

**Universidade Federal de Pernambuco  
Centro de Ciências Biológicas  
Departamento de Zoologia  
Mestrado em Biologia Animal**

**Coleópteros associados a flores e inflorescências  
de Annonaceae e Araceae na Região da Floresta  
Atlântica em Pernambuco**

**Artur Campos Dália Maia**

**Recife  
2006**

**Artur Campos Dália Maia**

**Coleópteros associados a flores e inflorescências  
de Annonaceae e Araceae na Região da Floresta  
Atlântica em Pernambuco**

**Orientador:** Prof. Dr. Clemens Schlindwein

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas na área de Biologia Animal.

**Recife  
2006**

**Maia, Artur Campos Dália**

**Coleópteros associados a flores e inflorescências de Annonaceae e Araceae na Região da Floresta Atlântica em Pernambuco / Artur Campos Dália Maia. – Recife: O Autor, 2006.**

**vii, 59 folhas : il., fig., tab. e gráf.**

**Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Ciências Biológicas. Biologia Animal.**

**Inclui bibliografia.**

**1. Araceae – Polinização – Floresta Atlântica (PE) 2. Annonaceae – Polinização – Floresta Atlântica (PE) 3. Graviola – Polinização 3. Scarabaeidae – Cyclocephalini 1. Título.**

**582.547.1  
584.64**

**CDU (2.ed.)  
CDD (22.ed.)**

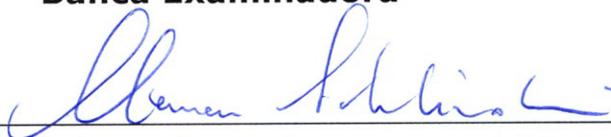
**UFPE  
CCB – 2006 - 008**

**Artur Campos Dália Maia**

**Coleópteros associados a flores e inflorescências  
de Annonaceae e Araceae na Região da Floresta  
Atlântica em Pernambuco**

**Banca Examinadora**

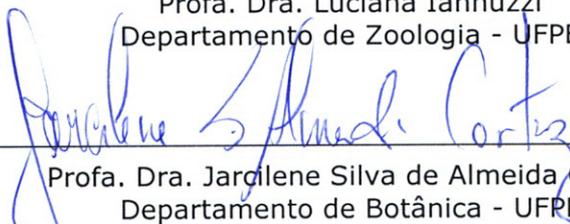
**Titulares**



(Orientador) Prof. Dr. Clemens Schlindwein  
Departamento de Botânica - UFPE



Profa. Dra. Luciana Iannuzzi  
Departamento de Zoologia - UFPE



Profa. Dra. Jardilene Silva de Almeida Cortez  
Departamento de Botânica - UFPE



Prof. Dr. Fernando Cesar Vieira Zanella  
Departamento de Engenharia Florestal - UFCG

**Suplentes**

Profa. Dra. Cecília Patrícia Alves Costa  
Departamento de Botânica - UFPE

Prof. Dr. Simão Dias de Vasconcelos  
Departamento de Zoologia - UFPE

**Data da aprovação: 15/02/2006**

**Recife  
2006**

Para a minha avó, Maria Helena Dália Maia.

## **AGRADECIMENTOS**

---

À minha família e amigos, sempre presentes. O primeiro agradecimento àqueles que demonstraram carinho e apoio incondicionais durante estes últimos dois anos.

Ao meu orientador e amigo Clemens Schlindwein. Meu profundo respeito e admiração a uma pessoa que depositou em mim uma confiança inabalável e me renovou a vontade de sonhar um pouco mais alto. Obrigado.

Às minhas queridas professoras e amigas Luciana Iannuzzi e Maria Eduarda Lacerda de Larrazábal, que sempre me cercaram de uma afabilidade maternal. Devo muito a vocês.

Aos Drs. Simon Mayo, Eduardo Gomes Gonçalves, Marc Gibernau, Thomas Croat e Cássia Mônica Sakuragui. Não foi fácil me aventurar no universo de botânica, meu trabalho não seria possível sem a ajuda destes pesquisadores. Agradeço em especial a Eduardo Gonçalves, amigo e parceiro no mundo fascinante das aráceas e seus estranhos besouros.

A Paschoal Grossil pela identificação dos besouros.

Ao Drs. Gerhard Gottsberger, Michael Schessl e equipe, pelo indispensável apoio técnico e logístico necessário a execução deste projeto.

Aos colegas, amigos, professores e funcionários da Universidade Federal de Pernambuco.

Aos integrantes do grupo de trabalho Plebeia, uma equipe de excelentes pessoas e pesquisadores.

A Fábila Geórgia Andrade e Carlos Eduardo Nobre, meus companheiros de trabalho nos pomares da Estação Experimental de Itapirema (IPA).

A Carlos Eduardo Nobre (Cadu) e Bruno Arrais, meus amigos irmãos. Quééenn!

A Estação Experimental de Itapirema (IPA) nos nomes de Ildo Lederman, João Emmanoel e Manoel Américo, pela disponibilização das instalações e prestatividade no transcurso da pesquisa em Goiana.

Ao PROBIO, BIRD/GEF, MMA e CNPq pelo apoio financeiro.

A CAPES pela bolsa concedida na vigência do Mestrado.

## RESUMO

---

Foi abordada a biologia da polinização de aráceas cantarófilas nativas do estado de Pernambuco e a polinização natural da gravioleira (*Annona muricata* L., Annonaceae), uma frutífera largamente cultivada no estado. As áreas de estudo foram a Reserva Ecológica da Mata da Usina São José (município de Igarassu), a Estação Experimental de Itapirema (município de Goiana) e um terreno abandonado na estrada de Aldeia (município de Camaragibe). Foram encontradas três espécies cantarófilas de Araceae: *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor* e *Taccarum ulei*. Besouros do gênero *Cyclocephala* (Scarabaeidae, Dynastinae) foram os polinizadores exclusivos das três plantas. Os insetos apresentaram hábito crepuscular-noturno, intimamente relacionado as fases da antese. Entre as adaptações mais marcantes das inflorescências estão a emissão de odores atrativos, arcabouço floral robusto e ofertas de alimento, na forma de tecidos nutritivos e pólen. Outro destaque foi a termogênese floral, um mecanismo metabólico de aquecimento do espádice que facilita a volatilização dos aromas atrativos e oferece abrigo aquecido aos besouros dentro das câmaras florais. Este aquecimento marca o início da fase feminina, que culmina em temperaturas do espádice até 14°C acima das do ar ambiente. *A. muricata* também foi polinizada por uma espécie de *Cyclocephala* (*C. vestita*) e mostrou adaptações semelhantes às aráceas. Manutenção de adultos de *C. vestita* em cativeiro resultou na obtenção de larvas viáveis de primeiro ínstar, o que leva a crer que estratégias de manejo do polinizador são promissoras.

## ABSTRACT

---

We have approached the pollination biology of native cantharophilous aroids from the state of Pernambuco and the natural pollination of soursop (*Annona muricata* L., Annonaceae), a fruit crop commonly cultivated throughout the state. The studied areas were the "Reserva Ecológica da Mata da Usina São José" (municipality of Igarassu), "Estação Experimental de Itapirema" (municipality of Goiana) and an abandoned lot in Aldeia road (municipality of Camaragibe). Three cantharophilous Araceae species were found: *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor* e *Taccarum ulei*. Beetles from the genus *Cyclocephala* (Scarabaeidae, Dynastinae) were the sole pollinators of these plants. They exhibited crepuscular-nocturnal activity, closely related to the phases of anthesis. Among the most remarkable adaptations found in the inflorescences are attractive odors emission, hardy floral architecture and food rewards, presented as nutritious tissues and pollen. Another feature was the floral thermogenesis, a metabolic mechanism of spadix heating which facilitates volatile dispersal and provides warm shelter inside the floral chambers. This heating determines the beginning of the female phase, which peaks at temperatures of the spadix up to 14°C over ambient air's. *A. muricata* was pollinated by a *Cyclocephala* species as well (*C. vestita*) and showed floral adaptations similar to those found in Araceae. Success in the maintenance of adults of *C. vestita* in captivity yielded viable first instar larvae, which assures promising future strategies in captivity brooding.

## SUMÁRIO

---

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	I
<b>RESUMO</b> .....	II
<b>ABSTRACT</b> .....	III
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	VI
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	VII
<b>APRESENTAÇÃO</b> .....	1
<b>REVISÃO DA LITERATURA</b> .....	2
<b>OBJETIVOS</b>	
<b>Objetivo geral</b> .....	4
<b>Objetivos específicos</b> .....	4
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	7
<b>CAPÍTULO 1. Polinização por besouros Cyclocephalini (Scarabaeidae, Dynastinae) na Floresta Atlântica, NE – Brasil: três espécies simpátricas de Araceae e seus visitantes florais</b>	
<b>Resumo</b> .....	8
<b>Abstract</b> .....	9
<b>1.1 Introdução</b> .....	10
<b>1.2 Material e métodos</b>	
Aráceas estudadas .....	11
Áreas de estudo .....	16
Biologia floral .....	16
Visitantes florais .....	17
<b>1.3 Resultados</b>	
Biologia floral .....	17
Visitantes florais .....	19
<b>1.4 Discussão</b> .....	23
<b>1.5 Referências bibliográficas</b> .....	27

**CAPÍTULO 2.** *Caladium bicolor* (Araceae) e *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): um sistema de polinização especializado na Floresta Atlântica Nordeste de Pernambuco, Brasil

<b>Resumo</b> .....	31
<b>Abstract</b> .....	32
<b>2.1 Introdução</b> .....	33
<b>2.2 Material e métodos</b>	
Áreas de estudo .....	34
Biologia da floração e medidas de temperatura .....	34
<b>2.3 Resultados</b>	
Biologia da floração .....	35
Insetos visitantes .....	37
Termogênese .....	38
<b>2.4 Discussão</b> .....	39
<b>2.5 Referências bibliográficas</b> .....	42

**CAPÍTULO 3.** Polinização natural da gravioleira (*Annona muricata* L., Annonaceae) na região da Zona da Mata Norte em Pernambuco: isolamento e aspectos da biologia do polinizador

<b>Resumo</b> .....	46
<b>Abstract</b> .....	47
<b>3.1 Introdução</b> .....	48
<b>3.2 Material e métodos</b>	
Área de estudo .....	49
Determinação do polinizador e sua biologia .....	49
Ciclo floral de <i>A. muricata</i> .....	50
<b>3.3 Resultados</b> .....	51
<b>3.4 Discussão</b> .....	53
<b>3.5 Referências bibliográficas</b> .....	56

## LISTA DE FIGURAS

---

### CAPÍTULO 1

- Figura 1.** *Philodendron acutatum* (...) ..... 13
- Figura 2.** *Caladium bicolor* (...) ..... 14
- Figura 3.** *Taccarum ulei* (...) ..... 15
- Figura 4.** Curvas do diferencial entre a temperatura da zona masculina do espádice e a temperatura do ar ambiente (...) ..... 19

### CAPÍTULO 2

- Figura 1.** *Caladium bicolor* (...) ..... 36
- Figura 2.** Curvas de temperatura da zona masculina do espádice (linha contínua) e do ar ambiente (linha pontilhada) (...) ..... 39

### CAPÍTULO 3

- Figura 1.** a) *Cyclocephala vestita* Höhne, 1923. b) Besouros em flor de *Annona muricata* L. (...) ..... 51
- Figura 2.** Curva do diferencial entre a temperatura do receptáculo floral e a temperatura do ar ambiente (...) ..... 52

## LISTA DE TABELAS

---

### CAPÍTULO 1

<b>Figura 4.</b> Insetos visitantes florais de populações nativas de <i>Philodendron acutatum</i> , <i>Caladium bicolor</i> e <i>Taccarum ulei</i> (...) .....	11
--	----

## APRESENTAÇÃO

---

Existe uma necessidade corrente de se obter informações acerca da biota dos ecossistemas ameaçados e esclarecer aspectos de seus processos biológicos. Um maior conhecimento das interações entre animais e plantas é premissa fundamental para se criar mecanismos eficientes para ações conservacionistas e uso sustentável de recursos.

A elucidação das relações entre besouros e plantas visitadas por estes insetos na região da Floresta Atlântica é um passo importante para se conhecer uma biota ainda pouco estudada. Esses dados poderão ser utilizados como base em pesquisas voltadas à ecologia e conservação de ecossistemas Neotropicais.

O presente estudo visa elucidar a associação entre coleópteros antófilos e plantas das famílias Annonaceae e Araceae na região da Floresta Atlântica em Pernambuco. Os resultados foram compilados em três capítulos, desenvolvidos em estrutura de artigos para periódicos científicos. A formatação e diagramação da Dissertação segue padrão escolhido pelo autor, baseado nas normas do periódico *Acta Botanica Brasílica*. Cada artigo foi ou será enviado aos periódicos em forma de manuscrito adequado às normas requeridas pelas bancas editoriais específicas.

O primeiro capítulo – “Polinização por besouros Cyclocephalini (Scarabaeidae, Dynastinae) na Floresta Atlântica, NE – Brasil: três espécies simpátricas de Araceae e seus visitantes florais” – aborda a biologia floral e a polinização de três espécies da família Araceae, nativas da Floresta Atlântica de Pernambuco. Populações destas plantas foram observadas durante a floração, quando foram caracterizados os insetos visitantes florais de cada espécie e identificados os polinizadores efetivos. Manuscrito deste capítulo será submetido ao periódico *Acta Botanica Brasílica*.

O segundo capítulo – “*Caladium bicolor* (Araceae) e *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): um eficiente sistema de polinização na Floresta Atlântica Nordeste de Pernambuco, Brasil” – é um estudo de caso sobre a ecologia da polinização de *Caladium bicolor* Aiton (Vent.) (Araceae). Nele são esclarecidas as relações entre os polinizadores e o ciclo floral da espécie, com ênfase nos eventos da antese. Manuscrito deste capítulo foi submetido ao periódico *Plant Biology*, onde se encontra sob revisão.

O terceiro capítulo – “Polinização natural da gravioleira (*Annona muricata* L., Annonaceae) na região da Zona da Mata Norte em Pernambuco: isolamento e aspectos da biologia do polinizador” – enfatiza a biologia do polinizador, relacionando-a aos aspectos peculiares das flores da espécie, visitadas por besouros Cyclocephalini. Perspectivas de manejo dos insetos em cativeiro são apresentadas. Manuscrito deste capítulo será submetido ao periódico *Scientia Horticulturae*.

## REVISÃO DA LITERATURA

---

A interação entre insetos e plantas com flores remonta às origens deste último grupo, há cerca de 135 milhões de anos atrás (Barth 1991; Grimaldi & Engel 2005). O sucesso desta antiga relação pode ser facilmente evidenciado pela miríade de espécies antófilas de insetos e de plantas adaptadas à entomofilia (Endress 1996; Richards 1997). Inúmeros grupos de insetos visitam flores e inflorescências de angiospermas, seja à procura de alimento (néctar, pólen) seja em busca de abrigo ou local para acasalamento (Endress 1996). Para as plantas, estes visitantes florais são por vezes vitais para garantir a variabilidade genética da espécie, já que podem desempenhar a função de polinizadores. Entre as principais ordens de insetos com espécies polinizadoras, destacam-se Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera e Hemiptera (Proctor *et al.* 1996).

Os coleópteros figuram entre os mais antigos insetos com registros fósseis (Grimaldi & Engel 2005). Com cerca de 350.000 espécies descritas, consistem no mais rico grupo de animais modernos (Lawrence *et al.* 1999; Johnson & Triplehorn 2004; Arnett & Thomas 2002a, 2002b). Um exoesqueleto flexível e impermeável, aliado à capacidade de explorar quase todos os recursos alimentares disponíveis, permite aos besouros ocupar virtualmente qualquer habitat, à exceção do mar aberto (Richards & Davies 1994; Gullan & Cranston 2004). Entre as guildas tróficas descritas para a ordem por Marinoni *et al.* (2001), os herbívoros se destacam em abundância e número de espécies.

De uma forma generalizada, os coleópteros são considerados polinizadores arcaicos e pouco especializados. Em sua atividade nas flores e inflorescências, alimentam-se de pólen, néctar, exudatos e quaisquer outros tecidos nutritivos disponíveis (Gottsberger 1990; Proctor *et al.* 1996; Richards 1997; Bernhardt 2000). Por possuírem peças bucais primitivas (aparelho mastigador), os besouros são bastante destrutivos como visitantes florais. Por esse motivo, flores e inflorescências adaptadas a cantarofilia, a polinização por coleópteros, são geralmente robustas e apresentam quantidades grandes de tecidos alimentares nutritivos e pólen (Gottsberger 1990, 1999; Endress 1996; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003).

Segundo Gottsberger (1990), são poucas as angiospermas predominantemente polinizadas por coleópteros. Na grande maioria, seus representantes pertencem a famílias evolutivamente antigas e abundantes em regiões tropicais e subtropicais como as Magnoliaceae, Annonaceae e Nymphaeaceae, embora existam famílias evolutivamente mais modernas que também apresentam este tipo de interação, como as Araceae e Cydanthaceae. Proctor *et al.* (1996) e Schatz (1990) destacam a importância da cantarofilia nos trópicos, em contraste com sua relativa insignificância em climas temperados. A maioria das espécies vegetais de habitats tropicais depende da interação com animais para o sucesso da polinização, uma vez que estratégias como a anemofilia (polinização pelo vento) e a auto-fecundação são menos frequentes. Adaptações frequentes para a cantarofilia envolvem a emissão de odores adocicados ou de material em decomposição, além de oferta de abrigo no interior de câmaras florais (Gottsberger & Amaral 1984; Gibernau *et al.* 1999; Endress 1996; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). A termogênese floral, fenômeno comum a plantas cantarófilas, facilita a volatilização de substâncias químicas atrativas (Gottsberger 1990, 1999). Além

disso, consiste em um importante recurso de economia de energia para certas espécies de coleópteros que utilizam as câmaras florais como local de acasalamento (Seymour *et al.* 2003).

Os trabalhos realizados sobre a biologia de polinização de plantas cantarófilas são bastante escassos. Apesar de muitos autores relatarem que os coleópteros apresentam-se primariamente como polinizadores ocasionais e “ladrões de pólen”, pesquisas realizadas com espécies de aráceas (Gottsberger & Amaral 1984; Young 1986, 1988; Gottsberger 1990; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Beath 1999; Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003; Bernhardt 2000; Gibernau & Barabé, 2002) e anonáceas (Webber 1981; Gottsberger 1990, 1999; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003) mostraram estreitas relações das plantas com coleópteros antófilos. Não são raros os casos de oligofilia (polinização por um grupo restrito de espécies) e mesmo monofilia (polinização por uma única espécie) entre as espécies cantarófilas destas famílias. Besouros dinastíneos (Scarabaeidae) dos gêneros *Cyclocephala* e *Erioscelis*, além de espécies das famílias Curculionidae, Nitidulidae e Staphylinidae são visitantes comuns de flores e inflorescências de anonáceas e aráceas em florestas tropicais e subtropicais (Webber 1981; Gottsberger & Amaral 1984; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Gibernau 2003; García-Robledo *et al.* 2004).

## **OBJETIVOS**

---

### **GERAL**

Elucidar a associação entre coleópteros antófilos e plantas das famílias Annonaceae e Araceae na região da Floresta Atlântica em Pernambuco.

### **ESPECÍFICOS**

- Identificar os coleópteros associados a flores e inflorescências de Annonaceae e Araceae em ambiente de Floresta Atlântica em Pernambuco.
- Desenvolver estudo de caso da biologia de polinização da gravioleira (*Annona muricata* Linn.; Annonaceae) em cultivo experimental e de espécies silvestres de Araceae nativas da Floresta Atlântica.
- Descrever características comportamentais e do ciclo biológico dos coleópteros mais abundantes e/ou relevantes encontrados nos estudos de caso.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Arnett, R.H. & Thomas, M.C. 2002a. **American Beetles, Volume I: Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia**. Florida, CRC press LLC
- Arnett, R.H. & Thomas, M.C. 2002b. **American Beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Florida, CRC press LLC
- Barth, F.G. 1991. **Insects and Flowers: The biology of a Partnership**. New Jersey, Princeton University Press.
- Beath, D.N. 1999. Dynastine scarab beetle pollination in *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) on Barro Colorado Island (Panama) compared with La Selva biological station (Costa Rica). **Aroideana** **22**: 63-71.
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated ansiosperms. **Plant Systematics and Evolution** **222**: 293-320.
- Endress, P.K. 1996. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. 1. ed. Paperback. Cambridge, Cambridge University Press.
- García-Robledo, C.; Kattan, G.; Murcia, C. & Quintero-Marín, P. 2003. Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. **Journal of Tropical Ecology** **20**: 459-469.
- Gibernau, M. 2003. Pollinators and visitors of Aroid inflorescences. **Aroideana** **26**: 66-83.
- Gibernau, M. & Barabé, D. 2002. Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). **Canadian Journal of Botany** **80**: 1-5.
- Gibernau, M.; Barabé, D.; Cerdan, P. & Dejean, A. 1999. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. **International Journal of Plant Science** **160**(6): 1135-1143.
- Gibernau, M.; Barabé, D. & Labat, D. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. **Plant Biology** **2**: 330-333.
- Gibernau, M.; Barabé, D.; Labat, D.; Cerdan, P. & Dejean, A. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** **19**: 103-107.
- Gottsberger, G. 1990. Flowers and beetles in the South American tropics. **Botanica Acta** **103**: 360-365.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. **Plant Species Biology** **14**: 143-152.

- Gottsberger, G. & Amaral, A. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft** **97**: 391-410.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1991. Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). **Biotropica** **23**: 23-28.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. **Evolution of the Insects**. 1. ed. Hardcover. Cambridge, Cambridge University Press.
- Gullan, P.J. & Cranston, P.S. 2004. **The Insects: An Outline of Entomology**. 3. ed. Oxford, Blackwell Publishers.
- Johnson, N.F. & Triplehorn, C.A. 2004. **Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects**. 7. ed. California, Brooks/Cole
- Lawrence, F.A.; Hasting, A.M.; Dallwitz, M.J.; Paine, T.A. & Zurcher, E.J. 1999. **Beetles of the world. A key and information system for families and subfamilies**. Version 1.0 for MS-Windows. Melbourne, CSIRO Publishing.
- Marinoni, R.C.; Ganho, N.G.; Monné, M.L. & Mermudes, J.R.M. 2001. **Hábitos Alimentares em Coleoptera (Insecta)**. Ribeirão Preto, Holos Editora Ltda.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. 1. ed. Oregon, Timber Press.
- Richards, A.J. 1997. **Plant Breeding Systems**. 2. ed. London, Chapman & Hall Ltd.
- Richards, O.W. & Davies, R.G. 1994. **Imm ́s General Textbook of Entomology, Vol. 2**. 10. ed. London, Chapman & Hall Ltd.
- Schatz, G.E. 1990. Some aspects of pollination biology in Central American forests. Pp. 69-84. In: K.S. Bawa & M. Hadley. **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris, Parthenon.
- Seymour, R.S.; White, C.R. & Gibernau, M. 2003. Heat reward for insect pollinators. **Nature** **426**: 243-244.
- Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. & Webber, A.C. 2003. Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. **Taxon** **52**: 701-718.
- Webber, A.C. 1981. **Biologia Floral de algumas Annonaceae na região de Manaus, AM**. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus.

Young, H.J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). **American Journal of Botany** **73**: 931-944.

Young, H.J. 1988. Differential Importance of Beetle Species Pollinating *Dieffenbachia Longispatha* (Araceae). **Ecology** **69**: 832-844.

## **Capítulo 1**

**“Polinização por besouros Cyclocephalini  
(Scarabaeidae, Dynastinae) na Floresta Atlântica,  
NE – Brasil: três espécies simpátricas de Araceae e  
seus visitantes florais”**

**“Pollination by Cyclocephalini beetles  
(Scarabaeidae, Dynastinae) in the Atlantic  
Rainforest, NE – Brazil: three sympatric Araceae  
species and their flower visitors”**

A ser enviado em forma de manuscrito ao periódico *Acta Botanica  
Brasilica*.

## RESUMO

---

Neste trabalho foram abordadas as biologias florais de três espécies de aráceas polinizadas por besouros, nativas da Floresta Atlântica Nordeste: *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor* e *Taccarum ulei*. Insetos visitantes florais de cada espécie foram caracterizados quanto ao papel desempenhado durante o ciclo floral. O estudo foi conduzido na Zona da Mata Norte, estado de Pernambuco, entre setembro de 2004 e junho de 2005. O período de floração das aráceas esteve condicionado ao regime de chuvas local. O primeiro dia da antese, a fase feminina, teve início no crepúsculo e foi caracterizado em inflorescências das três espécies pela termogênese floral e liberação de odores atrativos a besouros polinizadores de duas espécies do gênero *Cyclocephala*, *C. celata* e *C. latericia*. A primeira espécie esteve associada à polinização das três aráceas, a outra visitou apenas inflorescências de *T. ulei*. O segundo dia da antese, a fase masculina, esteve associado à liberação de pólen. Em *P. acutatum* e *C. bicolor*, verificou-se termogênese também na fase masculina, com liberação de odores florais em *C. bicolor*. Besouros *Cyclocephala* permaneceram nas câmaras florais até o final da antese. Durante este intervalo, utilizaram-se de tecidos nutritivos das inflorescências, localizados na zona masculina estéril do espádice em *P. acutatum* e *C. bicolor*, e em estaminódios na espécie *T. ulei*. Demais visitantes florais utilizaram-se de pólen e exudatos florais, atuando como pilhadores. Larvas de moscas (Richardiidae) constituíram-se em consumidores vorazes de flores e frutos imaturos de *T. ulei* ao longo do período de estudo, impedindo a frutificação nas populações observadas.

**Palavras-chave:** Cantarofilia, *Cyclocephala*, *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor*, *Taccarum ulei*, Floresta Atlântica, biologia floral.

## ABSTRACT

---

In this study, we have approached the floral biology of three large-beetle pollinated aroids, native to the Atlantic Rainforest of NE-Brazil: *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor* and *Taccarum ulei*. Flower visiting insects of inflorescences from each species were characterized regarding their role during the floral cycle. The study was conducted in the state of Pernambuco from September 2004 through June 2005. The flowering period of the aroids was related to local pluviometric regime. The first day of anthesis, corresponding to the female phase, begun at dusk and was evidenced on all three species by floral thermogenesis and emanation of floral odors, which attracted beetles from two species of the genus *Cyclocephala*; *C. celata* and *C. latericia*. The first was associated to inflorescences from the three aroids, the latter only to inflorescences of *T. ulei*. The second day of anthesis, the male phase, was related to the release of pollen from the anthers. In *P. acutatum* and *C. bicolor*, thermogenesis was also observed during the male phase, along with the emanation of floral odors in *C. bicolor*. *Cyclocephala* beetles remained inside the floral chambers until the end of anthesis. During this time, they ate floral nutritious tissues, located at the sterile male zone of the spadix in inflorescences of *P. acutatum* and *C. bicolor*, and at edible staminodes in *T. ulei*. Other flower visitors used pollen or stigmatic exudates as floral resources. Fly larvae (Richardiidae) were eager consumers of flowers and immature fruits of *T. ulei* during the entire study period, thus hindering fructification success in the observed populations.

**Key words:** Beetle pollination, *Cyclocephala*, *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor*, *Taccarum ulei*, Atlantic Rainforest, flower biology.

## 1.1 INTRODUÇÃO

---

Os besouros costumam figurar à parte no grupo de insetos polinizadores. A escassez ou ausência de estruturas especializadas e o comportamento por vezes destrutivo às peças florais fizeram com que fossem relegados durante muito tempo ao papel de simples visitantes ocasionais e ladrões de pólen (Endress 1996). A ausência de grandes adaptações morfológicas à antofilia leva a crer que estes insetos pouco mudaram ao longo dos milhões de anos em que estão relacionados às angiospermas; relação que remonta ao próprio aparecimento destas plantas (Barth 1991; Grimaldi & Engel 2005). Alguns assumem a cantarofilia como um caso claro de adaptação e evolução unidirecional das plantas aos seus polinizadores (Gottsberger 1990; Bernhardt 2000).

Apesar de pouco freqüentes e taxonomicamente restritos, os sistemas de polinização envolvendo besouros são de importância indiscutível em ecossistemas tropicais e subtropicais (Schatz 1990; Proctor *et al.* 1996; Gottsberger 1999; Bernhardt 2000), onde famílias como Araceae, Nymphaeaceae e Annonaceae possuem grande número de espécies cantarófilas (Gottsberger & Amaral 1984; Young 1986, 1988; Wiersema 1988; Gottsberger 1990, 1999; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Beath 1999; Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003; Bernhardt 2000; Gibernau & Barabé, 2002; Ervik & Knudsen 2003; Krell *et al.* 2003; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). As especializações voltadas ao sucesso reprodutivo quase sempre envolvem um arcabouço floral robusto e modificado em câmaras florais, que abrigam os visitantes em seu interior (Gottsberger, 1990). Pólen em abundância e tecidos nutritivos são oferecidos como recompensa alimentar aos besouros, o que minimiza danos às estruturas florais férteis (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003).

As adaptações florais à cantarofilia podem alcançar altos níveis de complexidade e especificidade, que por vezes restringem a gama de possíveis polinizadores (Gottsberger 1990, 1999). Aráceas polinizadas por besouros da tribo Cyclocephalini (Scarabaeidae, Dynastinae) apresentam inflorescências protogínicas, com clara separação das flores masculinas e femininas em zonas ao longo do eixo vertical do espádice (Mayo *et al.* 1997). Exibem fenômeno de aquecimento floral, cujo ciclo termogênico está intimamente relacionado às etapas da antese e ao período de atividade dos besouros polinizadores (Gottsberger & Amaral 1984; Gibernau *et al.* 1999; Bernhardt 2000). As inflorescências são grandes e robustas, adequadas ao tamanho e força de seus visitantes florais (Gottsberger 1990; Gibernau *et al.* 1999). O colorido da espata se restringe em geral ao branco ou cores pálidas na face interna da espata, o qual atuaria como guia visual de besouros de hábito crepuscular-noturno (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991). Voláteis florais são importantes atrativos para os Cyclocephalini e sua emissão está diretamente relacionada ao aquecimento da zona masculina do espádice e ao ciclo termogênico (Gottsberger & Amaral 1984; Gottsberger, 1990; Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003; Gibernau & Barabé 2002). Aromas adocicados de frutas são particularmente comuns nas Araceae visitadas por estes besouros (Gottsberger & Amaral 1984).

Estudos realizados sobre sistemas de polinização Araceae-Cyclocephalini indicam a existência de um padrão na morfologia das inflorescências e fisiologia da antese (Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003; Gibernau & Barabé 2002). A generalização desta

interação relegou ao segundo plano outros táxons polinizados por besouros, e limitou o conhecimento de aspectos fundamentais da síndrome de cantarofilia.

Neste trabalho, realizado no domínio da Floresta Atlântica em Pernambuco, são comparadas as biologias florais de três espécies nativas de Araceae: *Philodendron acutatum* Schott, *Caladium bicolor* Aiton (Vent.) e *Taccarum ulei* Eng. & K. Krause. Também são apresentados os insetos visitantes florais e o papel que desempenham na ecologia floral e polinização de cada espécie.

## 1.2 MATERIAL E MÉTODOS

---

### ARÁCEAS ESTUDADAS

***Philodendron acutatum* Schott (Araceae, Philodendreae)** – hemiepífita encontrada desde o norte da América do Sul até o Sudeste brasileiro. Coloniza freqüentemente áreas de borda e clareiras de florestas ombrófilas, mas também ocorre em campos rupestres e até mesmo em afloramentos rochosos na Caatinga, onde apresenta hábito saxícola e mesmo rupícola. Sua fácil adaptação a áreas modificadas por ação antrópica faz com que sejam comumente encontradas em plantações de frutíferas arbóreas (Sakuragi 2001).

Possui folhas sagitadas com longos pecíolos, de coloração verde-escura (Fig. 1a). As inflorescências apresentam espata de cor verde em sua face exterior, com cerca de 12 – 14 cm de comprimento. Internamente, são coloridas de amarelo ou rosa pálido em seu terço apical e de um vermelho intenso em seu terço basal, intercalando-se por um terço médio com estriações alaranjadas sobre fundo de cor amarelada ou rósea (Fig. 1b – 1d). O espádice, 1 – 2 cm mais curto que a espata, é composto ao longo de seu eixo vertical por três zonas distintas de flores unissexuais (Fig. 1f). A partir da porção apical, uma zona masculina fértil de coloração branca ocupa cerca de dois terços do comprimento do espádice. Flores masculinas estéreis compõem uma zona de transição também de cor branca, com 0,6 – 0,8 cm de comprimento. A porção mais basal do espádice, de coloração amarelada, é ocupada por flores femininas férteis (Gibernau & Barabé 2000).

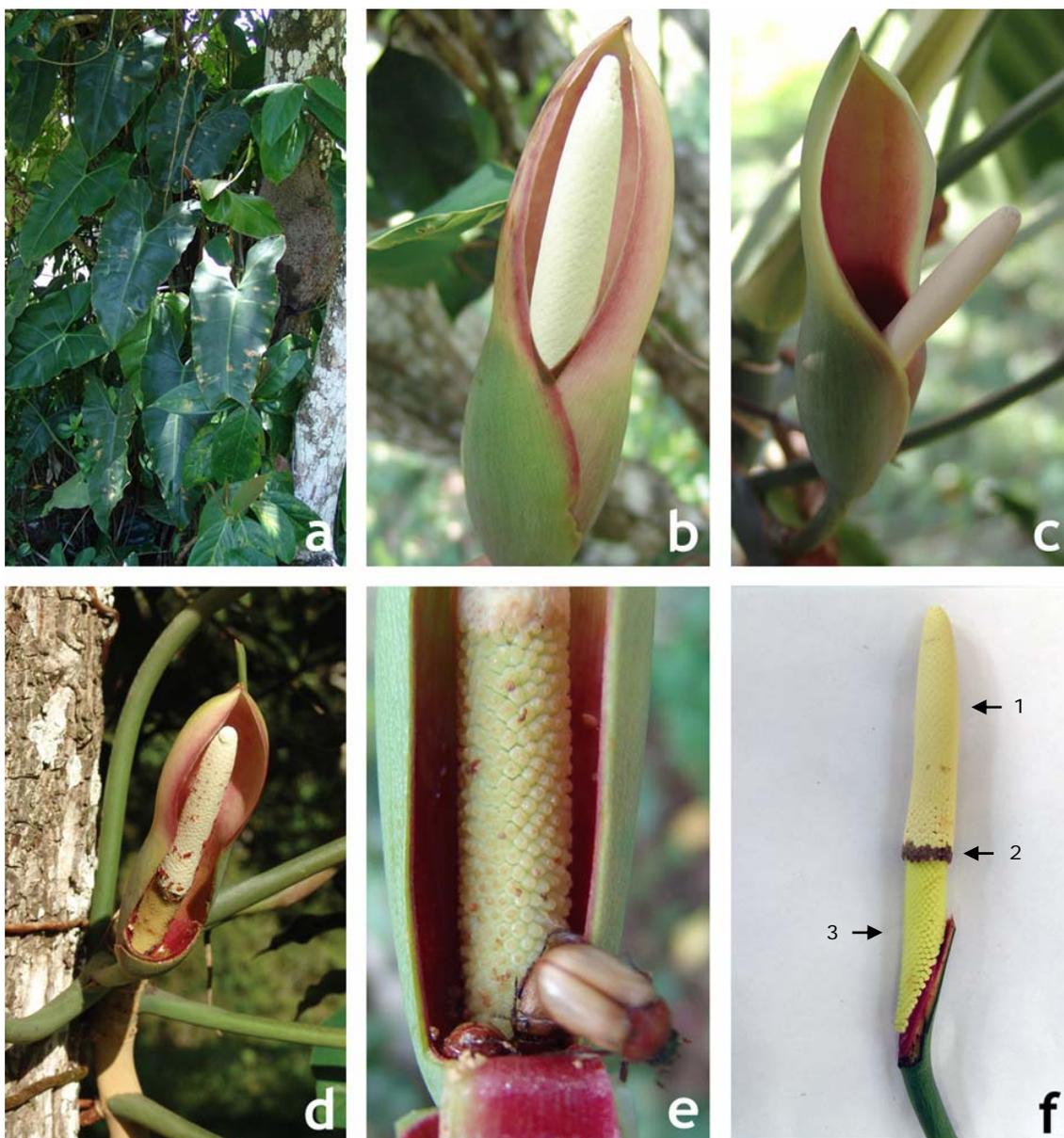
***Caladium bicolor* (Aiton) Vent. (Araceae, Caladieae)** – geófita rizomatosa, amplamente distribuída ao longo do litoral brasileiro. É abundante em áreas de borda de fragmentos florestais, ou mesmo clareiras e pastagens desmatadas (Madison 1981; Croat 1988; Mayo *et al.* 1997).

Apresenta folhas sagitadas de colorido muitas vezes exuberante, com tons de vermelho e branco numa base predominantemente verde escura (Fig. 2a). Suas inflorescências possuem espádice com 12 – 16 cm de comprimento, uniformemente colorido de um amarelo pálido (Fig. 2b). As flores são unissexuais e separadas em zonas morfológicamente distintas ao longo do um eixo vertical (Fig. 2f). A zona masculina é composta de flores férteis e ocupa 3 – 7 cm do comprimento do espádice a partir da porção apical. Uma zona de transição, composta por flores masculinas estéreis (0,6 – 0,8 cm comprimento), separa a zona masculina de uma zona basal de flores

femininas (1 – 2 cm comprimento). A espata apresenta uma separação distinta entre a lâmina e o tubo, separados por uma constrição (Fig. 2b, 2c). A lâmina é branca e cerca de 1 cm mais longa que a porção apical do espádice. O tubo forma uma câmara floral abaulada, à qual ficam restritas a zona feminina do espádice e metade da zona de transição. Apresenta superfície de cor verde clara em toda a sua extensão, por vezes permeada por coloração púrpura na porção basal interna (Madison 1981; Maia & Schlindwein, não publicado).

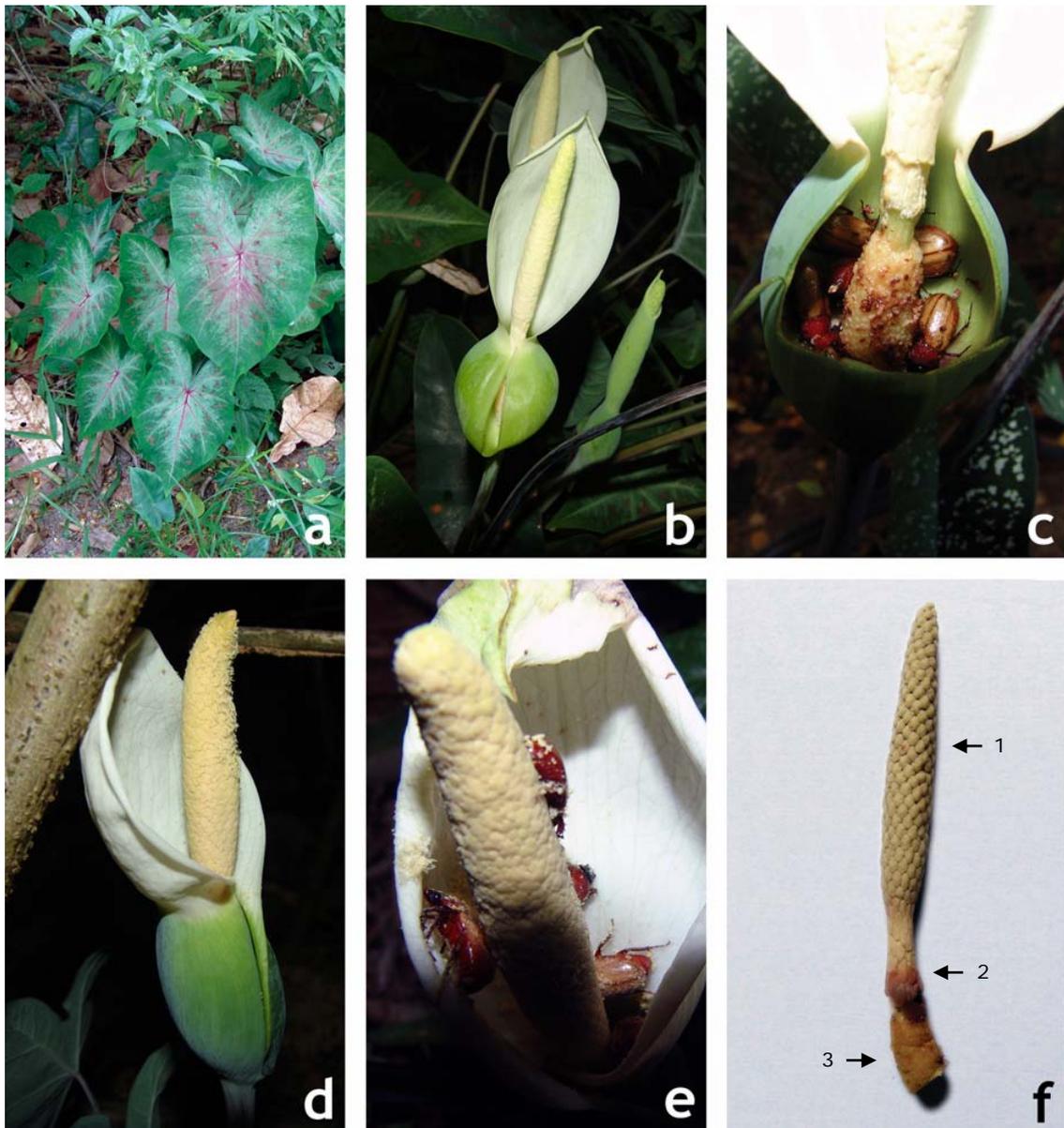
***Taccarum ulei* Eng. & K. Krause (Araceae, Spathicarpeae)** – geófita rizomatosa. Possui distribuição geográfica restrita ao Nordeste brasileiro, onde coloniza desde áreas de floresta de tabuleiro até a Caatinga. Adapta-se bem à grande variedade de solos e condições de luminosidade (Gonçalves 2002).

As folhas bipinatífidas são solitárias e eretas, podendo atingir até cerca de 150 cm de altura (Fig. 3a). As inflorescências, também solitárias, possuem espata em forma de funil, de tonalidade amarronzada e consistência cartácea (13 – 22 cm de comprimento) (Fig. 3b). O espádice em inflorescências maduras é mais longo que a espata (entre 14 e 23 cm de comprimento) e porta flores unissexuais masculinas e femininas que ocupam zonas distintas em seu eixo vertical (Fig. 3a). As flores masculinas são sinândrios, encontradas nos dois terços apicais do espádice (Fig. 3d, 3e). Caracterizam-se pela presença de conectivos bem desenvolvidos em forma de botões de cor rósea intensa. As anteras, de tonalidade amarelo-viva, circundam os conectivos. As flores femininas ocupam o terço basal do espádice (Fig. 3c). São de coloração amarelada e estão sempre circundadas por 4 – 5 estaminódios de coloração leitosa (Gonçalves 2002).



**Figura 1.** *Philodendron acutatum*: a) Hábito. b) Inflorescência com a espata ainda parcialmente aberta na manhã do dia 1 da antese. c) Inflorescência totalmente aberta no dia 1 da antese; espádice projetado sobre a dobra da espata em ângulo de aproximadamente 45°. d) Corte sagital de câmara floral no final da tarde do dia 2 da antese (fase masculina); exsudato alaranjado cobre a zona masculina fértil do espádice na forma de gotas. e) Besouros agrupados na porção basal da câmara floral. f) Espádice de *P. acutatum* na manhã seguinte ao final da antese. Flechas indicam a zona masculina (1), a zona de transição (2) e a zona feminina (3).

[Fotos A. C. D. Maia]



**Figura 2.** *Caladium bicolor*: a) Hábito. b) Inflorescência totalmente aberta no dia 1 da antese (fase feminina). c) Corte sagital de câmara floral no final da tarde do dia 2 da antese (fase masculina), expondo besouros que se alimentaram do tecido da zona de flores masculinas estéreis. d) Espádice coberto de pólen de uma inflorescência na fase masculina. e) Besouros agrupados na porção apical do espádice e na lâmina da espata, prestes a voar para novas inflorescências. f) Espádice de *C. bicolor* na manhã seguinte ao final da antese. Flechas indicam a zona masculina (1), a zona de transição (2) e a zona feminina (3).

[Fotos A. C. D. Maia e C. Schlindwein]



**Figura 3.** *Taccarum ulei*: a) Hábito. b) Inflorescência totalmente aberta no dia 1 da antese. c) Besouros sobre flores femininas durante o dia 1 da antese. d) *C. latericia*, com o corpo coberto de pólen, na porção apical do espádice durante o dia 2 da antese (fase masculina) e) *C. celata* sobre flores masculinas na porção apical do espádice, prestes a voar. f) Pupas de díptero (Richardiidae) cujas larvas se alimentam do tecido do espádice de *T. ulei*.

[Fotos A. C. D. Maia]

## ÁREAS DE ESTUDO

O estudo foi realizado com populações nativas das três espécies de aráceas, em sítios inseridos na Zona da Mata Norte de Pernambuco, dentro do domínio da Floresta Atlântica Nordestina. O clima predominante é o tropical úmido As' (Köppen), com médias de temperatura entre 24°C e 27°C. A precipitação pluviométrica média anual varia de 1.600 mm a pouco mais de 2.000 mm. Embora as estações não sejam distintas, um período chuvoso estende-se de abril a agosto, enquanto que os meses mais secos são novembro e dezembro (LGGM 1992).

O primeiro sítio localiza-se no município de Camaragibe a cerca de 20 km do centro urbano de Recife. Corresponde a um terreno baldio de pouco mais de 0,50 ha, inserido em um conjunto habitacional no km 13 da estrada de Aldeia (07°57'S, 34°59'W). Pequenas populações de *T. ulei* e *C. bicolor* com não mais que 20 indivíduos encontravam-se estabelecidas no local.

O segundo sítio, localizado no município de Goiana, está inserido em uma área agricultável de 224 ha sob administração da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), ocupada por culturas frutíferas, cana-de-açúcar e um pequeno fragmento de Floresta Atlântica nativa com aproximadamente 20 ha. (07°38'S, 34°57'W). Uma população (bem estabelecida) com cerca de 100 indivíduos maduros de *P. acutatum* foi encontrada crescendo isoladamente em troncos de sapotizeiros (*Manilkara zapota* L., Sapotaceae) de um antigo pomar, margeado pelo fragmento de mata nativa. Nas bordas do fragmento e nas cercanias do pomar, indivíduos de *C. bicolor* formavam pequenos agrupamentos com 20 a 50 plantas cada um, perfazendo uma população total de aproximadamente 300 indivíduos. A 300 m da margem mais próxima do fragmento de mata e do pomar de sapotizeiros há um cultivo de gravioleiras (*Annona muricata* L., Annonaceae), uma frutífera exótica polinizada por besouros Cyclocephalini (Webber 1981; Escobar *et al.* 1986; Aguiar *et al.* 2000; Cavalcante 2000; Maia *et al.*, não publicado)

O terceiro sítio corresponde a uma reserva particular de Floresta Atlântica (323,3 ha; 07°50'S, 35°00'W) inserida em uma vasta plantação de cana-de-açúcar de propriedade da Usina São José, município de Igarassu. Ao longo de um pequeno trecho de "capoeira" que margeia em parte a área da reserva foram encontradas populações de *T. ulei* e *C. bicolor*, compartilhando a mesma área. A população de *T. ulei* era composta por cerca de 60 plantas, crescendo isoladamente ao longo do terreno de solo argiloso. Indivíduos de *C. bicolor* também cresciam isoladamente, compondo uma população heterogênea de cerca de 100 indivíduos.

## BIOLOGIA FLORAL

O início da floração das espécies abordadas foi definido a partir de visitas semanais aos sítios de estudo. A seqüência do ciclo floral e principais eventos da antese foram acompanhados em indivíduos de cada uma das três aráceas.

Temperaturas do espádice e do ar ambiente durante todo o ciclo floral foram monitoradas em uma inflorescência de cada espécie isoladamente. Um termômetro portátil equipado com *data-logger* e sondas individuais (Hanna Instruments Inc., USA)

foi utilizado para registro das temperaturas em intervalos regulares de 5 min. Em *C. bicolor* e *P. acutatum*, uma das sondas foi inserida cerca de 0,5 cm na porção média da zona de transição para medição das temperaturas do espádice, enquanto que em *T. ulei* a inserção foi feita na porção média da zona masculina. A sonda para monitoramento de temperatura ambiente foi posicionada em área sombreada a aproximadamente 50 cm da inflorescência em cada ocasião. Os registros foram realizados em campo, no sítio de Goiana, para *P. acutatum* e *C. bicolor*. Um indivíduo da espécie *T. ulei*, em fase de pré-floração, foi transplantado do sítio de Igarassu para uma casa de vegetação, onde foi monitorado ao longo da antese.

## VISITANTES FLORAIS

Durante a antese, inflorescências de cada espécie estudada foram inspecionadas para caracterização de insetos visitantes florais. Morfologia e comportamento dos visitantes foram critérios determinantes na definição dos prováveis polinizadores, destacados dos demais insetos antófilos.

Insetos foram atraídos a “luz negra” sobre fundo branco para caracterização da fauna local de Cyclocephalini. As coletas foram realizadas em três ocasiões, entre 18h – 23h, no sítio de Goiana; 20 de setembro de 2004, 25 de fevereiro de 2005 e 12 de abril de 2005.

Amostras qualitativas de insetos capturados manualmente e através de armadilhas, acondicionados individualmente em frascos mortíferos, foram analisadas sob microscópio para qualificação de pólen aderido às cutículas.

O material botânico foi identificado por Simon Mayo (Royal Botanical Gardens, Kew, Inglaterra), Cassia Sakuragi (Universidade Estadual de Maringá, UEM, Paraná) e Eduardo Gomes Gonçalves (Universidade Católica de Brasília, UCB, Taguatinga), e está depositado no Herbário UFP – Geraldo Mariz (UFPE). Os besouros da família Scarabaeidae foram identificados por Paschoal Grossi, Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), Paraná. Espécimes encontram-se depositados na coleção entomológica da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), Paraná.

## 1.3 RESULTADOS

---

### BIOLOGIA FLORAL

***Philodendron acutatum*** – o período de floração de *P. acutatum* se estendeu por cerca de 70 dias, entre meados de fevereiro e final de abril de 2005.

O primeiro indício da antese em inflorescências de *P. acutatum* foi a abertura gradual da espata, que se iniciou entre 9h – 12h (Fig. 1b). Ao longo do dia 1, o espádice prostrou-se para o exterior, inclinado-se até cerca de 45° sobre a dobra da espata (Fig. 1c). Por volta das 17h30min, teve início a fase feminina da antese. Um aquecimento constante do espádice elevou sua temperatura a um máximo de 38,1°C

em cerca de uma hora (diferencial de 11,6°C em relação à temperatura ambiente) (Fig. 4). Durante esse período, um forte odor adocicado emanou da porção masculina do espádice e os estigmas das flores femininas mostraram-se úmidos e receptivos. A produção de calor se estendeu por aproximadamente seis horas.

Ao longo da madrugada até o final da manhã do dia 2, o espádice lentamente voltou a sua inclinação original, recolhendo-se em direção à face interna da espata. No começo da tarde, entre 14h - 15h, evidenciou-se a liberação de um exsudato viscoso e pegajoso, de cor alaranjada, produzido na forma de pequenas gotas na face inferior interna da espata e na porção média e superior do espádice. Mais tarde, entre 16h – 16h45min, o espádice voltou a se aquecer por um breve intervalo de tempo, atingindo a temperatura máxima de 34,3°C (diferencial de 4,7°C em relação à temperatura ambiente) (Fig. 4). A partir das primeiras horas da noite, entre 18h30min – 19h30min, a espata começou a se fechar sobre o espádice. Por volta das 20h, grande quantidade de pólen era liberada em toda a zona masculina fértil, na forma de longos fios de coloração creme. Mais tarde à noite, entre 21h – 22h30min, apenas uma pequena abertura na parte superior da espata era evidenciada. Na manhã seguinte, a inflorescência já se encontrava totalmente fechada.

Frutos totalmente maduros se formaram entre 15 – 30 dias após a antese. Inflorescências não polinizadas murcharam totalmente entre 2 – 5 dias após a antese.

***Caladium bicolor*** – o período de floração de *C. bicolor* se estendeu por cerca de 65 dias, entre o final de março e o final de maio de 2005.

Em inflorescências de *C. bicolor*, a espata começou a se abrir apenas no dia 1 da antese, entre 9h - 13h (Fig. 2b). No final da tarde, entre 17h30min – 18h, o espádice deu início a um período de aquecimento, elevando sua temperatura a 35,6°C em não mais de 40 min (diferencial de 9,2°C em relação à temperatura ambiente) (Fig. 4). Durante este período, o espádice começou a emanar um forte odor adocicado, semelhante ao de *P. acutatum*, ao tempo que os estigmas das flores femininas mostravam-se úmidos e receptivos. A volatilização do aroma floral foi facilmente evidenciada ao longo da noite até cerca de 23h, quando se tornou discreta. Ao longo de todo este período até a madrugada que se seguiu as temperaturas registradas no espádice se mantiveram acima das do ar ambiente (Fig. 4).

No final da tarde, entre 17h15min – 17h45min, o espádice voltou a se aquecer, elevando-se a uma temperatura de 29,1°C (diferencial para a temperatura ambiente de 3,6°C) (Fig. 4). Este aquecimento, embora mais discreto que o observado no dia 1 da antese, também foi acompanhado de intensa volatilização do mesmo odor adocicado. Durante o mesmo período, pólen foi abundantemente liberado das anteras (Fig. 2d).

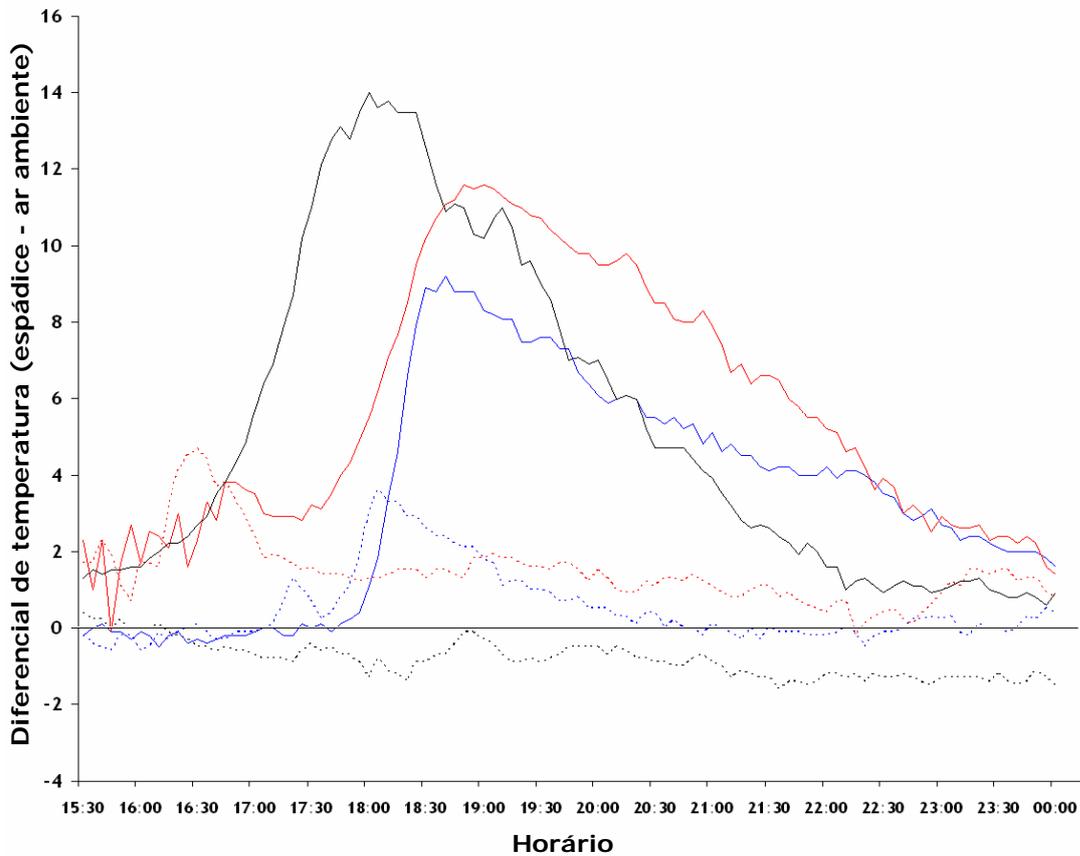
O sucesso reprodutivo foi confirmado de 3 – 7 dias após o final da antese. Inflorescências não visitadas pelos besouros murcharam por completo entre 2 – 5 dias.

***Taccarum ulei*** – a floração de *T. ulei* estendeu-se por aproximadamente 50 dias, entre meados de maio e final de junho de 2005.

A abertura da espata e exposição parcial do espádice em inflorescências de *T. ulei* ocorreu até cinco dias antes do início da antese. Neste intervalo, seguiu-se grande crescimento vertical e intumescimento do tecido axial do espádice. No dia 1 da antese, o espádice ultrapassava em altura a espata, que agora se encontrava totalmente aberta

(Fig. 3b). Em torno das 16h, teve início a fase feminina, caracterizada por liberação de um odor ácido pungente e aquecimento do espádice, onde se registrou temperaturas de 39,7°C (14,0°C acima da temperatura ambiente) em um intervalo de duas horas. A partir deste pico, as temperaturas da porção média da zona masculina do espádice gradualmente caíram, até que a termogênese estivesse terminada em cerca de cinco horas (Fig. 4).

Entre 13h - 14h30min do dia 2 da antese, foi liberado pólen das anteras. Não foi verificada termogênese ou emissão de odores atrativos durante a fase masculina (Fig. 4). A espata se fechou sobre o espádice de 2 – 5 dias após o final da antese. Sucesso reprodutivo em condições controladas pôde ser evidenciado entre 5 – 8 dias após o final da antese.



**Figura 4.** Curvas do diferencial entre a temperatura da zona masculina do espádice e a temperatura do ar ambiente durante o dia 1 da antese (linha contínua) e dia 2 da antese (linha pontilhada), registradas para as espécies *Philodendron acutatum* (cor vermelha), *Caladium bicolor* (cor azul) e *Taccarum ulei* (cor preta). Os registros foram realizados em campo no município de Goiana – PE para *P. acutatum* e *C. bicolor* e em casa de vegetação para *T. ulei*.

## VISITANTES FLORAIS

**Cyclocephalini (Coleoptera, Scarabaeidae)** – coletas em inflorescências das três espécies de aráceas e com “luz negra” no sítio de Goiana resultaram na identificação de cinco espécies de Cyclocephalini, todas pertencentes ao gênero *Cyclocephala* (Tab. 1); no entanto, apenas foram coletadas em inflorescências de Araceae.

*Cyclocephala celata* Dechambre, 1980

Comprimento total do corpo: 1,5 – 1,8 cm. Cabeça, pronoto, escutelo, pigídio, ventre e pernas de cor marrom testácea. Élitros de cor amarelada. Superfície dorsal glabra. Pêlos setáceos (setae) cobrem esparsamente ventre e pernas. O material tipo é oriundo de Villarica, Paraguai (B. Rattcliffe, comunicação pessoal). Ainda que não existam registros na literatura de espécimes coletados no Brasil, a espécie deve ser amplamente distribuída ao longo da costa ocidental da América do Sul.

*Cyclocephala distincta* Burmeister, 1847

Comprimento total do corpo: 0,9 – 1,0 cm. Cabeça de cor negra e corpo de cor amarelada. Manchas negras bilateralmente simétricas nos élitros e pronoto. Superfície dorsal glabra. Pêlos setáceos curtos presentes no ventre e pernas. Distribuição geográfica desde a Colômbia, Guiana Francesa e Amazonas até Santa Catarina, ao longo da costa Brasileira (Endrödi 1985).

*Cyclocephala latericia* Höhne, 1923

Comprimento total do corpo: 1,7 – 2,0 cm. Cor alaranjada. Margem do escutelo e sutura do élitro de cor negra. Manchas negras bilateralmente simétricas nos élitros e pronoto. Superfície dorsal esparsamente coberta de pêlos setáceos curtos. Pernas e superfície dorsal hirsuta, coberta de pêlos setáceos. Pigídio provido de pêlos setáceos longos e eretos, densamente dispostos. Espécie encontrada na Bolívia, Paraguai, Argentina e Brasil nas Regiões Nordeste, Centro-Oeste e Sul (Endrödi 1985).

*Cyclocephala paraguayensis* Arrow, 1913

Comprimento total do corpo: 1,1 – 1,3 cm. Cabeça de cor negra. Élitros de cor amarelada. Pronoto, escutelo, pigídio, ventre e pernas de cor marrom testácea. Superfície dorsal glabra. Pêlos setáceos finos (setae) cobrem esparsamente ventre e pernas. Distribuição ampla em toda a América do Sul, do Peru à região de Misiones na Argentina. Coletados em todas as Macro-regiões brasileiras, inclusive no Nordeste e no estado de Pernambuco (Endrödi 1985).

*Cyclocephala vestita* Höhne, 1923

Comprimento total do corpo: 1,1 – 1,3 cm. Élitros de coloração castanho-amarelada. Cabeça de cor negra. Pronoto, escutelo e pernas de coloração marrom testácea. Superfícies dorsal e ventral do corpo recoberta densamente por pêlos setáceos finos e curtos. Espécie encontrada desde a Guiana Francesa até o Paraguai, ao longo da costa brasileira. Há registros de espécimes coletados nas regiões Nordeste e Sudeste do Brasil (Endrödi 1985).

Das cinco espécies de Cyclocephalini, apenas *C. celata* e *C. latericia* foram visitantes florais das aráceas estudadas. *C. distincta* e *C. paraguayensis* foram unicamente coletadas em “luz negra” (Tab. 1). Em nenhuma das espécies foi encontrado pólen aderido à superfície corporal em análise microscópica.

*Cyclocephala vestita* é um conhecido polinizador de *Annona muricata* na região de Una, Bahia (Cavalcante 2000) e na Zona da Mata Norte de Pernambuco (Maia *et al.*, não publicado). Análise microscópica mostrou a presença de pólen desta planta em espécimes capturados em “luz negra” (Tab. 1).

**Tabela 1.** Insetos visitantes florais de populações nativas de *Philodendron acutatum*, *Caladium bicolor* e *Taccarum ulei* na Zona da Mata Norte de Pernambuco, NE-Brasil:

● visitante, pilhador de pólen; ▲ consumidor floral; ■ polinizador efetivo  
+ captura em “luz negra”.

	<i>P. acutatum</i>	<i>C. bicolor</i>	<i>T. ulei</i>	“Luz negra”
<b>Hymenoptera</b>				
<i>Trigona spinipes</i>	●	●	●	
<i>Plebeia flavocincta</i>		●		
<i>Plebeia</i> sp.		●		
<b>Diptera</b>				
Richardiidae			▲	
<b>Coleoptera</b>				
Staphylinidae	●			
Nitidulidae		●		
<i>Cyclocephala vestita</i>				+
<i>Cyclocephala latericia</i>			■	+
<i>Cyclocephala celata</i>	■	■	■	+
<i>Cyclocephala paraguayensis</i>				+
<i>Cyclocephala distincta</i>				+

Besouros da espécie *Cyclocephala celata* foram encontrados em inflorescências das três aráceas abordadas neste estudo, sendo o único polinizador encontrado em *P. acutatum* e *Caladium bicolor*. *Cyclocephala latericia* foi encontrado apenas em *T. ulei*. Machos e fêmeas das duas espécies apresentaram hábito de voo crepuscular-noturno, sendo atraídos a inflorescências odoríferas na fase feminina, durante a termogênese floral. Ao longo de toda a noite e dia que se seguiram, mantiveram-se abrigados nas câmaras florais. Durante este período, os besouros utilizaram-se avidamente dos recursos alimentares oferecidos pelas plantas. Em *C. bicolor* e *P. acutatum*, flores masculinas estéreis da zona de transição foram consumidas (Fig. 1d, 2c), enquanto que em *T. ulei* os estaminódios que circundam as flores na zona feminina constituíram o alimento para os besouros (Fig. 3c). Cópulas foram visualizadas em inflorescências de

*Caladium bicolor* e *T. ulei*, nesta última apenas da espécie *Cyclocephala latericia*. Inflorescências de *P. acutatum* manualmente inspecionadas no dia 2 da antese apresentaram média de 3,5 besouros por inflorescência (dp=2,1; N=11). Em *C. bicolor*, a média foi 5,5 (dp=3,0; N=11) e em *T. ulei* foi de 7,3 (dp=6,0; N=12). Não houve diferença significativa na frequência de besouros da espécie *C. celata* em relação a *C. latericia* nas inflorescências de *T. ulei*.

No crepúsculo (17h45min – 18h30min) do dia 2 da antese, os besouros tornaram-se novamente bastante ativos. Em *C. bicolor* e *T. ulei*, alguns indivíduos transitaram repetidas vezes de dentro das câmaras florais para a porção apical do espádice e lâmina da espata. Os exsudatos estigmáticos pegajosos produzidos pelas inflorescências fizeram com que grandes quantidades de pólen se aderissem firmemente ao corpos dos besouros. À noite, entre 19h – 20h30min, os besouros finalmente deixaram o abrigo nas câmaras florais, voando para novas inflorescências odoríferas na fase feminina.

**Staphylinidae e Nitidulidae (Coleoptera)** - pequenos besouros da família Staphylinidae foram encontrados freqüentemente em inflorescências de *P. acutatum*. Chegavam às inflorescências no dia 1 da antese e em geral pouco antes do crepúsculo, quando ainda não se evidenciava termogênese ou emissão de odores florais. A dimensão corporal muito reduzida (aprox. 0,1 – 0,2 cm) mostrou-se inadequada para carrear a mistura viscosa de pólen e exsudato produzido por *P. acutatum*. Além disso, estes besouros se mantinham dentro das câmaras florais até mesmo após a antese, com o fechamento da espata.

No sítio de Goiana, besouros da família Nitidulidae foram visitantes ocasionais de inflorescências de *C. bicolor* na manhã após a antese. Estes pequenos insetos mantiveram-se abrigados nas câmaras e não foram vistos com pólen aderido à superfície corporal.

**Abelhas sem ferrão (Meliponini, Apidae, Hymenoptera)** – inflorescências de *P. acutatum* foram ocasionalmente visitadas por operárias de *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793), sempre durante o dia 2 da antese. Estas abelhas, em números de no máximo três indivíduos, pousavam repetidamente sobre a zona masculina fértil do espádice, enchendo as corbículas de pólen. Também foram vistas na face superior interna da espata, sobre gotículas do exsudato produzido por *P. acutatum*. Comportamento semelhante foi observado em *Trigona spinipes* visitando inflorescências de *C. bicolor* e *Taccarum ulei*. Em duas ocasiões, até 15 operárias sobrevoavam uma única inflorescência de *T. ulei* na fase masculina, pouco após o início da liberação de pólen das anteras.

Operárias de *Plebeia flavocincta* (Ckll., 1912) e *Plebeia* sp. foram vistas em inflorescências de *C. bicolor* no sítio de Goiana. Estas pequenas abelhas, observadas no final da manhã e primeiras horas da tarde durante a fase masculina da antese, exclusivamente coletaram pólen sobre a porção apical do espádice e espata.

Em nenhuma ocasião operárias de qualquer das espécies mencionadas foram vistas na porção inferior das câmaras florais, onde se encontram as flores femininas.

**Moscas (RichardIIDae, Diptera)** – indivíduos de uma espécie da família RichardIIDae estiveram relacionados às populações estudadas de *T. ulei* nos sítios de Camaragibe e Igarassu.

Atraídas pelo odor emanado pelas inflorescências no início da fase feminina, fêmeas depositaram seus ovos geralmente na porção inferior do espádice. Alguns dias após a antese, numerosas larvas alimentaram-se das flores femininas, frutos em desenvolvimento, estaminódios e mesmo do tecido do axial. Em todas as inflorescências observadas em campo, a atividade das larvas impossibilitou a frutificação. Entre 7 – 12 dias após a eclosão, as larvas empuparam e se fixaram na face interna da espata. Adultos emergiram entre 10 – 15 dias após a fixação das pupas. Em algumas ocasiões, inflorescências ainda imaturas já se encontravam infestadas de larvas.

#### 1.4 DISCUSSÃO

---

As três espécies de aráceas abordadas neste estudo compartilham habitats semelhantes no domínio da Floresta Atlântica em Pernambuco, sendo largamente distribuídas ao longo de bordas de mata e clareiras. Populações de *C. bicolor* e *T. ulei* colonizam áreas abertas, sendo comuns em áreas antropizadas.

*Philodendron acutatum* deu início ao seu período de floração durante os meses de baixa pluviosidade (LGGM 1992). Inflorescências da espécie foram visualizadas até o início das chuvas mais fortes, quando os maiores índices de pluviosidade, registrados entre abril e agosto, causaram rápido crescimento aéreo e floração de *C. bicolor* e *T. ulei*. Para Mayo *et al.* (1997) é possível relacionar o regime de chuvas ao período de floração de muitas aráceas de hábito geófito, tipicamente dormentes sazonais. Em regiões com distinção clara entre estações seca e chuvosa, a dormência é interrompida após as primeiras chuvas seqüenciais.

Inflorescências das três espécies estudadas apresentam forma de funil com grandes câmaras florais basais, adaptação morfológica típica em sistemas de polinização envolvendo besouros Cyclocephalini (Gottsberger & Amaral 1984; Young 1986, 1988; Gottsberger 1990; Beath 1999; Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003; Bernhardt 2000; Gibernau & Barabé 2002; García-Robledo *et al.* 2004). Em *C. bicolor*, a separação entre a lâmina da espata e a câmara floral é evidente. A lâmina tem consistência fina e delicada, enquanto que a câmara floral é constituída de tecido rijo e intumescido, capaz de comportar a atividade enérgica dos besouros que se abrigam em seu interior (Gottsberger 1990). Embora não se verifique separação distinta entre as secções da espata em *P. acutatum*, uma leve constrição é observada em sua porção média e a face interna apresenta colorido diferencial da lâmina e câmara floral. Em *T. ulei* não foi observada qualquer distinção na coloração ou consistência da espata ao longo do eixo vertical, não sendo clara, portanto, a separação entre a lâmina e o câmara floral.

Em concordância com as observações de Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1991), as inflorescências de *P. acutatum* e *C. bicolor*, que possuem a face interna da lâmina da espata e espádice em cores claras, são visualmente atrativas para os besouros polinizadores de hábito crepuscular-noturno. Em *T. ulei*, no entanto, atração dos visitantes não sugere importância do estímulo visual. A coloração da espata é

escura e o colorido do espádice, ainda que exuberante, não parece ser contrastante em condições de pouca luminosidade. Nos três sistemas de polinização estudados, a emissão de odores florais deve ser o principal atrativo utilizado.

A antese e o ciclo de termogênese de *P. acutatum* e *C. bicolor* foram bastante semelhantes. A seqüência protogínica de 2 dias, iniciada pela abertura da espata para exposição do espádice é comum a espécies polinizadas por Cyclocephalini, a exemplo de muitos *Philodendron* do subgênero *Philodendron* (Gibernau *et al.* 2000; Gibernau & Barabé 2000, 2002; Barabé *et al.* 2002). Diferentemente em *T. ulei* a espata não encobre totalmente o espádice até o dia 1 da antese. A fase feminina apresentou características semelhantes nas três espécies. Ainda que tenham apresentado duração e intensidade particulares, os períodos de termogênese e liberação de odor nas três espécies mostraram-se mais evidentes durante o crepúsculo e primeiras horas da noite. Barabé *et al.* (2002) sugerem relação positiva entre comprimento e diâmetro do espádice de inflorescências de Araceae em relação às máximas temperaturas durante a termogênese. Nas grandes inflorescências de *T. ulei* foram registradas as temperaturas mais elevadas, até 4,1°C acima das evidenciadas no pico da fase feminina em *C. bicolor*. Outros trabalhos indicam que esta relação se entende à intensidade de emissão de voláteis e conseqüentemente na capacidade de atração de visitantes florais. Trabalhos com *Philodendron bipinnatifidum* Schott no Cerrado (previamente descrito como *Philodendron selloum* C. Koch) indicaram as maiores temperaturas já registradas em plantas, 46°C no pico da termogênese durante a fase feminina (Gottsberger 1990). Até 200 indivíduos do besouro *Erioscelis emarginata* (Mannerheim, 1829) (Scarabaeidae, Dynastinae, Cyclocephalini) foram encontrados em uma única inflorescência, que emanava profusamente um odor repugnante (Gottsberger & Amaral 1984). Inflorescências menores, como as de *Philodendron melinonii* Brongn. Ex Regel (Gibernau *et al.*, 2000) e *Philodendron squamiferum* Poepp. (Gibernau & Barabé 2002) apresentaram números de besouros por inflorescências bastante inferiores (máximo de 13). Em inflorescências de *T. ulei* no presente estudo foram encontrados até 20 besouros, enquanto que o maior número encontrado em *P. acutatum* e *C. bicolor* foi de nove indivíduos. A natureza dos odores florais também parece ser uma estratégia fundamental de atração, embora não esteja esclarecida (Gottsberger & Amaral 1984; Beath 1999). Os voláteis emanados por *P. acutatum* e *C. bicolor* eram adocicados e se assemelhavam ao odor de frutas frescas, em contraste com o odor ácido, pungente e desagradável das inflorescências de *T. ulei*.

Um segundo período de termogênese floral foi claramente observado em inflorescências de *P. acutatum* e *C. bicolor* ao final da tarde do dia 2 da antese, durante a fase masculina. Este aquecimento foi seguido de liberação de pólen das anteras nas duas espécies, além de volatilização de odores florais em *C. bicolor*. Em *T. ulei* não foi registrada qualquer elevação de temperatura no espádice que indicasse atividade termogênica durante a fase masculina; odores não foram emanados.

A liberação de pólen em *T. ulei* ocorreu nas primeiras horas da tarde, durante um período de relativa inatividade dos besouros. A observação de Gibernau & Barabé 2000, que relaciona a liberação de pólen ao aquecimento floral durante a fase masculina, não se aplica a esta espécie e deve ser investigada em *P. acutatum* e *C. bicolor*.

Os únicos polinizadores efetivos para as espécies estudadas são besouros Cyclocephalini. Embora tenham sido coletadas cinco espécies de *Cyclocephala* nos sítios

de estudo, apenas duas foram encontradas em inflorescências de aráceas. *Cyclocephala celata* esteve envolvido na polinização de *P. acutatum*, *C. bicolor* e *T. ulei*, embora tenham-se verificado distinções marcantes na fisiologia da antese e morfologia das inflorescências destas espécies. *Cyclocephala latericia*, um reconhecido polinizador do araticum (*Annona crassiflora* Mart., Annonaceae) no Cerrado brasileiro (Cavalcante *et al.* 2005), foi encontrado apenas em inflorescências de *T. ulei* nos sítios de estudo, mesmo quando da floração das demais aráceas. *Cyclocephala vestita*, espécie largamente coletada em "luz negra", está exclusivamente associada à polinização de *Annona muricata* no Nordeste brasileiro (Cavalcante 2000; Maia *et al.*, não publicado).

Pouco da biologia deste gênero, que possui cerca de 500 espécies, é conhecida. No entanto, é correto relacionar estes besouros à antofilia. Schatz (1990) relata a existência de 220 espécies de *Cyclocephala* envolvidas na polinização de famílias basais de angiospermas. O comportamento generalista ou especialista das relações inseto-planta abordadas no presente estudo leva a crer que existam mecanismos de atração particulares, relacionados ao odor, tamanho das inflorescências e natureza das ofertas florais.

Recursos alimentares constituem uma estratégia fundamental para a manutenção da integridade das partes florais férteis em inflorescências de *P. acutatum*, *C. bicolor* e *T. ulei*. O tecido da zona masculina estéril em inflorescências de *P. acutatum* e *C. bicolor* foi totalmente esgotado pelos besouros. Em *T. ulei*, numerosos estaminódios foram avidamente consumidos. Evidências indicam que nestes tecidos é armazenada grande quantidade de amido, algo comumente observado em outras plantas cantarófilas (Aguiar *et al.* 2000; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). Os besouros não utilizaram exsudatos estigmáticos como recurso alimentar. Estes desempenham papel fundamental na adesão do pólen aos corpos dos besouros, que são desprovidos de modificações anatômicas para a função de carreamento deste material. Embora seja citada como importante fonte nutricional para besouros antófilos (Johnson & Nicolson 2001; Cook *et al.* 2004), a utilização de pólen na alimentação dos polinizadores dentro desta síndrome apenas ficaria esclarecida com a análise do conteúdo do trato digestivo de espécimes coletados nas inflorescências.

Os demais visitantes florais não estão envolvidos na polinização das espécies estudadas. As abelhas sem ferrão utilizam pólen para alimentação das crias (Michener 1974, 2000). Operárias observadas em *P. acutatum*, *C. bicolor* e *T. ulei* atuaram como pilhadoras, uma vez que nunca entraram em contato com as flores femininas após coleta de pólen. Para *Trigona spinipes*, os exsudatos estigmáticos produzidos pelas aráceas parecem constituir material de construção para os grandes ninhos da espécie (Michener 1974, 2000; Roubik 1989), já que operárias foram vistas coletando este recurso em diversas ocasiões.

Não ficou clara a utilização das inflorescências de *P. acutatum* pelos besouros da família Staphylinidae, embora seja provável que estes insetos sejam consumidores de frutos ou se utilizem do local como sítio de oviposição. Besouros da família Nitidulidae são citados na literatura como polinizadores efetivos de Araceae (Gibernau 2003; García-Robledo *et al.* 2004) e Annonaceae (George *et al.* 1989; Gottsberger 1999; Kiill & Costa 2002; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). É improvável, no entanto, que os besouros observados no presente estudo estejam envolvidos na polinização de *C. bicolor*, dada sua baixa frequência e comportamento de visitação floral.

As moscas da família Richardiidae constituíram-se em ávidos consumidores de flores e frutos em desenvolvimento nas populações locais de *T. ulai*. A relação entre dípteros e aráceas é bastante íntima, havendo um grande número de espécies miófilas na família (Gibernau 2003). Em *Gearum* (Araceae, Spathicarpeae), moscas do gênero *Beebeomyia* (Richardiidae) já foram relatadas como potenciais polinizadores, dada a freqüência de adultos e larvas nas inflorescências (Bogner & Gonçalves 1999). Estudos posteriores indicaram que estes insetos são realmente consumidores florais, sendo a polinização desempenhada por besouros do gênero *Cyclocephala* (Gonçalves & Maia, não publicado). A presença freqüente destas moscas nas inflorescências de *T. ulai* nos dois sítios de estudo, especialmente durante a termogênese e emissão de odores florais, resultou em anulação do sucesso reprodutivo da planta, uma vez que não se verificaram frutos maduros em campo. Estudos sobre a dinâmica populacional destas moscas talvez venham retratar flutuações sazonais relacionadas à floração de *T. ulai*.

## 1.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Aguiar, J.R.; Bueno, D.M.; Freitas, B.M.; Soares, A.A. & Costa, J.T.A. 2000. Tecido nutritivo em flores de gravioleira, *Annona muricata* L. **Ciência Agrônômica** **31**: 51-55.
- Barth, F.G. 1991. **Insects and flowers: The biology of a partnership**. New Jersey, Princeton University Press.
- Barabé, D.; Gibernau, M.; & Forest, F. 2002. Zonal thermogenetic dynamics of two species of *Philodendron* from two different subgenera (Araceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **139**: 79-86.
- Beath, D.N. 1999. Dynastine scarab beetle pollination in *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) on Barro Colorado Island (Panama) compared with La Selva biological station (Costa Rica). **Aroideana** **22**: 63-71.
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. **Plant Systematics and Evolution** **222**: 293-320.
- Bogner, J. & Gonçalves, E.G. 1999. The genus *Gearum* (Araceae: Tribe Spathicarpeae). **Aroideana** **22**: 20-29.
- Cavalcante, T.R.M. 2000. **Polinizações manual e natural da gravioleira (*Annona muricata* L.)**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Cavalcante, T.R.M.; Silva, R.P. & Naves, R.V. 2005. Araticum: besouros polinizadores e polinização artificial. In: **Anais eletrônicos do XIII Seminário de Iniciação Científica**, Goiânia 2005. [CD-ROM].
- Cook, S.M.; Murray, D.A. & Williams, I.H. 2004. Do pollen beetles need pollen? The effect of pollen on oviposition, survival, and development of a flowerfeeding herbivore. **Ecological Entomology** **29**: 164-173.
- Croat, T.B. 1988. Ecology and life forms of Araceae. **Aroideana** **11**: 4-56.
- Endress, P.K. 1996. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Endrödi, S. 1985. **The Dynastinae of the world**. Budapest, Dr. W. Junk Publishers.
- Ervik, F. & Knudsen, J.T. 2003. Water lilies and scarabs: faithful partners for 100 million years?. **Biological Journal of the Linnean Society** **80**: 539-543.

- Escobar, W.T.; Zarate, R.D.R. & Batista, A. 1986. Biología flora y polinización artificial del guanabana (*Annona muricata* L.) em condiciones del valle del Cauca, Colombia. **Acta Agronomica** **36**: 7-20.
- García-Robledo, C.; Kattan, G.; Murcia, C. & Quintero-Marín, P. 2004. Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. **Journal of Tropical Ecology** **20**: 459-469.
- George, A.P.; Nissen, R.J.; Ironside, D.A & Anderson, P. 1989. Effects of nitidulid beetles on pollination and fruit set of *Annona*. spp. hybrids. **Scientia Horticulturae** **39**: 289-299.
- Gibernau, M. 2003. Pollinators and visitors of Aroid inflorescences. **Aroideana** **26**: 66-83.
- Gibernau, M. & Barabé, D. 2000. Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. **Canadian Journal of Botany** **78**: 685-689.
- Gibernau, M., & Barabé, D. 2002. Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). **Canadian Journal of Botany** **80**: 1-5.
- Gibernau, M.; Barabé, D.; Cerdan, P. & Dejean, A. 1999. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. **International Journal of Plant Science** **160**: 1135-1143.
- Gibernau, M.; Barabé, D. & Labat, D. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. **Plant Biology** **2**: 330-333.
- Gibernau, M.; Barabé, D.; Labat, D.; Cerdan, P. & Dejean, A. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** **19**: 103-107.
- Gonçalves, E.G. 2000. **Sistemática e evolução da tribo Spathicarpeae (Araceae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gottsberger, G. 1990. Flowers and beetles in the South American tropics. **Botanica Acta** **103**: 360-365.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. **Plant Species Biology** **14**: 143-152.
- Gottsberger, G. & Amaral, A. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft** **97**: 391-410.

- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1991. Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). **Biotropica** **23**: 23-28.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. **Evolution of the insects**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Johnson, S.A. & Nicolson, S.W. 2001. Pollen digestion by flower-feeding Scarabaeidae: protea beetles (Cetoniini) and monkey beetles (Hopliini). **Journal of Insect Physiology** **47**: 725-733.
- Kiill, L.H. & Costa, J.G.P. 2003. Biologia floral e sistema de reprodução de *Annona squamosa* L. (Annonaceae) na região de Petrolina-PE. **Ciência Rural** **33**: 851-856.
- Krell, F.T.; Hirthe, G.; Seine R. & Porembski, S. 2003. Rhinoceros beetles pollinate water lilies in Africa (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae; Magnoliidae: Nymphaeaceae). **Ecotropica** **9**: 103-106.
- LGGM - Laboratório de Geologia e Geofísica Marinha - UFPE. 1992. **Macrozoneamento Costeiro do Litoral de Pernambuco, folha Itamaracá** (SB.25-Y-C-VII). Recife.
- Madison, M. 1981. Notes on *Caladium* (Araceae) and its allies. **Selbyana** **5**: 342-377.
- Marinoni, R.C.; Ganho, N.G.; Monné, M.L. & Mermudes, J.R.M. 2001. **Hábitos alimentares em coleoptera (Insecta)**. Ribeirão Preto, Holos Editora Ltda.
- Mayo, S.J.; Bogner, J. & Boyce, P.C. 1997. **The genera of Araceae**. Kew, The Trustees, Royal Botanic Gardens.
- Michener, C.D. 1974. **The social behaviour of the bees. A comparative study**. Cambridge, Belknap Press.
- Michener, C.D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. Oregon, Timber Press.
- Roubik, D.W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Sakuragi, C.M. 2001. Biogeografia de *Philodendron* seção *Calostigma* (Schott) Pfeiffer (Araceae) no Brasil. **Acta Scientiarum** **23**: 561-569.

- Schatz, G.E. 1990. Some aspects of pollination biology in Central American forests. Pp. 69-84. In: K.S. Bawa & M. Hadley. **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris, Parthenon.
- Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. & Webber, A.C. 2003. Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. **Taxon** **52**: 701-718.
- Webber, A.C. 1981. **Biologia Floral de algumas Annonaceae na região de Manaus, AM**. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus.
- Wiersema, J.H. 1988. Reproductive biology of *Nymphaea* (Nymphaeaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **75**: 795-804.
- Young, H.J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). **American Journal of Botany** **73**: 931-944.
- Young, H.J. 1988. Differential Importance of Beetle Species Pollinating *Dieffenbachia Longispatha* (Araceae). **Ecology** **69**: 832-844.

## Capítulo 2

***“Caladium bicolor (Araceae) e Cyclocephala celata (Coleoptera, Dynastinae): um sistema de polinização especializado na Floresta Atlântica Nordestina de Pernambuco, Brasil”***

***“Caladium bicolor (Araceae) and Cyclocephala celata (Coleoptera, Dynastinae): a well-established pollination system in the Northern Atlantic Rainforest of Pernambuco, Brazil”***

Enviado em forma de manuscrito ao periódico *Plant Biology*.

## RESUMO

---

Floração, ecologia da polinização e termogênese floral de *Caladium bicolor* foram estudadas na Floresta Atlântica de Pernambuco, NE – Brasil. Inflorescências dessa espécie são adaptadas à característica síndrome de polinização desempenhada por besouros Cyclocephalini. Elas portam recompensas nutritivas dentro de câmaras florais bem desenvolvidas e exibem um ciclo termogênico sincronizado ao período de atividade dos besouros visitantes. Intervalos de aquecimento do espádice foram observados durante as noites consecutivas que corresponderam ao início das fases feminina e masculina da antese. As temperaturas mais altas foram observadas durante a fase feminina, mais extensa. Odor adocicado foi intensamente volatilizado nas duas noites. Besouros de uma única espécie, *Cyclocephala celata*, foram atraídos a inflorescências odoríferas de *C. bicolor*, sendo registrados pela primeira vez como visitantes de Araceae. Todas as inflorescências visitadas se desenvolveram em infrutescências, enquanto que aquelas não visitadas mostraram sucesso reprodutivo nulo. Estudos prévios na Bacia Amazônica do Suriname já indicavam *Cyclocephala rustica* como provável polinizador de *C. bicolor*. Tal fato leva a crer que espécies de Cyclocephalini localmente abundantes estão envolvidas na polinização desta arácea. Esperam-se observações similares em outras Araceae com distribuição biogeográfica ampla.

**Palavras-chave:** Neotrópicos, Araceae, Cyclocephalini, termogênese, cantarofilia.

## ABSTRACT

---

Flowering, pollination ecology and floral thermogenesis of *Caladium bicolor* were studied in the Atlantic Rainforest of Pernambuco, NE-Brazil. Inflorescences of this species are adapted to the characteristic pollination syndrome performed by Cyclocephalini beetles. They bear nutritious rewards inside well-developed floral chambers and exhibit a thermogenic cycle which is synchronized to the activity period of visiting beetles. Heating intervals of the spadix were observed during the consecutive evenings corresponding to the beginning of the female and male phases of anthesis. Highest temperatures were recorded during the longer-lasting female phase. Intense sweet odor was volatilized on both evenings. Beetles of a single species, *Cyclocephala celata*, were attracted to odoriferous inflorescences of *Caladium bicolor* and are reported for the first time as Araceae visitors. All visited inflorescences developed into infructescences, whereas non-visited inflorescences showed no reproductive success. Findings of previous studies in the Amazon basin of Surinam indicated *Cyclocephala rustica* as a likely pollinator of *Caladium bicolor*. This leads to the assumption that locally abundant Cyclocephalini species are involved in the pollination of this species. Similar observations should be expected in other Araceae with broad biogeographical ranges.

**Key words:** Neotropics, Araceae, Cyclocephalini, thermogenesis, beetle pollination.

## 2.1 INTRODUÇÃO

---

Polinização desempenhada por besouros Cyclocephalini (Scarabaeidae, Dynastinae) é reconhecidamente especializada, sendo frequentemente associada à intensa produção de calor floral e emissão de voláteis atrativos (Gottsberger & Amaral 1984; Gottsberger 1990, 1999; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Bernhardt 2000). Esta síndrome de polinização é quase totalmente restrita aos Neotrópicos, onde é particularmente comum em muitas espécies de Annonaceae, Araceae e Nymphaeaceae (Gottsberger & Amaral 1984; Wieserma 1988; Gottsberger 1990, 1999; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Gibernau *et al.* 1999, 2000, 2003; Bernhardt 2000; Gibernau & Barabé 2002; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Seymour *et al.* 2003). Um único caso da síndrome registrado fora das Américas é conhecido da costa ocidental da África, envolvendo o lírio d'água *Nymphaea lotus* L. e a única espécie Paleotropical de Cyclocephalini, *Ruteloryctes morio* (Fabricius, 1798) (Ervik & Knudsen 2003; Krell *et al.* 2003).

A ecologia da síndrome é atualmente bem documentada em Araceae de algumas espécies do grande gênero *Philodendron* (Gottsberger & Amaral 1984; Gottsberger 1990; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Gibernau *et al.* 1999, 2000; Gibernau & Barabé 2002), bem como *Dieffenbachia* (Young 1986, 1988; Beath 1999), *Montrichardia* (Gibernau *et al.* 2003) e *Xanthosoma* (García-Robledo *et al.* 2004). Todas essas espécies, além das características termogênese e emissão de odor, compartilham a peculiaridade de oferecerem recompensas nutritivas aos visitantes florais na forma de tecidos ricos em amido, pólen, e exsudatos estigmáticos diversos (Gottsberger 1990; Barth 1991; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991; Endress 1996; Bernhardt 2000). As câmaras florais aquecidas, frequentemente utilizadas como abrigo e sítios de acasalamento, funcionam também como poupadores de energia para os besouros, uma vez que reduzem a uma fração o custo metabólico necessário à elevação da temperatura corpórea (Seymour *et al.* 2003).

Ainda que muitos estudos importantes tenham sido desenvolvidos no Cerrado com aráceas cantarófilas nativas (Gottsberger & Amaral 1984; Gottsberger 1990; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991), pouco se sabe sobre esta síndrome no domínio da Floresta Atlântica, um "hot spot" que atualmente ocupa cerca de 91.000 km<sup>2</sup> espalhados em pequenos fragmentos, geralmente cercados por extensas plantações de cana-de-açúcar ou outras monoculturas (Ranta *et al.* 1998).

Existem cerca de 132 espécies de Araceae nativas da Floresta Atlântica (Gonçalves 2004). Muitas dessas apresentam ampla distribuição natural, sendo encontradas em outras regiões do Brasil ou mesmo em outros países das Américas do Sul e Central (Mayo *et al.* 1997). *Caladium bicolor* (Aiton) Vent. é uma geófita sazonalmente dormente, com populações comumente encontradas na forma de pequenos aglomerados em áreas de mata perturbada, bordas de fragmentos e clareiras (Madison 1981; Croat 1988; Mayo *et al.* 1997). Existe controvérsia quanto à distribuição original da espécie (E.G. Gonçalves, comunicação pessoal). De acordo com Madison (1981), *C. bicolor* é nativa das Américas do Sul e Central onde é largamente distribuída, sendo encontrada no Panamá e Bacia Amazônica do Suriname até a maior parte da costa brasileira. O material tipo é no entanto, oriundo de espécimes introduzidos na Inglaterra em 1737, a partir de plantas cultivadas na Ilha da Madeira (Madison 1981). A espécie é

uma conhecida planta ornamental, com muitas variedades cultivadas em todo o mundo (Mayo *et al.* 1997). Registros de populações selvagens em outros continentes são citados, provavelmente resultantes de introdução acidental (Madison 1981; Ara *et al.* 2004).

Em virtude de sua ampla distribuição biogeográfica e auto-incompatibilidade, *C. bicolor* deve apresentar associações eficientes com polinizadores que asseguram a manutenção de populações nativas. Não se sabe se existe uma única espécie de polinizador presente ao longo de toda a distribuição natural da planta ou se diferentes associações são estabelecidas. Endereçamos as seguintes questões: Quais são os polinizadores de *C. bicolor* na Floresta Atlântica nordestina de Pernambuco e qual a natureza da associação planta-polinizador, no tocante à fidelidade e adequação comportamental do polinizador? Também documentamos a ecologia da polinização de *C. bicolor* na Floresta Atlântica do NE, Brasil e o padrão de termogênese floral da espécie.

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

---

### ÁREAS DE ESTUDO

O estudo foi conduzido de março a maio de 2005 em três localidades no domínio da Floresta Atlântica do estado de Pernambuco, NE - Brasil. Uma das populações apresentou-se como um denso aglomerado com cerca de 60 indivíduos estabelecidos em um antigo pomar de sapotizeiros (*Manilkara zapota* L.) no município de Goiana (07°38'S, 34°57'W; 100 m alt.), adjacente a um minúsculo fragmento de floresta nativa (20 ha) inserido em uma plantação de cana-de-açúcar. A segunda população era constituída de indivíduos espalhados (cerca de 50) que cresciam em um terreno abandonado na Estrada de Aldeia, município de Camaragibe (7°41'S, 34°67'W; 80 m alt.). A área é pouco urbanizada e cercada de remanescentes da cobertura de floresta original. A terceira população estava localizada ao longo da borda de um grande fragmento florestal, inserido em uma vasta plantação de cana-de-açúcar pertencente à Usina São José, município de Igarassu (323,3 ha; 07°50'S, 35°00'W). Esta foi a maior das três populações, com mais de 150 plantas encontradas na forma de aglomerados densos ou indivíduos isolados.

### BIOLOGIA DA FLORAÇÃO E MEDIDAS DE TEMPERATURA

O ciclo floral foi observado em duas inflorescências de cada população ao longo do dia, para registrar os principais eventos da antese e o comportamento dos insetos visitantes florais. Três inflorescências da população de Camaragibe, 11 da população de Igarassu e 20 da população de Goiana foram manualmente abertas durante o segundo dia da antese, entre as 11 e 17 h, para que fossem caracterizados os insetos no interior das câmaras florais.

Foi realizada análise microscópica dos grãos de pólen aderidos às cutículas de besouros coletados em inflorescências, para se avaliar especificidade de interação.

Temperaturas do espádice e do ar ambiente durante todo o ciclo floral foram registradas em uma inflorescência da população de Goiana, escolhida ao acaso entre as três áreas de estudo. Medidas foram registradas em intervalos regulares de 5 minutos com um termômetro portátil equipado com *data-logger* e sondas individuais (Hanna Instruments Inc., USA). Uma das sondas foi inserida cerca de 0,3 cm no meio da zona masculina estéril, com cuidado de evitar danos aos tecidos profundos do eixo. A outra sonda foi mantida à sombra, cerca de 50 cm distante da inflorescência.

O material botânico foi identificado por Simon Mayo (Royal Botanical Gardens, Kew, Inglaterra) e está depositado no Herbário UFP – Geraldo Mariz (UFPE). Os besouros da família Scarabaeidae foram identificados por Paschoal Grossi (Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, DZUP, Paraná). Espécimes encontram-se depositados na coleção entomológica da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP).

## 2.3 RESULTADOS

---

### BIOLOGIA DA FLORAÇÃO

O período de floração de *C. bicolor* se estendeu por 65 dias. As primeiras inflorescências foram observadas em campo no dia 27 de março, pouco tempo depois do início das primeiras fortes chuvas sazonais. As últimas inflorescências foram observadas ao final de maio. Folhas ainda persistiam na primeira quinzena de novembro.

As inflorescências são solitárias e surgem em sincronia com as primeiras folhas ou pouco tempo depois. A espata é composta de duas partes, separadas por uma constricção (Fig. 1a, 1b). Inflorescências maduras exibem lâmina da espata de coloração uniformemente branca (8 – 12 cm comp.). O tubo da espata (3 – 5 cm comp.) consiste em uma câmara floral distinta, de consistência mais robusta e totalmente isolada da lâmina, exceto por uma pequena abertura na constricção ( $\approx 0.5$  cm diam.). Suas faces externa e interna são uniformemente coloridas de verde claro, com eventual coloração purpúrea na porção basal da superfície interna. O espádice é branco e aproximadamente 1 cm mais curto que a espata. Possui uma zona apical de flores masculinas férteis (3 – 7 cm comp.), uma zona intermediária de flores masculinas estéreis (1 – 2 cm comp.) e uma zona basal de flores femininas (1 – 2 cm comp.). O diâmetro do espádice é de cerca de 0,6 – 0,8 cm tanto na zona masculina como na feminina, e menos calibroso na extensão da zona intermediária (0,2 – 0,4 cm diam.). Toda a zona feminina a aproximadamente metade da extensão da zona intermediária ficam restritas ao tubo da espata.

O estágio de maturação de inflorescências de *C. bicolor* foi facilmente identificado através do tamanho, forma e coloração da espata. Inflorescências imaturas exibiram espata uniformemente verde, que encobria totalmente o espádice. Ao aproximar-se a antese, o tecido da lâmina tornou-se mais fino e adquiriu coloração branca.



**Figura 1.** *Caladium bicolor*: a) Inflorescência aberta na fase feminina. b) Corte transversal de câmara floral durante as primeiras horas da noite do dia 1 da antese, mostrando indivíduo de *Cyclocephala celata*. c) Corte transversal de câmara floral durante o final da tarde do dia 2 da antese; besouros comeram grande parte das flores estéreis masculinas (ver flecha). d) Inflorescência na fase masculina com pólen sendo liberado na porção apical do espádice. e) Besouros aglomerados na porção apical da espata e espádice de uma inflorescência na fase masculina, prontos para voar. f) *Cyclocephala celata* com o corpo coberto de pólen.

[Fotos A. C. D. Maia e C. Schindwein]

O tubo tornou-se abaulado e se desenvolveu em uma câmara floral, na qual o tecido era bem mais espesso que aquele da lâmina.

Foi apenas ao final da manhã e começo da tarde do dia 1 da antese que a espata se abriu e expôs o espádice. A termogênese começou no crepúsculo (17h30min – 18h), seguida pela emanção de odor adocicado do espádice aquecido. Besouros visitantes chegaram pouco depois do início do aquecimento e algumas inflorescências os atraíram mesmo antes que a termogênese pudesse ser evidenciada. Os grandes insetos forçaram seu caminho às câmaras florais através da pequena abertura na área constringida da espata. Eles permaneceram agrupados dentro das inflorescências durante o resto da noite e todo o dia e tarde que se seguiram.

Cópulas foram observadas em algumas ocasiões e as flores estéreis masculinas dentro das câmaras florais foram vorazmente devoradas (Fig. 1c). Pouco depois do entardecer do dia 2 da antese (17h15min – 17h45min), teve início um segundo período de aquecimento floral. Fios de pólen foram abundantemente liberados ao longo de toda a porção apical do espádice (Fig. 1d), seguido de outra intensa liberação de odor. Neste intervalo a lâmina mostrava evidência de desidratação, tendo de certa forma murchado em comparação à primeira noite da antese. Alguns besouros rapidamente subiram pelo espádice quando o sol se pôs (18h), cobrindo seus corpos com grandes quantidades de pólen aderido às cutículas devido à exsudatos estigmáticos pegajosos. Os besouros que não foram embora logo em seguida, subiram e desceram o espádice e a lâmina repetidamente, de dentro para fora das câmaras florais (Fig. 1e). As 19h a maior parte das inflorescências já havia sido abandonada por seus visitantes, que deixaram para trás evidências de sua presença nas flores masculinas estéreis consumidas e na grande quantidade de fezes. A lâmina gradualmente murchou ao longo dos dias seguintes, a exemplo da porção exposta do espádice contendo as flores masculinas férteis. O sucesso reprodutivo foi confirmado entre 3 – 7 dias após a antese. Inflorescências não visitadas pelos besouros murcharam e secaram totalmente entre 2 – 5 dias após a antese.

## INSETOS VISITANTES

Inflorescências de *C. bicolor* na população de Goiana foram visitadas por pequenas abelhas sem ferrão (*Plebeia* spp. e *Trigona* sp.) e um besouro nitidulídeo não identificado. As abelhas visitaram inflorescências na fase masculina, ou na manhã seguinte ao final da antese. Elas rapidamente carregaram suas corbículas com pólen, através do comportamento de pousar repetidamente sobre o espádice. Nenhuma delas foi observada dentro das câmaras florais, junto às flores femininas. Besouros nitidulídeos foram encontrados em duas ocasiões (três indivíduos em ambas) dentro de câmaras florais de inflorescências na manhã seguinte ao final da antese.

Nenhuma das inflorescências da população de Goiana desenvolveu-se em frutos, apesar de grandes quantidades de pólen serem encontradas na maioria das câmaras florais observadas, ou aderidas à superfície interna da espata ou na forma de aglomerados depositados no fundo. Nestas inflorescências, o tecido da zona intermediária não foi consumido ou mesmo danificado. No intervalo de apenas um dia após a antese, este tecido gradualmente passou de coloração branca a rósea e depois

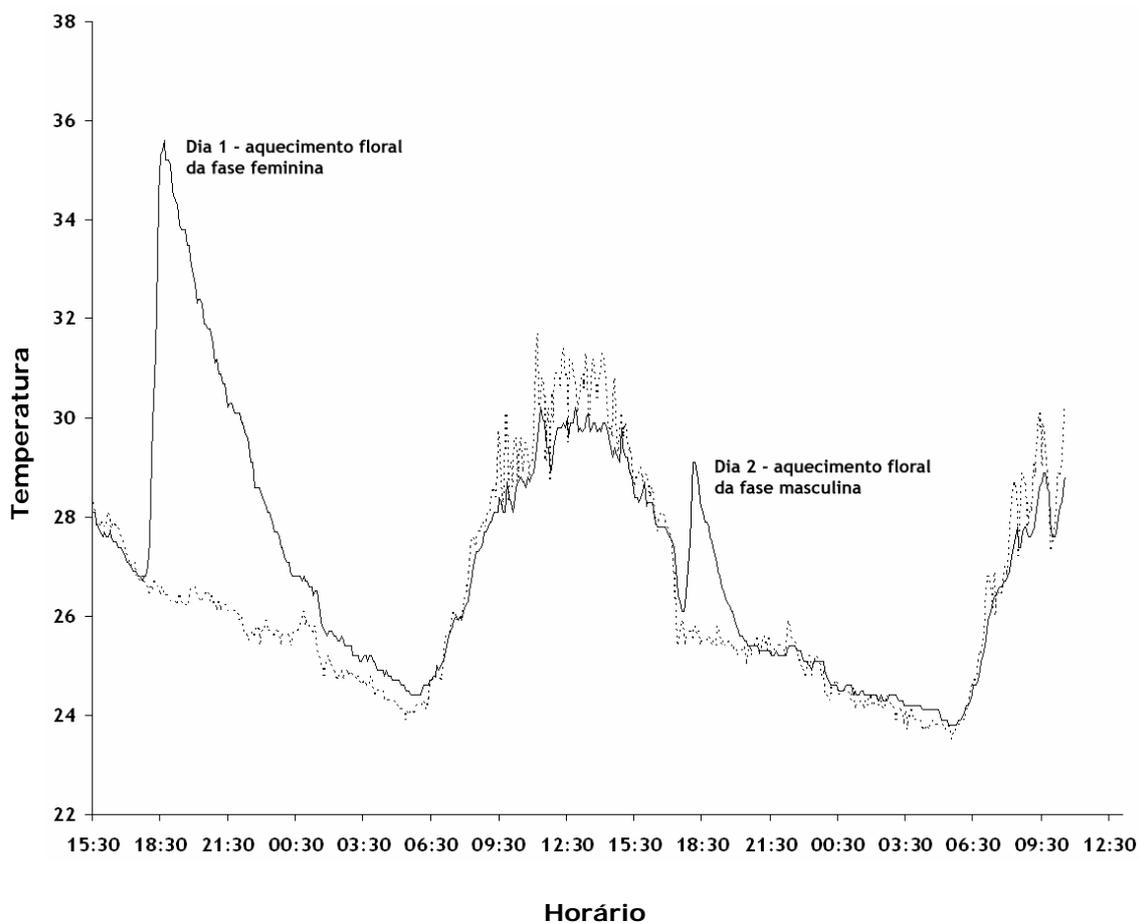
cinza escura. Isto parece ser evidência de oxidação de amido, uma recompensa nutritiva para os polinizadores.

Nas populações das duas outras áreas de estudo, inflorescências foram intensamente visitadas por uma única espécie de inseto, o besouro *Cyclocephala celata* Dechambre, 1980. Nestas populações, todas as inflorescências abertas durante o segundo dia da antese portavam besouros dentro das câmaras florais, onde cópulas foram observadas em pelo menos três ocasiões diferentes. Na população de Camaragibe, encontramos uma média de 1,5 besouros por inflorescência (dp=1,0; n=3), sendo três o número máximo. Em Igarassu, até nove visitantes foram encontrados em uma única inflorescência e a média foi de 5,5 besouros por inflorescência (dp=3,0; n=11). Todas as inflorescência observadas na população de Igarassu desenvolveram frutos. Inflorescências não foram observadas após o final da antese em Camaragibe.

Análise microscópica de grãos de pólen aderidos às cutículas de espécimes de *Cyclocephala celata* coletados nos sítios de estudo revelaram unicamente a presença de pólen de *Caladium bicolor*.

#### TERMOGÊNESE

Às 17h50min do dia 1 da antese, a fase feminina foi evidenciada através de um gradual aquecimento do espádice, que alcançou sua temperatura mais alta 50 min. depois a 35,6°C, 9,2°C acima da temperatura ambiente. Este pico não durou mais que 5 minutos e a partir daí as temperaturas do espádice baixaram gradualmente até 00h40min, quando a termogênese não estava mais ativa (Fig. 2). Durante o dia 2, as temperaturas do espádice acompanharam as variações das temperaturas do ar ambiental até o crepúsculo, quando um segundo aquecimento, correspondente à fase masculina da antese, teve início às 17h15min. A temperatura máxima foi registrada 50 min. depois (29,1°C; 3,6°C acima da temperatura ambiente) e durou cerca de 10 min. (Fig. 2). A fase masculina de aquecimento terminou às 21h25min, tendo desta forma se estendido por um intervalo muito mais curto que o da fase feminina. Neste ínterim, grande parte dos besouros já havia abandonado as inflorescências, cobertos de pólen (Fig. 1f).



**Figura 2.** Curvas de temperatura da zona masculina do espádice (linha contínua) e do ar ambiente (linha pontilhada) durante o ciclo floral 2-D de *Caladium bicolor* no município de Goiana, NE-Brasil. Intervalos de aquecimento na fase feminina (dia 1) e na fase masculina (dia 2).

## 2.4 DISCUSSÃO

O período de floração de *C. bicolor* parece estar relacionado às mudanças pluviométricas das estações seca e chuvosa da região da Floresta Atlântica em Pernambuco. As plantas permanecem dormentes até as primeiras precipitações sequenciais do ano, quando rapidamente emitem folhas e inflorescências. Todo o ciclo dura pouco mais que dois meses, ao final dos quais nenhum indivíduo portando inflorescências pode ser achado. Mayo *et al.* (1997) e Croat (1988) apontam observações similares em outras Araceae de hábito geófito. Floração rápida e profusa parece ser uma estratégia para garantir a polinização durante os primeiros dias da estação chuvosa, evitando as fortes precipitações comumente observadas de junho a agosto, que poderiam danificar as inflorescências encontradas em áreas abertas.

*Caladium bicolor* exibiu um padrão de termogênese com muitas similaridades aos de *Philodendron* do subgênero *Philodendron* polinizados por *Cyclocephala* (Gibernau *et al.* 2000; Gibernau & Barabé 2000, 2002; Barabé *et al.* 2002). O ciclo floral 2-D apresenta dois intervalos isolados de aquecimento do espádice, que possuem curta duração e são sincronizados com o início das fases feminina e masculina

respectivamente. Em *C. bicolor*, o aquecimento floral nas duas noites foi seguido de forte emissão de odores pela porção apical do espádice. Estudos prévios associaram a volatilização de atrativos principalmente à fase feminina, quando os besouros chegam às inflorescências (Gottsberger 1990; Gibernau *et al.* 1999; Gibernau & Barabé 2002). Acredita-se que o aquecimento do espádice no segundo dia da antese auxilia a liberação de pólen das anteras e eleva a temperatura corporal dos besouros para a atividade de vôo (Gibernau & Barabé 2002). Assumimos que a termogênese em *C. bicolor* funciona essencialmente para a dispersão dos odores atrativos. Nossas observações mostraram emissão de odores igualmente intensa em ambos os períodos de aquecimento floral, ocasionalmente até mais intensa durante a fase masculina. Como relatado previamente por Gottsberger & Amaral (1984), esta é uma indicação de que os besouros também são atraídos a inflorescências na fase masculina.

Durante seu curto período de floração, *Caladium bicolor* exibiu uma relação planta-polinizador altamente especializada com uma única espécie de *Cyclocephala*. As inflorescências são morfológicamente adaptadas à síndrome de cantarofilia Cyclocephalini-Araceae. O tubo da espata é modificado em uma robusta e bem desenvolvida câmara floral. A lâmina da espata de coloração branca está provavelmente envolvida na atração visual proximal dos besouros (Gottsberger & Amaral 1984; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991). Flores masculinas estéreis oferecem recompensa nutritiva para os besouros, que em nenhuma ocasião mastigaram qualquer outro tecido floral. O outro recurso alimentar aparentemente utilizado pelos besouros é o pólen liberado em grandes quantidades.

O sucesso reprodutivo em todas as inflorescências visitadas na população de Igarassu aliado à ausência de frutos na população de Goiana, deixou pouca dúvida para que se apontasse *Cyclocephala celata* como polinizador local exclusivo de *Caladium bicolor*. Este besouro era previamente desconhecido como visitante de Araceae e nenhum aspecto de sua biologia havia sido descrito até então. A espécie parece ser amplamente distribuída na América do Sul, uma vez que o material tipo é oriundo de Villarica, Paraguai (Brett Rattcliffe, comunicação pessoal). Também é comum na Floresta Atlântica de Pernambuco, sendo frequentemente atraída por "luz negra" (Maia & Schindwein, não publicado).

Estudos prévios conduzidos por Pellmyr (1985) na Bacia Amazônica do Suriname indicavam que inflorescências de *C. bicolor* eram primariamente visitadas por *Cyclocephala*, mas conclusões não foram feitas sobre sua eficiência como polinizadores. Naquela área de estudo, *Cyclocephala rustica* (Olivier, 1789) foi observado como único visitante floral (média de 1,1 besouros por inflorescência; dp=0,4). Esta espécie também foi observada na América do Sul como visitante de inflorescências de *Philodendron callosum* e *Philodendron ptarianum*, esta última na Venezuela (Croat 1997).

Mais de 200 espécies de *Cyclocephala* já foram reportadas como visitantes florais de Araceae Neotropicais (Schatz 1990). Similaridades em todos os sistemas de polinização Araceae-*Cyclocephala* levam a crer que espécies localmente abundantes de besouros estão envolvidas na polinização de Araceae largamente distribuídas, como evidenciado em nosso estudo e no de Pellmyr (1985).

Pouco se sabe sobre a biologia da maioria das espécies de *Cyclocephala*, um gênero que segundo Endrödi (1985) possui 211 espécies, número bastante aquém do

que é atualmente estimado (Schatz, 1990). Os requisitos para a manutenção destes besouros permanece um mistério, exceto seu óbvio recurso alimentar e sítio de acasalamento nas aráceas em floração (Gottsberger 1990; Endress 1996; Bernhardt 2000). Fêmeas provavelmente ovipositam diretamente no solo (Arnett 1963; Crowson 1975; Lawrence *et al.* 1999; Marinoni *et al.* 2001), mas não se sabe se possuem sítios de preferência. As únicas informações sobre hábitos alimentares e ciclo de vida de *Cyclocephala* são oriundas de pesquisas com pragas de gramados na América do Norte. Larvas dessas espécies se alimentam de matéria orgânica e raízes de gramíneas (Cobb 1998; Potter & Potter 1999; Hudson & Sparks 2002; Williamson & Pellitteri 2004). A abundância populacional local está provavelmente relacionada à habilidade dos besouros em garantir recursos para alimentação e acasalamento.

Como proposto por Gottsberger & Amaral (1984), certas populações endêmicas e naturalmente rareadas de Araceae, como as de *Philodendron bipinnatifidum* na Serra do Mar (erroneamente identificadas como *Philodendron selloum*, segundo Gonçalves & Salviani 2002), certamente emitem odores voltados à atração de espécies particulares de besouros. Estes odores são bastante característicos e descritos como desagradáveis ou repugnantes. *Erioscelis emarginata* (Mannerheim, 1829) (Scarabaeidae, Dynastinae, Cyclocephalini), o único polinizador conhecido destas populações isoladas de *P. bipinnatifidum*, nunca foi encontrado em nenhuma outra espécie de planta e pode depender exclusivamente de suas inflorescências para fonte alimentar e sítio de acasalamento (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991).

Em contraste, Araceae com distribuição biogeográfica mais ampla, como *C. bicolor* e muitos *Philodendron* do subgênero *Philodendron*, se utilizam de voláteis genéricos capazes de atrair uma grande variedade de espécies de besouros; uma estratégia para assegurar visitas de populações locais de insetos em diferentes ambientes. Estes odores são aparentemente compartilhados por muitas aráceas de distribuição ampla e são geralmente descritos como adocicados ou com aromas de frutas (Gottsberger & Amaral 1984).

Contra uma possível generalização da síndrome, relacionada apenas à habilidade das plantas de produzir voláteis capazes de atrair polinizadores disponíveis, apresenta-se a observação de que inflorescências em nossa área de estudo foram visitadas por apenas uma de cinco espécies simpátricas de *Cyclocephala* (Maia & Schindwein, não publicado). Os detalhes das relações Cyclocephalini-Araceae ainda estão longe de serem esclarecidos. Aspectos outros da atração de besouros a diferentes espécies de Araceae, aliados à elucidação das associações generalista-especialista dentro destes sistemas de polinização, devem ficar mais claros através da análise dos componentes voláteis e ensaios controlados de atração odorífera.

## 2.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Ara, H.; Partha, P. & Hassan, M.D.A. .2004. *Caladium bicolor* (Aiton) Ventenat (Araceae) - A new angiospermic record for Bangladesh. **Bangladesh Journal of Botany** **33**: 75- 77.
- Arnett, R.H. 1963. **The beetles of the United States (A manual for identification)**. Washington, D.C., The Catholic University of America Press.
- Barabé, D.; Gibernau, M.; & Forest, F. 2002. Zonal thermogenetic dynamics of two species of *Philodendron* from two different subgenera (Araceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **139**: 79-86.
- Barth, F.G. 1991. **Insects and flowers: The biology of a partnership**. New Jersey, Princeton University Press.
- Beath, D.N. 1999. Dynastine scarab beetle pollination in *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) on Barro Colorado Island (Panama) compared with La Selva biological station (Costa Rica). **Aroideana** **22**: 63-71.
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated ansiosperms. **Plant Systematics and Evolution** **222**: 293-320.
- Cobb, P.P. 1998. **Controlling white grubs on lawns and turf**. Alabama, Alabama Cooperative Extension System.
- Croat, T.B. 1988. Ecology and life forms of Araceae. **Aroideana** **11**: 4-56.
- Croat, T.B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **84**: 311-704.
- Crowson, R.A. 1975. **The natural classification of the families of Coleoptera**. Middlesex, E.W. Classey LTD.
- Endress, P.K. 1996. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Endrödi, S. 1985. **The Dynastinae of the world**. Budapest, Dr. W. Junk Publishers.
- Ervik, F. & Knudsen, J.T. 2003. Water lilies and scarabs: faithful partners for 100 million years? **Biological Journal of the Linnean Society** **80**: 539-543.
- García-Robledo, C.; Kattan, G.; Murcia, C. & Quintero-Marín, P. 2004. Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. **Journal of Tropical Ecology** **20**: 459-469.

- Gibernau, M. & Barabé, D. 2000. Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. **Canadian Journal of Botany** **78**: 685-689.
- Gibernau, M., & Barabé, D. 2002. Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). **Canadian Journal of Botany** **80**: 1-5.
- Gibernau, M., Barabé, D.; Cerdan, P. & Dejean, A. 1999. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. **International Journal of Plant Science** **160**: 1135-1143.
- Gibernau, M.; Barabé, D. & Labat, D. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. **Plant Biology** **2**: 330-333.
- Gibernau, M.; Barabé, D.; Labat, D.; Cerdan, P. & Dejean, A. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** **19**: 103-107.
- Gonçalves, E.G. 2004. Araceae from central Brazil: Comments on their diversity and biogeography. **Annals of The Missouri Botanical Garden** **91**: 457-463.
- Gonçalves, E.G. & Salviani, E.R. 2002. New species and changing concepts of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae). **Aroideana** **25**: 2-16.
- Gottsberger, G. 1990. Flowers and beetles in the South American tropics. **Botanica Acta** **103**: 360-365.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. **Plant Species Biology** **14**: 143-152.
- Gottsberger, G. & Amaral, A. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft** **97**: 391-410.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1991. Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). **Biotropica** **23**: 23-28.
- Hudson, W. & Sparks, B. 2002. **White Grub Pests on Turfgrass**. Atlanta, The University of Georgia College of Agricultural and Environmental Sciences, Cooperative Extension Service.
- Krell, F.T.; Hirthe, G.; Seine R. & Porembski, S. 2003. Rhinoceros beetles pollinate water lilies in Africa (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae; Magnoliidae: Nymphaeaceae). **Ecotropica** **9**: 103-106.

- Lawrence, F.A.; Hasting, A.M.; Dallwitz, M.J.; Paine, T.A. & Zurcher, E.J. 1999. **Beetles of the world. A key and information system for families and subfamilies.** Version 1.0 for MS-Windows. Melbourne, CSIRO Publishing.
- Madison, M. 1981. Notes on *Caladium* (Araceae) and its allies. **Selbyana** 5: 342-377.
- Marinoni, R.C.; Ganho, N.G.; Monné, M.L. & Mermudes, J.R.M. 2001. **Hábitos Alimentares em Coleoptera (Insecta).** Ribeirão Preto, Holos Editora Ltda.
- Mayo, S.J.; Bogner, J. & Boyce, P.C. 1997. **The genera of Araceae.** Kew, The Trustees, Royal Botanic Gardens.
- Pellmyr, O. 1985. *Cyclocephala*: visitor and probable pollinator of *Caladium bicolor* (Araceae). **Acta Amazonica** 15: 269-272.
- Potter, M.F. & Potter, D.A. 1999. **Controlling White Grubs in Turfgrass.** Kentucky, Kentucky Cooperative Extension Service.
- Ranta, P.; Blom, T.; Niemela, J.; Joensuu, E. & Siitonen, M. 1998. The fragmented atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity Conservation** 7: 385-403.
- Schatz, G.E. 1990. Some aspects of pollination biology in Central American forests. Pp. 69-84. In: K.S. Bawa & M. Hadley. **Reproductive ecology of tropical forest plants.** Paris, Parthenon.
- Seymour, R.S. 1999. Pattern of respiration by intact inflorescence of the thermogenic arum lily *Philodendron selloum*. **Journal of Experimental Botany** 50: 845-852.
- Seymour, R.S.; White, C.R. & Gibernau, M. 2003. Heat reward for insect pollinators. **Nature** 426: 243-244.
- Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. & Webber, A.C. 2003. Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. **Taxon** 52: 701-718.
- Wiersema, J.H. 1988. Reproductive biology of *Nymphaea* (Nymphaeaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** 75: 795-804.
- Williamson, R.C. & Pellitteri, P.J. 2004. **Turfgrass disorder: White grubs.** Wisconsin, University of Wisconsin, Cooperative Extension Publications.
- Young, H.J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). **American Journal of Botany** 73: 931-944.

Young, H.J. 1988. Differential Importance of Beetle Species Pollinating *Dieffenbachia Longispatha* (Araceae). **Ecology** **69**: 832-844.

### Capítulo 3

**“Polinização natural da gravioleira (*Annona muricata* L., Annonaceae) na região da Zona da Mata Norte em Pernambuco: isolamento do polinizador e aspectos de sua biologia”**

**“Natural pollination of soursop (*Annona muricata* L., Annonaceae) in the state of Pernambuco, NE – Brazil: isolation of the pollinator and aspects of its biology”**

A ser enviado em forma de manuscrito ao periódico *Scientia Horticulturae*.

## RESUMO

---

O ciclo floral e a ecologia da polinização da gravioleira (*Annona muricata*) foram estudados na Zona da Mata Norte em Pernambuco. Para tal, identificou-se o agente polinizador local em um pomar no município de Goiana, sendo ilustrados posteriormente aspectos de sua biologia e comportamento. *Annona muricata* é uma espécie cantarófila, polinizada por besouros Cyclocephalini (Scarabaeidae, Dynastinae). Na área estudada, *Cyclocephala vestita* constituiu-se no único polinizador efetivo. Flores apresentaram antese crepuscular-noturna, coordenada ao período de atividade dos besouros. Durante a fase feminina, no primeiro dia da antese, flores apresentaram termogênese discreta e emanaram odor adocicado e ácido que atraiu besouros ao interior de câmaras florais fechadas, onde permaneceram abrigados até a noite seguinte. Neste intervalo foram verificadas cópulas e utilização de tecido floral nutritivo localizado nas pétalas internas. O final da antese culmina com a deiscência de pétalas e estames, que levam os besouros a abandonar as câmaras florais. Foram obtidas larvas de *C. vestita* em condições de cativeiro, a partir de fêmeas coletadas em flores, o que constitui passo importante no desenvolvimento de estratégias para o manejo do polinizador.

**Palavras-chave:** *Annona muricata*, *Cyclocephala vestita*, cantarofilia, antese.

## ABSTRACT

---

The flowering cycle and pollination ecology of soursop (*Annona muricata*) were studied in the state of Pernambuco, NE– Brazil. The effective local pollinator was identified in an experimental orchard in the municipality of Goiana and aspects of its biology and behavior illustrated. *Annona muricata* is cantharophilous, pollinated by Cyclocephalini (Scarabaeidae, Dynastinae). In the study site, *Cyclocephala vestita* was accounted for most flower visits and identified as the sole pollinator of soursop. Flowers exhibited a crepuscular-nocturnal anthesis, coordinated with the activity period of the beetles. During the female phase, first day of anthesis, flowers presented discrete thermogenesis and volatized a sweet and acidic odor which attracted beetles to closed floral chambers, where they remained sheltered until the following evening. In this interval, copulation was observed and the beetles eagerly ate nutritious tissues located at the upper surface of the innermost petals. The end of anthesis is determined by the dehiscence of both petals and stamens, which lead to the departure of the beetles. Viable larvae of *C. vestita* were obtained in captivity from females collected inside flowers. This is the first step towards a plausible strategy for pollinator breeding.

**Key words:** *Annona muricata*, *Cyclocephala vestita*, cantharophily, anthesis.

### 3.1 INTRODUÇÃO

---

A gravioleira (*Annona muricata* L.) é uma árvore de pequeno porte de origem provável na América Central e vales peruanos, ainda que desconhecida em estado silvestre (Pinto & Genú 1984; Pinto & Ramos 1997a). Costuma ser cultivada em clima tropical seco, dada sua baixa tolerância ao frio (Morton 1966). Seu fruto, o maior entre as espécies comerciais de *Annona*, destina-se em grande parte às agroindústrias produtoras de polpa, suco, néctar e sorvetes (São José 1997). Quando fresco, apresenta altos valores no mercado interno e externo como fruta de mesa (Seaton 1988; Pinto e Silva 1994).

As flores de *A. muricata*, embora essencialmente auto-compatíveis, apresentam características morfofuncionais que as tornam dependentes de vetores para a polinização (Webber 1981; Cavalcante 2000). Durante os primeiros 1-2 dias da antese, as flores de gravioleira são funcionalmente femininas e no último dia masculinas (Lederman & Bezerra 1997; Pinto & Ramos 1997a; São José *et al.* 1999). Esta protoginia, aliada a hercogamia (posicionamento dos estigmas acima das anteras) evita a autopolinização natural da espécie (Pinto e Silva 1994).

A maioria das espécies de *Annona* está associada à cantarofilia, síndrome de polinização por besouros (Gottsberger 1999; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). Em *A. muricata* e outras espécies com flores grandes, escarabeídeos do gênero *Cyclocephala* (Scarabaeidae, Dynastinae, Cyclocephalini) figuram como os principais polinizadores (Webber 1981; Gottsberger 1990; Cavalcante 2000; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Cavalcante *et al.* 2005). Sistemas de polinização por besouros Cyclocephalini apresentam características notáveis que envolvem principalmente adaptações das flores ao comportamento de seus visitantes (Gottsberger 1990). Pétalas carnosas fechadas ou parcialmente fechadas sobre o receptáculo floral formam uma câmara que protege as estruturas férteis durante toda a antese (Gottsberger 1999). Nestas câmaras florais, os besouros encontram abrigo, alimento (na forma de pólen, partes florais nutritivas e exudatos produzidos pelos estigmas) e sítio de acasalamento (Webber 1981; Gottsberger 1990). Tais recompensas permitem que as flores mantenham contato com os polinizadores por períodos longos, necessários para a fecundação dos numerosos óvulos (Barth 1991; Endress 1996; Gottsberger 1999).

A atração dos visitantes é essencialmente olfativa e as flores emitem odores em horários de atividade dos insetos, geralmente crepuscular ou noturna (Gottsberger 1990, 1999). Estes odores são volatilizados através de um mecanismo preciso de termogênese floral, intimamente relacionado às etapas da antese (Gottsberger, 1999).

A cultura da gravioleira apresenta grande potencial econômico no Brasil (Pinto e Silva 1994). A expansão da cultura no país é limitada principalmente pelas dificuldades técnicas envolvidas na produtividade das plantas, que frequentemente apresentam baixo índice de frutificação e frutos mal-formados (Manica 1994; Pinto & Ramos 1997b; Pinto *et al.* 2001). Estudos recomendam a polinização artificial da gravioleira, uma operação lenta que consiste em gentilmente se pincelar pólen no gineceu de flores receptivas, como a prática mais eficiente para obtenção de maior sucesso reprodutivo e frutos bem formados (Figuroa 1981; Escobar *et al.* 1986; Lemos *et al.* 1999; Cavalcante 2000). Entretanto, o tempo e a disponibilidade de pessoal necessário à aplicação desta técnica a inviabiliza em plantações muito extensas, ou nos pequenos

pomares residenciais, comuns principalmente na Região Nordeste (Lopes 1987). O conhecimento dos polinizadores locais de *A. muricata* é extremamente oportuno para se conduzir estratégias de manutenção de pomares naturais viáveis.

Neste trabalho, é ilustrado o ciclo floral e ecologia da polinização de *A. muricata* na Zona da Mata Norte em Pernambuco, inserida no domínio da Floresta Atlântica Nordestina. Para tal, identificou-se o agente polinizador local e aspectos de sua biologia e comportamento.

A pesquisa é parte da iniciativa PROBIO Polinizadores, que busca estratégias para o uso sustentável e restauração da diversidade de polinizadores autóctones na agricultura e nos ecossistemas relacionados.

### 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

---

#### ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido na Estação Experimental de Itapirema, inserida na região da Zona da Mata Norte de Pernambuco, município de Goiana (07°38'S, 34°57'W; altitude 14 m; temperatura média anual 24°; precipitação anual aprox. 2.000 mm). Possui extensão total de aproximadamente 224 ha., ocupados principalmente por cultivo de cana-de-açúcar, frutíferas e um pequeno fragmento de Floresta Atlântica nativa, com cerca de 20 ha.

O pomar de gravioleiras está localizado às margens do fragmento de mata nativa e é composto de 460 plantas maduras, com idades entre três e oito anos. Tratos culturais se resumem a podas extensivas duas vezes ao ano, em geral em fevereiro e outubro, e aplicação de herbicida de contato não-seletivo (Gramoxone® – Paraquat) sempre que a vegetação ruderal se encontra mais desenvolvida. Estes procedimentos visam facilitar o deslocamento de pessoal para coleta. Os frutos imaturos são ensacados a fim de evitar infestação por insetos minadores e brocadores, comuns à cultura de *A. muricata*.

Uma palinoteca de referência foi montada a partir de flores *A. muricata* e inflorescências das duas únicas espécies cantarófilas conhecidas para a Estação Experimental de Itapirema: *Caladium bicolor* Aiton (Vent.) (Maia & Schlindwein, não publicado) e *Philodendron acutatum* Schott (Maia & Schlindwein 2005).

#### DETERMINAÇÃO DO POLINIZADOR E SUA BIOLOGIA

Flores de *A. muricata* em antese foram inspecionadas e manualmente abertas para identificação dos visitantes florais e para caracterização do comportamento e horários de atividade do polinizador. Foram realizadas contagens do número de besouros por flor e a razão entre machos e fêmeas em quatro oportunidades, durante as quais analisaram-se 43 flores. A identificação sexual dos besouros em campo foi realizada através da observação de seus tarsos anteriores.

Lâminas de pólen foram confeccionadas a partir de material aderido à superfície corporal de besouros coletados (Louveaux *et al.* 1978; Wittmann & Schlindwein 1995).

Estas foram então comparadas à palinoteca de referência montada durante a floração das espécies cantarófilas.

A busca por sítios de oviposição e estágios imaturos do polinizador de *A. muricata* foi realizada de acordo com dados disponíveis em literatura sobre a biologia de Dynastinae (Scarabaeidae) (Costa *et al.* 1988; Lawrence & Britton 1991; Lawrence *et al.* 1999; Marinoni *et al.* 2001). Evidências de atividade de oviposição e desenvolvimento de imaturos também foram procurados, na forma de galerias, exúvias e orifícios de defecação das larvas. Metodicamente foram vasculhadas partes vegetativas e sexuais de plantas adultas de *A. muricata*, em especial raízes e galhos próximos ao solo. O solo do entorno também foi analisado, bem como troncos mortos em diversos estágios de decomposição, raízes de plantas ruderais e folhiço. Metodologia semelhante foi aplicada dentro do fragmento de mata nativa adjacente, concentrando-se na área de entorno do pomar.

Fêmeas do polinizador foram coletadas em flores de *A. muricata* no período da manhã, com o intuito de se obterem ovos e larvas em cativeiro. Após captura, os besouros foram acondicionados em frascos de vidro esterilizados (8 cm diam.; 13 cm alt.) contendo mistura de solo local e folhiço, em números de até 10 indivíduos por recipiente. Malha fina foi colocada sobre as aberturas para evitar a fuga dos insetos; o substrato foi periodicamente umedecido e os recipientes foram mantidos em condições de luz de penumbra, sem monitoramento de temperatura.

Quando do sucesso de oviposição, apenas os ovos foram mantidos; os adultos foram descartados. Os ovos foram conservados no mesmo substrato inicial até a eclosão das larvas.

Os besouros foram identificados por Paschoal Grossi, Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), Paraná.

#### **CICLO FLORAL DE *A. MURICATA***

A seqüência do ciclo floral foi monitorada em intervalos regulares de 10 min durante a antese. O início da antese, a fase feminina, e o início da fase masculina foram observados em 20 flores.

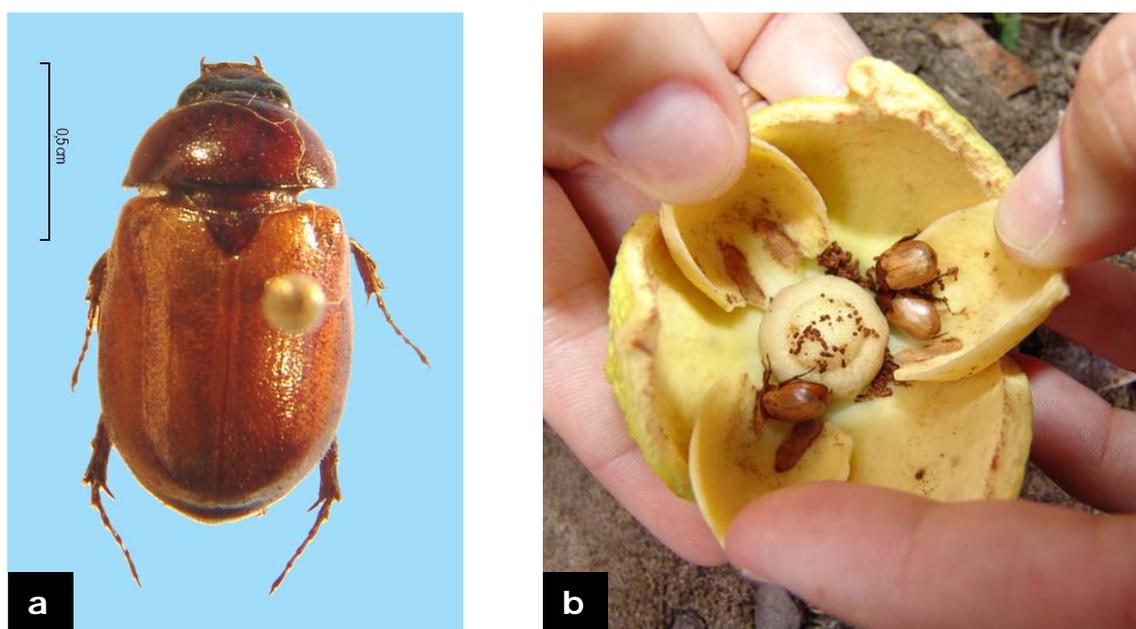
Uma flor de *A. muricata* foi utilizada para caracterização da termogênese floral da espécie na área de estudo. Segundo Barabé *et al.* (2002), o ciclo de termogênese floral é estável e intrínseco a cada espécie, sendo mínimas as variações intra-específicas. Temperaturas do receptáculo floral e do ar ambiente foram registradas com um termômetro portátil equipado com *data-logger* e sondas individuais (Hanna Instruments Inc., USA), em intervalos regulares de 5 min ao longo de três dias. Para medição das temperaturas no receptáculo floral uma das sondas foi inserida cerca de 0,5 cm na porção média do androceu. A sonda para monitoramento de temperatura ambiente foi posicionada em área sombreada a aproximadamente 50 cm da flor.

O material botânico foi herborizado e depositado no Herbário UFP – Geraldo Mariz, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). Os insetos encontram-se depositados na coleção entomológica da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), Paraná.

### 3.3 RESULTADOS

Além de *A. muricata*, apenas duas outras espécies cantarófilas foram identificadas na área da Estação Experimental de Itapirema: *Philodendron acutatum* Schott (Araceae) e *Caladium bicolor* Aiton (Vent.) (Araceae). Apenas inflorescências de *P. acutatum* foram visitadas por besouros Cyclocephalini.

As flores de *A. muricata* foram visitadas por três espécies de besouros antófilos. Besouros de pequenas dimensões de espécies não identificadas de Nitidulidae e Curculionidae foram encontrados em algumas ocasiões em flores na fase masculina da antese. Foram desconsiderados como eventuais polinizadores pela baixa frequência de visitas, comportamento (presentes apenas em flores na fase masculina) e pelas dimensões corporais reduzidas (0,2 e 0,3 cm respectivamente), que tornaria improvável o carregamento de pólen necessário à fecundação dos óvulos em *A. muricata*. A terceira espécie, *Cyclocephala vestita* Höhne, 1923 (Fig. 1a), esteve presente em 97% das flores manualmente abertas que portavam insetos durante a antese. A análise de pólen aderido à superfície corporal de exemplares desta espécie mostrou exclusivamente pólen de *A. muricata*.



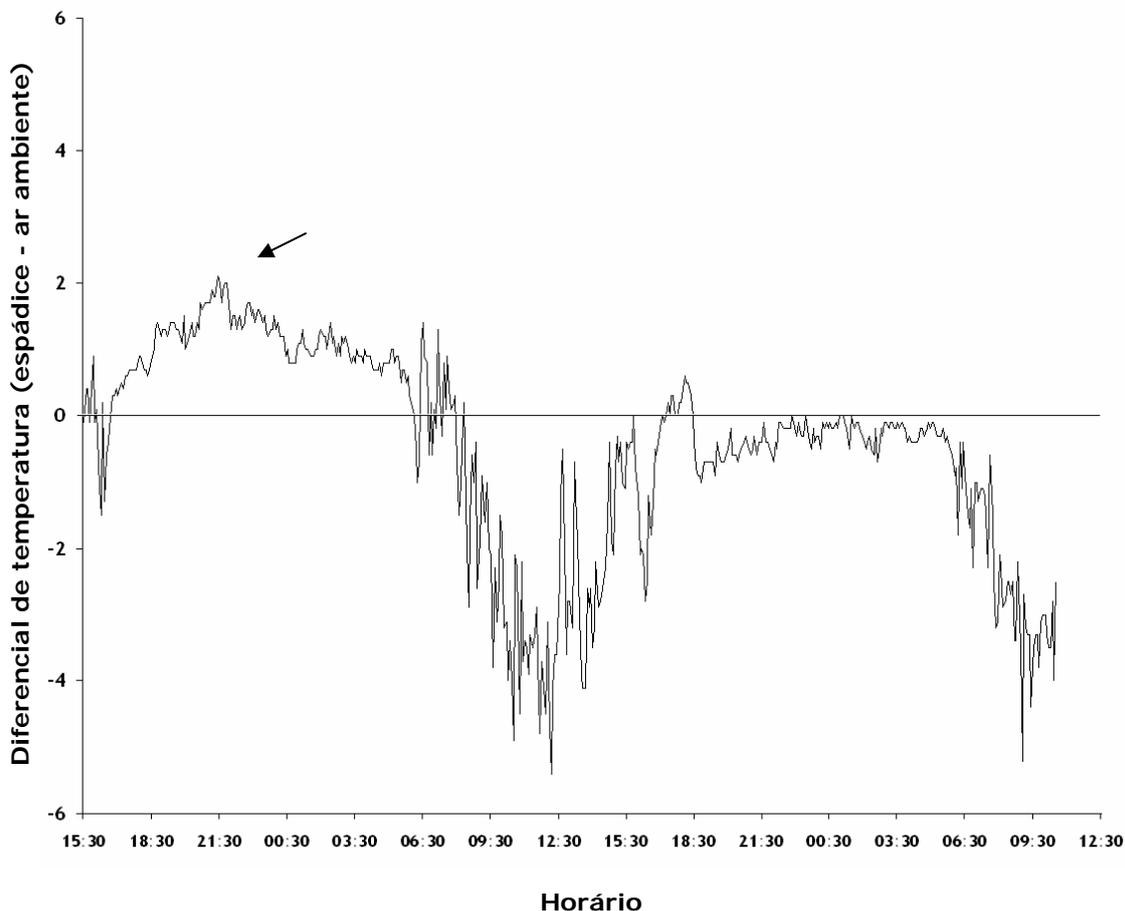
**Figura 1.** a) *Cyclocephala vestita* Höhne, 1923. b) Besouros em flor de *Annona muricata* no segundo dia de antese. Reservas de amido na face adaxial das pétalas internas oferecem recompensa nutritiva aos besouros visitantes polinizadores da espécie *Cyclocephala vestita*.

[Fotos A. C. D. Maia]

*Annona muricata* apresentou antese crepuscular-noturna. A fase feminina teve início entre 16:50h e 18:00h, horário a partir dos quais os estigmas se mostravam receptivos e passaram a secretar um exudato hialino levemente viscoso. Um odor adocicado e ácido começou a ser exalado pelas flores. Pouco tempo depois, entre 18:30h – 20:00h, besouros da espécie *C. vestita* eram visualizados e ouvidos no pomar.

Durante este período foi registrado um discreto e descontínuo padrão de termogênese floral.

Temperaturas oscilaram entre 1,0 – 2,0°C acima da temperatura ambiente a partir do início da antese até o amanhecer (Fig. 2).



**Figura 2.** Curva do diferencial entre a temperatura do receptáculo floral e a temperatura do ar ambiente registrada durante a antese de *Annona muricata* no município de Goiana, Zona da Mata Norte do estado de Pernambuco. Flecha indica termogênese floral, durante a fase feminina.

Os besouros que chegaram às flores no dia 1 da antese mantiveram-se abrigados dentro das câmaras florais durante todo o dia seguinte, até o começo da noite. Números de até nove indivíduos foram encontrados em uma única flor e a média foi de 2,0 besouros por flor ( $dp=1,7$ ;  $n=43$ ). Foi verificada maior frequência de fêmeas, numa razão de 2,2:1,0.

No período em que permaneceram abrigados nas câmaras florais, os besouros alimentaram-se de tecido nutritivo localizado na face interna basal das pétalas interiores (Fig. 1b). Cópula foi observada em pelo menos duas ocasiões. O início da fase masculina se deu entre 17:30h – 19:00h do dia 2 da antese, quando os estames começaram a ser evidenciados. Ao longo da tarde e da noite, a fixação das pétalas no receptáculo floral se tornou gradativamente mais laxa. Em torno das 20:00 – 20:30h, os estames começaram a liberar pólen e os besouros que até então se encontravam calmamente abrigados nas câmaras florais tornaram-se ativos. As pétalas e os estames

se destacaram dos receptáculos florais pouco tempo depois, em um processo talvez acelerado pela atividade dos insetos. Sem o abrigo das câmaras florais, os besouros cobertos de pólen (aderido aos seus corpos com auxílio do exudato estigmático) rapidamente voaram para novas flores odoríferas na fase feminina. Não houve qualquer aquecimento floral significativo ao longo do dia 2 da antese, durante a fase masculina (Fig. 2).

Apesar de adultos de *C. vestita* serem frequentemente vistos em campo durante o crepúsculo e início da noite, não foram identificadas evidências de sítios de oviposição da espécie na Estação Experimental de Itapirema. A busca por estágios imaturos também se mostrou infrutífera.

As fêmeas coletadas em flores de *A. muricata* mostraram-se resistentes ao cativeiro, sendo mantidas com sucesso por até 15 dias. Logo após serem movidas para os recipientes, imediatamente enterraram-se profundamente no substrato, escavando galerias. A oviposição ocorreu entre 5 – 8 dias após a captura. Os ovos (40 no total), de coloração branco-leitosa, foram encontrados nas galerias. Durante o período de incubação, que se estendeu por cerca de 10 – 15 dias, apresentaram grande aumento de volume. A eclosão ocorreu em 62,5% do total de ovos e as larvas no primeiro ínstar apresentaram comprimento total entre 0,55 – 0,60 cm. Ao final de 17 dias foram fixadas em álcool a 70%, mas ainda não haviam realizado mudas.

### 3.4 DISCUSSÃO

---

Os limites da Estação Experimental de Itapirema e seu entorno apresentam cobertura vegetal bastante comum a propriedades agrícolas da Zona da Mata de Pernambuco, onde culturas frutíferas e de cana-de-açúcar permeiam pequenas faixas de cobertura vegetal nativa.

No pomar estudado, besouros da espécie *C. vestita* constituíram-se nos únicos visitantes florais freqüentes em flores de *A. muricata*. Cavalcante (2000) já relatava estes besouros como polinizadores efetivos da gravioleira na região de Una, na Bahia. Aliado a este fato, boas taxas de frutificação observadas no pomar da Estação Experimental de Itapirema, onde não se aplicam técnicas de polinização artificial, deixa poucas dúvidas ao se apontar *C. vestita* como polinizador local efetivo de *A. muricata*.

Análise de pólen aderido às cutículas de espécimes coletados no presente estudo indicaram presença exclusiva de pólen de *A. muricata*, fato que assinala flores da espécie como único recurso floral utilizado pelos besouros. Não há relatos de indivíduos de *C. vestita* coletados em nenhuma outra planta, mas a ampla distribuição da espécie no Nordeste brasileiro evidencia a utilização de diferentes recursos alimentares pelos adultos, tais como flores e/ou inflorescências espécies nativas de Annonaceae (Webber 1981; Barbosa *et al.* 1996; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003) e Araceae nativas (Barbosa *et al.* 1996).

Outros Cyclocephalini largamente distribuídos geograficamente, como *Cyclocephala latericia* Höhne, 1923, apresentam utilização variada de recursos. Esta espécie é relatada como visitante e provável polinizador de *T. ulei* no estado de Pernambuco (Maia & Schlindwein, não publicado) e como polinizador efetivo do Araticum (*Annona crassiflora* Mart., Annonaceae) no Cerrado (Cavalcante *et al.* 2005).

Segundo resultados obtidos por Cavalcante (2000), a presença e abundância de *C. vestita* em pomares de *A. muricata* estão relacionadas à proximidade de áreas com cobertura vegetal nativa. Situação semelhante foi observada na área de estudo, onde um fragmento de Floresta Atlântica margeia o cultivar de gravioleiras. É provável que as áreas de mata disponham de sítios de oviposição, substrato para manutenção de imaturos ou recursos alimentares outros para os adultos. Associado a esse fato, I. Lederman (comunicação pessoal) relata que cultivares de gravioleira no interior de Pernambuco apresentam taxas de frutificação muito baixas, associadas à pequena abundância de besouros polinizadores. É provável que essas áreas estejam desprovidas da cobertura florestal necessária à manutenção de populações viáveis dos insetos.

O ciclo floral de *A. muricata* apresentou características comuns a anonáceas polinizadas por besouros Cyclocephalini (Webber 1981; Gottsberger 1990, 1999; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). Liberação de odores florais, volatilizados por aquecimento do receptáculo floral no início da noite do dia 1 da antese, atrai os besouros em seu horário de maior atividade. A termogênese floral em *A. muricata* apresentou-se bastante discreta com relação ao observado em outras espécies do gênero, como *A. crassiflora* e *A. coriacea* (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003). As temperaturas registradas no receptáculo oscilaram bastante, e um aquecimento contínuo não pôde ser identificado. Muitos apontam o aquecimento floral como um importante recurso energético para os besouros, que necessitam de temperaturas corporais altas para desempenharem várias atividades (Seymour *et al.* 2003). No caso de *A. muricata* na área de estudo, a termogênese deve estar unicamente relacionada à liberação dos odores atrativos.

Ofertas de tecido nutritivo, localizados na face adaxial das pétalas internas são uma importante estratégia tanto para manter os besouros dentro das câmaras florais, como para evitar danos ao androceu e gineceu. A natureza destas reservas é basicamente amido (Aguiar *et al.* 2000). O restante da estrutura das pétalas parece impalatável e não foi mastigada pelos besouros. Apesar de ter sido encontrada grande quantidade de dejetos sobre o receptáculo, nenhum dano às estruturas férteis foi caracterizado.

Câmaras florais fechadas em *A. muricata* parecem proteger os besouros da dessecação e luminosidade excessiva ao longo do dia. Também funcionam como sítios de agregação para acasalamento. Autores como Schatz (1990) e Gibernau *et al.* (1999) sugerem que os odores florais podem desempenhar função semelhante à dos feromônios em *Cyclocephala* antófilos, o que revela sua importância no ciclo reprodutivo destes insetos. A maior frequência de fêmeas nas flores de *A. muricata* pode indicar que os voláteis florais seriam análogos aos feromônios masculinos. No entanto, diferentes razões sexuais de polinizadores já foram reportadas em outras espécies visitadas por besouros Cyclocephalini (Dieringer & Delgado 1994; Dieringer *et al.* 1998; Gibernau *et al.* 1999); a tendência em se encontrar maior número de machos ou fêmeas pode estar relacionada à composição natural de cada população.

A obtenção de larvas em cativeiro, relatada aqui pela primeira vez para uma espécie de Cyclocephalini, é o primeiro passo para que seja sistematizado um protocolo de criação de polinizadores de gravioleira em condições controladas. O sucesso de oviposição em galerias previamente construídas é uma forte indicação de que as fêmeas do besouro utilizam o solo local como sítio de oviposição.

A pequena quantidade de ovos obtidos pode estar relacionada a baixas taxas naturais de oviposição ou a fêmeas infecundas. O tipo de alimento das larvas ainda permanece desconhecido, mas se sabe do sucesso na criação em cativeiro de imaturos de diversas espécies de Dynastinae e Cetoniinae (C. Campbell, comunicação pessoal). Larvas de algumas espécies de *Cyclocephala* que ocorrem na América do Norte se alimentam de raízes de gramíneas, sendo combatidas intensamente por serem pragas de gramados e campos de golfe (Cobb 1998; Potter & Potter 1999; Hudson & Sparks 2002). Marinoni *et al.* (2001) situa os Dynastinae como rizófagos e xilófagos, sendo os imaturos de muitas espécies comuns em madeira em decomposição.

Neste trabalho foi comprovada a viabilidade de obtenção de larvas jovens de *C. vestita* em condições controladas; sua manutenção requer conhecimento mais aprofundado sobre os hábitos alimentares, o próximo passo para criação da espécie em cativeiro.

Resultados deste trabalho podem fazer parte na elaboração de planos de manejo do polinizador de *A. muricata*. Sabe-se que flores efetivamente visitadas pelos polinizadores apresentam taxas de até 86,8% de frutificação (Cavalcante *et al.* 2000), bastante satisfatórias mesmo quando comparadas a cultivares polinizados manualmente, o que possibilita a manutenção de pomares produtivos apenas com populações viáveis do polinizador.

### 3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Aguiar, J.R.; Bueno, D.M.; Freitas, B.M.; Soares, A.A. & Costa, J.T.A. 2000. Tecido nutritivo em flores de gravioleira, *Annona muricata* L. **Ciência Agrônômica** **31**: 51-55.
- Barbosa, M.R.V.; Mayo, S.J.; Castro, A.A.J.F.; Freitas, G.L.; Pereira, M.S.; Gadelha Neto, P.C. & Moreira, H.M. 1996. Pp. 253-415. Checklist preliminar das angiospermas. In: E.V.S.B. Sampaio, S.J. Mayo & M.R.V. Barbosa. **Pesquisa Botânica Nordestina: Progresso e Perspectivas**. Sociedade Botânica do Brasil/Seção Regional de Pernambuco, Recife.
- Barth, F.G. 1991. **Insects and flowers: The biology of a partnership**. New Jersey, Princeton University Press.
- Cavalcante, T.R.M. 2000. **Polinizações manual e natural da gravioleira (*Annona muricata* L.)**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Cavalcante, T.R.M.; Silva, R.P.; Naves, R.V. 2005. Araticum: besouros polinizadores e polinização artificial. In: **Anais eletrônicos do XIII Seminário de Iniciação Científica**, Goiânia, 2005. [CD-ROM].
- Cobb, P.P. 1998. **Controlling White Grubs on Lawns and Turf**. Alabama, Alabama Cooperative Extension System.
- Costa, C., Vanin, S. A. & Casari-Chen, S. A. 1988. **Larvas de Coleoptera do Brasil**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.
- Dieringer, G. & Delgado, L. 1994. Notes on the biology of *Cyclocephala jalapensis* (Coleoptera: Scarabaeidae): an endemic of eastern Mexico. **Southwestern Entomologist** **19**: 309-311.
- Dieringer, G.; Reyes-Castillo, P.; Lara, M.; Cabrera R, L. & Loya, L. 1998. Endothermy and floral utilization of *Cyclocephala caelestis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthidae): a cloud forest endemic beetle. **Acta Zoologica Mexicana** **73**: 145-153.
- Endress, P.K. 1996. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Escobar, W.T.; Zarate, R.D.R. & Batista, A. 1986. Biología flora y polinización artificial del guanabana (*Annona muricata* L.) em condiciones del valle del Cauca, Colombia. **Acta agronomica** **36**: 7-20.

- Figuroa, M. Cultivo de la Guanabana. 1981. 32 p. In: **VIII Convencion Nacional de Fruticultores. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias**. Maracaibo, 1981.
- Gottsberger, G. 1990. Flowers and beetles in the South American tropics. **Botanica Acta** **103**: 360-365.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. **Plant Species Biology** **14**: 143-152.
- Hudson, W. & Sparks, B. 2002. **White Grub Pests on Turfgrass**. Atlanta, The University of Georgia College of Agricultural and Environmental Sciences, Cooperative Extension Service.
- Lawrence, J.F. & Britton, E.B. 1991. Coleoptera. Pp 543-683. In: CSIRO (eds.). **The Insects of Australia, Vol. 2**. New York, Cornell University Press.
- Lawrence, F.A.; Hasting, A.M.; Dallwitz, M.J.; Paine, T.A. & Zurcher, E.J. 1999. **Beetles of the world. A key and information system for families and subfamilies**. Version 1.0 for MS-Windows. Melbourne, CSIRO Publishing.
- Lederman, I. E. & Bezerra, J.E.F. 1997. Indução e Polinização de Anonáceas. Pp 141-149. In: A. R. São José; I. V. B. Souza; O. M. Morais & T. N. H. Rebouças. **Anonáceas. Produção e mercado (Pinha, graviola, atemóia e cherimólia)**. Vitória da Conquista, DFZ/UESB.
- Lemos, E.E.P.; Pereira, P.C.C. & Cavalcante, R.L.R. 1999. Pp. 247-250. Artificial Pollination of Soursop (*Annona muricata* L.), to Improve Fruit Yield and Quality. In: J.T.S. Torres; J.M. Hermoso Gonsales & J.M. Farre Massip. **Anais del Congresso Internacional de Anonáceas, 2**. Chiapas, 1999.
- Lopes, J.G.V. 1987. A cultura da gravioleira. Pp. 14-25. In: **Informativo SBF**, Volume 6, Número 2.
- Louveaux, J.; Maurizio, A. & Vorwohl, G. 1978. Methods of melissopalynology. **Bee World** **59**: 139-157.
- Manica, I. 1997. Taxonomia, Morfologia e Anatomia. Pp 20-35. In: A. R. São José; I. V. B. Souza; O. M. Morais & T. N. H. Rebouças. **Anonáceas. Produção e Mercado (pinha, Graviola, atemóia e cherimólia)**. Vitória da Conquista, DFZ/UESB.
- Maia, A.C.D. & Schlindwein, C. 2005. Pollination of *Philodendron acutatum* Schott (Araceae) in Pernambuco. In: **VII Congresso de Ecologia do Brasil**. Caxambu, 2005.

- Marinoni, R.C.; Ganho, N.G.; Monné, M.L. & Mermudes, J.R.M. 2001. **Hábitos alimentares em Coleoptera (Insecta)**. Ribeirão Preto, Holos, Editora Ltda.
- Morton, J.F. 1966. The soursop, or guanabana (*Annona muricata* Linn.). **Proceedings of Florida State Horticultural Society** **79**: 355-366.
- Pinto, A.C.Q. & P.J.C, Genú. 1984. Pp. 529-546. Contribuição ao estudo técnico científico da graviola (*Annona muricata* L.). In: **VII Congresso Brasileiro de Fruticultura**. Florianópolis, 1984.
- Pinto, A.C.Q. & Silva, E.M. 1994. **Graviola para exportação: aspectos técnicos da produção (Série Publicações Técnicas FRUPEX, v. 7)**. Brasília, FRUPEX/EMBRAPA.
- Pinto, A.C.Q. & Ramos, V.H.V. 1997a. Graviola: Formação do Pomar e Tratos Culturais. Pp. 94-104. In: A. R. São José; I. V. B. Souza; O. M. Moraes & T. N. H. Rebouças. **Anonáceas. Produção e Mercado (Pinha, Graviola, atemóia e cherimólia)**. Vitória da Conquista, DFZ/UESB.
- Pinto, A.C.Q. & Ramos, V.H.V. 1997b. Melhoramento Genético da Graviola. Pp 55-60. In: A. R. São José; I. V. B. Souza; O. M. Moraes & T. N. H. Rebouças. **Anonáceas. Produção e mercado (pinha, graviola, atemóia e cherimólia)**. Vitória da Conquista, DFZ/UESB.
- Pinto, A.C.Q.; Ramos, V.H.V. & Rodrigues, A.A. 2001. Pp. 48-51. Floração, polinização, frutificação e produção. In: M. A. S. Oliveira. **Graviola. Produção: aspectos técnicos (Série Frutas do Brasil)**. Planaltina, Embrapa Informações Tecnológicas.
- Potter, M.F. & Potter, D.A. 1999. **Controlling white grubs in turfgrass**. Kentucky, Kentucky Cooperative Extension Service.
- São José, A.R. 1997. Aspectos Gerais das Anonáceas no Brasil. Pp. 5-6. In: A. R. São José; I. V. B. Souza; O. M. Moraes & T. N. H. Rebouças. **Anonáceas. Produção e mercado (pinha, graviola, atemóia e cherimólia)**. Vitória da Conquista, DFZ/UESB.
- São José, A.R.; Rebouças, T.N.H.; Silva, A.C.; Nieto-Angel, D. & Bonfim, M.P. 1999. Pp. 224-229. El cultivo de guanábana (*Annona muricata* L.) y saramuyo (*A squamosa* L.) en Brasil. In: J.T.S. Torres; J.M. Hermoso Gonsales & J.M. Farre Massip. **Anais del Congreso Internacional de Anonáceas, 2**. Chiapas, 1999.
- Seaton, L. 1988. Perishability: the problem for cherimoya and soursop market growth. **Fruit Trades Journal** **2**: 16-32.
- Seymour, R.S.; White, C.R. & Gibernau, M. 2003. Heat reward for insect pollinators. **Nature** **426**: 243-244.

Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. & Webber, A.C. 2003 Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. **Taxon** **52**: 701-718.

Webber, A.C. 1981. **Biologia Floral de algumas Annonaceae na região de Manaus, AM**. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus.

Wittmann, D. & Schlindwein, C. 1995. Melittophilous plants, their pollen and flower visiting bees in Southern Brazil 1: Loasaceae. **Biociências** **3**: 19-34.