

Polinizadores y polinización en frutales subtropicales: implicaciones en manejo, conservación y seguridad alimentaria

E. de la Peña^{1,2,*}, V. Pérez¹, L. Alcaraz¹, J. Lora¹, N. Larrañaga¹, I. Hormaza¹

(1) Instituto de Hortofruticultura Subtropical y Mediterránea La Mayora, IHSM-UMA-CSIC, Finca Experimental "La Mayora", 29750, Algarrobo Costa, Málaga, España.

(2) Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, K.L. Ledeganckstraat 35, 9000 Gante, Bélgica.

* Autor de correspondencia: E. de la Peña [eduardo.delapena@ugent.be]

> Recibido el 15 de agosto de 2017 - Aceptado el 17 de agosto de 2017

de la Peña, E., Pérez, V., Alcaráz, L., Lora, J., Larrañaga, N., Hormaza, I. 2018. Polinizadores y polinización en frutales subtropicales: implicaciones en manejo, conservación y seguridad alimentaria. *Ecosistemas* 27(2): 91-101. Doi.: 10.7818/ECOS.1480

La demanda de frutas tropicales ha crecido durante la última década y esta tendencia sigue aumentando debido al incremento de la población mundial y a la mayor demanda que hay de estos productos en los mercados occidentales. Uno de los cuellos de botella en su producción es la polinización y el subsecuente manejo de los insectos polinizadores. Este manejo es además un factor determinante para la diversidad de los agrosistemas. La intensificación en la producción en muchas zonas del mundo requiere una gestión adecuada de los cultivos para permitir: (1) una producción óptima; (2) la conservación de las comunidades de polinizadores nativos y locales. Esto es particularmente acuciante en países en desarrollo donde la diversidad de polinizadores es poco conocida, pero, a la vez, está amenazada por la pérdida de hábitat como consecuencia de la intensificación agrícola. Algunos de estos cultivos se han introducido en áreas alejadas de las áreas nativas de origen, lo que es un desafío desde un punto de vista agronómico, pero brinda una oportunidad para estudiar en condiciones controladas nuevas estrategias de manejo acordes con una producción sostenible. En este trabajo presentamos una revisión sobre polinizadores y polinización en frutales subtropicales centrándonos en tres especies como son el mango, el aguacate y el chirimoyo. En base al conocimiento adquirido en un ámbito mediterráneo, planteamos una hoja de ruta para desarrollar estrategias de manejo adecuadas para otros cultivos y ámbitos geográficos.

Palabras clave: aguacate; chirimoyo; diversidad; frutales nativos; mango

de la Peña, E., Pérez, V., Alcaráz, L., Lora, J., Larrañaga, N., Hormaza, I. 2018. Pollinators and pollination in subtropical fruit crops: management and implications for conservation and food-security. *Ecosistemas* 27(2): 91-101. Doi.: 10.7818/ECOS.1480

The commercialization and consumption of tropical fruits has grown worldwide during the last decade. This trend is expected to continue, due to the increasing world population and the greater demand for these products in western markets. As in most fruit crops, one of the main bottlenecks in production is pollination, which determines fruit-tree and pollinator management to a large extent. Pollination management is therefore a defining factor in the composition and diversity of agro-systems. Because of this, the intensive production of fruit crops in many areas of the world requires adequate management of crops to enable: (1) an optimal production of fruit crops; (2) the conservation of insect communities. This is particularly important in developing countries, where the centers of genetic diversity of these crops are generally found and pollinator diversity is often poorly known and seriously threatened by agricultural intensification. However, some of these crops have been introduced into geographic areas away from the native areas of origin, which is an agronomic challenge but, at the same time, provides an opportunity to study and test under controlled conditions new management strategies. In this work we present a brief review on pollinators and pollination in subtropical fruit crops focusing on three species of international economic relevance such as mango, avocado and cherimoya. With the knowledge acquired on these species in a Mediterranean context, we propose a road-map to develop appropriate management strategies in other fruit crops and geographical areas.

Key words: avocado; cherimoya; diversity; mango; native fruit crops

Introducción

En la producción de frutales, como en el caso de otros cultivos, nos enfrentamos a una disyuntiva a la que es difícil dar respuesta. Por un lado, desde un punto de vista agronómico, se persigue optimizar la producción de tal manera que el cultivo produzca en abundancia y con la calidad requerida por el mercado a un coste mínimo pero, a la vez, esta producción debe ir asociada con un manejo sostenible que garantice la estabilidad del agrosistema a medio y largo plazo. Para mantener este balance no existen fórmulas universales y, sin embargo, lo que parece estar fuera de duda a la vista de varios estudios, es que la intensificación en la produc-

ción agraria va asociada a una pérdida de diversidad tanto taxonómica como funcional (Lázaro y Tur 2018, Firbank et al. 2008; Karp et al. 2012). Sin duda alguna, el caso de los (insectos) polinizadores es de especial relevancia al ser imprescindibles para la producción de fruta en la mayoría de los cultivos frutales (Gallai et al. 2009). La abeja de la miel, *Apis mellifera* y otras especies relacionadas, son, en muchos casos, los agentes a los que se acude para garantizar porcentajes de polinización y cuajado adecuados. Sin embargo, diferentes estudios, tanto en sistemas de climas templados como tropicales, ponen de manifiesto la necesidad de tener en cuenta especies silvestres para garantizar la producción (Agüero et al. 2008; Garibaldi et al. 2013; Kleijn et al. 2015; Rader et al.

2016). El objetivo de este trabajo no es poner en duda la importancia de *Apis* para la polinización en cultivos frutales sino plantear otras alternativas complementarias. Estas alternativas son especialmente necesarias en zonas en las que se cultivan frutales nativos y donde históricamente *Apis* es de reciente introducción, como es el caso de los cultivos frutales subtropicales en el continente americano (Crane 1992). Entendiéndose aquí por frutales subtropicales aquellos que se dan en zonas adyacentes a áreas climáticas estrictamente tropicales (ubicadas entre el trópico de Cáncer y de Capricornio) como son por ejemplo en centroamérica el chirimoyo (*Annona cherimola* Mill.), y el aguacate (*Persea americana* Mill.), o el lichi (*Litchi chinensis* Sonn.) y el mango (*Mangifera indica* L.) en Asia.

Desde un punto de vista agronómico, el principal problema para optimizar cualquier estrategia de manejo, como es la polinización, es la falta de conocimiento acerca del sistema biológico al que debemos hacer frente. Nuestra falta de conocimiento respecto a polinizadores y frutales se puede considerar en tres ámbitos complementarios: (1) la biología y la composición de la comunidad de polinizadores operando en el agrosistema; (2) la biología floral y fenología del cultivo que manejamos; (3) la relación entre la comunidad de plantas y cubiertas vegetales y los propios cultivos que determina en gran medida el uso del terreno por insectos polinizadores. Sorprendentemente, nuestra aproximación al manejo de frutales subtropicales viene determinada por el trabajo desarrollado en frutales de clima templado o estrictamente mediterráneo, gran parte de ellos pertenecientes a la familia de las Rosáceas p.ej. manzano, almendro, melocotonero. Sin embargo, los principios de manejo en estos frutales no se deberían necesariamente extrapolar a cultivos frutales tropicales o subtropicales dado que tanto la estructura floral como su fenología requieren de polinizadores con otras características. Es por ello que es en estos sistemas donde es particularmente necesario abordar estas tres áreas de conocimiento (i.e. polinizadores, biología floral, ecología de paisaje). Sin embargo, cualquier planteamiento que busque una mejora de la producción no puede obviar otros asuntos que son también de suma importancia en este caso. Por un lado, las zonas de producción agrícola para algunas de estas especies de frutales están o son adyacentes a puntos calientes de diversidad por lo que el manejo de estos cultivos debería ser especialmente respetuoso con el medio (Potts et al. 2010; Henle et al. 2008; Carvalheiro et al. 2010). Por otro lado, es también en estas zonas donde, por cuestiones de desarrollo económico y/o problemas de seguridad alimentaria, se requieren estrategias que garanticen una producción estable y sostenible de alimentos a costes mínimos (Gallai et al. 2009).

Frutas subtropicales en un contexto internacional

El mercado de frutas subtropicales está dominado por unas diez especies de cultivos. El plátano (o banano), la piña y los cítricos más comunes (naranja, limón, lima, etc. en muchos casos son considerados como categoría aparte dentro de las frutas subtropicales), son, tanto por volumen de producción, como por el monto económico que mueven, los cultivos de frutales de más importancia. Les siguen el mango, la papaya y el aguacate. Si dejamos a un lado estas frutas que dominan los mercados internacionales, y nos centramos en otras especies habituales en mercados locales en las zonas nativas de frutales subtropicales, el número de especies sube enormemente. En Latinoamérica se estima que hay cerca de 1000 especies de cultivos de frutales con cuotas de mercado y producción limitadas, pero con importancia en la cadena alimentaria a nivel local (Galán Saucó et al. 2013). En este escenario internacional de producción de fruta, los países en desarrollo representan alrededor del 98 % de la producción, mientras que los países desarrollados dominan el 80 % del comercio de importación (FAO 2011; Eurostat 2012). La demanda y consumo de frutas tropicales están aumentando de manera destacada en todo el mundo y, particularmente, en Europa. Por ello, la producción de frutas tropicales aumenta en promedio a una tasa de, aproximadamente, 6% por año (Mohamed et al. 2011).

Zonas de producción de frutales subtropicales

Tradicionalmente, la producción de frutas subtropicales ha estado centrada en las zonas de cultivo nativas para muchos de estos productos. Sin embargo, en los últimos 100 años y tras el resultado de diferentes programas de selección y mejora, se han introducido variedades adaptadas a climas más templados en zonas geográficamente alejadas de áreas originarias de producción. Un caso extremo de esta situación es el continente Europeo donde además de las regiones ultraperiféricas con climas subtropicales y tropicales (Islas Canarias, Madeira, Azores, Guadalupe, Guayana francesa, Martinica, Mayotte, Reunión y San Martín), la producción de cultivos tropicales se centra en aquellas zonas que experimentan un clima benigno durante todo el año. Por lo tanto, esta producción se reduce a algunas pequeñas zonas costeras de Europa continental (este y sur del Mediterráneo en España, la región del Algarve en Portugal, Sicilia en Italia y algunas islas del archipiélago heleno). Aunque en Europa hay un incremento constante y sostenido del área destinada a la producción de cultivos frutales subtropicales (de la Peña 2016), la actual demanda conduce inevitablemente a un aumento del volumen de frutas subtropicales y tropicales importadas desde el extranjero, tanto desde América Latina como desde África y Asia, lo que hace que sea prioritario desarrollar estrategias sostenibles de manejo a nivel local (en las zonas de producción de países tropicales). Por último, y aunque no directamente relacionado con las interacciones y manejo de polinizadores, pero no por ello menos importante, hay un problema añadido que es que la demanda internacional de este tipo de frutas está generalmente asociada a la importación de variedades muy concretas que dominan el mercado, con el consiguiente incremento de las producciones monovarietales en las zonas de origen de estos cultivos y, por tanto, la amenaza sobre la disminución de la diversidad genética de estos cultivos en sus lugares de origen y diversificación. Por lo tanto, sería de interés diversificar la gama de variedades comercializadas de frutales tropicales para ampliar la temporada de cosecha y, al mismo tiempo, aumentar la resistencia frente a estreses bióticos y abióticos, especialmente en un contexto de cambio climático.

Debido a que diferentes variedades de frutales pueden comportarse de manera distinta en lo que se refiere a su floración y la interacción con polinizadores, es imprescindible abordar estas cuestiones cuando se persigue la diversificación de la producción de frutas en el área de origen. Aquí, hay que tener en cuenta que esta tendencia a los cultivos monovarietales en estas especies es todavía más preocupante en zonas alejadas de sus centros de origen. En muchos de estos lugares como la costa Mediterránea andaluza, la dependencia de una única variedad (p. ej. más del 80% de la producción de aguacate y mango está copada por las variedades Hass y Osteen, respectivamente, mientras que el 98% de la superficie de chirimoyo está ocupada por la variedad Fino de Jete) hace que estos cultivos sean especialmente vulnerables a plagas o enfermedades específicas.

En este trabajo presentamos una revisión sobre polinizadores y polinización en frutales subtropicales centrándonos en tres especies de relevancia en un ámbito internacional como son el aguacate, el mango y el chirimoyo. La selección de estas especies no es baladí e ilustra escenarios biológicos que requieren distintas estrategias de manejo cuando se precisa mejorar la producción de fruta. Paradójicamente la fuente principal de conocimiento adquirido para estas especies proviene de áreas ajenas a su lugar de origen. En concreto, nuestra aproximación al estudio de estas especies se ha dado en un contexto climático y geográfico mediterráneo en el sur de España. Con el conocimiento adquirido estudiando estas especies en este ámbito geográfico (fuera del contexto nativo), planteamos una hoja de ruta, todo lo general que permite un medio biológico tan complejo como es el de la interacción de frutales e insectos polinizadores, para desarrollar estrategias de manejo adecuadas en otras especies y ámbitos geográficos.

Aguacate

El aguacate pertenece a la familia de las Lauráceas incluida en el orden Laurales que, forma parte del complejo Magnoliid dentro de las Angiospermas basales. Se trata de un frutal subtropical de hoja perenne nativo de América Central y de México donde fue domesticado y cultivado desde tiempos remotos (Galindo-Tovar et al. 2008; Chen et al. 2009).

Aunque las flores de aguacate son bisexuales, presentando órganos funcionalmente masculinos y femeninos, éstos se encuentran separados en el tiempo mediante un mecanismo conocido como dicogamia protogínica sincronizada (Davenport 1986) que determina la interacción con los insectos polinizadores. Cada flor abre dos veces; la primera vez funcionalmente como femenina (estigma receptivo); después, la flor cierra y abre de nuevo el día siguiente funcionalmente como masculina (dehiscencia de las anteras) (Fig. 1). Los diferentes cultivares de aguacate se clasifican en dos grupos (A o B) en base a su comportamiento floral (Nirody 1922). En los cultivares de tipo A, las flores abren durante la mañana en estado femenino, cierran a mediodía y abren de nuevo durante la tarde del día siguiente en estado masculino. En los cultivares de tipo B, las flores abren durante la tarde en estado femenino, cierran al anochecer y abren de nuevo por la mañana del día siguiente en estado masculino (Stout 1923). No obstante, es frecuente, en algunos momentos del ciclo floral observar flores en diferentes estadios sexuales en el mismo árbol o entre árboles del mismo genotipo, favoreciendo así la autopolinización durante un número limitado de horas que es altamente dependiente de las condiciones ambientales, fundamentalmente temperatura y humedad relativa.

En su zona de origen, en Mesoamérica, las flores de aguacate son visitadas por más de cien especies distintas de Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Heteroptera, contribuyendo, la mayoría de ellas, a su polinización (Tabla 1) (Free 1993; Castañeda-Vildózola et al. 1999; Can-Alonzo et al. 2005). La contribución de los distintos insectos en la polinización del aguacate en base a su densidad, número de visitas y cantidad de polen depositado tras su visita es muy variada en el área nativa de cultivo. De tal manera que los polinizadores más comúnmente observados visitando las flores de aguacate en México y en el centro de América son abejas y abejas sin aguijón (Apidae, Meliponinae respectivamente), avispa, en particular la avispa mexicana de la miel (*Brachygastra mellifica*), moscas, escarabajos e incluso murciélagos (Angel 1984; Crane 1992; Free y Williams 1976; Papademetriou 1976; Roubik 1995; Ish-Am et al., 1999).

Las abejas sin aguijón están bien adaptadas a la polinización del aguacate puesto que son más pequeñas que la abeja de la miel y al visitar la flor de aguacate tienen contacto por la zona ventral y lateral del tórax y abdomen con los estambres y el estigma, permitiendo así la recolección de gran cantidad de polen. Tanto las abejas sin aguijón como la avispa mexicana de la miel muestran una mayor preferencia por las flores de aguacate que la abeja doméstica, lo que probablemente indica una mayor afinidad de estos grupos por las recompensas florales que ofrece el aguacate.

También las moscas se consideran polinizadores potenciales (Vischer y Sherman 1998) ya que pueden observarse en altas densidades y algunas especies de las familias *Califora*, *Muscidae* y *Syrphidae* suelen llevar polen y tener un contacto efectivo con el estambre y el estigma, aunque presentan una baja frecuencia de visitas.

A nivel mundial, la abeja de la miel, introducida en América por los españoles en el siglo XVI (Crane 1992; Roubik 1998), es un importante polinizador para el aguacate, aunque debido al poco atractivo de sus flores, la polinización suele ser poco eficiente y estas abejas frecuentemente se desplazan a flores de otras especies que les son más atractivas. Cuando se compara la composición de néctar de las flores de aguacate con la de cítricos (que resulta altamente atractivo para las abejas), se observa un mayor contenido en potasio y fósforo, elementos que resultan repelentes para las



Figura 1. Flores de aguacate, diferencias entre la flor en estado femenino (izqda.) y masculino (dcha.). La flor en estado femenino se está cerrando mientras que la flor en estado masculino se está abriendo. Dependiendo de las condiciones ambientales este solape en estados sexuales dentro de la misma panícula y árbol puede durar entre 2 y 4 horas favoreciendo la transferencia de polen por insectos desde flores en estado masculino a flores en estado femenino.

Figure 1. Avocado flowers; female flower (left) and male flower (right); the female flower is closing and the male flower is getting open. Environmental conditions influence the overlap of the two sexual states within the same flower panicle determining the potential transfer of pollen from male to female flowers.

abejas (Afik et al. 2006). Otro polinizador que ha sido objeto de estudio son los abejorros *Bombus* spp. (Ish-Am y Eisikowitch 1996). Éstos son más activos que las abejas de la miel en periodos de bajas temperaturas, días nublados y días con lluvias suaves. Sin embargo, hasta la fecha no se han hecho estudios detallados para ver la efectividad de los abejorros en la polinización de este frutal.

En Sudáfrica, las abejas de la familia Anthophoridae y en particular la especie *Allodape microsticta* Cockrrell se consideran polinizadores del aguacate (Eardley y Mansell 1993). En este mismo contexto geográfico, se ha observado que los dípteros de las familias Calliphoridae (*Chrysomya megacephala*), Syrphidae y Tachinidae, visitan frecuentemente las flores de aguacate y llevan gran cantidad de polen en sus cuerpos, indicando que pueden participar en la polinización (Vithanage 1990).

Estudios llevados a cabo en España, el único país europeo con una producción comercial significativa de aguacate, muestran que el porcentaje de flores en estado femenino que presentan granos de polen sobre su estigma es muy bajo, y que la mayoría de las flores reciben el polen cuando abren en estado masculino (Alcaraz y Hormaza, datos sin publicar). Sin embargo, aquellos granos de polen que alcanzan los estigmas de flores abiertas en estado masculino, aunque son capaces de germinar y producir tubos polínicos que llegan al óvulo, generalmente no llegan a ser efectivos en la fecundación al encontrarse con un óvulo ya degenerado. Con el fin de incrementar la tasa de deposición de polen durante la fase femenina del ciclo floral y, por tanto, la probabilidad de que la fecundación tenga lugar, se han llevado a cabo ensayos en los que se ha incrementado el número de colmenas de *A. mellifera* en parcelas de producción, viéndose que, aunque el porcentaje de flores que reciben polen durante su apertura en el estado femenino se incrementó considerablemente, el porcentaje de polinización (i.e. estigmas donde hay germinación de granos de polen) sigue siendo muy bajo, lo que viene a demostrar la poca eficacia de la abeja de la miel como polinizador para aguacate. Estos resultados indican que, aunque se puede mejorar la polinización incrementando el número de colmenas, la abeja de la miel no puede ser considerada como un polinizador óptimo para este frutal subtropical y, por tanto, se deberían estudiar otros polinizadores complementarios (Fig. 2A-E).

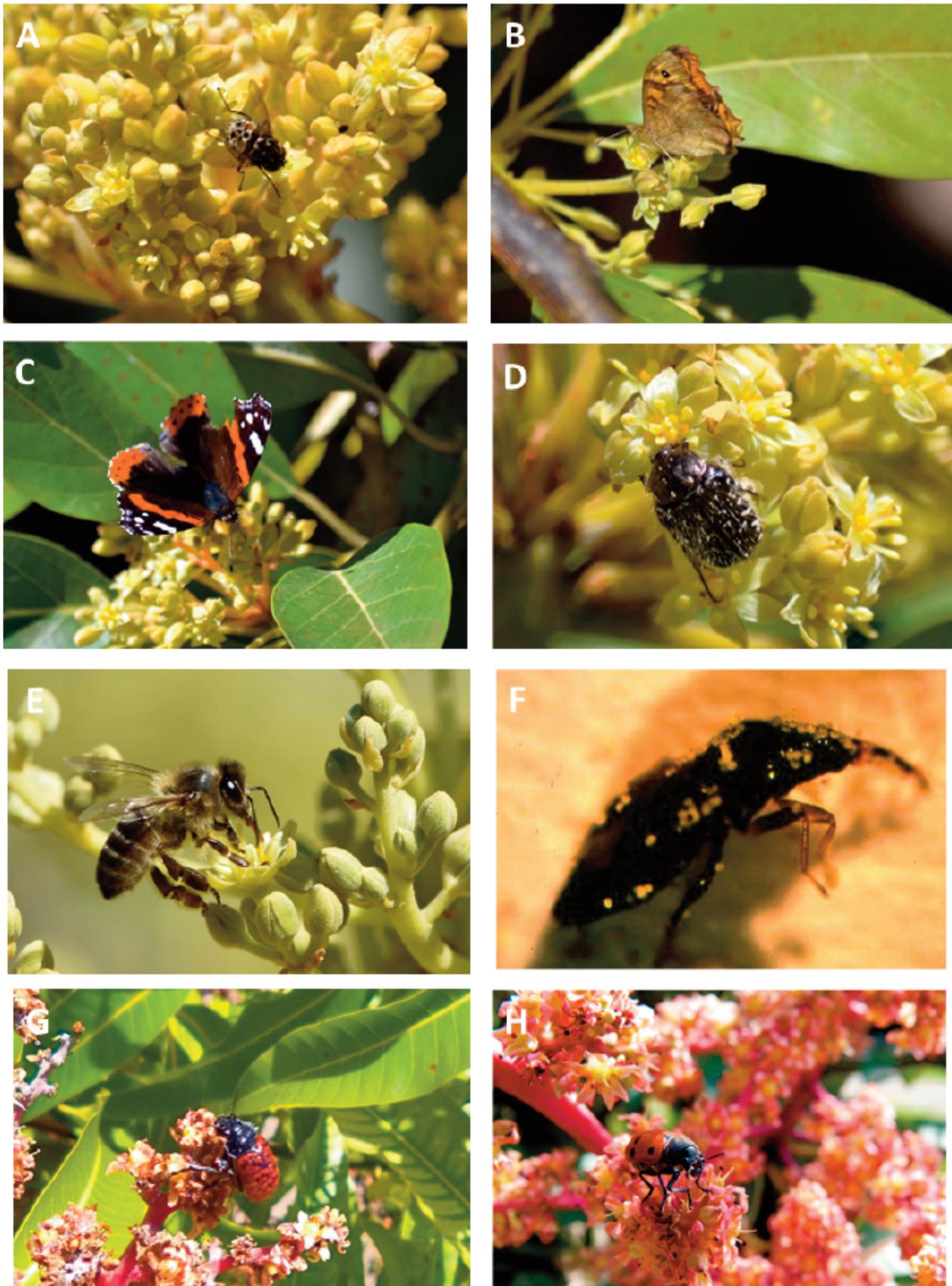


Figura 2. Diversidad de polinizadores sobre flores de frutales subtropicales en un contexto climático mediterráneo: A) Díptero sobre flor de aguacate; B) *Pararge aegeria* libando en flor de aguacate; C) *Vanessa atalanta* libando en aguacate; D) *Oxythirea funesta* alimentándose de polen de aguacate; E) abeja de la miel recogiendo néctar en aguacate; F) *Orius* con granos de polen de chirimoyo adheridos a cabeza, abdomen y tórax; G) *Lagnea variolosa* alimentándose de polen de mango; H) Crisomélido sobre panícula floral de mango; I) Sífido sobre panícula floral de mango

Figure 2. Diversity of pollinators associated with subtropical fruit crops in a Mediterranean context: A) Diptera on avocado flower; ; B) *Pararge aegeria* on avocado flower; C) *Vanessa atalanta* on avocado flower; D) *Oxythirea funesta* feeding on avocado; E) Honey bee on avocado; F) *Orius* sp. showing custard apple pollen on head, thorax and abdomen ; G) *Lagnea variolosa* on mango flower; H) Crisomélido sobre panícula floral de mango; I) Syrphid fly on mango flower.

Tabla 1. Polinizadores de mango, chirimoyo y aguacate. Extraído de Wysoki 1997, Peña et al. 2002 y Ramírez y Davenport (2016).**Table 1.** Pollinators of mango, cherimoya and avocado. Extracted from Wysoki 1997, Peña et al. 2002 and Ramírez and Davenport (2016).

	Orden	Familia	Región
Mango	Hymenoptera	Apidae	Cosmopolita
		Crabronidae	Israel
		Halictidae	Taiwán
		Formicidae	Brasil, India, Israel, Sudáfrica
		Vespidae	Brasil, India
	Diptera	Anthomyiidae	Israel
		Calliphoridae	India, Costa Rica, Brasil, Israel, Filipinas, Taiwán
		Chloropidae	Israel
		Chironomidae	Brasil
		Conopidae	Israel
		Dolichopodidae	Brasil
		Milichidae	Brasil, Israel
		Muscidae	Brasil, India, Israel, Taiwán
		Otididae	Brasil, Israel
		Rhiniidae	Sudáfrica
		Rhinophoridae	Israel
Sarcophagidae		Brasil, Israel	
Sepsidae		Israel	
Sciaridae		Costa Rica	
Syrphidae		Brasil, Costa Rica, Filipinas, India, Israel	
Tabanidae	Brasil		
Tachinidae	Brasil, Israel		
Tephritidae	Brasil		
Tipulidae	Brasil		
Coleoptera	Alleculidae	Israel	
	Coccinelidae	India, Israel	
	Cantharidae	Costa Rica, Israel	
	Rutelidae	Costa Rica	
	Scarabeidae	Israel	
Hemiptera	N.D.	Brasil, Colombia, India	
Lepidoptera	N.D.	Colombia, India	
	Lycaenidae	Costa Rica	
	Nimphalidae	Costa Rica	
Aguacate	Hymenoptera	Apidae	Cosmopolita
		Vespidae	México
	Diptera	Calliphoridae	Sudáfrica, Nueva Zelanda
		Syrphidae	Sudáfrica
		Tachinidae	Sudáfrica
	Coleoptera	Sin determinar	Sudáfrica
	Hemiptera	Sin determinar	Sudáfrica
Lepidoptera	Sin determinar	Sudáfrica	
Chiroptera	Sin determinar	México	
Chirimoyo	Coleoptera	Nitidulidae	Israel, Australia, Florida, Chile, México, Costa Rica
		Anthocoridae	España
		Staphylinidae	California, México

Chirimoyo y otras anonáceas

El chirimoyo pertenece a la familia de las Anonáceas incluida en el orden Magnoliales que, al igual que las Laurales, forma parte del complejo Magnoliid dentro de las Angiospermas basales. Es una especie nativa de Mesoamérica e introducida más tardíamente durante migraciones precolombinas en buena parte de Sudamérica (Larranaga et al. 2017). Las flores están insertadas en las axilas de las hojas, son hermafroditas, colgantes y alargadas, poco llamativas y muy aromáticas (Fig. 3). Pueden aparecer solitarias o en grupos de 2-3. La flor presenta tres pétalos grandes y carnosos y, de forma menos apreciable, otros tres pétalos entre estos. Tiene tres pequeños sépalos en una corona bajo los pétalos (Fig. 3). El ciclo de la flor, al igual que el aguacate presenta dicogamia protogínica, transcurre en aproximadamente 36 h pero, en este caso, las flores no se cierran entre el estado femenino y el masculino. Los pétalos están casi soldados al comenzar la antesis (apertura de la flor) y empiezan a separarse lentamente al principio de la maduración de la flor (Lora et al. 2010). La época y la duración de la floración dependen de las condiciones climatológicas.

En la familia de las anonáceas la polinización se realiza generalmente por coleópteros, aunque en algunas especies también los thrips o el viento pueden jugar un papel importante. La cámara floral formada por los pétalos, además de servir para atraer a los insectos por la emisión de aromas florales, les sirve de refugio (Gottsberger 1999). Las flores no producen néctar por lo que los insectos se alimentan de los pétalos, de la parte carnosa del extremo de los es-



Figura 3. Flores de chirimoyo.

Figure 3. Cherimoya flowers.

tambres, del polen y de las exudaciones de los estigmas. Algunos insectos usan las flores como lugar de cópula (Peña 2002). Por regla general la mayoría de las anonáceas presentan los granos de polen en mónadas (i.e. granos de polen individuales) salvo algunas especies de *Annona* (Lora et al. 2009, 2014; Tsou y Fu 2002), *Pseuduvaria* (Su y Saunders 2004) y *Cymbopetalum* (Tsou y Fu 2007) donde también se pueden presentar agrupaciones de cuatro u ocho granos de polen que favorecen la polinización por coleópteros.

Las características de la flor determinan los insectos polinizadores (Tabla 1). Así, hay anonáceas como *Annona cherimola* que presentan una cámara floral pequeña polinizada por pequeños coleópteros (Nitidulidae, Curculionidae o Chrysomelidae) y cuya antesis puede ser diurna y/o nocturna. En el caso de especies con cámaras florales más grandes, éstas son visitadas por grandes coleópteros (Dynastinae) con actividad nocturna, coincidiendo con la antesis de estas flores (Gottsberger 1999). Aunque de menor importancia, las abejas también pueden actuar como insectos polinizadores en algunas especies de esta familia; este es el caso de las abejas macho de *Eulaema bomboformis* y abejas sin aguijón Meliponidae, en particular la especie *Unonopsis guatteroides* (Carvalho y Webber 2000). Otros casos singulares son *Uvaria elmeri*, que es polinizada por cucarachas (Blattellidae) y moscas (Nagamitsu y Inoue 1997). Las anonáceas polinizadas por coleópteros generalmente emiten un fuerte olor, sus flores son amarillas, verdes o rojas y a menudo péndulas (Gottsberger 1999). Las anonáceas polinizadas por thrips tienen pétalos blancos, con flores generalmente erectas, sus estambres no están tan densamente agrupados como las polinizadas por coleópteros y el olor es agradable (Gottsberger 1999). En el caso de especies con grandes cámaras de polinización como ocurre con *Annona coriacea*, *A. montana*, *A. dioica*, *A. cornifolia* (Kiill y da Costa 2003; Morton 1987) y *A. muricata* (Gottsberger 1999) los aromas florales se producen por el fenómeno de termogénesis en el cual se eleva la temperatura durante la antesis, haciendo volatilizar distintos aromas florales que son detectados por los insectos.

En la mayoría de los países fuera del continente americano en los que se ha introducido el cultivo de anonáceas frutales, esta introducción no se ha acompañado con la de los insectos polinizadores presentes en el área de origen. Por ello, en muchos casos, el cultivo comercial requiere de polinización manual. El productor recoge polen que después aplica manualmente en las flores. No obstante, incluso en áreas alejadas del centro de origen, como ocurre en España, algunos grupos de hemipteros (género Orius) y nitidúlidos (coleoptera) pueden tener cierta efectividad en la polinización bajo condiciones adecuadas de sombreado y humedad (Fig. 2F). Hecho que apunta a posibilidades alternativas a la polinización manual en la producción de chirimoya.

Mango

El Mango es un frutal tropical originario del Sureste asiático (Bompard y Schnell 1997), donde fue domesticado en tiempos remotos y desde donde se ha extendido a otras regiones del mundo (Mukherjee 1997). El desarrollo de variedades más adaptadas a regiones subtropicales, fundamentalmente originadas en los programas de mejora de Florida durante el siglo XX, ha propiciado la expansión del cultivo a prácticamente todas las regiones tropicales y subtropicales del mundo, entre las que se encuentra España (FAOSTAT 2016). De hecho, la producción española concentra la producción comercial de este cultivo más alejada del Ecuador. Al igual que el aguacate, uno de los principales cuellos de botella en la producción de mango es el bajo porcentaje de cuajado con relación al número inicial de flores producidas, lo que frecuentemente va asociado a bajos niveles de polinización, y donde prácticas de cultivo intensivas que repercuten directamente sobre la riqueza de polinizadores probablemente agravan el problema (Kremen et al. 2002; Geslin et al. 2016). Es por ello que durante los últimos años ha aumentado el interés en el estudio de la fauna de polinizadores asociada a este cultivo y de cómo cambios en el manejo de polinizadores repercuten en la producción final.

El mango es una especie típicamente entomófila donde los insectos son los vectores que permiten el intercambio de polen entre las flores y facilitan una producción óptima (Kumar et al. 2016) (Tabla 1). Durante la floración, el mango produce inflorescencias piramidales que están compuestas por cientos de flores hermafroditas y masculinas, en una proporción variable dependiendo de los genotipos (Singh 1954), considerándose, por ello, como una especie andromonoica. Las flores son sencillas al estar compuestas generalmente por un único estambre, portador del polen, y un pistilo en las flores hermafroditas, que está ausente en las masculinas. Es característica la presencia en la base de la flor de nectarios en forma de anillo que actúan como atrayente de insectos (Mukherjee 1997; Siqueira et al. 2008). La comunidad de insectos que visitan y polinizan las flores de mango es variable dependiendo de las regiones geográficas en las que se cultiva, exceptuando obviamente taxones cosmopolitas (Tabla 1). Los principales grupos de polinizadores pertenecen a los órdenes Diptera e Hymenoptera, aunque también se han observado con frecuencia especies de otros órdenes p. ej. Coleoptera, Hemiptera y Lepidoptera (Tabla 1; Fig. 2G-H) (Wysoki 1997; Ramírez y Davenport 2016). En un ámbito de clima mediterráneo, los estudios llevados a cabo por Dag y Gazit (2000) en plantaciones de mango en Israel muestran que las especies encontradas, aunque marcadamente diferentes a las descritas en otros países dado el contexto biogeográfico en el que se ubican estas plantaciones, presentan una gran similitud funcional con géneros y familias descritos previamente para este cultivo (Amin et al. 2015; Huda et al. 2015). Respecto a la idoneidad para la polinización de diferentes grupos, la literatura actual no permite hacer afirmaciones categóricas. Mientras que algunos autores apuntan a los dípteros como los principales responsables por diversidad y número y por permanecer más tiempo en cada flor (Malerbo-Souza y Halak 2009; de Sousa et al. 2010), otros autores consideran que son las abejas los polinizadores idóneos al visitar más flores en menos tiempo (Siqueira et al. 2008). En cualquier caso, no todos los insectos visitantes de las flores de mango realizan una polinización efectiva que repercuta en un cuajado adecuado. Abordajes experimentales han permitido observar que la introducción de abejas favorece la polinización y redundante en incrementos significativos del cuajado de fruta (Dag y Gazit 2000; Dag et al. 2001; Mizuno et al. 2007). De la misma manera, la introducción de moscas, tanto en árboles cubiertos con mallas (Saeed et al. 2016) como en invernaderos (Galán-Saúco et al. 1997), también se ha visto asociada a un incremento en el porcentaje de cuajado. Lo que parece más demostrado es que una mayor abundancia y riqueza de polinizadores se ve reflejada en una mayor producción (Carvalho et al. 2010; Saeed et al. 2016). De acuerdo a la literatura disponible, la abundancia de polinizadores es inversamente proporcional a la intensificación de las plantaciones, donde la ausencia de zonas reserva de polinizadores próximas a las plantaciones de mango repercute negativamente en la producción; del mismo modo, el uso de pesticidas va asociado a una pérdida en la abundancia y diversidad de polinizadores (Siqueira et al. 2008; Carvalho et al. 2010; Carvalho et al. 2012). Una alternativa que se ha sugerido es la creación de parches de vegetación natural intercalados con las plantaciones para favorecer la atracción de insectos potencialmente polinizadores del mango (Carvalho et al. 2012). Es por ello que el manejo de las cubiertas vegetales en parcelas de producción es igual de importante que el propio manejo de polinizadores mediante introducción de moscas o abejas (Roubik 1995; Wysoki et al. 2002).

Manejo de polinizadores y diversidad

Tanto el aguacate como el chirimoyo, al ser nativos de América, han evolucionado en ausencia de abejas de la miel y dependen para su polinización en su área nativa de taxones autóctonos de polinizadores. En el caso del mango, originario del sur de Asia, la diversidad de insectos que visitan las flores es enorme lo que sugiere que los bajos porcentajes de cuajado en esta especie están más relacionados con las visitas de diferentes polinizadores que con el uso de sólo un grupo de especies. Las propias características florales del mango (estructurales y aromáticas) apuntan también a otros gru-

pos (Dípteros y Coleópteros) como principales polinizadores. Pese al conocimiento que nos brinda el estudio de las propias especies en el área de origen de estos cultivos, fuera de estas zonas de producción se ha recurrido recurrentemente a la abeja de la miel para intentar garantizar porcentajes mínimos de cuajado de fruta. La extrapolación de los resultados obtenidos en estas zonas alejadas del centro de origen de las especies ha hecho que, en muchos casos, también se recurra a la abeja de la miel como polinizador en las zonas de origen de estos cultivos. Sin embargo, la introducción masiva de la abeja de la miel en las zonas de origen de estos cultivos presenta un riesgo de desplazar taxones locales de polinizadores sin garantizar una mejora substancial en los porcentajes de cuajado de fruta (Rader et al. 2016). Un caso extremo en los cultivos aquí descritos es el del chirimoyo cuya producción fuera de su área de origen depende de técnicas de polinización manual.

Con todo esto, a pesar de que hay disponibles un número relativamente limitado de trabajos que hayan evaluado la eficacia de otros agentes polinizadores, parece claro que hay una base biológica para buscar otras alternativas más viables que aprovechen los propios recursos naturales de los agrosistemas donde se dan estos cultivos. Un buen ejemplo de esto es la identificación de *Orius* en el sur de España asociado a plantaciones de chirimoyo. Utilizado originariamente para el control de plagas, se ha visto posteriormente que estos hemípteros nativos europeos, se alimentan del polen del chirimoyo y garantizan niveles bajos, sin intervención humana, de polinización. Este es un ejemplo que ilustra como taxones de áreas en las que se han introducido estos cultivos que no están presentes en el área nativa pueden ocupar nichos similares a grupos taxonómicos y geográficamente alejados. Identificar o predecir este tipo de procesos es clave para poder diversificar los insectos polinizadores manejados en las plantaciones y evitar así la excesiva dependencia de una única especie polinizadora. Por ello, el hecho de que estas especies se cultiven en la actualidad en regiones tanto geográfica como climáticamente alejadas de sus zonas de origen se debe contemplar como una oportunidad para, por un lado, ahondar en el estudio de la fauna entomológica local y de esa manera identificar grupos funcionalmente adaptados a estas nuevas especies introducidas y, por otro lado, estudiar la biología floral de los cultivos.

La diversidad como garantía de la sostenibilidad y la seguridad alimentaria

Aunque la dieta humana en cuanto a ingesta calórica *per capita* depende principalmente de cultivos de polinización anemófila (fundamentalmente cereales), las frutas suponen una fuente fundamental de vitaminas, carotenos y sales minerales. Se estima que el 40% de los recursos nutritivos de la dieta humana dependen de este tipo de cultivos (Gallai et al. 2009). Se calcula que en la actualidad casi dos mil millones de personas sufren de desnutrición parcial, esto es la falta de nutrientes esenciales necesarios para el desarrollo de un individuo sano pese a una ingesta suficiente de calorías (IFPRI 2014). Este tipo de problemas están especialmente presentes en países en vías de desarrollo. Las frutas como la de las especies mencionadas en esta revisión, suponen una fuente esencial de complementos nutricionales. Diferentes estudios apuntan a que si las amenazas actuales sobre los insectos polinizadores se mantienen, se pueden aumentar los problemas de bajas producciones y, como consecuencia, este tipo de problemas asociados a una malnutrición parcial seguirán aumentando, anclando el desarrollo de una parte importante de la población en países en desarrollo por problemas de salud (IFPRI 2014). De la misma manera, los polinizadores aseguran indirectamente el mantenimiento de toda la cadena trófica que depende de frutas y semillas para su subsistencia. La pérdida de diversidad de polinizadores asociada a usos intensivos del territorio no sólo afecta, por tanto, directamente a la capacidad de producir alimento sino que subsidiariamente determina la diversidad de muchos otros grupos. Por tanto, la diversificación en cuanto a la utilización de polinizadores redundante también en el mantenimiento de agrosistemas más resistentes y que benefician a toda la comunidad (Allen-Wardle et al. 1998).

Como apuntábamos en la introducción de esta revisión, la producción de fruta está concentrada en unas pocas especies que dominan el mercado mundial. Sin embargo, a nivel local hay muchas especies que se cultivan y que tienen suma importancia en la dieta de pequeñas comunidades y que suponen un aporte complementario de vitaminas y minerales (McKee y Latner 2000; Gri-vetti y Ogle 2000). Sin embargo, los estudios de biología floral y de polinizadores en estas especies infrautilizadas son aún más limitados que en las especies con mayor importancia comercial. No obstante, del estudio de especies subtropicales de importancia económica sí se puede plantear una estrategia común (independientemente de la especie) para mejorar a medio plazo las estrategias de mejora de producción y en la gestión de polinizadores donde se debe: 1) hacer una caracterización de la comunidad de polinizadores nativa; 2) estudiar la biología reproductora del cultivo; 3) estudiar la biología de la polinización y del cuajado de fruta; 4) dar respuesta a cuestiones de manejo del territorio y de parcela para optimizar la actividad y crecimiento de polinizadores y cultivos, respectivamente (Fig. 4).

Bancos de germoplasma y polinización

No es posible desligar estudios de diversidad de polinizadores de la diversidad de los cultivos a los que polinizan. En las zonas de origen de las especies esta diversidad botánica/genética ya existe y su mantenimiento depende de estrategias de manejo de los cultivos para limitar en lo posible un exceso de producción de una o pocas variedades clonales. Sin embargo, en otras zonas en las que estos cultivos han sido introducidos la mejor herramienta disponible para abordar en condiciones controladas este tipo de cuestiones son las colecciones vivas de germoplasma *ex situ*. Estas colecciones, pese a ser una estrategia costosa y que conlleva riesgos de pérdida por la exposición de las accesiones a desastres ambienta-

les o enfermedades (O'Brien 2016) (aspecto que puede ser subsanado mediante la creación de réplicas de las colecciones tanto *ex situ* como *in vitro*), permite, de manera paralela, llevar a cabo ensayos de gran valor. Así, diferentes genotipos (cultivares) pueden ser evaluados morfológica, fenológica, agronómica y molecularmente bajo las mismas condiciones edafoclimáticas. Por otro lado, la influencia de las condiciones bióticas y abióticas en el desarrollo de los individuos puede ser estudiada comparando los resultados de estas evaluaciones entre mismos genotipos (cultivares) clonales incluidos en colecciones de campo situadas en diferentes localizaciones geográficas (Saad y Rao 2001; Upadyaya et al. 2008). Por consiguiente, los estudios de polinización en colecciones de germoplasma pueden ayudar a entender no sólo la posible función que los agentes polinizadores de la zona pueden tener en especies/genotipos introducidos, sino también cómo los mismos genotipos reaccionan a diferentes agentes.

Actualmente, el CSIC en el Instituto de Hortofruticultura Subtropical y Mediterránea La Mayora (Málaga, España) alberga las únicas colecciones de germoplasma *ex situ* de cultivos frutales subtropicales y tropicales en la Europa continental (Fig. 5). Estas colecciones se componen de material que incluye cientos de entradas de chirimoyo, mango, aguacate y otras especies frutales subtropicales como lichi, longan (*Dimocarpus longan*) o la carambola (*Averrhoa carambola*). El propósito principal del mantenimiento y estudio de estas colecciones vivas es analizar los factores bióticos y abióticos que limitan la producción agronómica de estos cultivos, y determinar qué variedades muestran un mayor potencial para la producción y la mejora. La disponibilidad de este tipo de colecciones hace que se pueda estudiar en situaciones muy diferentes a las de su centro de origen la interacción de los diferentes cultivares con los polinizadores presentes en estas nuevas zonas de cultivo y, por tanto, diseñar estrategias de manejo tanto de variedades como de polinizadores para optimizar la producción.

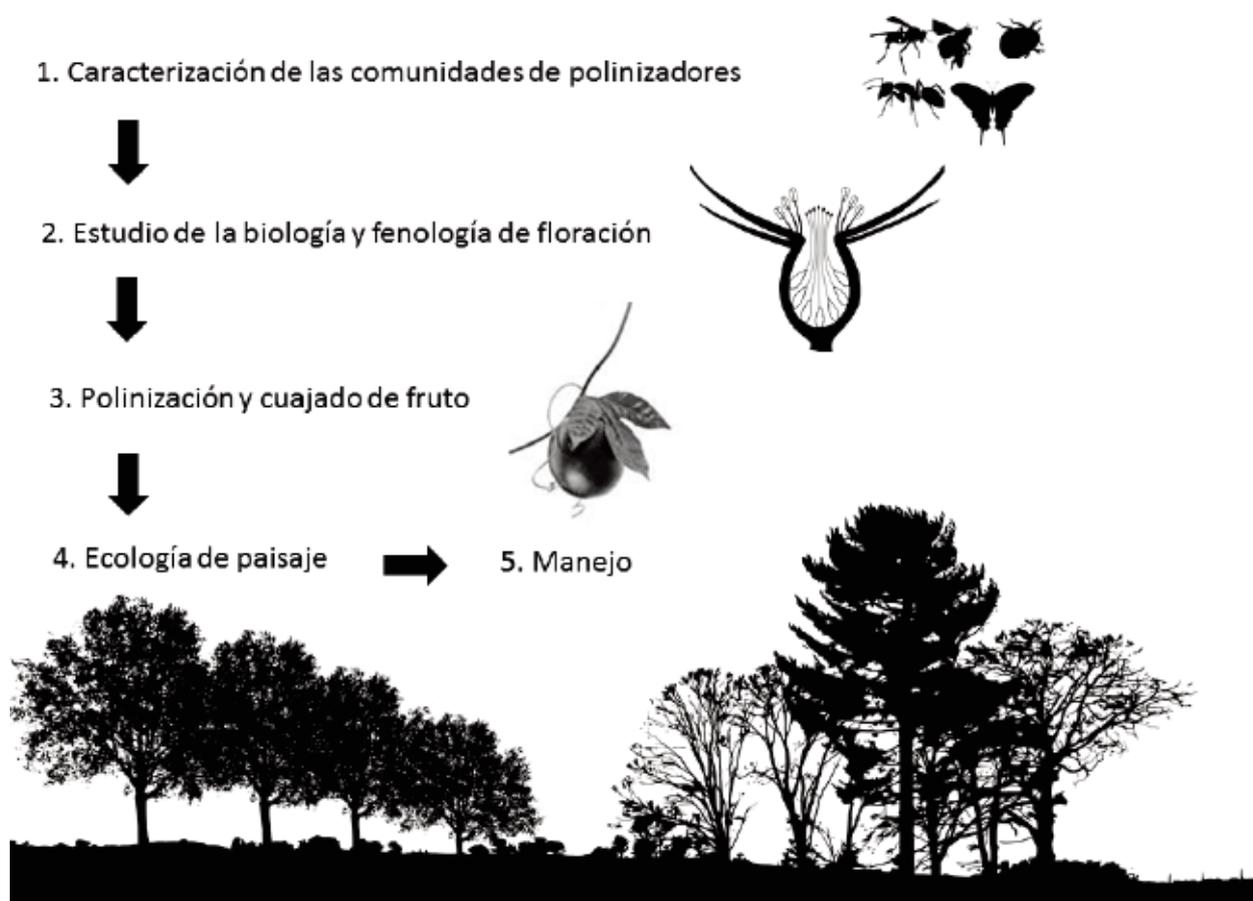


Figura 4. Marco general de investigación para la optimización de la producción de frutas subtropicales.

Figure 4. General research framework for the optimization of sustainable fruit-crop production.



Figura 5. Foto aérea de la estación experimental La Mayora del Instituto de Hortofruticultura Subtropical y Mediterránea la Mayora (CSIC) en Algarrobo-Costa, Málaga, donde se aprecian distintas parcelas con colecciones de mango, aguacate y chirimoyo.

Figure 5. Aerial photo of La Mayora experimental station that belongs to the Spanish National Research Council (CSIC) in Algarrobo-Costa, Malaga, Spain; different experimental plots and parcels holding germoplasm collections and cultivars of mango, avocado and cherimoya.

Conclusiones

En esta breve revisión apuntamos la situación para tres cultivos subtropicales que tienen importancia a nivel mundial pero que ilustran que no se puede depender de un solo agente polinizador para la producción de fruta. La propia biología floral de las especies seleccionadas pone de manifiesto la necesidad de estudiar otras alternativas para el manejo, tanto en áreas de reciente introducción como en áreas de origen. Consideramos que dada la enorme diversidad de cultivos frutales infrautilizados que están todavía sin estudiar y que dependen de la polinización para su producción, se debe plantear una hoja de ruta como la marcada en este artículo donde el manejo viene determinado por el conocimiento en primer lugar de la comunidad de polinizadores naturales y por la biología floral del cultivo.

Agradecimientos

EDLP e IH agradecen al CSIC y a la Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID) a través de programa INTERCOONECTA 2016, y al Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) a través de la red temática NATIFRUT, las ayudas recibidas para la organización del curso "Nuevas estrategias para gestión y manejo de frutales subtropicales en América Latina" celebrado en octubre del 2016 en Cartagena de Indias, Colombia. Con los materiales preparados para este curso se ha elaborado buena parte del contenido de este artículo. EDLP agradece también el contrato Ramón y Cajal RYC-2012-10254 y la ayuda para internacionalización EUI2015-62833, ambos del Ministerio de Economía y Competitividad. IH agradece también los proyectos del Ministerio de Economía y Competitividad AGL2015-74071-583 JIN y AGL2016-77267-R.

Referencias

- Afik, O., Dag, A., Kerem, Z., Shafir, S. 2006. Analyses of avocado (*Persea americana*) nectar properties and their perception by honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Chemical Ecology* 32: 1949–1963.
- Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J.P., Aizen, M.A., Requier, F., Garibaldi, L.A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Ecosistemas* 27(2): 60-69. Doi.: 10.7818/ECOS.1365.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, et al. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 8-17.
- Amin, M.R., Namni, S., Miah, M.R.U., Miah, M.G., Zakaria, M., Suh, S.J., Kwon, Y.J. 2015. Insect inventories in a mango-based agroforestry area in Bangladesh: foraging behavior and performance of pollinators on fruit set. *Entomological Research* 45(4): 217-224.
- Angel, N.R. 1984. Observación preliminar de la polinización entomofila en aguacate *Persea americana* Mill. *Revista Chapingo* 9: 45-46.
- Bompard, J., Schnell, R. 1997. Taxonomy and systematics. En: Litz, R.E. (ed.). *The mango: botany, production and uses*. pp. 21-47. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Can-Alonzo, C., Quezada-Euán, J.J.G., Xiu-Ancona, P., Moo-Valle, H., Valdovinos-Núñez, G.R., Medina-Peralta, S. 2005. Pollination of 'criollo' avocados (*Persea americana*) and the behaviour of associated bees in subtropical Mexico. *Journal of Apicultural Research* 44: 3-8.
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Nicolson, S.W., Veldtman, R. 2012. Creating patches of native flowers facilitates crop pollination in large agricultural fields: mango as a case study. *Journal of Applied Ecology* 49(6): 1373-1383.
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R. and Nicolson, S.W. 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology* 47: 810-820.

- Carvalho, R., Webber, A.C. 2000. Biología floral de *Unonopsis guatterioides* (A. D.C.) R.E. Fr., uma Annonaceae polinizada por Euglossini. *Revista Brasileira de Botânica* 23, 421–425.
- Castañeda-Vildózola, A., Equihua-Martínez, A., Valdés-Carrasco, J.Chen, H., Morrell, P.L., Ashworth, V.E.T.M., de la Cruz, M., Clegg, M.T. 2009. Tracing the geographic origins of major avocado cultivars. *Journal of Heredity* 100: 56-65.
- Chen, H., Morrell, P.L., Ashworth, V.E.T.M., de la Cruz, M., Clegg M.T. 2009. Tracing the geographic origins of major avocado cultivars. *Journal of Heredity* 100(1): 56-65.
- Crane, E. 1992. The past and present beekeeping with stingless bees. *Bee World* 73 (1): 29-42.
- Dag, A., Gazit, S. 2000. Mango pollinators in Israel. *Journal of Applied Horticulture* 2(1):39-43.
- Dag, A., Degani, C., Gazit, S. 2001. In-hive pollen transfer in mango. *Acta Horticulturae* 561: 61-65.
- Davenport, T.L. 1986. Avocado flowering. En: J. Janick (Ed.). *Horticultural Reviews*. vol. 8: 247- 289 AVI Publishing Co., Westport, CT, Estados Unidos.
- de la Peña, E. 2016. *A case study assessing the causes, implementation and impact of agricultural research programmes from 1961 until 2000 in the province of Malaga, Andalusia, south Spain*. Independent Geographic Study. London School of Economics, University of London. Londres, Reino Unido.
- de Sousa, J.H., Pigozzo, C.M., Viana, B.F. 2010. Polinização de manga (*Mangifera indica* L.-Anacardiaceae) variedade Tommy Atkins, no vale do Sao Francisco, Bahia. *Oecologia Australis* 14(1): 165-173.
- Eardley, C.D., Mansell, M. W. 1993. Preliminary report on the natural occurrence of insects pollinators in an avocado orchard. *South African Avocado Growers' Annual Year Book* 16: 127-128.
- Firbank, L.G., Petit, S., Smart, S., Blain, A., Fuller, R.J. 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British Perspective. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363(1492): 777-787.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations 2011. FAOSTAT Statistics Database. Rome, FAO. [Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data>].
- Food and Agriculture Organization of the United Nations 2016. FAOSTAT Statistics Database. Rome, FAO. [Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data>].
- Free, J.B. 1993. *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London, Reino Unido. p. 684.
- Free, J.B., Williams, I.H. 1976. Insect pollination of *Anacardium occidentale* L., *Mangifera indica* L., *Blighia sapida* Koenig and *Persea americana* Mill. *Tropical Agriculture* 53(2): 125-139.
- Galán-Saúco, V., Herrero, M., Hormaza, J.I. 2014. Tropical and Subtropical Crops. In: Dixon G, Aldous DE (eds) *Horticulture: Plants People Places*. pp. 123-157.
- Galán-Saúco, V., Fernández-Galván, D., Hernández-Conde, J., Morales-Navarro, A. 1997. Preliminary studies on fruit-set of mango cultivar Tommy Atkins under green-house cultivation in the Canary Islands. *Acta Horticulturae* 455: 530- 537.
- Galindo-Tovar, M.E., Ogata-Aguilar, N., Arzate-Fernandez, A.M. 2008. Some aspects of avocado (*Persea americana* Mill.) diversity and domestication in Mesoamerica. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55: 441-450.
- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., Vaissiere, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68: 810-821.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., et al. 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339: 1608-1611.
- Geslin, B., Oddie, M., Folschweiller, M., Legras, G., Seymour, C.L., Van Veen, F.F., Thébault, E. 2016. Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 229: 21-29.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. *Plant Species Biology* 14: 143–152.
- Grivetti, L.E., Ogle, B.M. 2000. Value of traditional foods in meeting macro- and micronutrient needs: the wild plant connection. *Nutrition Research Reviews* 13: 31-46.
- Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., et al. 2008. Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe - A review. *Agriculture Ecosystems and Environment* 124: 60-71.
- Huda, A.N., Salmah, M.C., Hassan, A.A., Hamdan, A., Razak, M.A. 2015. Pollination services of mango flower pollinators. *Journal of Insect Science* 15(1): 113.
- IFPRI, International Food Policy Research Institute 2014. Global Food Policy Report. 2014. Washington DC. [Disponível em: <http://www.ifpri.org/publication/2016-global-food-policy-report>].
- Ish-am, G., Eisikowitch, D. 1996. Improving avocado pollination withbumblesbees. *Alon Hanotea* 50: 360-365.
- Ish-Am, G., Barrientos-Priego, F., Castañeda-Vildozola, A., Gazit, S. 1999. Avocado (*Persea americana* Mill.) pollinators in its region of origin. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5: 137-143.
- Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R. and Daily, G.C. 2012. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecology Letters* 15: 963-970.
- Kiill, L.H.P., da Costa J.G. 2003. Biología floral e sistema de reprodução de *Annona squamosa* L. (Annonaceae) na região de Petrolina-PE. *Ciencia Rural* 533: 851–856.
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.M., et al. 2015. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature communications* 6: 7414
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(26): 16812-16816.
- Kumar, S., Joshi, P.C., Nath, P., Singh, V. K., Mansotra, D.K. 2016. Role of insects in pollination of mango trees. *International Research Journal of Biological Sciences* 5(1): 1-8.
- Larranaga, N., Albertazzi, F., Fontecha, G., Palmieri, M., Rainer, H., van Zonneveld, M., Hormaza, J.I. 2017. A Mesoamerican origin of cherimoya (*Annona cherimola* Mill.), implications for the conservation of plant genetic resources. *Molecular Ecology* 26(16): 4116-4130.
- Lázaro, A., Tur, C. 2018. Los cambios de uso del suelo como responsables del declive de polinizadores. *Ecosistemas* 27(2): 23-33. Doi.: 10.7818/ECOS.1378.
- Lora, J., Testillano, P. S., Risueno, M. C., Hormaza, J. I., Herrero, M. 2009. Pollen development in *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae). Implications for the evolution of aggregated pollen. *BMC Plant Biology* 9: 129.
- Lora, J., Hormaza, J.I., Herrero, M. 2010. The progamic phase of an early-divergent angiosperm, *Annona cherimola* (Annonaceae). *Annals of Botany* 105: 221–231.
- Lora, J., Herrero, M., Hormaza, J.I. 2014. Microspore development in *Annona* (Annonaceae): Differences between monad and tetrad pollen. *American Journal of Botany* 101: 1508–1518.
- Malerbo-Souza, D.T.M., Halak, A.L. 2009. Comportamento de forrageamento de abelhas e outros insetos nas panículas da mangueira (*Mangifera indica* L.) e produção de frutos. *Acta Scientiarum. Animal Sciences* 31(3): 335-341.
- McKee, L.H., Latner, T.A. 2000. Underutilized sources of dietary fiber: A review. *Plant Foods for Human Nutrition* 55: 285-304.
- Mizuno, S., Yoshida, T., Kiyokawa, K., Sasaki, M. 2007. Pattern of visiting flowers and pollination efficiency of three kinds of bees on 'Irwin' mango fruits grown in plastic greenhouses. *Japanese Journal of Tropical Agriculture (Japan)* 51(3): 116-122.
- Mohamed, I., Abdlatif, A., Mahir A. 2011. Economic importance of tropical and subtropical fruits. En: Yahia, E. (ed.), *Postharvest Biology and Technology of Tropical and Subtropical Fruits*, pp. 1-20. Woodhead Publishing, Cambridge, Reino Unido.
- Morton, J. 1987. Cherimoya. En: *Fruits of warm climates*. Creative Resources Systems, pp. 65–69. Winterville, NC. Estados Unidos.
- Mukherjee, S.K. 1997. The mango: Introduction: Botany and importance. En: Litz, R.E. (ed.) *The Mango Botany, production and uses*. pp. 1-19. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Nagamitsu, T., Inoue, T. 1997. Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 84: 208–213.
- Nirody, B.S. 1922. Investigations in avocado breeding. *California Avocado Association Annual Report* : 65-78.

- O'Brien, C., Constantin, M., Walia, A., Yuan Yiing, J.L., Mitter, N. 2016. Cryopreservation of somatic embryos for avocado germplasm conservation. *Scientia Horticultura* 211: 328-335.
- Papademetriou, M.K. 1976. Some aspects of the flower behavior, pollination and fruit set of Avocado (*Persea americana* Mill.) in Trinidad. *California Avocado Society Yearbook* 60: 106-153.
- Peña, J.E., Nadel, H., Barbosa-Pereira, M., Smith, D. 2002. Pollinators and pests of *Annona* species. En: Peña, J., Sharp, J., and Wysoki, M. (eds). *Tropical Fruit Pests and Pollinators: Biology, Economic Importance, Natural Enemies and Control*. Pp. 199-221. Wallingford, CAB International, Reino Unido.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. and Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 345-353.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A., et al. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 146-151.
- Ramírez, F., Davenport, T.L. 2016. Mango (*Mangifera indica* L.) pollination: A review. *Scientia Horticulturae* 203: 158-168.
- Roubik, D.W. 1995. Pollination of cultivated plants in the tropics. *FAO Agricultural Services Bulletin*. Roma, Italia. p.118.
- Roubik, D.W. 1998. The killer bee saga. *Subtropical Fruit News* 6(1): 13-14.
- Saad, M.S., Rao, V.R., (eds.) 2001. Establishment and Management of Field Genebank, a Training Manual. IPGRI-APO, Serdang.
- Saeed, S., Naqqash, M.N., Jaleel, W., Saeed, Q., Ghouri, F. 2016. Effect of the blowflies (Diptera: Calliphoridae) on the size and weight of mango (*Mangifera indica* L.). *PeerJ PrePrints*: 4, e1683v1.
- Singh, R.N. 1954. Sex ratio and fruit setting in mango (*Mangifera indica* L.). *Science* 119: 389-390.
- Siqueira, K.D., Kiill, L.H.P., Martins, C.F., Lemos, I.B., Monteiro, S.P., Feitoza, E.D.A. 2008. Estudo comparativo da polinização de *Mangifera indica* L. em cultivo convencional e orgânico na região do Vale do Submédio do São Francisco. *Revista Brasileira de Fruticultura* 30(2): 303-310.
- Statistical Office of the European Communities 2012. EUROSTAT: Regional statistics: Reference guide. Luxembourg: Eurostat.
- Stout, A.B. 1923. A study in cross-pollination of avocado in southern California. *California Avocado Association Annual Report* 8: 29-45.
- Su, Y.C.F., Saunders, R.M.K. 2004. Pollen structure, tetrad cohesion and pollen-connecting threads in *Pseuduvaria* (Annonaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 143: 69-78.
- Tsou, C.H., Fu, Y.L. 2002. Tetrad pollen formation in *Annona* (Annonaceae): Proxine formation and binding mechanism. *American Journal of Botany* 89: 734-747.
- Tsou, C.H., Fu, Y.L. 2007. Octad pollen formation in *Cymbopetalum* (Annonaceae): the binding mechanism. *Plant Systematics and Evolution* 263:13.
- Upadhyaya, H.D., Gowda, C.L.L., Sastry, D.V.S.S. 2008. Plant genetic resources management: collection, characterization and utilization. *Journal of SAT Agricultural Research* 6.
- Visscher, P.K., Sherman, G. 1998. Insect visitors to avocado flowers. *Subtropical Fruit News* 6(1): 7-10.
- Vithanage, H.I.N.V. 1990. The role of the European honeybee (*Apis mellifera* L.) in avocado pollination. *Journal of Horticultural Science* 65: 81-86.
- Wysoki, M. 1997. Present status of arthropod fauna in mango orchards in Israel. *Acta Horticulturae* 455: 805-811
- Wysoki, M., van den Berg, M.A., Ish-Am, G., Gazit, S., Peña, J.E., Waite, G.K. 2002. Pest and pollinators of avocado. En: Peña, J., Sharp, J., Wysoki, M. (eds). *Tropical Fruit Pests and Pollinators: Biology, Economic Importance, Natural Enemies and Control*, pp. 199-221. CAB International, Wallingford, Reino Unido.