



Factores asociados a la polinización del cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.)¹

Factors associated with the pollination of the cocoa (*Theobroma cacao* L.) crop

Diana Katherinne Ríos-Moyano², Fredy Alexander Rodríguez-Cruz³, Javier Andrés Salazar-Peña⁴,
Augusto Ramírez-Godoy⁵

- ¹ Recepción: 7 de septiembre, 2022. Aceptación: 17 de enero, 2023. Este trabajo formó parte de un proyecto de investigación financiado por la Universidad de La Salle - Colombia código de Proyecto CUAC19112, además, hizo parte del trabajo de tesis doctoral del primer autor del Doctorado en Ciencias Naturales de para el Desarrollo (DOCINADE), Instituto Tecnológico de Costa Rica, Universidad Nacional, Universidad Estatal a Distancia, Costa Rica.
- ² Universidad de La Salle, Yopal, Colombia. Doctorado en Ciencias Naturales de para el Desarrollo (DOCINADE), Instituto Tecnológico de Costa Rica, Universidad Nacional, Universidad Estatal a Distancia, Costa Rica. dkrios@unisalle.edu.co (autor para correspondencia; <https://orcid.org/0000-0002-5917-9100>).
- ³ Universidad de Pamplona, Pamplona, Colombia. fredy.rodriguez2@unipamplona.edu.co (<https://orcid.org/0000-0001-8525-1463>).
- ⁴ Universidad Nacional de Colombia, Colombia. papalot27@gmail.com (<https://orcid.org/0000-0002-8297-2537>).
- ⁵ Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. augramirezg@unal.edu.co (<https://orcid.org/0000-0003-4347-8170>).

Resumen

Introducción. La polinización es importante en gran parte de los sistemas productivos mundiales, tal es el caso del cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.), el cual depende de la actividad de los insectos para su polinización. **Objetivo.** Recopilar las investigaciones más relevantes que incluyen los factores determinantes en la polinización del cultivo de cacao. **Desarrollo.** El presente trabajo fue realizado entre 2021 y 2022, con una búsqueda exhaustiva de bibliografía relacionada con la polinización y polinizadores del cultivo de cacao, en artículos científicos, en español, inglés y portugués. La información de obtuvo a partir de bases de datos, repositorios de universidades, revistas de investigación y bibliotecas agropecuarias digitales. La polinización del cultivo de cacao se atribuye a dípteros de la familia Ceratopogonidae, del género *Forcipomyia* sp, que se observan con mayor abundancia en época lluviosa. La presencia del insecto se ha relacionado con materiales en descomposición presentes en la cobertura del suelo, por su hábito reproductivo, por lo que se considera importante proporcionar refugios con humedad para que las larvas del polinizador puedan desarrollarse. **Conclusiones.** Comprender las dinámicas de polinización del cacao y los factores que la afectan es esencial para conservar y aumentar los rendimientos de los cultivos, así como los ingresos de los agricultores del mundo. Además, en el cultivo de cacao existen factores bióticos, como la presencia de polinizadores, clones utilizados y arreglos forestales, y factores abióticos, como la precipitación, temperatura, radiación y la cobertura del suelo, que marcan una pauta inicial a tener en cuenta en los sistemas productivos.

Palabras clave: *Forcipomyia*, Ceratopogonidae, entomófila, floración, rendimiento.

Abstract

Introduction. Pollination is important in many agricultural systems worldwide, including cocoa cultivation (*Theobroma cacao* L.) cultivation, which relies on insect activity for pollination. **Objective.** To compile the most



relevant research on determining factors in cocoa crop pollination. **Development.** This work was carried out between 2021 and 2022, with an exhaustive search of literature related to cocoa crop pollination and pollinators in scientific articles, in Spanish, English, and Portuguese. Information was obtained from databases, university repositories, research journals, and digital agricultural libraries. The pollination of the cocoa crop is attributed to dipterans of the family Ceratopogonidae, specifically the genus *Forcipomyia* sp, which are more abundant during the rainy season. The presence of the insect has been associated with decomposing materials in the soil cover, due to its reproductive habits, making it important to provide moist shelters for the development of the pollinator larvae. **Conclusions.** Understanding cocoa pollination dynamics and the factors that affect it, is essential for conserving and increasing crop yields and farmers' income worldwide. In cocoa cultivation, both biotic factors such as the presence of pollinators, clones used, and forest arrangements, and abiotic factors such as precipitation, temperature, radiation, and soil cover, play an initial role to consider in agricultural systems.

Keywords: *Forcipomyia*, Ceratopogonidae, entomophilous, flowering, yield.

Introducción

El cacao (*Theobroma cacao* L.) es nativo de Sur América y uno de los cultivos tropicales perennes de mayor importancia, producido por pequeños agricultores, que impulsan la economía de varios países en vías de desarrollo. Su producción es utilizada en su mayoría para la fabricación de chocolate (Bridgemohan et al., 2016; Zhang & Motilal, 2016).

La Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la Agricultura [FAO, 2022], indicó que el área total del cultivo en el mundo es de 12 315 836 hectáreas, donde los tres países con mayor área de producción son Costa de Marfil, Indonesia y Ghana. En América Latina y el Caribe (ALC) este cultivo está presente desde México hasta Brasil, este último país cuenta con la mayor área cosechada 588 501 ha y es el sexto país a nivel mundial, seguido por Ecuador, Colombia, República Dominicana y Perú.

En Colombia, para el 2021 se registró una producción de 69 040 t, la cual ha ido en ascenso en los últimos diez años, ha llegado a ocupar el onceavo puesto como productor de cacao en el mundo y el quinto lugar en América Latina (FAO, 2022; Federación Nacional de Cacaoteros, 2022). En la producción del cultivo intervienen de forma directa más de 25 000 familias, de las cuales el 90 % desarrolla su proceso productivo en condiciones de economía campesina (Niño Bernal, 2015).

Es indiscutible la importancia de los polinizadores en la producción de alimentos, tres cuartas partes de los cultivos utilizados para la alimentación del hombre dependen de la polinización para producir sus frutos, entre los que se encuentran: el tomate, el café, el cacao, la calabaza, la ciruela, el mango, la manzana, la vainilla, el almendro, entre otros. Esa polinización en gran medida depende de polinizadores silvestres (Coro, 2009; Miñarro et al., 2018).

En cuanto al cacao, es un cultivo de tipo caulinar, por lo que las flores crecen en el tronco principal, posterior a los dos años de edad de la planta, también crecen en las ramas (Niemenak et al., 2010). La polinización del cacao es realizada en su mayoría por insectos (entomófila), como consecuencia de las características morfológicas de la flor, dípteros de la familia Ceratopogonidae y de los géneros *Forcipomyia*, *Dasyhelea* y *Atrichopogon*, son los principales agentes polinizadores del cultivo (Ramos Serrano, 2011).

El género *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae) ha sido reportado en Malasia, Brasil, Costa Rica, Ecuador, Colombia, entre otros países, como el principal polinizador del cacao. Este género incluye varias especies con un tamaño de entre 1 mm y 3 mm de largo, las cuales intervienen de manera efectiva en la polinización de las flores

del cacao, pues su reducido tamaño les permite alcanzar el estilo cuando se ubican sobre el estaminoide, una ventaja frente a otros polinizadores como abejas o mariposas (Alvarado Aguayo et al., 2018; Saripah & Alias, 2018).

Además de los ceratopogónidos, otros dípteros de pequeño tamaño de las familias Chironomidae, Drosophilidae, Psychodidae, Sphaeroceridae y otros géneros de Cecidomyiidae, han sido documentados como visitantes de flores de cacao; así como insectos de los órdenes Hemiptera (áfidos, cóccidos y cicadélidos), Thysanoptera (trips) e Hymenoptera (hormigas), también visitan de forma ocasional las flores de cacao, pero contribuyen poco a la polinización (Claus et al., 2018; Ponce-Sánchez et al., 2021). El contar con diferentes grupos de polinizadores puede beneficiar la producción de frutos, donde la ganancia dependerá de la tasa de visitas a las flores de los polinizadores, que está determinada por su abundancia y fluctuación en el tiempo y el espacio (Bailes et al., 2015).

El desconocimiento del estado real de las poblaciones y los requerimientos ecológicos de estos insectos pueden influir en las medidas y prácticas que desfavorezcan las poblaciones de estos importantes organismos en el cultivo de cacao (Salazar-Díaz & Torres-Coto, 2017). Las flores de cacao permanecen más tiempo durante el período húmedo, lo cual coincide con la época de mayor presencia de poblaciones de polinizadores (Frimpong-Anin et al., 2014).

La diversidad y abundancia de los insectos asociados con la flor del cacao juegan un papel fundamental en el proceso de polinización, influyen en el rendimiento del cacao (Ríos Sevilla, 2015), ya que se estima que el 90 % de la cosecha depende de forma directa de esta, por lo que mejorar los niveles poblacionales de los polinizadores debería resultar en un aumento de la producción de frutos y, en consecuencia, del rendimiento (Claus et al., 2018; Cañarte-Bermúdez et al., 2021), lo que aumenta no solo el número de granos por fruto, sino el peso y la calidad de estos.

Se ha comprobado que, aunque las flores de cacao se hayan polinizado con éxito y hayan fructificado, no todas crecerán para dar frutos de cacao maduros, se estima que hasta un 80 % de estos se marchitarán, tomarán una coloración negra, lo que permite la colonización por patógenos, si la mazorca permanece en el árbol (Claus et al., 2018).

Garantizar la protección de los servicios de polinización en el cacao es esencial para el rendimiento del cultivo, ya que este afecta de forma indirecta los ingresos de los agricultores y en consecuencia, se requiere una comprensión de la ecología de los insectos, los factores que sustentan su dinámica poblacional junto con la resistencia de sus poblaciones en diferentes ambientes y regiones. Se debe procurar el incremento de la población de polinizadores reflejada en polinización efectiva que se manifieste en frutos y rendimiento mayores a los reportados (Arnold et al., 2018; Claus et al., 2018), lo cual aporta así en la demanda creciente de subproductos derivados del cacao y en los ingresos de los productores cacaoteros de las regiones productoras del mundo.

El objetivo de este artículo fue recopilar las investigaciones más relevantes que incluyen los factores determinantes en la polinización del cultivo de cacao.

Floración del cacao

El cacao es un árbol tropical que pertenece a la familia Sterculiaceae, orden Malvales, perenne, de ramificación amplia, con flores caulinares producidas en las ramas leñosas y el tronco, con una altura entre 4 y 8 m, pero puede llegar a los 20 m en estado silvestre (Bhattacharjee & Kumar, 2007; Groeneveld et al., 2010; Niemenak et al., 2010).

Las primeras flores del cacao se forman a los dos o tres años, miden de 0,5 a 1 cm de diámetro y de 2 a 2,5 cm de largo, con una morfología que restringe a los insectos para polinizarlas con éxito. Se agrupan en inflorescencias hermafroditas, actinomorfas, en los cojinetes pentámeras, las florales presentan cinco sépalos, cinco pétalos, diez estambres (cinco internos fértiles con dos anteras y cinco estaminodios externos infértiles) y un ovario súpero con cinco carpelos. Cada árbol produce de 5000 a 125 000 flores al año, cada flor produce más de 14 000 granos de polen y más de 74 óvulos; la polinización ocurre entre 8 y 10 h después de que la flor se abre (Arnold et al., 2018; N'Zi et al., 2017).

El desarrollo de cada flor individual del cacao abarca doce etapas y toma 30 días (Niemenak et al., 2010). El crecimiento de los botones florales en clones de cacao CCN 51, inicia a los siete días después de la instalación y se prolonga por veintiocho días, con una longitud inicial y una final de $0,4 \pm 0,1$ cm y $1,5 \pm 0,1$ cm, respectivamente, con un crecimiento de 0,3 cm por semana; luego, inicia la apertura de los sépalos para la fecundación y cuajado de los frutos (Castro Muñoz et al., 2017).

Las etapas 1 a 6 involucran el desarrollo de los meristemas y la organogénesis de los órganos florales, que se completa en diez días. Las etapas 7 a 12 implican el proceso de alargamiento y diferenciación de los órganos individuales hasta la flor desarrollada en su totalidad (Bridgemohan et al., 2016; Swanson, 2005).

Los botones florales de cacao logran el 67 % del tamaño final del crecimiento longitudinal en los primeros diez días y el 33 % restante hacia el día treinta; en este momento ocurre la apertura del botón, que está listo para ser polinizado. Cabe anotar, que a medida que se presenta el alargamiento de este, su estructura exterior cambia de color de verde a blanco o rojizo (Bridgemohan et al., 2016; Niemenak et al., 2010; López-Hernández et al., 2018).

La floración comienza entre el día 30 a 31 después de la formación del primer brote visible, ocurre cuando el brote maduró y los sépalos formaron una serie de cinco zonas de abscisión longitudinal, desde la parte superior hasta la base del brote floral. Estas zonas de abscisión longitudinal se separan, forman los cinco sépalos individuales que luego se expanden y se abren hacia afuera. A medida que los sépalos se abren hacia afuera, los pétalos se abren al mismo tiempo (Bridgemohan et al., 2016; Ponce-Sánchez et al., 2021).

La apertura de las flores ocurre en un período de 12 h, primero los sépalos se dividen en horas de la tarde (3:00 a 4:00 PM) y continúan abriéndose durante la noche, en la mañana siguiente (5:00 AM), las flores están abiertas y las anteras liberan el polen, las horas con mayor receptividad del estigma varían entre las 6:00 y las 10:00 AM (Bridgemohan et al., 2016; Ponce-Sánchez et al., 2021; Queiroz Lemos, 2014).

Existe un evento de apertura de flores bien sincronizada entre cada una de las cohortes maduras presentes que se abren cada noche, que ocurre casi al mismo tiempo y a la misma velocidad, independiente de su posición en el tronco. La duración de las flores, desde el inicio de la apertura de la yema hasta la senescencia, es de 36 h después de anthesis, esto se debe a que las flores no polinizadas tienen un proceso de abscisión y se desprenden de la planta. Este proceso se completa justo antes de abrir el siguiente conjunto de flores, lo que genera una mayor visita de polinizadores a las flores recién abiertas por la reducción de la competencia de flores diarias (Niemenak et al., 2010; Queiroz Lemos, 2014).

Se consideran tres etapas de desarrollo en la floración del cacao, la primera cuando el 10 % de las flores de una planta están abiertas, la segunda cuando el 50 % de las flores se han abierto y la última, cuando el 90 % de las flores se han abierto. Posterior a esta etapa inicia el crecimiento y desarrollo del fruto de cacao, las flores polinizadas dan lugar al fruto con una formación visible de este, siete días después de la apertura (Niemenak et al., 2010; Queiroz Lemos, 2014).

La floración de árboles de cacao se ve afectada por factores externos climáticos, existen relaciones significativas entre la temperatura, la intensidad de la luz y la lluvia con la producción de flores (Adjalo et al., 2012).

Incompatibilidad del cacao

La incompatibilidad dentro y entre árboles de cacao por variabilidad genética o existencia de clones de cacao es indiscutible, ya que es uno de los factores que reducen el rendimiento de cacao en los campos. La incompatibilidad fue reportada por primera vez por Pound en 1932, quien verificó la ocurrencia de cambios de autoincompatibilidad a autocompatibilidad durante ciertos períodos del año; es así como se considera que el sistema de incompatibilidad en el cacao no es simple, ya que incluye diferentes grados de incompatibilidad, aunque no existe un vínculo causal entre la expresión de la actividad enzimática y la incompatibilidad (de Almeida & Valle, 2007; Pérez Akoa et al., 2021).

El cacao presenta incompatibilidad sexual, lo cual es un factor genético de tipo esporofítico, regido por un proceso bioquímico, donde el tubo polínico presenta rechazo en el ovario de la flor receptora y en muy pocos casos en el estigma. La incompatibilidad se debe a la interacción entre el genoma de la planta donadora de polen (2n) y el genoma del pistilo (2n) de la planta receptora y se mide por el porcentaje de prendimiento. Además, la estructura de la flor parece impedir la autopolinización, pues las anteras recurvadas hacia afuera están rodeadas por las conchas (cogullas) de los pétalos y separadas del estigma por los estaminodios (Ramírez Argueta, 2019).

En los sistemas de polinización de clones auto-incompatibles los tubos polínicos (de polen no compatible) germinan y crecen hacia el ovario, observándose diferentes comportamientos de los núcleos espermáticos después de la liberación en el saco embrionario que incluyen la migración incompleta o la no fusión gamética (Ford & Wilkinson, 2012).

Al presentar problemas de incompatibilidad, el cacao depende de la actividad de insectos polinizadores para asegurar una producción, en muchas regiones productoras de cacao, los árboles muestran una incompatibilidad superior al 50 %, existe más floración que producción de frutos; es así como la estabilidad de las flores de cacao está determinada en gran medida por la polinización y el ambiente (lluvias, sombra y manejo del cultivo), como se ha mencionado, estas permanecen más tiempo durante el período húmedo, que puede coincidir con una alta abundancia de polinizadores (Frimpong-Anin et al., 2014; Montero-Cedeño et al., 2019).

Productividad del cacao y su relación con la polinización

Los frutos de cacao son drupas indehiscentes, de hasta 32 cm de largo entre 7 y 10 cm de ancho, esféricas a cilíndricas, que contienen entre 20 y 60 semillas de 1 a 3 cm de largo, recubiertas por una pulpa mucilaginosa de sabor ácido o dulce, la coloración varía según la variedad o clon, entre verdes, amarillas, naranjas o rojas. En los frutos, el número de semillas por fruto es inferior al número de granos de polen depositados en el estigma, considerándose necesarios cerca de 238 granos de polen para alcanzar el contenido máximo de semillas de la fruta (Falque et al., 1995; Iturrarán Pinto, 2007).

La mortalidad de frutos tiene una influencia directa en los rendimientos potenciales de cacao, ya que se considera que el 72 % de las flores polinizadas pueden no desarrollarse en frutos que alcancen una madurez de cosecha (Bos et al., 2007).

En el clon de cacao CCN – 51, sembrado en un arreglo agroforestal en Perú, se encontró que el 79 % de las flores se desprendieron del tallo, el 15 % lograron la apertura, un 7 % consiguió cuajar y solo el 1 % llegó a ser fruto (Castro Muñoz et al., 2017). Por lo tanto, la baja productividad se puede atribuir a la caída de flores, la falta o la insuficiencia de polinización, enfermedades y aborto de frutos (de Almeida & Valle, 2007).

El 5,88 % de las flores polinizadas en plantaciones de cacao en Ecuador, fueron producto de la acción de polinizadores presentes en el cultivo, de ellas el 2,74 % se forman en frutos. Al realizar la polinización asistida, se registró una polinización del 18,43 %, con una eficiencia de 9,28 % de frutos formados (Cañarte Bermúdez et al., 2021).

Polinización del cacao: principales polinizadores y polinización manual

La entomofauna asociada con la flor de cacao es trascendental en los mecanismos de polinización, porque la flor de cacao tiene estructuras que corresponden a una flor especializada, por lo que su diseño atrae pocas especies de insectos, con la que ha desarrollado una estrategia de mutualismo. En esta interacción, la flor proporciona néctar en pequeñas cantidades que solo está disponible durante períodos cortos, para pequeños insectos diurnos, que a su vez contribuyen al proceso de polinización cuando la flor está lista para la fertilización (Ríos Sevilla, 2015).

Es así como la eficacia de la polinización depende de la manera como el visitante floral interactúa con los órganos sexuales de la flor, relación determinada en gran parte por su ajuste morfológico y temporal (Simón-Porca et al., 2017). Entonces, el tamaño pequeño y la estructura intrincada de las flores de cacao evitan que muchos insectos sean polinizadores efectivos; durante el corto período en que las flores de cacao son receptivas, cinco estaminoides con pelos hacia adentro encierran el estigma y el estilo, y dejan un espacio de menos de 1 mm para que pasen los insectos polinizadores (O'Doherty & Zoll, 2012).

Los beneficios de la entomofilia (polinización por insectos) sobre la anemofilia (polinización por viento) incluyen: mayor eficiencia de la polinización, reducción del desperdicio de polen, polinización exitosa en condiciones no adecuadas para la que se realiza por viento y la maximización del número de especies de plantas en un área determinada (Alves da Silva Cunha et al., 2014).

Otro factor asociado a la efectividad de la polinización se refiere al tamaño de los granos de polen, por ejemplo, en los genotipos de *T. cacao* se presentan pequeños tamaños (< 20 µm), lo que genera una mayor dispersión de los granos de polen, una vez se da su liberación de la antera, lo que limita aún más la ventana de tiempo para una polinización eficaz (Rincón Barón et al., 2021).

Con respecto a los géneros de polinizadores de cacao, el *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae) ha sido reportado en países de centro y Suramérica, tiene un pequeño tamaño que le permite polinizar la flor, frente a otros polinizadores como abejas o mariposas (Alvarado Aguayo et al., 2018; Jiménez Martínez & Antúnez Munguía, 2021; O'Doherty & Zoll, 2012; Vansynghel et al., 2022; Young, 1983). En Indonesia este género ha sido reportado en mayor abundancia en épocas lluviosas (Zakariyya et al., 2016).

El evento de polinización de cacao se efectúa cuando la mosquita camina en la superficie interior de los estaminoides. Entra a los pétalos en busca de néctar, allí el polen se adhiere a la superficie dorsal del tórax. Al ingresar a otra flor, el espacio entre el estigma y los estaminoides permite solo el paso de este insecto, así su carga de polen queda sobre el estigma. Después de que se ha depositado el polen, los estaminoides se curvan hacia fuera, lo cual ocurre entre las 7:00 y 12:00 h. Se considera que las hembras polinizadoras son más abundantes como visitantes florales que los machos (Bravo et al., 2011; Frimpong et al., 2009; O'Doherty & Zoll, 2012).

Colectas realizadas en sistemas de producción de cacao en Ecuador entre 2014 a 2020, establecieron que insectos del orden Díptera se presentan en mayor abundancia, donde el 52 % de especímenes correspondían a la familia Ceratopogonidae, destacándose como poblaciones muy dominantes, muy abundantes y frecuentes durante todo el año, seguido de la familia Drosophilidae con el 21 % (Cañarte Bermúdez et al., 2021)

El olor de la flor de cacao y su volatilidad, sumados a otros estímulos, facilitan la ubicación por parte de los mosquitos visitantes de la misma, lo que influye en la atracción hacia las flores y subsecuente polinización (Arnold et al., 2019).

Se presume que el sistema de atracción floral de *T. cacao* silvestre (no cultivado) pudo haber evolucionado para atraer a ciertas abejas como sus principales polinizadores en hábitats naturales en el Neotrópico; así pues, debido a la selección continua durante generaciones de los clones cultivados de cacao, este podría haber perdido gran parte de su sistema de atracción floral original para las abejas, lo que ayudaría a explicar por qué la polinización natural en cacao es, por lo general, menor en relación con los niveles observados de fructificación en especies silvestres (Young & Severson, 1994).

Los ceratopogónidos, otros dípteros de tamaño pequeño de las familias Cecidomyiidae, Chironomidae, Drosophilidae, Psychodidae y Sphaeroceridae, han sido documentados como visitantes florales de cacao, así como insectos de los órdenes Hemiptera, Thysanoptera e Hymenoptera (Chumacero de Schawe et al., 2016; Claus et al., 2018; Frimpong et al., 2011; Young, 1986). En estudios realizados por Toledo-Hernández et al. (2021), se sugiere que la alta abundancia de hormigas (Hymenoptera) de tamaño similar al de Ceratopogonidae (~5 mm) tienen una alta probabilidad de ser polinizadores, tanto directa como indirectamente de esta misma planta.

Investigaciones realizadas indican que la polinización es más alta en la sección basal del árbol de cacao y esto puede atribuirse a la abundancia de mosquitos polinizadores en el nivel inferior y al alto número de flores que resultan de las ramas en el nivel del dosel (Kwapong et al., 2014).

Después de una polinización exitosa, indicada por las flores que permanecen en el árbol durante más de dos días posteriores a la apertura, se requieren de cinco a siete meses para el desarrollo del fruto (Claus et al., 2018; Toledo-Hernández et al., 2017), pero como ya se mencionó antes, no todos lograron generar frutos de cacao maduros.

La polinización manual suplementaria, realizada por el hombre, tiene por objetivo suplir la baja densidad de insectos polinizadores y aumentar el número de frutos sanos en el cultivo (Vera & Mogrovejo, 1979). Estudios realizados en Indonesia mostraron aumentos en los rendimientos de cacao en un 51,3 % con la polinización manual de flores por debajo de los 2 m de altura del árbol (polinización parcial) y un aumento de 161,5 % en el rendimiento con la polinización manual de todas las flores, lo que da como resultado un incremento en el ingreso anual del agricultor, sin embargo, se considera que debe estudiarse a fondo la sostenibilidad de este procedimiento a largo plazo (Toledo-Hernández et al., 2020).

Factores que influyen en la abundancia de polinizadores de cacao

Los mosquitos Ceratopogonidae están presente durante todo el año en el cultivo de cacao, incluso en la época seca, aunque su población puede verse alterada, ya que el número de mosquitos tiene una relación directa con las lluvias. En las islas del caribe donde la temperatura es similar durante el año, este factor no tiene un impacto sobre la cantidad de insectos polinizadores Ceratopogonidae (Arnold et al., 2018; Cañarte Bermúdez et al., 2021).

Las poblaciones del género *Forcipomyia* están relacionadas con la hojarasca y restos de frutas en descomposición, estas son el mejor hábitat para estos insectos, presentan una relación directa con su presencia y con la cobertura del dosel de los árboles. El suelo desnudo afecta de forma directa la presencia de estos polinizadores. Además, la conservación de bosques secundarios y agroforestales que rodean los cacaotales pueden mejorar los hábitats de polinizadores y la abundancia de visitantes de flores (Bravo et al., 2011; Córdoba et al., 2013; Toledo-Hernández et al., 2021).

El manejo de los residuos de cacao se debe centrar en la retención de humedad y proporcionar refugios para que las larvas de Ceratopogonidae continúen desarrollándose, incluso durante la época seca. La cáscara de la mazorca de cacao debe considerarse como un sustrato apropiado para la actividad polinizadora en estas plantaciones (Arnold et al., 2018; Saripah & Alias, 2018). La acumulación de sustratos conduce a una mayor densidad de población de *Forcipomyia* spp., que es esencial para la reproducción de polinizadores (Adjaloo et al., 2013).

Existe un aumento significativo en la cantidad de flores por árbol cuando se aplican cáscaras de frutos de cacao como mantillo debajo de los árboles de cacao, lo que indica un posible beneficio de esta práctica en la producción de flores (Forbes & Northfield, 2017).

Estrategias para mejorar el porcentaje de polinización del cacao

En Ecuador se ha registrado que el uso de pseudotallo de plátano/banano como sustrato alimenticio para los polinizadores mejora la eficiencia en la fecundación y la producción de mazorcas, lo que aumenta el rendimiento final de cacao. Sin embargo, un incremento en la densidad poblacional de Ceratopogonidae, afecta la eficacia en la fecundación, ya que se presentan mayor cantidad de mazorcas, pero con menor número de granos por mazorca (Cañarte Bermúdez et al., 2021).

La temperatura y la luz influyen de forma positiva en la producción de brotes florales y la producción de flores abiertas. La lluvia es el factor con mayor influencia en la fenología floral, con un profundo efecto en la producción de brotes florales, así como en la apertura de las flores, con un 78 % y 75 % de influencia, respectivamente, en cada proceso (Adjaloo et al., 2012; Vanhove et al., 2020). En cambio, Arnold et al. (2018) consideraron que la floración en cacao no se relaciona de manera predecible con la lluvia, excepto durante una sequía extrema, ya que en estudios realizados en Trinidad y Tobago y Jamaica, se observó que los picos de floración ocurrieron tanto en los períodos lluviosos como durante los períodos secos prolongados, aunque el periodo seco coincidió con un bajo número de mosquitos de la familia Ceratopogonidae.

A través de una investigación realizada en Brasil, se indicó que la frecuencia de polinización puede aumentar si los árboles son ventilados de forma artificial. La eficacia polinizadora de la ventilación artificial es alta cuando la flor es golpeada por vientos con velocidades entre 80 y 110 km/h, esto puede provocar lesiones en frutos, pero sin repercutir en abortos o enfermedades de frutos (Nayama, 2018). También se ha indicado que el bajo rendimiento del cacao se explica por la combinación de un bajo nivel de polinización y otras características de los sistemas productivos de cacao, como la baja fertilidad del suelo y la incidencia de plagas y enfermedades (Vanhove et al., 2020).

Se ha concluido que el manejo de la disponibilidad de agua, nitrógeno y luz, tienen efectos mínimos o nulos en la cantidad de mazorcas de cacao cosechadas y en el rendimiento, es por esto que aumentar la intensidad de la polinización entre un 10 % al 40 % puede resultar en aumentos del rendimiento de hasta el 100 %, independiente de la disponibilidad de recursos (Groeneveld et al., 2010).

Conclusiones

El árbol de cacao depende de la polinización entomófila, donde el díptero *Forcypomia* se ha reportado como su principal agente polinizador, gracias a que su estructura morfológica favorece la polinización de las flores de cacao que están distribuidas de forma caulinar en la planta, lo que permite que aumente la probabilidad de polinización efectiva, por la cantidad, la continua y la asincrónica floración que se da en la especie.

Existen factores asociados a la polinización del cultivo de cacao dentro de los que se incluyen labores agronómicas para una floración efectiva, factores climáticos como la precipitación, temperatura, radiación y el manejo de la cobertura del suelo, y evitar suelos con poco material en descomposición, los cuales generan un bioambiente en pro de la entomofauna asociada con la polinización de la flor de cacao.

Dentro de los factores bióticos asociados a la polinización, se encuentran la presencia de polinizadores y arreglos espaciales que favorezcan la presencia de clones compatibles, ya que el árbol de cacao presenta fenómenos de autoincompatibilidad (en diferente grado) de acuerdo al material genético sembrado.

Declaración de ética

Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría, cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales exigidos por la publicación; igualmente, que no existe conflicto de interés y que la fuente de financiamiento se especifica en la sección de agradecimientos.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a la Universidad de La Salle por la financiación del Proyecto “Evaluación de polinizadores asociados al cultivo de cacao (*Theobroma cacao*) en Yopa– - Casanare, Colombia”

con código institucional CUAC19112, aprobado en el marco de la convocatoria Interna VRIT para Proyectos de Investigación de Unidades Académicas 2019.

Referencias

- Adjaloo, M., Branoh Banful, B. K., & Oduro, W. (2013). Evaluation of breeding substrates for cocoa pollinator, *Forcipomyia* spp. and subsequent implications for yield in a tropical cocoa production system. *American Journal of Plant Sciences*, 4(2), 203–210. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.42027>
- Adjaloo, M. K., Oduro, W., & Banful, B. K. (2012). Floral phenology of upper amazon cocoa trees: Implications for reproduction and productivity of cocoa. *International Scholarly Research Network ISRN Agronomy*, 2012, Article 461674. <https://doi.org/10.5402/2012/461674>
- Alvarado Aguayo, A., Carrera Maridueña, M., & Morante Cajilema, J. (2018). Importancia de la mosquilla *Forcipomyia* spp. en la polinización y producción del cultivo de cacao. *DELLOS. Desarrollo Local Sostenible*, 11(33), 1–12. <https://www.eumed.net/rev/dellos/33/cultivo-cacao.html>
- Alves da Silva Cunha, D., dos Santos Nóbrega, M. A., & Antonialli Junior, W. F. (2014). Insetos Polinizadores em Sistemas Agrícolas. *Ensaio e Ciência: Ciências Biológicas, Agrárias e da Saúde*, 18(4), 185–194. <https://ensaiociencia.pgsscogna.com.br/ensaiociencia/article/view/1180>
- Arnold, S. E. J., Bridgemohan, P., Perry, G. B., Spinelli, G. R., Pierre, B. Murray, F., Haughton, C., Dockery, O., Grey, L., Murphy, S. T., Belmain, S. R., & Stevenson, P. C. (2018). The significance of climate in the pollinator dynamics of a tropical agroforestry system. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 254, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.013>
- Arnold, S. E. J., Forbes, S. J., Hall, D. R., Farman, D. I., Bridgemohan, P., Spinelli, G. R., Bray, D. P., Perry, G. B., Grey, L., Belmain, S. R., & Stevenson, P. C. (2019). Floral odors and the interaction between pollinating Ceratopogonid midges and cacao. *Journal of Chemical Ecology*, 45, 869–878. <https://doi.org/10.1007/s10886-019-01118-9>
- Bailes, E. J., Ollerton, J., Patrick, J. G., & Glover, B. J. (2015). How can an understanding of plant–pollinator interactions contribute to global food security? *Current Opinion in Plant Biology*, 26, 72–79. <http://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.06.002>
- Bhattacharjee, R., & Lava Kumar, P. (2007). Cacao. In C. Kole, (Ed.), *Technical crops. Genome mapping and molecular breeding in plants* (Vol. 6; pp. 127–142). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-34538-1_7
- Bos, M. M., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2007). Shade tree management affects fruit abortion, insect pests and pathogens of cacao. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 120(2-4), 201–205. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.09.004>
- Bravo, J. C., Somarriba, E. & Arteaga, G. (2011). Factores que afectan la abundancia de insectos polinizadores del cacao en sistemas agroforestales. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 28(1), 119–131.
- Bridgemohan, P., El Sharief Mohamed, M., Mohammed, M., Singh, K., & Hemsley Bridgemohan, R. S. (2016). The application of BBCH scale for codification and illustrations of the floral stages of Caribbean fine cacao *Theobroma cacao* L. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 6(2016), 1–10. <https://doi.org/10.17265/2161-6256/2016.01.001>

- Cañarte Bermúdez, E. G., Montero Cedeño, S. L., & Navarrete Cedeño, J. B. (2021). *Reconocimiento, importancia y cuidado de los polinizadores en los sistemas de producción del cacao* (Guía No. 177). Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. <https://repositorio.iniap.gob.ec/handle/41000/5749>
- Castro Muñoz, C. P., Panduro Tenazoa, N. M., Velazco Castro, E. V., & Iturraran Pinto, E. S. (2017). Evaluación de la fenología reproductiva y dinámica de producción del cacao (*Theobroma cacao* L.) clon CC- 51. *Big Bang Faustiniiano*, 6(1), 38–42. <https://revistas.unjpsc.edu.pe/index.php/BIGBANG/article/view/53/51>
- Chumacero de Schawe, C., Kessler, M., Hensen, I., & Tschardtke, T. (2016). Abundance and diversity of flower visitors on wild and cultivated cacao (*Theobroma cacao* L.) in Bolivia. *Agroforest Systems*, 92, 117–125. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0019-8>
- Claus, G., Vanhove, W., Van Damme, P., & Smagghe G. (2018). Challenges in cocoa pollination: The case of Côte d'Ivoire. In P. W. Mokwala (Ed.), *Pollination in plants*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.75361>
- Córdoba, C., Cerda, R., Deheuvels, O., Hidalgo, E., & Declerck F. (2013). Polinizadores, polinización y producción potencial de cacao en sistemas agroforestales de Bocas del Toro, Panamá. *Agroforestería en las Américas*, 49, 26–32. <https://bit.ly/3RFygPs>
- Coro, M. (2009). La crisis de los polinizadores. *Biodiversitas*, 85(2), 1–5. <https://bit.ly/3cWuW3N>
- de Almeida, A. F., & Valle, R. R. (2007). Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(4), 425–448. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400011>
- Falque, M., Vincent, A., Vaissiere, B. E., & Eskes, A. B. (1995). Effect of pollination intensity on fruit and seed set in cacao (*Theobroma cacao* L.). *Sexual Plant Reproduction*, 8, 354–360. <https://doi.org/10.1007/BF00243203>
- Federación Nacional de Cacaoteros. (2022, 11 de febrero). *La producción cacaotera nacional sigue creciendo: en 2021 logra un nuevo récord histórico*. <https://www.fedecacao.com.co/post/la-produccion-cacaotera-nacional-sigue-creciendo-en-2021-logra-un-nuevo-r%C3%A9cord-hist%C3%B3rico>
- Forbes, S. J., & Northfield, T. (2017). Increased pollinator habitat enhances cacao fruit set and predator conservation. *Ecological Applications*, 27(3), 887–899. <https://doi.org/10.1002/eap.1491>
- Ford, C. S., & Wilkinson, M. J. (2012). Confocal observations of late-acting self-incompatibility in *Theobroma cacao* L. *Sexual Plant Reproduction*, 25, 169–183. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0188-1>
- Frimpong, E. A., Gemmill-Herren, B., Gordon I., & Kwapong, P. K. (2011). Dynamics of insect pollinators as influenced by cocoa production systems in Ghana. *Journal of Pollination Ecology*, 5(10), 74–80. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2011\)12](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2011)12)
- Frimpong, E. A., Gordon, I., Kwapong, P. K., & Gemmill-Herren, B. (2009). Dynamics of cocoa pollination: tools and applications for surveying and monitoring cocoa pollinators. *International Journal of Tropical Insect Science*, 29(2), 62–69. <https://doi.org/10.1017/S1742758409990117>
- Frimpong-Anin, K., Adjaloo, M. K., Kwapong, P. K., & Oduro, W. (2014). Structure and stability of cocoa flowers and their response to pollination. *Journal of Botany*, 2014, Article 513623. <https://doi.org/10.1155/2014/513623>
- Groeneveld, J. H., Tschardtke, T., Moser, G., & Clough, Y. (2010). Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(3), 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.02.005>

- Itrurrarán Pinto, E. S. (2007). *Correlación entre componentes de rendimiento del cultivo de cacao (Theobroma cacao L.)* [Tesis pregrado, Universidad Nacional de Ucayali]. Repositorio institucional de la Universidad Nacional de Ucayali. <https://bit.ly/3BmTwEv>
- Jiménez Martínez, E., & Antúnez Munguía, Y. (2021). Insectos asociados al cacao en Catacamas, Honduras, 2016. *Ciencia e Interculturalidad*, 28(1), 166–181. <https://doi.org/10.5377/rci.v28i01.11467>
- Kwapong, P. K. K., Frimpong-Anin, K., & Ahedor, B. (2014). Pollination and yield dynamics of cocoa tree. *Research and Review in Bioscience*, 8(9), 337–342. <https://bit.ly/3x3uqI5>
- López-Hernández, J. G., López-Hernández, L. E., Avendaño-Arrazate, C. H., Aguirre-Medina, J. F., Espinosa-Zagaroza, S., Moreno-Martínez, J. L., Mendoza-López, A., & Suárez-Venero, G. M. (2018). Biología floral de cacao (*Theobroma cacao* L.); criollo, trinitario y forastero en México. *Agroproductividad*, 11(9), 129–135. <https://doi.org/10.32854/agrop.v11i9.1225>
- Miñarro, M., García, D., & Martínez-Sastre, R. (2018). Los insectos polinizadores en la agricultura: importancia y gestión de su biodiversidad. *Ecosistemas*, 27(2), 81–90. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1394>
- Montero-Cedeño, S. L., Sánchez, P., Solórzano-Faubla, R., Pinargote-Borrero A., & Cañarte-Bermúdez, E. G. (2019). Floración y diversidad de insectos polinizadores en un sistema monocultivo de cacao. *Revista Espamciencia*, 10(1), 1–7. <https://bit.ly/3qlJdu2>
- Nayama, K. (2018). Efeitos da ventilação na polinização do cacauzeiro. *Agrotrópica*, 30(3), 195–204. <https://bit.ly/3D25iVN>
- Niemenak, N., Cilas, C., Rohsius, C., Bleiholder, H., Meier, U., & Liebere, R. (2010). Phenological growth stages of cacao plants (*Theobroma* sp.): codification and description according to the BBCH scale. *The Annals of Applied Biology*, 156(1), 13–24. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00356.x>
- Niño Bernal, I. D. (2015). *Cuantificación de cadmio en cacao proveniente del occidente de Boyacá por la técnica analítica de voltamperometría*. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia [Tesis de pregrado, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia]. Repositorio de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. <https://repositorio.uptc.edu.co/bitstream/001/1425/2/TGT-174.pdf>
- N’Zi, J. -C., Kahia, J., Diby, L., & Kouamé, C. (2017). Compatibility of Ten Elite Cocoa (*Theobroma cacao* L.) Clones. *Horticulturae*, 3(3), Article 45. <https://doi.org/10.3390/horticulturae3030045>
- O’Doherty, D. C., & Zoll, J. J. K. (2012). *Forcipomyia hardyi* (Diptera: Ceratopogonidae), a potential pollinator of cacao (*Theobroma cacao*) flowers in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 44, 79–81. https://www.worldcocoafoundation.org/wp-content/uploads/files_mf/odoherty2012genomicsphysiologypollinator942kb.pdf
- Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la Agricultura. (2022). *FAOSTAT. Datos. Cultivos y productos de ganadería*. <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL>
- Perrez Akoa, S., Effa Onomo, P., Manga Ndjaga, J., Louise Ondobo, M., & François Djocgoue, P. (2021). Impact of pollen genetic origin on compatibility, agronomic traits, and physicochemical quality of cocoa (*Theobroma cacao* L.) beans. *Scientia Horticulturae*, 287, Article 110278. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110278>
- Ponce-Sánchez, J., Zurita-Benavides, M. G. & Peñuela, M. C. (2021). Reproductive ecology of white cacao (*Theobroma bicolor* Humb. & Bonpl.) in Ecuador, western Amazonia: floral visitors and the impact of fungus and mistletoe on fruit production. *Brazilian Journal Botany*, 44, 479–489. <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00709-9>

- Queiroz Lemos, C. (2014). *Abelha Plebeia cf. flavocincta como potencial polinizador do cacauzeiro (Theobroma cacao L.) no semiárido brasileiro* [Tese de mestrado, Universidade Federal do Ceará]. Repositório da Universidade Federal do Ceará. https://repositorio.ufc.br/bitstream/riufc/17100/1/2014_dis_cqlemos.pdf
- Ramírez Argueta, O. A. (2019, abril 29 – mayo 3). *Compatibilidad sexual de cultivares de cacao para desarrollar propuestas de plantaciones con arreglos policlonales* [Presentación en Conferencia]. 64 Reunión del Programa Cooperativo Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos y Animales. Tela Atlántica, Honduras. <https://bit.ly/3epoDpH>
- Ramos Serrano, R. M. (2011). *Estudio de la diversidad de insectos polinizadores en sistemas agroforestales de cacao y su relación con la productividad y diversidad de especies del dosel* [Tesis de pregrado, Universidad San Pedro Sula]. Repositorio de la Universidad San Pedro Sula. <https://bit.ly/3KRUHm>
- Ríos Sevilla, D. F. (2015). *Descripción de la diversidad entomológica asociada a la flor de Theobroma cacao* [Monografía pregrado, Pontificia Universidad Católica del Ecuador]. Repositorio de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bit.ly/3x3FCoe>
- Rincón Barón, E. J., Zarate, D. A., Agudelo Castañeda, G. A., Cuarán, V. L., & Passarelli, L. M. (2021). Micromorfología y ultraestructura de las anteras y los granos de polen en diez genotipos élite de *Theobroma cacao* (Malvaceae). *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 403–421. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i2.44711>
- Salazar-Díaz, R., & Torres-Coto, V. (2017) Estudio de la dinámica de polinizadores del cultivo de cacao (*Theobroma cacao*) en tres sistemas de producción. *Revista Tecnología en Marcha*, 30(1), 90–100. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/tec_marcha/article/view/3088
- Saripah, B., & Alias, A. (2018). The use of transferable breeding container for population enrichment of pollinator, *Forcipomyia* spp. in the Cocoa Ecosystem. *Journal of Advanced Agricultural Technologies*, 5(3), 245–251. <https://doi.org/10.18178/joaat.5.3.245-251>
- Simón-Porca, V. I., Abdelaziz, M., & Arroyo, J. (2017). El papel de los polinizadores en la evolución floral: una perspectiva mediterránea. *Ecosistemas*, 27(2), 70–80. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1433>
- Swanson, J. -D. (2005). *Flower development in Theobroma cacao L.: An assessment of morphological and Theobroma cacao* [Doctoral Thesis, The Pennsylvania State University]. The Pennsylvania State University ProQuest Dissertations. <https://bit.ly/3qhELjR>
- Toledo-Hernández, M., Tschamtké, T., Tjoa, A., Anshary, A., Cyio, B., & Wanger, T. (2020). Hand pollination, not pesticides or fertilizers, increases cocoa yields and farmer income. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 304, Article 107160. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107160>
- Toledo-Hernández, M., Tschamtké, T., Tjoa, A., Anshary, A., Cyio, B., & Wanger, T. (2021). Landscape and farm-level management for conservation of potential pollinators in Indonesian cocoa agroforests. *Biological Conservation*, 257, Article 109106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109106>
- Toledo-Hernández, M., Wanger, T., & Tschamtké, T. (2017). Neglected pollinators: Can enhanced pollination services improve cocoa yields? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 247, 137–148. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.021>

- Vanhove, W., Karlhis Yao, R., N'Zi, J. -C., N'Guessan Toussaint, L. A., Kaminski, A., Smaghe, G., & Van Damme, P. (2020). Impact of insecticide and pollinator-enhancing substrate applications on cocoa (*Theobroma cacao*) cherville and pod production in Côte d'Ivoire. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 293, Article 106855. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106855>
- Vansynghel, J., Ocampo-Ariza, C., Maas, B., Martin, E. A., Thomas, E., Hanf-Dressler, T., Schumacher, N. -C., Ulloque-Samatelo, C., Tschardtke, T., & Steffan-Dewenter, I. (2022). Cacao flower visitation: Low pollen deposition, low fruit set and dominance of herbivores. *Ecological Solutions and Evidence*, 3(2), Article e12140. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12140>
- Vera, J., & Mogrovejo, E. (1979). *Aumente la Producción de sus Cacaotales haciendo polinización manual suplementaria* [Boletín técnico No. 36]. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. <https://bit.ly/3GXu1w7>
- Young, A. M. (1983). Seasonal differences in abundance and distribution of cocoa-pollinating midges in relation to flowering and fruit set between shaded and sunny habitats of the La Lola cocoa farm in Costa Rica. *Journal of Applied Ecology*, 20(3), 801–831. <https://doi.org/10.2307/2403127>
- Young, A. M. (1986). Distribution and abundance of Diptera in flypaper traps at *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceae) flowers in Costa Rican cacao plantations. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(4), 580–587. <https://www.jstor.org/stable/25084831>
- Young, A. M., & Severson, D. W. (1994). Comparative analysis of steam distilled floral oils of cacao cultivars (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae) and attraction of flying insects: Implications for a *Theobroma* pollination syndrome. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 2687–2703. <https://doi.org/10.1007/BF02036201>
- Zakariyya, F., Sulistyowati, E., & Suci Rahayu, D. (2016). Abundance of pollinator insect (*Forcipomyia* spp.) of cocoa under some shade trees. *Pelita Perkebunan*, 32(2), 91–100. <https://doi.org/10.22302/iccri.jur.pelitaperkebunan.v32i2.230>
- Zhang D., & Motilal L. (2016). Origin, dispersal, and current global distribution of cacao genetic diversity. In B. A. Bailey, & L. W. Meinhardt (Ed), *Cacao diseases* (pp. 3–31). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24789-2_1