

# Insectos polinizadores de frutales tropicales: no solo las abejas llevan la miel al panal

J. E. Peña<sup>1</sup>

**RESUMEN.** Los frutales tropicales conforman un grupo muy diverso, que involucra especies herbáceas y perennes, con diversos tipos de morfología floral, que van desde las más primitivas (anonáceas) hasta las más evolucionadas (mango, aguacate). Durante años, la ecología de la polinización ha estado basada en estudios de polinización a partir de insectos, sobre todo por abejas. En frutales tropicales se ha demostrado que, además de las abejas (*Apis mellifera*), otros insectos de los órdenes Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera son de gran importancia y, aunque en menor medida, el aporte de otros grupos (Thysanoptera) se ha considerado importante también. Esto ha dado lugar a que polinizadores como hormigas, mosquitos, mariposas consumidoras de polen y cucarrones estén siendo evaluados con mayor intensidad. Se discuten resultados de polinización de anonáceas con especies del orden Coleoptera (Nitidulidae, Scarabaeidae) y técnicas de manejo de polinizadores (Nitidulidae) para incrementar la producción de anonáceas comerciales. Asimismo, se comentan resultados de otros estudios en polinización realizados por varios investigadores en Lauraceae, Anacardiaceae y Passifloraceae.

**Palabras clave:** *Annona* spp., *Passiflora* sp., *Persea americana*, *Mangifera indica*, polinizadores.

**ABSTRACT. Pollinating insects of tropical fruits.** Tropical fruits form a large and diverse commodity group, that ranges from perennial to herbaceous species with diverse floral morphology, ranging from the most primitive (Annonaceae) to the most evolved ones (mango, avocado). For many years, pollination ecology in these crops has been focused on studies concerning bees (*Apis mellifera*). Besides bees, other insects in the orders Hymenoptera, Diptera and Lepidoptera are important in the pollination of tropical fruit. These facts have caused a surge of studies on pollinators such as ants, flies, pollen-eating butterflies, and beetles. Results of studies on pollination of Annonaceae with species of the order Coleoptera (Nitidulidae), as well as pollinator management techniques in commercial *Annona* crops are discussed. Results from studies conducted by several authors on pollination of Lauraceae, Anacardiaceae and Passifloraceae are also discussed.

**Key words:** *Annona* spp., *Passiflora* sp., *Persea americana*, *Mangifera indica*, pollinators.

## Introducción

Los frutales tropicales están conformados por especies herbáceas y perennes (Peña *et al.* 2002). Las plantas herbáceas están representadas por cultivos tan importantes como el banano, la piña y la papaya, mientras que las especies perennes incluyen árboles, arbustos y enredaderas (Verheij y Coronel 1992) cultivados en las regiones tropicales del sur y suroeste de Asia, en Australia, África, América del Sur, América Central y el Caribe. Los frutales tropicales se cultivan en una variedad de climas, abarcando desde la latitud

23°27'N a la latitud 23°27'S, aunque algunas especies se cultivan en otras latitudes, como los 37°N, en España. Desde los comienzos de la civilización, el ser humano se ha interesado en la polinización de sus cultivos. Más aún, los agricultores siempre han mostrado un profundo interés en la biología reproductiva de las plantas y en los mecanismos de producción de frutas (Real 1993). Aunque la mayoría de estos estudios se han realizado en frutales de zonas templadas (manzana, pera), existe hoy en día un interés y un énfasis mayor en

<sup>1</sup> University of Florida, Tropical Research and Education Center, 18905 SW 280<sup>th</sup> Street, Homestead, FL 33031, EUA. jepe@mail.ifas.ufl.edu

investigaciones en frutas provenientes de los bosques y ecosistemas tropicales. El objetivo de este artículo es el de discutir resultados de polinización de anonáceas con especies del orden Coleoptera (Nitidulidae, Scarabaeidae), así como técnicas de manejo de polinizadores (Nitidulidae) para incrementar la producción de anonáceas comerciales y discutir resultados de otros estudios sobre polinización en Lauraceae, Anacardiaceae y Passifloraceae.

### Conceptos generales sobre la polinización

La polinización es la transferencia de polen viable desde las anteras (órgano masculino de la flor) al estigma (órgano femenino) de la misma flor o de una flor diferente. Después de la polinización viene la fertilización, mediante la cual el grano de polen germina en el estigma y establece contacto con el óvulo. Si la polinización ocurre automáticamente en la misma flor, se le denomina *autopolinización*. En algunas especies, la transferencia del polen depende en parte o totalmente de la acción de vectores como el viento y los insectos.

Se han establecido varias reglas o dogmas en la relación entre flores y agentes polinizadores. Por ejemplo, las flores polinizadas por insectos (entomófilas) contienen típicamente néctar y polen, tienen una coloración muy atractiva y producen aromas que guían los insectos hacia ellas. La polinización cruzada depende de que los insectos lleven el polen de una flor a otra, localizada en una planta diferente. En general, en frutales la polinización cruzada puede ser un requisito para la fertilización o para mejorar la calidad del fruto.

De esta manera, se cree que las flores que dependen de las abejas para ser polinizadas exhiben características que son el resultado de la evolución histórica de estos insectos. Por ejemplo, las flores que coevolucionaron con abejas que poseen una “lengüeta” larga o mediana, son grandes y con coloración (azul o púrpura, por ejemplo) muy llamativa. Las flores adaptadas a las abejas y abejorros suelen estar en un eje vertical o colgando, en vez de estar en un eje horizontal. Tradicionalmente, se cree que los atrayentes de polinizadores a las flores son fuente de alimentos (polen, néctar), pero también sirven como lugares de cría y atracción sexual. Hay que añadir el tamaño de las flores como un factor ecológico importante, ya que los polinizadores grandes, con una gran demanda de energía, no seleccionan flores pequeñas, las cuales pueden ser utilizadas por visitantes con una necesidad menor.

### Flores de frutales tropicales

Las flores de los frutales tropicales tienen una forma variada, algunas con solamente tres pétalos y numerosas anteras (*Annona* spp.), otras con un gran número de pétalos y anteras (Passifloraceae). Algunas flores tienen varios estigmas y estilos, dando lugar a una fruta con varias semillas (Annonaceae), otras tienen únicamente un estigma y estilo y, en consecuencia, frutas con una sola semilla (aguacate, mango). Casi todas las especies de frutales tropicales necesitan ser polinizadas. Los frutos de aquellas flores que no han sido fertilizadas caen, o las flores que no han sido fertilizadas adecuadamente son deformes.

### Frutales y producción de frutos

El papel desempeñado por los insectos, particularmente por la abeja europea *Apis mellifera* L., en la polinización de los frutales de clima templado es ampliamente reconocido. Varias investigaciones (Stephen 1958, Mommers 1972, Free 1993) han demostrado la correlación entre la producción de frutos y la cantidad de abejas, y establecido una correlación positiva entre la producción de frutas y el número de colonias en un huerto. Las acciones para optimizar la polinización en estos cultivos pueden incluir dirigir las abejas al cultivo, incrementar la atracción de los cultivos y la proporción de donantes de polen (Faegri 1978).

Además de las abejas, representantes de los órdenes Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera son de cierta importancia en frutales de clima templado, junto a otros grupos, considerados de menor importancia. Por supuesto que también se ha observado que algunas de estas especies no presentan las condiciones óptimas de un buen polinizador (no tocan los estigmas, no visitan las flores en el momento óptimo de polinización). El mismo razonamiento se ha aplicado en frutales tropicales, considerando la abeja europea como el único agente polinizador posible. Sin embargo, hay varias excepciones a esta “regla” en especies de las familias Annonaceae (Peña *et al.* 2002), Lauraceae (Wysoki *et al.* 2002), Anacardiaceae (Waite 2002) y Passifloraceae (Aguar-Menezes *et al.* 2002).

### Polinización de *Annona* spp.

El orden primitivo Magnoliales consiste de 10 familias y casi 3000 especies. La familia Annonaceae es muy diversificada e incluye 2300 especies, conformando así tres cuartas partes de este orden. La mayor parte de las especies del género *Annona* se han originado en el geotrópico. Está representado por 110 especies

en esta región y por tres especies en el viejo mundo. *A. senegalensis* Persoon y *A. stenophylla* Engler et Diels se encuentran en África, pero no en América, mientras que *A. glabra* L. se reporta en ambos continentes (Kessler 1987). El género *Annona* está dividido en secciones, las cuales incluyen la [*Eu-Annona*] *Guanabani* (Guanabanas), *Pilaeflorae* (anonas sedosas), *Acutiflorae* (anonas), [*Atta*] *Attae* (anonas), y *Annonellae* (anonas enanas). Entre estas secciones hay dos de importancia hortícola: la *Guanabani* y la *Attae*. La *Guanabani* está caracterizada por poseer una flor subglobosa, con forma de pirámide, con pétalos anchos y superpuestos. Las especies más comunes dentro de esta sección son *A. muricata* L., *A. montana* McFadden, *A. glabra* L., *A. salzmannii* A. D.C., *A. purpurea* Sesse et Mocino, y *A. senegalensis* Persoon. La sección *Attae* puede separarse fácilmente de los otros grupos por sus flores alargadas y conformadas por tres pétalos. Las especies más comunes dentro de esta sección son *A. cherimola* P. Miller, *A. squamosa* L., *A. reticulata*, L., y *A. longiflora* Watts.

Las especies tropicales, como el anón dulce (*A. squamosa*), provienen de las regiones bajas de Brasil, Guyana, Venezuela, México, y las Antillas. Una especie subtropical muy distinta es la chirimoya (*A. cherimola*), la cual se originó en las regiones montañosas de Perú y Ecuador. El híbrido atemoya (*A. cherimola* x *A. squamosa*) apareció espontáneamente al cruzarse *A. cherimola* y *A. squamosa*.

La mayor parte de la producción comercial de chirimoya, anón dulce, atemoya y guanábana (*A. muricata*) se ha expandido desde sus áreas de origen a regiones tropicales y subtropicales de Australia, Nueva Zelanda, Asia y el Mediterráneo, y el cultivo de estos frutos ofrece un buen potencial de exportación a los países productores.

### Polinizadores y polinización

Hasta los años 80, la polinización natural de las Annonaceae se había investigado en no más de unas 20 a 30 especies (Gottsberger 1985), pero esto cambió recientemente (Webber y Gottsberger 1997, Andrade 1996, Nagamitsu e Inoue 1997, Momose 1998). La polinización inadecuada se considera como uno de los factores más limitantes en la producción comercial de las frutas del género *Annona* (Gazit et al. 1982). Esto se atribuye en parte a la separación temporal de la función masculina y la femenina dentro de la flor, lo cual limita su potencial de autopolinización e incrementa la necesidad de recurrir a factores externos.

La mayoría de las Annonaceae son polinizadas por cucarrones (Coleoptera), aunque algunas son polinizadas por trips (Momose et al. 1998), chinches (Farre et al. 1997), y hay también reportes de polinización por cucarachas (Nagamitsu e Inoue 1997). La polinización por moscas puede ocurrir, pero su evidencia es insuficiente (Gottsberger 1970). Las flores de las anonáceas pueden ser muy llamativas o poco vistosas, pero siempre despiden un aroma muy intenso con el fin de atraer polinizadores. Algunas especies tienen flores termogénicas, las cuales mantienen una temperatura más alta que la del medio ambiente, supuestamente para ayudar a volatilizar los compuestos químicos de los aromas (Gottsberger 1970). Las flores de las anonáceas no producen néctar, por lo que la recompensa de alimentación podría ser el consumo de los pétalos (Gottsberger 1988), de la parte carnosa de las puntas de los estambres (Nadel y Peña 1994), polen (Derooin 1989; Gottsberger 1988), y exudaciones de los estigmas (Vithanage 1983, Gottsberger 1989). Algunos polinizadores usan las flores como lugar de cópula (Webber 1981, Derooin 1989, Gottsberger 1989). Las actividades de los cucarrones en las flores incluyen alimentación, cópula y período de quiescencia, lo cual resulta en visitas prolongadas que duran desde varias horas hasta algunos días, mientras las flores cambian de sexo femenino al masculino.

Las flores de las anonáceas son proteróginas, es decir, que la parte femenina tendrá el estigma receptivo antes de que las anteras liberen el polen (antesis); más tarde, al terminar la receptividad del estigma, las flores comienzan a liberar el polen (Gottsberger 1970). Esta adaptación evolutiva previene que haya deposición de polen en los estigmas de la misma flor, y se considera como una de las tácticas que las plantas usan para evitar la autofertilización. Otra táctica usada en varias anonáceas consiste en prevenir el transporte de polen entre flores diferentes de una misma planta, lo cual se logra al sincronizar la floración; en este caso, las flores que están abiertas tienen un solo sexo funcional durante un período determinado. Esta condición temporal resulta en una incompatibilidad entre el polen y el óvulo de la misma planta, haciendo muy difícil la autopolinización.

El período de floración de las anonas comerciales es muy variable, pero usualmente ocurre durante la época cálida del año. Por ejemplo, la temporada de floración del anón dulce y las atemoyas en la Florida dura de tres a cinco meses, comenzando en abril (Nadel y Peña 1991); en la India y Nueva Delhi, el anón dulce florece desde marzo hasta abril (Kumar et al. 1977); en Israel,

atemoyas y anón dulce florecen de junio a septiembre (Oppenheimer 1947, Podoler *et al.* 1985), mientras que en Egipto lo hacen de mayo a julio (Ahmed 1936, Rokba *et al.* 1977). Las atemoyas florecen desde noviembre hasta finales de enero en Queensland, Australia (George *et al.* 1992).

### Polinización comercial de anonas

La polinización natural de las anonáceas fue un misterio durante años. Tal vez porque no es fácil observar la acción de ciertos agentes polinizadores, se asumió que la polinización se debía a la acción del viento, las abejas o a que simplemente el polen caía sobre los estigmas (Peña *et al.* 2002). A principios del siglo pasado, Wester (1910) sugirió que quizás los agentes polinizadores eran pequeños cucarroncitos que él encontraba en las flores de anón dulce, pero durante 60 años su sugerencia no fue atendida. Ahmed (1936a) reconoció la naturaleza entomófila del anón dulce, pero nunca presentó pruebas concretas. El interés de Gottsberger (1970) en los patrones de evolución floral lo llevó al geotrópico, donde verificó el papel que jugaban los cucarrones en la polinización de anonas silvestres. Más tarde, Reiss (1971) fue el primero en documentar que la polinización en cultivos de atemoyas y chirimoyas era efectuada por cucarroncitos nitidulidos, y verificó que otros factores polinizantes quedaban excluidos. Más tarde Villalta (1988) documentó que la polinización de la guanábana era hecha por escarabajos. Hoy se reconoce como un hecho que la polinización natural de *Annona* está restringida a la acción de coleópteros, aunque todavía se menciona en la literatura que existe la autofertilización, lo cual no se ha comprobado aún.

La polinización de las flores grandes de la sección *Guanabani* [*Eu-Annona*] es llevada a cabo por escarabajos (Scarabaeidae), y la de las flores pequeñas de la sección *Attae* es llevada a cabo por cucarroncitos pequeños, como los cucarroncitos de la savia (Nitidulidae), picudos (Curculionidae), cucujidos (Cucujidae), estafilinidos (Staphylinidae), y anticidos (Anthicidae). El papel de los cucujidos como polinizadores fue determinado a través de observaciones en el campo, que establecieron que cuando los insectos entraban en contacto con los órganos sexuales de la flor acarreaban polen y la fructificación aumentaba. Estudios realizados en áreas tan diferentes como América del Sur, Australia, Israel y los Estados Unidos revelaron que las flores pequeñas de la sección *Atta* tienen biología y polinización similares, y que esta es un poco diferente de la de las flores grandes de la guanábana.

### Chirimoya, anón y atemoya

Las flores de estas dos especies y un híbrido son colgantes, alargadas, de pétalos fimes y carnosos, los cuales están casi soldados al comenzar la antesis y empiezan a separarse lentamente al principio de la maduración de la flor. Las flores son hermafroditas proteróginas (Ahmed 1936, Noonan 1954, Schroeder 1956, Thakur y Singh 1965, Reiss 1971), y duran alrededor de 18 - 25 h en la fase femenina y unas 12 h en la fase masculina (Podoler *et al.* 1985, Nadel y Peña 1984). Las flores del anón dulce abren temprano en la mañana, pero pueden liberar el polen a cualquier hora del día (Ahmed 1936, Kumar *et al.* 1977), de la tarde (Wester 1960) o cerca de la medianoche (Nadel y Peña 1994). Las atemoyas abren desde el mediodía hasta entrada la tarde, y comienzan a liberar el polen al mediodía del día siguiente, y los pétalos y estambres caen hacia la medianoche (Nadel y Peña 1994). La hora del día cuando las flores comienzan a abrir puede diferir de acuerdo con las condiciones climáticas (Kumar *et al.* 1977), especie, cultivar, o árbol.

Varios grupos de flores del mismo sexo pueden abrir en sincronía en un mismo árbol (Gazit *et al.* 1982, Kahn y Arpaia 1990, Nadel y Peña 1994). Un nuevo grupo de flores abre al mismo tiempo o un poco después de que los pétalos y los estambres del viejo grupo de flores comienzan a caer. Estas anonas son polinizadas en su mayoría por especies de cucarroncitos nitidulidos (Cuadro 1), los cuales copulan y se alimentan de frutas en descomposición o en las heridas de los árboles. Estos cucarroncitos son atraídos por el olor a fruta fermentada de las flores de las anonas, particularmente cuando están hambrientos (Podoler *et al.* 1985). Algunas especies se alimentan ocasionalmente de las flores, masticando la punta de los estambres o la base de los pétalos (Nadel y Peña 1994), o se alimentan de granos de polen (Podoler *et al.* 1985), y posiblemente de exudados de los estigmas (Vithanage 1984). Los cucarroncitos entran en la flor cuando esta está en su fase femenina en las horas de la mañana y se mantienen inactivos en la base de los pétalos, caminando sobre los estambres y estigmas; cuando las flores entran en su etapa masculina, se dispersan cubiertos de polen hacia otras flores (Nadel y Peña 1994). Se ha encontrado una relación entre el tamaño de los cucarrones y el diámetro de apertura inicial de la flor (Peña, sin publicar). El polen de *Annona* es adhesivo y se mantiene viable por unas 24 horas (Reiss, 1971), esta viabilidad es suficiente para su movimiento desde un grupo de flores viejas (fase masculina) hacia un nuevo grupo en fase femenina.

**Cuadro 1.** Polinizadores de anonas comerciales.

Cultivo	Región	Polinizadores	Referencia
Atemoya ( <i>A. cherimola</i> x <i>A. Squamosa</i> ), chirimoya ( <i>A. Cherimola</i> )	Israel	Nitidulidae: <i>Carpophilus humeralis</i> , <i>C. hemipterus</i> , <i>C. mutilatus</i> , <i>Haptoncus luteolus</i>	Gazit et al. 1982
Atemoya	Queens- land, Australia	Nitidulidae: <i>Carpophilus hemipterus</i>	George et al. 1989
Atemoya	Florida, EUA	Nitidulidae: <i>Carpophilus fumatus</i> , <i>C. dimidiatus</i> spp., <i>Haptoncus luteolus</i> , <i>Colopterus posticus</i>	Nagel et al. 1989
Atemoya, anón ( <i>A. squamosa</i> )	Florida, EUA	Nitidulidae: <i>Carpophilus fumatus</i> , <i>C. hemipterus</i> , <i>C. humeralis</i> , <i>C. marginellus</i> , <i>C. mutilatus</i> , <i>Colopterus posticus</i> , <i>C. truncatus</i> spp., <i>Haptoncus luteolus</i>	Nadel y Peña 1994
Chirimoya	Quillota, Chile	Nitidulidae: <i>Carpophilus hemipterus</i> , <i>Colopterus</i> sp. Nitidulidae: <i>C. hemipterus</i>	López y Rojas 1992 López y Uquillas 1997
Chirimoya	Estado de México y Michoa-cán, México	Cucujidae: <i>Cryptolestes ferrugineus</i> , <i>Silvanus planatus</i> . Nitidulidae: <i>Conotelus</i> sp. Staphylinidae: <i>Phloenomus</i> sp.	Castañeda et al. 1997
Chirimoya	California, EUA	Staphylinidae: <i>Eusphalerum</i> sp.	Kahn 1997
Chirimoya Guanábana ( <i>A. muricata</i> )	España Costa Rica	Anthocoridae*: <i>Orius</i> sp. Scarabaeidae: <i>Cyclocephala amazona</i> , <i>C. brittoni</i> , <i>C. stictica</i>	Farre et al. 1997 Villalta 1988

\* Orden Hemiptera; los demás polinizadores pertenecen al orden Coleoptera

El número de cucarroncitos por flor afecta la posibilidad del cuajado del fruto y, en algunos casos, su calidad. Todos los estudios realizados en *Annona* spp. evidencian que en la medida en que aumenta el grupo de cucarroncitos por flor, aumenta también la posibilidad de cuajado del fruto (Gazit et al. 1982, George et al. 1989, George et al. 1992, Nadel y Peña 1994, López y Uquillas 1997). La simetría de la flor es pobre cuando se encuentran de uno a tres cucarroncitos por flor, y mejora cuando se encuentran por lo menos cuatro cucarroncitos por flor (Gazit et al. 1982). Sin embargo, algunos investigadores aseguran que la simetría no se ve afectada por la cantidad de polinizadores por flor (George et al. 1989, López y Uquillas 1997).

El grupo de cucarroncitos polinizadores de las especies comerciales de *Annona* spp. varía geográficamente, y algunas especies funcionan de manera diferente en cada área. Por ejemplo, los cuatro polinizadores más comunes en Israel, *Carpophilus humeralis*, *C. hemipterus*, *C. mutilatus*, y *Haptoncus luteolus*, son igualmente importantes en ese país. En

Florida, EUA, nueve especies de nitidulidos, tanto exóticos como nativos, visitan las flores, sobresaliendo dentro de este grupo *C. mutilatus* como el más importante tanto en términos de eficacia como en abundancia, seguido de *C. fumatus* y *H. luteolus*; aunque *C. humeralis* es muy abundante en los huertos de anona, rara vez visita las flores y, cuando lo hace, el cuajado de fruta es bajo comparado con lo observado en Israel (Nadel y Peña, 1994). El número de especies que visitan flores de anonas en Ecuador, Colombia y la cuenca del Caribe es similar al encontrado en Florida (Peña y Bennett, 1994). En otras regiones, los grupos de polinizadores no tienen tantas especies, y a veces son inadecuados para lograr una buena producción comercial.

En la mayoría de las condiciones ecológicas, las flores de anonas no pueden autopolinizarse, dada su naturaleza dicógama. La mayor parte de los investigadores reporta que los estigmas se mantienen húmedos cuando están receptivos, pero se secan apenas los estambres abren. Sin embargo, si la humedad relativa es

alta o la temperatura moderada, se cree que los estigmas se pueden mantener húmedos y receptivos hasta que haya anthesis, incrementando de esta forma la proporción de autofertilización sin la ayuda de los insectos. Aun así, cuando se da esta situación, el porcentaje de flores autofertilizadas es bajo (George *et al.* 1989, Schroeder 1993). Varios investigadores han observado que árboles de *Annona* que crecen cerca de ríos o fuentes de agua o en condiciones de humedad elevada presentan una fructificación mucho mayor que la obtenida en climas secos (Thakur y Singh 1965, Thomson 1970, Sarasola 1960, Schroeder 1943, Gazit *et al.* 1982); en consecuencia, en las áreas secas del sur de California las anonas tienen que ser polinizadas manualmente para poder obtener rendimientos elevados (Schroeder 1943, 1956, 1993). Hay que anotar que la mayoría de estas observaciones (Schroeder 1943, 1956, 1993) fueron hechas antes de que se presentara evidencia de que los insectos eran polinizadores de las anonas, y muchos de estos estudios fueron hechos fuera del ámbito normal de las anonas y sus polinizadores (como California o Australia).

### **Guanábana**

Villalta (1988) describió la morfología y la fenología floral, así como la polinización de *A. muricata* en Costa Rica. Las flores se mantienen en la fase femenina durante tres días, con una pequeña apertura de los pétalos externos y con una exudación copiosa de los estigmas. La fase masculina comienza cerca de las 8:30 y dura aproximadamente 12 h, hasta que caen los estambres y los pétalos. Durante la anthesis, los tres pétalos exteriores se apartan un poco, pero los interiores se mantienen cerrados. Las flores atraen los coleópteros un día antes de entrar a la fase masculina, entre las 18:00 y las 22:00 h, y emiten un olor fuerte y acre. El polen es transportado por escarabajos del género *Cyclocephala* (Scarabaeidae), adherido a las setas de las patas y otras parte del cuerpo del insecto. Los escarabajos se mantienen en las flores por unas 24 horas y comienzan a abandonarlas cuando el polen es liberado; se alimentan de polen y copulan. No se alimentan del exudado de los estigmas, ya que este contiene toxinas que los protegen de ser devorados por los escarabajos. La anthesis comienza a cualquier hora del día o de la noche, pero a menudo ocurre entre las 11:00 y 15:00 h; la dehiscencia de las anteras ocurre en sincronía con otras flores en el mismo árbol o en otros árboles.

Los pétalos de la guanábana son firmes y gruesos, y los internos forman una cámara amplia en forma de

como alrededor de los órganos sexuales, llamada “cámara polinizadora”. El espacio de esta cámara es muy diferente al espacio confinado que encuentran los pequeños polinizadores de la sección *Atta* de *Annona*. Los escarabajos de la subfamilia Dynastinae, como *Cyclocephala*, son los polinizadores más importantes de las anonas *Guanabani* y son a menudo atraídos por los aromas nocturnos de las flores (Gottsberger 1989a, b). Además de polinizar guanábana, las especies de *Cyclocephala*, como *C. quatuordecimpunctata* y otros escarabajos, se consideran polinizadoras de otras especies dentro del grupo *Guanabani* (Gottsberger *et al.* 1997). Por el contrario, Vidal (1997) reporta que la mayoría de los insectos encontrados dentro de flores de *A. muricata* en México son Nitidulidae y Chrysomelidae, y que algunas especies de Apidae y Formicidae (Hymenoptera) son abundantes en las superficies externas de las flores pero no entran en contacto con las partes sexuales de la flor.

Villalta (1988) reporto entre el 18 - 24% de fructificación en guanábana en Costa Rica. Hay que anotar que algunos autores creen que la polinización entomófila de *A. muricata* tiene poco potencial dentro de la producción comercial de esta especie (Cogez y Lyannaz 1996).

### **Manejo de polinizadores**

Los experimentos llevados a cabo para incrementar la fructificación en huertos de atemoya mediante el aumento de las poblaciones de nitidulidos han dado resultados muy variables. En Israel, la colocación de manzanas en descomposición como atrayentes falló al no incrementar el número de cucarroncitos en las flores y el cuajado de frutos; la liberación de 10 000 (70% *C. hemipterus* y 30% *C. mutilatus*) nitidulidos en un huerto tampoco incrementó la fructificación (Galon *et al.* 1982). Galon *et al.* (1982) propusieron utilizar fruta en descomposición como cebo, pero sugirieron que su aroma competía con el de las flores, encontrando que si se embolsaban ramas con flores y se colocaban nitidulidos y manzanas podridas dentro de la bolsa, estas daban menos frutos que aquellas en los que se colocaban cucarroncitos solos (15% y 29%, respectivamente). En Australia, hubo éxito cuando se colocó piña durante la época de floración en un huerto de atemoya, resultando en un aumento de cucarroncitos por flor y un cuajado del fruto mayor al 62%, comparado con un huerto donde no se efectuó este tratamiento (George *et al.* 1992).

La polinización en Annonaceae por nitidulidos puede ser mejorada si se usan atrayentes (Bartelt *et al.* 1992; 1994). En el sur de la Florida, se estudió el efecto de cebos al utilizar feromona de nitidulidos y un atrayente alimenticio en huertos de anón dulce y atemoya. El máximo de cuajado de fruto varió entre el 10 y el 38% durante las primeras cuatro semanas después de colocar los cebos, y fue significativamente mayor que en el testigo (Peña *et al.* 1999).

De acuerdo con la revisión de la literatura, el uso de cebos no se ha intentado en guanábana, pero vale la pena comprobar si puede hacerse o no.

### Polinización de aguacate

El aguacate es originario de México y Guatemala, y se cree que se expandió por el Caribe cerca de 1696 (Wysoki *et al.* 2002). Dentro de las dicotiledoneas, el aguacate es mucho más avanzado que la familia Annonaceae; sin embargo, como su área de origen es el geotrópico, hay todavía discusiones y puntos de vista encontrados en relación con su polinización: ¿Son necesarias las abejas para obtener la fertilización del fruto? ¿Hay en el área de origen otros insectos que podrían ser los polinizadores originales de esta especie?

La flor del aguacate es circular, de aproximadamente un cm de diámetro; es bisexual, con un comportamiento de flor proterógina dicógama sincronizada. La flor se abre dos veces: una vez como femenina y después como masculina. Cada estado de apertura y cierre de la flor ocurre en forma sincronizada en un mismo árbol y dentro de un mismo cultivar. Con base en el ritmo de floración, los cultivares de aguacate se dividen en dos grupos complementarios: cuando la temperatura aumenta, los cultivares del grupo A abren como flor femenina desde la mañana hasta el medio día, y las flores masculinas abren durante la tarde. Los cultivares del grupo B abren con flores femeninas en la tarde y como flores masculinas en las horas de la mañana. Algunos aguacates presentan excepciones a esta regla (Wysoki *et al.* 2002).

De acuerdo con Wysoki *et al.* (2002), ocurre una polinización cruzada entre flores del grupo B (masculinas) y grupo A (femeninas) durante la mañana y viceversa en las horas de la tarde. La polinización cruzada va a depender de la distancia entre el árbol donante de polen y el polinizado, y de la movilidad, cantidad y efectividad del agente polinizador. Sin embargo, a veces ocurre polinización cruzada cercana, la

cual sucede cuando las flores macho y hembra están en proximidad, como con cultivares de tipo guatemalteco y mexicano y sus híbridos (Wysoki *et al.* 2002).

A pesar de que el aguacate tiene muchas flores, requiere de la visita de un polinizador. Por ejemplo, para obtener un buen rendimiento se necesitan de 400 a 600 flores por árbol y de dos a tres abejas por árbol durante la fase masculina-femenina. Sin embargo, a pesar de ser polinizadas, muchas flores del aguacate no son fertilizadas (Wysoki *et al.* 2002). La fructificación aumenta cuando de cinco a 10 abejas visitan un árbol durante la fase femenina de este (Ish-Am 1994, Ish-Am y Eisikowitch 1998a, citados por Wysoki *et al.* 2002). El problema es que la abeja, utilizada como el mayor polinizador para este árbol en muchos países, abandona frecuentemente los huertos de aguacate y va en busca de fuentes florales más atractivas (Wysoki *et al.* 2002), lo que constituye un factor limitante de la producción en países donde el aguacate ha sido introducido.

### Polinización por abejas

*A. mellifera* es aparentemente el mayor polinizador de aguacate en los países productores. Las abejas que recolectan néctar solamente o recolectan polen y néctar visitan regularmente tanto flores femeninas como masculinas y son, por tanto, polinizadores efectivos del aguacate. En contraste, aquellas que recolectan únicamente polen no contribuyen a la polinización (Stout 1933, McGregor 1976, Davenport 1986, Free 1993, Ish-Am y Eisikowitch 1993).

En realidad, además de flores de aguacate, las abejas prefieren otro tipo de flores como las de los cítricos, rambután o flores de plantas silvestres. Esta poca atracción por el aguacate se ha atribuido a que su flor no está bien adaptada para ser polinizada por las abejas. Esto ha llevado a estudiar los visitantes de aguacate en su área de origen, en México y América Central. En estos países, los polinizadores potenciales son abejas, abejorros, moscas, cucarrones y hasta murciélagos (Nieto 1984, Crane 1992, Roubik 1995). Por ejemplo, en el sur de Puebla, en México, Nieto (1984) recolectó abejas (Apidae), moscas (Syrphidae, Sarcophagidae, Muscidae, Calliphoridae y Tachinidae), avispa (Vespidae, Ichneumonidae) y cucarrones (Scarabaeidae y Lampyridae) visitando flores de aguacate. Las abejas fueron las visitantes más asiduas, seguidas de moscas (Calliphoridae y Muscidae) y, en menor grado, de insectos pertenecientes a las demás familias.

En un nuevo estudio de cinco años, en México (Castañeda-Vildózola *et al.* 1999, Ish-Am *et al.* 1999), se encontraron 45 especies, incluyendo 20 de Hymenoptera y cinco de Coleoptera. De nuevo, *A. mellifera* L. fue la más importante, junto con tres especies de moscas: *Eristalis tenax* L. (Syrphidae), *Phaenicia mexicana* Macquart (Calliphoridae) y *Palpada mexicana* Macquart (Syrphidae).

Para ser efectivo, el polinizador debe acarrear el polen hasta el estigma; Castañeda-Vildózola *et al.* (1999) e Ish-Am *et al.* (1999) encontraron que los polinizadores efectivos eran las abejas, 7 a 9 especies de abejorros (Apidae, Meliponinae), varios del género *Bombus* sp. (Apidae, Bombinae), una avispa recolectora de néctar, *Brachygastra mellifica* Say (Vespidae) y la mosca *Chrysomya megacephala* F. (Calliphoridae) (Cuadro 2). Todas estas acarreaban grandes cantidades de polen y estuvieron en contacto tanto con estambres como con anteras, y se mantuvieron dentro del huerto de aguacate en grandes densidades.

### Los polinizadores originales del aguacate

Una flor con las características de la flor del aguacate (Cruden *et al.* 1983, Harder y Barrett 1992), con el néctar expuesto y polen fácil de recolectar, no va a encontrar un polinizador específico (Faegri y Pijl 1979, Visscher y Sherman 1998) y va a atraer tanto abejas como avispas y moscas (Wysoki *et al.* 2002). En consecuencia, es común encontrar todos estos grupos visitando este tipo de flores. Pero, ¿cuáles eran los polinizadores originales del aguacate? Por supuesto que no *A. mellifera*, introducida al nuevo mundo a comienzos del siglo XVI (Roubik 1998). El muestreo de los polini-

zadores de aguacate en México indica que los polinizadores originales pueden haber sido la abeja jicote (Meliponinae) y la avispa de miel mexicana (*B. mellifica*) (Wysoki *et al.* 2002) y confirma la hipótesis de que la flor del aguacate representa una flor tipo Meliponinae, adaptada a la polinización por abejas tropicales, de unos 4 a 8 mm, y también para la polinización por avispas y moscas.

Resumiendo, el aguacate se originó y evolucionó hace millones de años en América Central. Sus flores fueron polinizadas por polinizadores nativos que coevolucionaron con ellas; la flor del aguacate presenta las características típicas de una flor generalista, las cuales incluyen una gran cantidad de néctar y polen como recompensa para sus polinizadores. Sin embargo, los polinizadores efectivos deben visitar tanto las flores en estado masculino como las flores en estado femenino, y deben ser pequeños, de unos 3 a 8 mm, para poder recolectar con eficiencia el néctar del aguacate. Se supone que los polinizadores originales del aguacate son las especies de himenópteros de hábitos sociales, como las abejas de Meliponinae y *B. mellifica*, las cuales son pequeñas o de tamaño mediano, seguidas en orden de importancia por otras especies de avispas, moscas y algunos cucarrones. La llegada de *A. mellifera* a América Central, junto con la agricultura moderna y la aplicación de insecticidas, cambiaron las condiciones ecológicas en esta área. *A. mellifera* se convirtió en el principal polinizador y los polinizadores originales fueron excluidos. Sin embargo, en áreas donde el aguacate crece en forma silvestre, se encuentran más frecuentemente los polinizadores originales (Wysoki *et al.* 2002).

**Cuadro 2.** Insectos colectados en flores de aguacate, en México (Ish-Am *et al.* 1999).

Orden	Suborden	No. de especímenes recolectados	No. estimado <sup>y</sup> de especies <sup>z</sup>
Hymenoptera	Meliponinae	444	10
	Otras abejas	84	16
	Avispas	245	25
Diptera		153	40
Coleoptera		33	10
Heteroptera		44	8
Otros		18	6
Total		1021	115

<sup>z</sup> La identificación de estas especies fue hecha por el SEL (Systematic Entomology Laboratory, USDA). La identificación de las abejas fue realizada por el Dr. David Roubik, del Smithsonian Tropical Research Institute en Panamá.

<sup>y</sup> El número de las especies es un estimado, ya que la identificación final no se ha completado (Wysoki *et al.* 2002).



- A *Carpophilus freemani* (Nitidulidae)
- B *Cyclocephala* sp. (Scarabaeidae)
- C Nitidulido en flor de atemoya
- D Trampa de feromonas para polinizadores
- E *Annona muricata*
- F *Annona purpurea*
- G Flor de atemoya en la etapa femenina
- H Flor de atemoya en la etapa masculina

## Polinización del mango

Hay muchos reportes contradictorios en cuanto a la polinización de mango (Waite 2002). La hipótesis más común es que el mango es polinizado por insectos y no por la ayuda del viento, lo cual ha sido demostrado por Popenoe (1917); sin embargo, Wester (1920) y Davenport y Núñez-Elisea (1997) sostienen que, en algunas circunstancias, el viento es más importante que los insectos. Free y Williams (1976) encontraron que los mangos pueden dar frutos aun cuando los insectos se hayan excluido al embolsar las panículas, sugiriendo que la polinización se debe al viento o a la gravedad del polen. Singh (1997) y Bhatia *et al.* (1995) encontraron que si las panículas eran embolsadas para excluir los insectos, la fructificación era igual a cero, comparada con panículas expuestas, las cuales presentaron un 4,3% de cuajado de fruto.

La fauna polinizadora del mango ha sido estudiada en muchos países. Jirón y Hedström (1985), Bhatia *et al.* (1995) y Singh (1997, 1999) reportan que los especímenes del orden Diptera (familias Calliphoridae y Syrphidae), son los visitantes más asiduos de las flores de mango en Costa Rica y la India. Los experimentos conducidos por Anderson *et al.* en el norte de Australia muestran que las abejas *Trigona* sp. fueron polinizadoras más efectivas que las moscas, pero sin descontar la acción de *A. mellifera*.

En Thailandia, *A. mellifera* es buena polinizadora del longan, pero *A. cerana* Fabricius se prefiere como polinizadora del mango (Wongsiri y Chen 1995). Sharma *et al.* (1998) demostraron que, en la India, las especies *Lucilia* sp. (Calliphoridae) y *Sarcophaga* sp. (Sarcophagidae) aumentaban la polinización cuando se colocaba carne podrida de oveja como atrayente en sacos en las ramas de los árboles.

## Polinización de pasifloráceas

Las Passifloraceae dependen de la polinización cruzada para la producción de frutos, porque sus flores presentan características que dificultan la autopolinización (presencia de estigmas en un nivel mucho más alto que las anteras; los estambres de la flor generan polen antes de que los estigmas sean receptivos (Aguiar-Menezes 2002)). Las flores de maracuyá (*Passiflora edulis*) tienen otras características que facilitan la polinización cruzada, como su tamaño, son muy llamativas y fragantes y producen néctar abundancia.

Cuando las flores abren, los estambres cuelgan y las anteras liberan el polen en el envés de estos, expo-

niéndolo. Los estilos se mantienen erectos y las superficies estigmáticas no son adhesivas. Eventualmente, el estilo se dobla hacia abajo, y cuando este proceso termina hay una mayor oportunidad para que los insectos que están recolectando néctar y polen entren en contacto con el estigma. Durante la primera hora de floración, un insecto visitante puede acarrear polen en su cuerpo pero es difícil que lo pueda llevar hasta el estigma. Cuando la flor comienza a cerrarse, los estilos vuelven a su posición erecta. El proceso de recurvatura requiere de aproximadamente una hora. Los estilos de las flores que no se curvan tanto como los otros y mantienen una distancia mayor entre la antera y el estigma dificultan su polinización. Esto se aplica sobre todo a aquellas flores cuyos estilos siempre se mantienen erectos, siendo muchos de estos representantes de flores infértiles (Akamine *et al.* 1954, Free 1993, citados por Aguiar-Menezes 2002). En Brasil no hay producción de fruta en flores polinizadas que tienen los estilos erectos. Se puede obtener desde un 13 hasta un 45% de fructificación si las flores tienen los estilos parcial o totalmente curvados, respectivamente (Ruggiero *et al.* 1976). En condiciones naturales, el estigma se mantiene receptivo únicamente durante el día en que la flor está abierta, y el polen pierde su viabilidad después de 24 h (Akamine y Girolami 1959).

Cuando las flores abren son fragantes y el néctar se secreta en una estría en la base del ginoporo; el polen es pesado y pegajoso. Esto, en conjunto con la posición de las anteras cuando el polen es expuesto y los estigmas tienen una posición adecuada para recibir el polen, indica que las flores están adaptadas para ser polinizadas por insectos y no por el viento (Free 1993). Esto se ha confirmado en estudios en los cuales se colocan las plantas en jaulas y se evita el acceso de los insectos, lo cual impide la fructificación (Akamine y Girolami 1957).

En Hawái, los principales insectos que visitan las flores de maracuyá son *A. mellifera* y el abejorro carpintero, *Xylocopa varipuncta* Patton (Anthophoridae). Dado su pequeño tamaño, se duda de que la abeja sea una polinizadora eficiente de *Passiflora*. Sin embargo, Hammer (1987) sostiene que son sus hábitos como buscadoras de néctar, y no su tamaño, lo que causa el cuajado de fruto después de su visita. *X. varipuncta* es bastante grande y se mueve de flor en flor para obtener el néctar, su cuerpo roza tanto las anteras como los estigmas, transfiriendo el polen de un órgano a otro (Akamine *et al.* 1954).

Akamine y Girolami (1959) observaron que cuando *X. varipuncta* está buscando néctar, roza al mismo tiempo tanto las anteras como los estigmas; las moscas *E. arvorum*, y el saltamontes *Conocephalus saltator* (Tettigoniidae) se alimentan de polen y, aunque los autores los consideraban como plagas, también son buenos polinizadores de las pasifloráceas. Pope (1935) reportó que *X. varipuncta*, algunas polillas y los picaflorales eran los suficientemente grandes como para transferir el polen desde los estambres hasta los estigmas. Nishida (1958) reportó que las especies de insectos más importantes en flores de maracuyá en Hawaii eran *X. aripuncta* y *E. arvorum* (Syrphidae), seguidas de algunos coleópteros, tisanópteros y ortópteros. Nishida también estableció que los trips y las mosquitas de agallas eran muy pequeños como para transferir los grandes granos de polen característicos de las pasifloráceas (Nishida 1963).

En El Salvador, los insectos más comunes que visitan pasifloráceas son *Bombus* spp., *Trigona* spp. y *Xylocopa* spp. (Free 1993). En São Paulo, Brasil, las especies que visitan flores de maracuyá son *Xylocopa* spp., *Epicharis* spp. y *A. mellifera scutellata* (Nishida 1963, Ruggiero *et al.* 1976).

En las Antillas, los polinizadores efectivos incluyen tres especies de picaflorales y *X. mordax* Smith (Corbet y Willmer 1980). Debido a la gran profundidad del nectario, las abejas pueden insertar únicamente la punta de la lengua, dejando como mínimo 13 ml de néctar sin coleccionar. *X. mordax* invierte aproximadamente 8,5 segundos por visita por flor; en días soleados, cada flor es visitada cuatro veces durante la mañana y dos veces en la tarde; cuando el día está nublado, el número de visitas se reduce. Además de néctar, *X. mordax* recolecta polen en el dorso cuando está en contacto con los estigmas doblados de las diferentes especies de las pasifloráceas (Free 1993). De acuerdo con Corbet y Willmer (1980), la mayoría de la polinización de maracuyá efectuada por *X. mordax* ocurre entre las 13:30 y las 15:00 h, cuando los estigmas se han curvado hacia abajo. En este caso el porcentaje de flores polinizadas varió desde el 25% en días nublados hasta el 94% en días soleados. Cuando las flores están en la parte baja de la planta, tienen una menor oportunidad de ser polinizadas, en comparación con aquellas que localizadas en la parte superior.

En Brasil, Ruggiero *et al.* (1975, 1976) observaron que tres especies de *Xylocopa* y *A. mellifera scutellata* eran los polinizadores más abundantes y eficientes del

maracuyá, y que *A. mellifera* era poco eficiente, obteniendo un cuajado de frutos del 75% en el caso de los abejorros carpinteros y un 3% en el caso de las abejas. La efectividad *Xylocopa* aumentaba si los estilos de las flores eran completamente curvilíneos y disminuía si su curvatura era menor. En Brasil, Camillo (1978, 1980) también encontró que dentro del género *Xylocopa*, *X. suspecta* Moure e Camargo era un polinizador más eficiente de maracuyá que *X. frontalis* (Olivier). Este autor cita otras especies, como *Epicharis rustica* (Friese) (Anthophoridae), *Bombus morio*, *B. atratus*, *A. mellifera*, *Scaptotrigona postica*, *Geotrigona* sp. (Apidae) y *Oxaea flavescens* Klug (Oxaeidae) visitando flores de maracuyá, pero indica que *S. postica* y *A. mellifera* recolectan mayormente polen, mientras que *E. rustica*, *B. morio*, y *O. flavescens* coleccionan únicamente néctar.

Sazima y Sazima (1989) reportan que *X. suspecta* y *X. frontalis* son polinizadores eficientes de maracuyá en Ribeirão Preto, SP (Brasil), y *T. spinipes* (Fabricius) (Apidae) recolecta néctar y polen pero no poliniza, robando néctar y polen y disminuyendo la efectividad de *Xylocopa*. Más aún, *Trigona* ataca y repele a *Xylocopa* cuando esta intenta visitar las flores de maracuyá, reduciendo el cuajado de frutos en un 6-25%. Por tanto, el efecto negativo de colonias de *Trigona* es muy serio en cultivos pequeños de maracuyá.

En Malasia, Mardan *et al.* (1991) observaron que el abejorro carpintero *Platynopoda latipes* era el polinizador más importante de maracuyá, y concluyeron que las abejas (*A. cerana* y *A. dorsata*) disminuían la fructificación, al remover el polen antes de que ocurriera la polinización efectiva por *P. latipes*.

Tres abejorros carpinteros, *X. mordax*, *X. scutellata*, y *X. (Megaxylocopa) fimbriata* son los polinizadores más importantes de maracuyá en Maracaibo, Venezuela, y sus visitas ocurren entre las 15:00 y las 18:00 h (Domínguez-Gil y McPheron 1992).

Se han recomendado formas de facilitar la polinización por *Xylocopa*. Por ejemplo, Nishida (1958) recomienda que la producción de maracuyá no debe exceder la capacidad polinizadora de los insectos polinizadores presentes o que deben considerarse formas de aumentar el número de estos. Nishida (1954), Akamine y Girolami (1959) y Corbet y Willmer (1980) sugieren los siguientes métodos para incrementar los polinizadores: como los abejorros carpinteros construyen sus colmenas en madera o en tallos de árboles, se les debe proporcionar estos sustratos. La

abundancia de lugares donde pueden colocar sus nidos reduce el tiempo de búsqueda y la competencia entre las hembras. Pueden usarse postes de madera roja, u otro tipo de madera liviana (Akamine *et al.* 1954, Free 1993). Los estudios de Camillo y Garófalo (1982) demuestran que entre nueve tipos de madera, el eucalyptus fue la madera preferida de los abejorros *Xylocopa*. Hoffmann (1997) recomienda el uso de postes de 15-20 cm de diámetro, en los cuales se hacen huecos de 1,5 cm de diámetro. El primer hueco es longitudinal, con una profundidad de 20 cm, y el segundo es perpendicular al primero, a unos 15 cm de altura. El primer hueco se cierra con un pedazo de madera o corcho, y el segundo es usado como lugar de entrada de los abejorros.

Camillo (1996) incrementó la polinización de maracuyá por *Xylocopa* spp. en Holambra, São Paulo (Brasil), al introducir postes para nidos en estas plantaciones. Antes de colocar estos postes, la polinización era del 3,2%; más tarde, al introducir 49 nidos de *X. frontalis* y *X. grisescens* en una plantación de maracuyá de 1,5 ha, el porcentaje de fructificación aumentó hasta un 25%. Las poblaciones de abejorros carpinteros también pueden incrementarse al aumentar las fuentes de polen y néctar en el momento de la floración del maracuyá (Akamine *et al.* 1954). En Brasil, las flores de *Hibiscus* spp., *Cassia* spp., *Ipomoea purpurea*, y *Crotalaria juncea* son muy atractivas para *Xylocopa* spp. (Ruggiero *et al.* 1996).

La forma de evaluar si se necesita incrementar o no el número de abejorros carpinteros o la polinización manual es contar las flores que caen por falta de fertilización, lo cual indica que hay una densidad muy baja de polinizadores. Ruggiero *et al.* (1996) recomiendan marcar tres flores que estén listas para abrir por planta, en un día claro. Si se tiene una plantación de unas 2-3 ha, esta operación debe ser repetida en más de 34 plantas, marcando unas 100 flores en total. Si se tiene un área mayor, la cantidad de flores marcadas debe ser incrementada proporcionalmente. Cuatro días más tarde, se deben contar los frutos en las flores marcadas. Ruggiero *et al.* (1996) observó que un 40-50% de las flores marcadas fructificaban, lo que significó que la población de los abejorros carpinteros era la adecuada. Si se encuentra menos del 30% de frutos, significa que hay una falta de polinizadores y las flores deben ser polinizadas manualmente.

De acuerdo con Akamine *et al.* (1954), Akamine y Girolami (1957, 1959) y Nishida (1958), las abejas

contribuyen a disminuir la fructificación del maracuyá. En áreas donde hay muchas abejas, estas remueven el polen de las anteras, llevándose a la colmena. Cuando el estilo se ha movido a la posición en las cuales los estigmas pueden ser polinizados por los abejorros carpinteros, no se encuentra polen suficiente en las flores para lograr una buena fructificación.

En Hawaii, Nishida (1958) encontró que, en dos lugares, flores que se habían embolsado y polinizado a mano, tenían un mismo porcentaje de fructificación que aquellas que se habían dejado sin embolsar. Sin embargo, en otros dos lugares, las flores embolsadas y polinizadas a mano fructificaron mejor que aquellas sin embolsar y polinizar, lo cual indicaba que los insectos de esas localidades eran muy pocos.

Nishida (1963) encontró que la abundancia de abejas en la polinización de maracuyá era errática, pues estas preferían otras fuentes de néctar y polen. Nishida (1963) sugirió que *X. varipuncta* es un polinizador más eficiente que la abeja, porque es más grande, más rápido y acarrea más polen. Esto fue confirmado en experimentos de Ruggiero *et al.* (1976), quien encontró que plantas expuestas en confinamiento a *Xylocopa* spp. tenían una fructificación del 75% en comparación con plantas expuestas a abejas, las cuales resultaron en 45% de fructificación.

Sin embargo, Free (1993) sugiere que las abejas son importantes como polinizadores de este cultivo, ya que polinizan pasifloráceas en valles y regiones montañosas y pueden ser manipuladas fácilmente. Este planteamiento fue respaldado por Cox (1957) en Australia. En la Florida, donde se encuentran únicamente abejas visitando maracuyá, hay una fructificación del 25% (Hardin, 1986).

## Literatura citada

- Aguiar-Meneses, E; Menezes, E; Cassino, P; Soares, M. 2002. Passion Fruit. In Peña, J; Sharp, J; Wysoki, M. eds. Tropical fruit pests y pollinators, Wallingford, UK. CAB International. p. 361-390.
- Ahmed, MS. 1936a. Pollination y selection in *Anona squamosa* y *Anona Cherimolia*. Ministry of Agriculture of Egypt, Technical Science Service Horticultural Section Bulletin no. 57.
- Ahmed, MS. 1936b. The Anonas in Egypt. Ministry of Agriculture of Egypt, Horticultural Section Booklet no. 14.
- Akamine, EK; Girolami, DG. 1957. Problems in fruit set in yellow passion fruit. Hawaii Farm Science 5: 3-5.
- \_\_\_\_\_; Girolami, DG. 1959. Pollination y Fruit Set in Yellow Passion Fruit. Honolulu, US, Hawaii Agricultural Experiment Station, p. 32. (Technical Bulletin no. 39).

- \_\_\_\_\_; Hamilton, RA; Nishida, T; Sherman, GD; Storey, WB. 1954. Passion Fruit Culture. University of Hawai. 23 p. (Extension Circular no. 345).
- Andrade, BM. 1996. Pollination y breeding system of *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae) in south-eastern Brasil. *Journal of Tropical Ecology* 12: 313.
- Bahtia, R; Gupta, D; Chandel, JS; Sharma, NK. 1995. Relative abundance of insect visitors on flowers of major subtropical fruits in Himachal Pradesh y their effect on fruit set. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 65: 907-912.
- Camillo, E. 1978a. Aspectos reprodutivos de algumas espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Ciência e Cultura* 30: 594-595.
- \_\_\_\_\_. 1978b. Polinização do maracujazeiro. *In* Simpósio Sobre a Cultura do Maracujazeiro. (2, 1997, Jaboticabal, BR). *Anais*. p. 32-39.
- \_\_\_\_\_. 1980. Polinização do maracujazeiro. *In* Ruggiero, C. ed. *Cultura do Maracujazeiro*. Jaboticabal, BR, FCAN. p. 47-53.
- \_\_\_\_\_. 1996. Utilização de espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) na polinização do maracujá amarelo. *In* Encontro Sobre Abelhas. (2, 1996, Ribeirão Preto, BR). *Anais*. p. 141-146.
- \_\_\_\_\_; Garófalo, CA. 1982. On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Olivier) y *Xylocopa grisescens* (Lepelletier) in southern Brasil. I. Nest construction y biological cycle. *Revista Brasileira de Entomologia* 42: 571-582.
- Carvalho, EF; Calixto, ARY; Silva Filho, JR; Morato, EF. 1994. Avaliação da polinização artificial na redução dos danos causados por *Trigona amazonensis* na cultura do maracujá amarelo. *In* Congresso Brasileiro de Fruticultura. (13, 1994, Salvador, BR). SBF. *Anais*. p. 798-799.
- Castañeda-Vildózola, A; Pineda, SG; Rebollar, A. 1997. Searching of cherimola pollinator insects in the states of México y Michoacan. I. Identification. *In* Congreso Internacional de Annonaceae (1997, Chapingo, MX). *Memoria*.
- \_\_\_\_\_; Equihua-Martinez, A; Valdés-Carrasco, J; Barrientos-Priego, AF; Ish-Am, G; Gazit, S. 1999. Insectos polinizadores del aguacatero en los estados de México y Michoacán. *In* World Avocado Congress (4, 1999). *Proceedings*. p. 129-136.
- Cogez, X; Lyannaz, JP. 1996. Manual pollination of sugar apple. *Tropical Fruit Newsletter* 19: 5-6.
- Corbet, SA; Willmer, PG. 1980. Pollination of the yellow passion fruit: néctar, pollen y carpenter bees. *Journal of Agricultural Science* 95: 655-666.
- Crane, E. 1992. The past y present status of beekeeping with stingless bees. *Bee World* 73: 29-42.
- Cruden, RW; Hermann, SM; Peterson, S. 1983. Patterns of néctar production y plant-pollinator coevolution. *In* Bentley R; Elias T. eds. *The Biology of Nectaries*. New Cork, Columbia University Press. p. 80-125.
- Davenport, TL. 1985. Avocado flowering, pollination y fruit set. *HortScience* 20: 589.
- \_\_\_\_\_. 1986. Avocado flowering. *Horticultural Review* 8: 257-289.
- \_\_\_\_\_; Núñez-Elisea, R. 1997 *In* Litz, RE. ed. *The Mango - Botany, Production y Usos*. UK, CAB Internacional Wallingford, *Reproductive Physiology* p. 69-146.
- Deroin, T. 1989. Evolution des modalités de la pollinisation au cours du développement des axes aériens chez une Annonacee savanicole soumise aux feux annuels: *Annona senegalensis* Pers. *C.R. Acad. Sci. Paris* 308 (3): 307-311.
- Dominguez-Gil, OE; McPherson, BA. 1992. Arthropods associated with passion fruit in western Venezuela. *Florida Entomologist* 75: 607-612.
- Faegri, K. 1978. Trends in research in pollination ecology. *In* Richards AJ. ed. *The pollination of flowers by insects*. Academic Press. p. 5-12.
- \_\_\_\_\_; Van der Pijl, L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*, 3 ed. Oxford, UK, Pergamon Press. 244 p.
- Farre, M, J; Perez O, JM; Hermoso G, M de los A; Orgata R, JM. 1997. Estudio sobre polinización de chirimoyo (*Annona cherimola* Mill) en España. *In* Congreso Internacional de Annonaceas (1997, Chapingo, MX). *Memorias*. p. 43-55.
- Free JB. 1993. *Insect Pollination of Crops*, 2 ed. Academic Press. 684 p.
- \_\_\_\_\_; Spencer-Booth, Y. 1964. The foraging behaviour of honey-bees in an orchard of dwarf apple trees. *Journal of Horticultural Science* 39:78-83.
- \_\_\_\_\_; Williams, IH. 1976. Insect pollination of *Anacardium occidentale* L., *Mangifera indica* L., *Blighia sapida* Koenig y *Persea americana* Mill. *Tropical Agriculture* 53: 125-136.
- Galon, I; Gazit, S; Podoler, H. 1982. Improvement of natural fruit set of *Annona* by increasing the population of pollinating insects. *Alon. Haloneta* 9: 611-614.
- Gazit, S; Galon, I; Podoler, H. 1982. The role of nitidulid beetles in natural pollination of *Annona* in Israel. *Journal American Society Horticultural Science* 107: 840-852.
- George, AP; Nissen, RJ; Ironside, DA; Anderson, P. 1989. Effects of nitidulid beetles on pollination y fruit set of *Annona* spp. hybrids. *Scientia Horticulturae* 39: 289-299.
- George, AP; Nissen, RJ. 1991. *Annona cherimola* Miller, *Annona squamosa* L., *Annona cherimola* x *Annona squamosa*. *In* Verheij, EWM; Coronel, RE. eds. *Plant Resources of South East Asia. 2. Edible fruits y nuts* Pudoc-DLO Wagenigen, Holland y prozea Foundation, Bogor, Indonesia. 447 p.
- \_\_\_\_\_; Niessen, RJ; Campbell, JA. 1992. Pollination y selection in *Annona* species (chirimoya, atemoya, y sugar apple). *Acta Horticulturae* 321: 178-185.
- Gottsberger, G. 1970. Beitrage zur Biologie von Annonaceen-Bluten. *Osterreichische Botanische Zeitschrift* 118: 237-279.
- \_\_\_\_\_. 1985. Pollination y dispersal in the Annonaceae. *Annonaceae Newsletter* 1: 6-7.
- \_\_\_\_\_. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37: 630-643.
- Hammer, LH. 1987. The pollinators of yellow passionfruit – do they limit the success of *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* as a tropical crop? *In* Annual Meeting of the Florida State Horticulture Society. *Proceedings*. 100: 283-287.
- Harder LD; Barrett SCH. 1992. The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *Functional Ecology* 6: 226-233.
- Ish-Am, G; Eisikowitch, D. 1991a. Possible routes of avocado tree pollination by honeybees. *Acta Horticulturae* 288: 225-233.
- \_\_\_\_\_; Eisikowitch, D. 1991b. New insight into avocado flowering in relation to its pollination. *California Avocado Society Yearbook* 75: 125-137.
- \_\_\_\_\_; Eisikowitch, D. 1993. The behaviour of honey bees (*Apis mellifera*) visiting avocado (*Persea americana*) flowers y their contribution to its pollination. *Journal of Apicultural Research* 32: 175-186.
- \_\_\_\_\_; Eisikowitch, D. 1998a. Low attractiveness of avocado (*Persea americana* Mill.) flowers to honeybees (*Apis mellifera* L.) limits fruit set in Israel. *Journal of Horticultural Science* 73: 195-204.

- \_\_\_\_\_; Barrientos-Priego, AF; Castañeda-Vildózola, A; Gazit, S. 1999. Avocado (*Persea americana* Mill.) pollinators in its region of origin. *Revista Chapingo*. p. 137-143. (Serie Horticultura no. 5, número especial).
- Jirón, LF; Hedström, I. 1985. Pollination ecology of mango (*Mangifera indica* L.) (Anacardiaceae) in the neotropic region. *Turrialba* 35: 269-277.
- \_\_\_\_\_; Lobo, JA. 1995. Las abejas del genero *Trigona* y su asociacion con cultivo del mango (*Mangifera indica* L.). *Boltec* 28: 66-68.
- Kahn, TL. 1997. Pollination theory y practice. Chirimoya Handbook. US, California Chirimoya Association. p. 2-220.
- \_\_\_\_\_; Arpaza, ML. 1990. Methods of chirimoya hand pollination. US, California Chirimoya Association. Newsletter 3:1-3.
- Kessler, PA. 1987. Some interesting distribution patterns in the Annonaceae. *Annonaceae Newsletter* 6, p. 7.
- Kevan, PG; Baker, HG. 1983. Insects as flowers visitors y pollinators. *Annual Review of Entomology* 28: 407-453.
- Koesriharti. 1991. *Annoma muricata* L. In Verheij, EWM; Coronel, RE. eds. Plant Resources of South East Asia. 2. Edible fruits y nuts Pudoc-DLO Wagenigen, Holland y Prozea Foundation, Bogor, Indonesia. 447 p.
- Kumar, R; Hoda, MN; Singh, DK. 1977. Studies on the floral biology of custard apple (*Annona squamosa* Linn.). *Indian Journal of Horticultura* 34: 252-256.
- López, E. y Rojas Dent, R. (1992) Arthropods associated with chirimoya (*Annona cherimola* Mill.) flowering in Quillota, Chile. *Acta Entomologica Chilena* 17: 101-106.
- \_\_\_\_\_; Uquillas, C. 1997. *Carpophilus hemipterus* (Coleoptera: Nitidulidae) as chirimoya (*Annona cherimola* Mill.) pollination agent under controlled conditions. *Acta Entomologica Chilena* 21: 89-99.
- Mardan, M; Yatim, IM; Khalid, MR. 1991. Nest biology y foraging activity of carpenter bee on passion fruit. *In International Symposium on Pollination*. (6, 1991, Tilburg, NE). p. 127-132.
- Nishida, T. 1958. Pollination of the passion fruit in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 51: 146-149.
- \_\_\_\_\_. 1963. Ecology of the Pollinators of the Passion Fruit. Hawaii Agricultural Experiment Station, Honolulu. (Technical Bulletin, 55).
- McGregor, SE. 1976. Insect Pollination of Cultivated Crop Plants., Washington DC, US. USDA. 411 p. (Agriculture Handbook 496).
- Mommers, J. 1952. De betekenis van de honiongbij voor de destuiving. *Meded. Dir. Tuinb.* 15: 586-593.
- Momose, J; Nagamitsu, T; Inoue, T. 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak. *Biotropica* 30: 444-448.
- Nadel, H; Peña, JE. 1994. Identity, behavior, y efficacy of nitidulid beetles (Coleoptera: Nitidulidae) pollinating commercial *Annona* species in Florida. *Environmental Entomology* 23: 878-886.
- Nagamitsu, T; Inoue, T. 1997. Cockroach pollination y breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 84: 208-213.
- Nagel, J; Peña, JE; Habbeck, D. 1989. Insect pollination of atemoya in Florida. *Florida Entomologist* 7: 207-211.
- Nakasone, H, Y; Paull, RE. 1998. Tropical Fruits. Wallingford, UK, CAB International, 445 p.
- Nieto, AR. 1984. Observacion preliminar de la polinización entomófila en aguacate *Persea americana* Mill. *Revista Chapingo* 9: 54-55.
- Noonan, JC. 1954. Review of investigations of the *Annona* species. *Natural Horticultural Magazine* 33: 219-225.
- Okimura, GT; Savage, IE. 1974. Nitidulid beetles most commonly found attacking dried fruits in California. *Natural Pest Control Operator News* 34:4-7.
- Peña, JE; Bennett, FD. 1995. Arthropods associated with *Annona* spp. in the neotropics. *Florida Entomologist* 78:329-349.
- \_\_\_\_\_; Castiñeiras, A; Bartelt, R; Duncan, R. 1999. Effect of pheromone bait stations for Sap beetles (Coleoptera: Nitidulidae) on *Annona* fruit set. *Florida Entomologist* 82: 475-480.
- \_\_\_\_\_; Nadel, H; Barbosa, M; Smith, D. 2002. Pollinators y pests of *Annona* Species. In Peña, J; Sharp, J; Wysoki, M. eds. Tropical fruit pests y pollinators. Wallingford, UK, CAB Internacional, p. 197-222.
- \_\_\_\_\_; Sharp, J; Wysoki, M. 2002. Tropical fruit pests y pollinators. Wallingford, UK, CAB Internacional, 407 p.
- Podoler, H; Galon, I; Gazit, S. 1984. The role of nitidulid beetles in natural pollination of Annonas in Israel: attraction of nitidulid beetles to *Annona* (atemoya) flowers in Israel. *Oecology Applicata* 5: 369-381.
- Podoler, H; Galon, I; Gazit, S. 1985. The effect of atemoya flowers on their pollinators: nitidulid beetles. *Acta Oecologica* 6: 251-258.
- Real, L. 1983. Introduction. In Real, L. ed. *Pollination Biology*. New York, Academic Press, p. 1-5.
- Reiss, A. 1971. Pollination y fruit set of *Annona cherimola* y *Annona squamosa*. M. Sc. Thesis, Jerusalén, IL, The Hebrew University of Jerusalem.
- Roubik, DW. 1995. Pollination of Cultivated Plants in the Tropics. Roma, IT, Food Agricultural Organization, Agricultural Services Bulletin no. 118.
- Ruggiero, C; Banzatto, DA; Lam-Sánchez, A. 1976. Studies on natural y controlled pollination in yellow passion fruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg.). *Acta Horticulturae* 57: 121-124.
- \_\_\_\_\_; Lam-Sanchez, A; Miguel, S. 1975. Estudos da incompatibilidade em flores do maracujá amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg.). In Congresso Brasileiro de Fruticultura. (3, 1975, Rio de Janeiro, BR). *Anais*. p. 491-495.
- \_\_\_\_\_; São José, AR; Volpe, CA; Oliveira, JC; Duringan, JF; Baumgartner, JG; Silva, JR; Nakamura, K; Ferreira, ME; Kavati, R; Pereira, VP. 1996. Maracujá Para Expotação: Aspectos Técnicos da Produção. Brasília, BR, EMBRAPA/SPI, 64 pp. (Publicações Técnicas FRUPEX no. 19).
- Safford, WE. 1914. Classification of the genus *Annona* with descriptions of new y imperfectly known species. United States National Herbarium, Smithsonian Institution 18. 68 p.
- Sazima, I; Sazima, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para polinização do maracujá (Passifloraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 33: 109-118.
- Schroeder, CA. 1943. Hand pollination studies on the chirimoya. *Proceedings American Society Horticultural Science* 43: 39-41.
- \_\_\_\_\_. 1956. Chirimoyas, zapotes y guavas in California. *California Avocado Society Yearbook* 40: 49-56.

- \_\_\_\_\_. 1971. Pollination of chirimoya. California Avocado Society Yearbook 54: 119-122.
- Silberbauer-Gottsberger, I., Gottsberger, R. y Gottsberger, G. 1997. Flower rhythm y pollination in a hybrid population of *Annona* in a small cerrado área in Matto Grosso, Brasil. *Annonaceae Newsletter* 11: 55-60.
- Singh, G. 1997. Pollination, pollinators y fruit setting in mango. *Acta Horticulturae* 455: 116-123.
- Smith, D. 1991. Insect pests. In Sanewski, G. ed. Custard Apples cultivation y crop protection. Queensland Department of Primary Industries. 103 p. (Information Series no. Q190031).
- Stephen, W. 1958. Pear pollination studies in Oregon. Oregon Agricultural Experimental Station. (Technical Bulletin no. 23).
- Stout, AB. 1933. The pollination of avocados. Florida Agricultural Experimental Station. p. 1-44. (Technical Bulletin no. 257).
- Thakur, DR; Singh, RN. 1965. Studies on pollen morphology, pollination y fruit set in some annonas. *Indian Journal of Horticulture* 22: 10-18.
- Thomson, P. 1974. Chirimoya y pawpaw pollination. *Pomona* 7, 3-6, 24.
- Verheij, E; Coronel, R. 1992. Plant resources of South East Asia. Edible fruits y nuts. Bogor, ID, Prosea Foundation. 446 p.
- Valentine, DH. 1987. The pollination of introduced species, with special reference to the British Isles y the genus *Impatiens*. In Richards, AJ. ed. *The Pollination of Flowers by Insects*. Academic Press, p. 117-123.
- Vidal HL. 1997. Identificación y frecuencia de insectos polinizadores en guanabana *Annona muricata*. Congreso Internacional de Annonaceae. (1997, Chapingo, MX). *Memorias*. p. 36.
- Villalta, R. 1988. Estudio de la biología floral e identificación de agentes polinizadores de la guanábana (*Annona muricata* L.) en la zona atlántica de Costa Rica. Thesis. Heredia, Costa Rica, Universidad Nacional. 61 p.
- Visscher, PK; Sherman, G. 1998. Insect visitors to avocado flowers. *Subtropical Fruit News* 6: 7-10.
- Vithanage, HIMV. 1984. Pollen-stigma interactions: Development y cytochemistry of stigma papillae y their secretions in *Annona squamosa* L. (Annonaceae). *Annals of Botany* 54:153-167.
- \_\_\_\_\_. 1990. The role of the European honeybee (*Apis mellifera* L.) in avocado pollination. *Journal of Horticultural Science* 65: 81-86.
- Waite, G. 2002. Pests and Pollinators of mango. In Peña, J; Sharp, J; Wysoki, M. eds. *Tropical fruit pests y pollinators*. Wallingford, UK, CAB International. p. 103-130.
- Webber, A. 1981. Algunos aspectos da biología floral de *Annona sericea* Dun. (Annonaceae). *Acta Amazonica* 11: 61-65.
- \_\_\_\_\_; Gottsberger, G. 1997. Floral biology y pollination of *Bocageopsis multiflora* y *Oxandra euneura* in Central Amazonia. *Annonaceae Newsletter* 11: 61-66.
- Wester, PJ. 1910. Pollination experiments with anonas. *Bulletin Torrey Botanical Club* 37: 529-539.
- Westerkamp, C. 1991. Honeybees are poor pollinators—why? *Plants Systematics y Evolution* 177: 71-75.
- Wongsiri, S; Chen, PP. 1995. Effects of agricultural development on honey bees in Thailand. *Bee World* 76: 3-5.