Sheffield, J. Scheper, C. Schüepp, H. G. Smith, D. A. Stanley, J. C. Stout, H. Szentgyörgyi, H. Taki, C. H. Vergara, B. F. Viana, and M. Wojciechowski. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:146–151.
- Rader, R., B. G. Howlett, S. A. Cunningham, D. A. Westcott, L. E. Newstrom-Lloyd, M. K. Walker, D. A. J. Teulon, and W. Edwards. 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology* 46:1080–1087.
- Rafferty, N. E. 2017. Effects of global change on insect pollinators: multiple drivers lead to novel communities. *Current Opinion in Insect Science* 23:22–27.

- Rajendran, P., and K. Mani. 2015. Quantifying the dynamics of landscape patterns in Thiruvananthapuram corporation using open source GIS tools. *International Journal of Research in Engineering and Applied Sciences* 5:77–87.
- Read, S. F.J., Howlett, B.G., Jesson, L.K. and Pattemore, D. E. 2017. Insect visitors to avocado flowers in the Bay of Plenty, New Zealand. *New Zealand Plant Protection* 70:38–44.
- Ricketts, T. H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology* 18:1262–1271.
- Ricketts, T. H., J. Regetz, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, A. Bogdanski, B. Gemmill-Herren, S. S. Greenleaf, A. M. Klein, M. M. Mayfield, L. A. Morandin, A. Ochieng', and B. F. Viana. 2008. Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology Letters* 11:499–515.
- Riojas-López, M. E., E. Mellink, and J. Luévano. 2018. A semiarid fruit agroecosystem as a conservation-friendly option for small mammals in an anthropized landscape in Mexico. *Ecological Applications* 28:495–507.
- Rocha-Arroyo, J. L., S. Salazar-García, A. E. Bárcenas-Ortega, I. J. González-Durán, and L. E. Cossio-Vargas. 2011. Fenología del aguacate “HASS” en Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2:303–316.
- Settele, J., J. Bishop, and S. G. Potts. 2016. Climate change impacts on pollination. *Page Nature Plants*.
- Shoval, S. 1987. Pollination Rate and Pollen Tube Growth of Avocado, in Relation to Yield. The Hebrew University.
- Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera, (SIAP). 2019. Anuario estadístico de la producción agrícola. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>.
- Steffan-Dewenter, I., U. Münzenberg, C. Bürger, C. Thies, and T. Tschardt. 2002. Scale-dependant effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–1432.
- Steffan-Dewenter, I., S. G. Potts, and L. Packer. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution* 20:651–653.
- Team, R. C. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Vildózola Castañeda, A., A. Equihua-Martínez, J. Valdés-Carrasco, A. F. Barrientos-Priego, G. Ish-Am, and S. Gazit. 1999. Insectos polinizadores del aguacatero en los estados de México y Michoacán. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5:129–136.
- Vithanage, V. 1990. The role of the European honeybee (*Apis mellifera* L.) in avocado pollination. *Journal of Horticultural Science* 65:81–86.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H., R. Francois, L. Henry, and K. Muller. 2019. *dplyr: A grammar of Data Manipulation*.
- Wilcock, C., and R. Neiland. 2002. Pollination failure in plants: Why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7:270–277.
- Willcox, B. K., M. A. Aizen, S. A. Cunningham, M. M. Mayfield, and R. Rader. 2017. Deconstructing pollinator community effectiveness. *Current Opinion in Insect Science* 21:98–104.
- Winfree, R., I. Bartomeus, and D. P. Cariveau. 2011. Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:1–22.
- Winfree, R., N. M. Williams, J. Dushoff, and C. Kremen. 2007. Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters* 10:1105–1113.
- Winfree, R., N. M. Williams, H. Gaines, J. S. Ascher, and C. Kremen. 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.
- Young, H. J. 2002. Diurnal and Nocturnal Pollination of *Silene alba* (CARYOPHYLLACEAE). *American journal of botany* 89:433–440.