

A POLINIZAÇÃO E SUA RELAÇÃO COM A TERMOGÊNESE EM ESPÉCIES DE ARECACEAE E ANNONACEAE DA AMAZÔNIA CENTRAL

Heike KÜCHMEISTER^{1,2}, Antonio C. WEBBER³, Ilse SILBERBAUER-GOTTSBERGER¹, Gerhard GOTTSBERGER¹

RESUMO — O presente estudo compara a biologia floral e polinização de espécies de palmeiras e anonáceas que apresentam termogênese. Nos arredores de Manaus (AM) foram estudadas onze espécies de palmeiras pertencentes aos gêneros *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris* e *Oenocarpus* e nove espécies de anonáceas dos gêneros *Anaxagorea*, *Duguetia* e *Xylopia*. As palmeiras que apresentam termogênese são monóicas e a antese das inflorescências ocorre em períodos que variam de dois dias até cinco semanas, sempre no período noturno. As flores das espécies de anonáceas são protoginicas com a antese ocorrendo entre dois dias, podendo ser diurna ou noturna. Nos representantes das duas famílias os insetos visitantes são atraídos pelo odor emitido pelas flores que é intensificado através da termogênese. Os odores podem ser agradáveis semelhante ao de frutos maduros ou desagradáveis e pungentes. Os insetos visitantes em sua maioria são coleópteros das famílias Scarabaeidae, Nitidulidae, Staphylinidae, Curculionidae e Chrysomelidae, trips e moscas Drosophilidae. Além desses, as flores das palmeiras são visitadas por abelhas, vespas, formigas e moscas. Na área estudada, a polinização por coleópteros foi o modo mais freqüente das espécies de palmeiras e anonáceas com termogênese. É notável que algumas espécies das duas famílias são visitadas pelas mesmas famílias e inclusive espécies de coleópteros. Supõe-se que adaptações morfológicas e fisiológicas similares na biologia floral das duas famílias, inclusive dos componentes odoríferos sejam responsáveis por essa atração.

Palavras-chave: Arecaceae, Annonaceae, biologia floral, polinização, coleópteros, termogênese.

Pollination and its Relationship to Thermogenesis in Species of Arecaceae and Annonaceae of Central Amazonia

ABSTRACT — The present study is a comparison of the flower biology and pollination of some thermogenic species of palms and Annonaceae. In the palms eleven representatives of the genera *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, and *Oenocarpus*, and in the Annonaceae nine representatives of the genera *Anaxagorea*, *Duguetia*, and *Xylopia* were studied in the region of Manaus (AM). All the studied palm species are monoecious and the anthesis of their inflorescences occurs at night during a period which varies from two days to five weeks. The investigated species of the Annonaceae are protogynous with the anthesis of a single flower lasting for two days and occurring at night or during the day. Flower visiting insects are attracted by strong odours which are intensified through thermogenesis. The species-specific odours range from fruit-like to unpleasant and pungent. Most of the flower visiting insects are beetles of the families Scarabaeidae, Nitidulidae, Staphylinidae, Curculionidae, and Chrysomelidae, and additionally thrips and drosophilid flies. Further insects which visit the flowers are bees, wasps, ants, and other fly groups. However, palms and Annonaceae with thermogenic flowers most frequently showed beetle pollination. It is notable that flowers of some species of both families were visited by the same families and even species of beetles, which might be due to similar morphological and physiological adaptations of the flowers, including production of similar odour components.

Key words: Arecaceae, Annonaceae, flower biology, pollination, beetles, thermogenesis.

¹ Abteilung Spezielle Botanik, Universität Ulm, Albert-Einstein-Allee 11, D-89081 Ulm, Alemanha

² Botanisches Institut I, Justus-Liebig-Universität, Senckenbergstrasse 17-25, D-35390 Giessen, Alemanha

³ Departamento de Biologia, ICB, Universidade do Amazonas, Estrada do Contorno, 3000, 69077-000 Manaus-AM, Brasil.

INTRODUÇÃO

A Amazônia é o principal centro de diversidade de palmeiras e anonáceas neotropicais (Henderson, 1995; Walker, 1971). Estas famílias apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas similares no tocante às interrelações das flores e seus visitantes e as duas famílias têm síndromes de polinização similares. Em muitas palmeiras polinizadas por coleópteros esse tipo de polinização pode ser bastante especializada (e.g. Silberbauer-Gottsberger, 1973; Mora Urpí & Solis, 1980; Henderson, 1985; Anderson *et al.*, 1988; Scariot *et al.*, 1991; Listabarth, 1992; Ervik, 1993; KÜchmeister *et al.*, 1993). Outras apresentam polinização melitófila, miófila, anemófila e muitas vezes a combinação de duas ou mais síndromes (e.g. Henderson, 1986; Listabarth, 1993; Ervik & Feil, 1996; KÜchmeister *et al.*, no prelo). As anonáceas são em sua grande maioria polinizadas por coleópteros pertencentes a diferentes famílias (Gottsberger, 1970, 1986, 1989, 1994; Webber, 1981a; Schatz, 1990; Norman *et al.*, 1992; Webber & Gottsberger, 1993). Nas espécies até então estudadas o odor é o principal modo de atração dos coleópteros às flores. Nas duas famílias as flores de algumas espécies produzem calor e desta maneira o odor é volatilizado de modo mais eficiente.

A produção de calor pelas flores (termogênese) é um processo que se desenvolveu também em outras famílias de plantas, entre elas as Araceae (Leick, 1915; Nagy *et al.*, 1972; Meeuse, 1975; Gottsberger & Amaral Jr., 1984),

Aristolochiaceae (Vogel, 1990), Cyclanthaceae (Drude, 1877; Knuth, 1904; Gottsberger, 1991; Eriksson, 1994), Nymphaeaceae (Valla & Cirino, 1972; Prance & Arias, 1975), Cycadaceae (Kraus, 1896) e Zamiaceae (Tang *et al.*, 1987). Em várias espécies dessas famílias também ocorre polinização por coleópteros.

O presente artigo compara a polinização em algumas espécies de palmeiras e anonáceas que apresentam termogênese, e discute se similaridades morfo-fisiológicas estão relacionadas à polinização pelas mesmas espécies de coleópteros. Esse estudo fez parte do projeto "Artrópodos sobre Palmae e Annonaceae: diversidade e especialização", do programa "Mecanismos que mantêm a diversidade tropical".

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo e espécies estudadas

As espécies foram estudadas principalmente em duas áreas; uma delas é a Reserva Ducke (2°55' 3°08'S, 59°59'W, altit. 80-100 m), e a outra se encontra no Campus da Universidade do Amazonas (03°04'S, 59°57'W, altit. 70 m). O município de Manaus, onde se localizam estas áreas, tem segundo Ribeiro (1976), clima do tipo Afi (clima tropical praticamente sem inverno, com chuvas durante todo o ano e isoterma). Na Reserva Ducke a temperatura média é de 26°C e a precipitação média é de 2362 ± 400 mm (Marques Filho *et al.*, 1981). As espécies de palmeiras estudadas que apresentam termogênese são: *Astrocaryum acaule*

Mart., *A. gynacanthum* Mart., *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) W. Boer, *A. microcarpa* Mart., *Bactris acanthocarpoides* Barb. Rodr., *B. hirta* Mart., *B. maraja* Barb. Rodr., *B. simplicifrons* Mart., *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. bataua* Mart. e *O. minor* Mart. As de anonáceas são as seguintes: *Anaxagorea brevipes* Benth, *A. manausensis* Timmerman, *A. phaeocarpa* Mart., *Duguetia flagellaris* Huber, *D. riparia* Huber, *D. ulei* (Diels) R. E. Fries, *Xylopia benthami* R. E. Fries, *X. crinita* R. E. Fries e *X. excellens* R. E. Fries. Os espécimens estão depositados nos herbários do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e da Universidade do Amazonas (HUAM).

METODOLOGIA

Cada um dos indivíduos estudados das diferentes espécies foi marcado, e anotadas as características de hábito e altura. Os horários de observação variaram de espécie para espécie, porém, as observações foram realizadas com maior frequência entre 06:00 h e 22:00 h. As observações foram feitas em três indivíduos ou mais. Para alcançar as inflorescências das palmeiras com estipe alto foram usadas ou escadas ou uma “bicicleta” de árvores, que consiste de duas cintas e dois pedais. Foram registrados os horários de abertura das flores, de emissão de odor, período de receptividade dos estigmas e liberação do pólen. Também foram registrados os insetos visitantes e seu comportamento de visita. As medidas das temperaturas das flores e do ambiente circundante foram feitas com auxílio de um termômetro digital de Ni Cr-Ni modelo Therm 2256-1 da firma

Ahlborn (Alemanha). Este termômetro tem um sensor que responde rapidamente às oscilações de temperatura. Para a análise histoquímica dos tecidos nutritivos de algumas flores das anonáceas foram usadas soluções de: lugol (para amido) aplicada a cortes feitos a mão, ou em micrótomo de congelamento e de material emblocado em parafina; sudan negro e “red oil” (para lipídios) aplicados a cortes feitos à mão ou ao micrótomo de congelamento. As descrições dos odores foram feitas sempre que possível de maneira comparativa com odores conhecidos, contudo, carregam grande dose de subjetividade. De todos os insetos visitantes foram coletados exemplares que foram etiquetados para identificação pelos especialistas e serão depositados na coleção entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

RESULTADOS

Biologia Floral e Polinização das Espécies de Palmeiras

Astrocaryum

As espécies de *Astrocaryum* são monóicas com inflorescências bissexuais. As inflorescências de *A. acaule* têm numerosas ráquulas com uma a três flores pistiladas na base e cerca de 200 flores estaminadas no ápice, enquanto que em *A. gynacanthum* só há uma flor pistilada por ráquila. As flores pistiladas das duas espécies têm cálice e corola cupulares, o gineceu consiste de três estigmas livres e três carpelos uniovulados concrecidos, dois dos quais são abortivos. As flores estaminadas têm três sépalas pequenas

e três pétalas um pouco mais longas que as sépalas e seis estames. As partes florais, as ráquulas, o eixo da inflorescência e a parte interna da espata têm coloração creme clara, em ambas as espécies.

As inflorescências de ambas as espécies são protogínicas e a antese ocorre ao longo de três dias. A abertura da espata ocorre algumas horas antes da antese das flores e ela permanece ligada à inflorescência. Na primeira noite ocorre a antese das flores femininas e, na segunda, a das masculinas. A termogênese e a produção de odor em *A. acaule* começam antes das 18:00 h do primeiro dia, quando as flores ainda estão fechadas. O odor das flores femininas é doce, fermentado e desagradável e o dos botões masculinos é semelhante ao de farinha de trigo velha. A emissão de odor é acompanhada da elevação da temperatura da inflorescência que alcança cerca de 3°C acima da temperatura ambiente. Na segunda noite os estigmas estão secos e as flores masculinas se abrem a partir das 18:00 h, a inflorescência produz calor novamente, atingindo cerca de 3°C acima da temperatura ambiente, intensificando o odor das flores masculinas que é semelhante ao da fase de botão. Em *A. gynacanthum* a fase feminina começa a partir das 14:00 h e o desenvolvimento da antese é semelhante ao de *A. acaule*, contudo, a temperatura da inflorescência atinge até 6,8 °C acima da temperatura ambiente.

Os insetos observados visitando as flores de *A. acaule* estão na tabela 1. Estes insetos são atraídos pelo odor das flores e começam a chegar logo que a espata se abre. As abelhas

visitam até o crepúsculo no primeiro dia, e no segundo dia, visitam o dia inteiro, coletando pólen no final da tarde. No terceiro dia as abelhas ainda coletam pólen. Os escarabaeídeos iniciam as visitas após as 18:00 h, e à medida que as flores produzem calor as visitas dos coleópteros se intensificam. Na primeira noite eles andam por sobre e por entre as flores (Fig. 1a), e copulam ativamente. No segundo dia, enquanto há luz, eles permanecem escondidos na inflorescência; quando escurece eles novamente começam andar sobre as flores, comem pólen (Fig. 1b) e copulam. Alguns abandonam as flores já na segunda noite e outros permanecem até a queda das flores no terceiro dia. As Drosophilidae voam ao redor das flores, pousam e podem ovipor nas flores. Os insetos observados visitando *A. gynacanthum* estão na tabela 1. Esses insetos visitantes apresentam comportamento semelhante ao observado em *A. acaule*. Apenas as Syrphidae voam ao redor das flores nos primeiros dois dias e no terceiro dia comem pólen.

Attalea

As espécies de *Attalea* são monoicas com inflorescências funcionalmente unissexuais. As inflorescências masculinas de *A. attaleoides* têm até 100 ráquulas, cada uma com cerca de 200 flores estaminadas no ápice e às vezes, uma ou mais flores pistiladas estéreis na base. As flores estaminadas têm três sépalas muito pequenas, em geral seis estames com anteras eretas, as pétalas são estreitas e têm o dobro do compri-

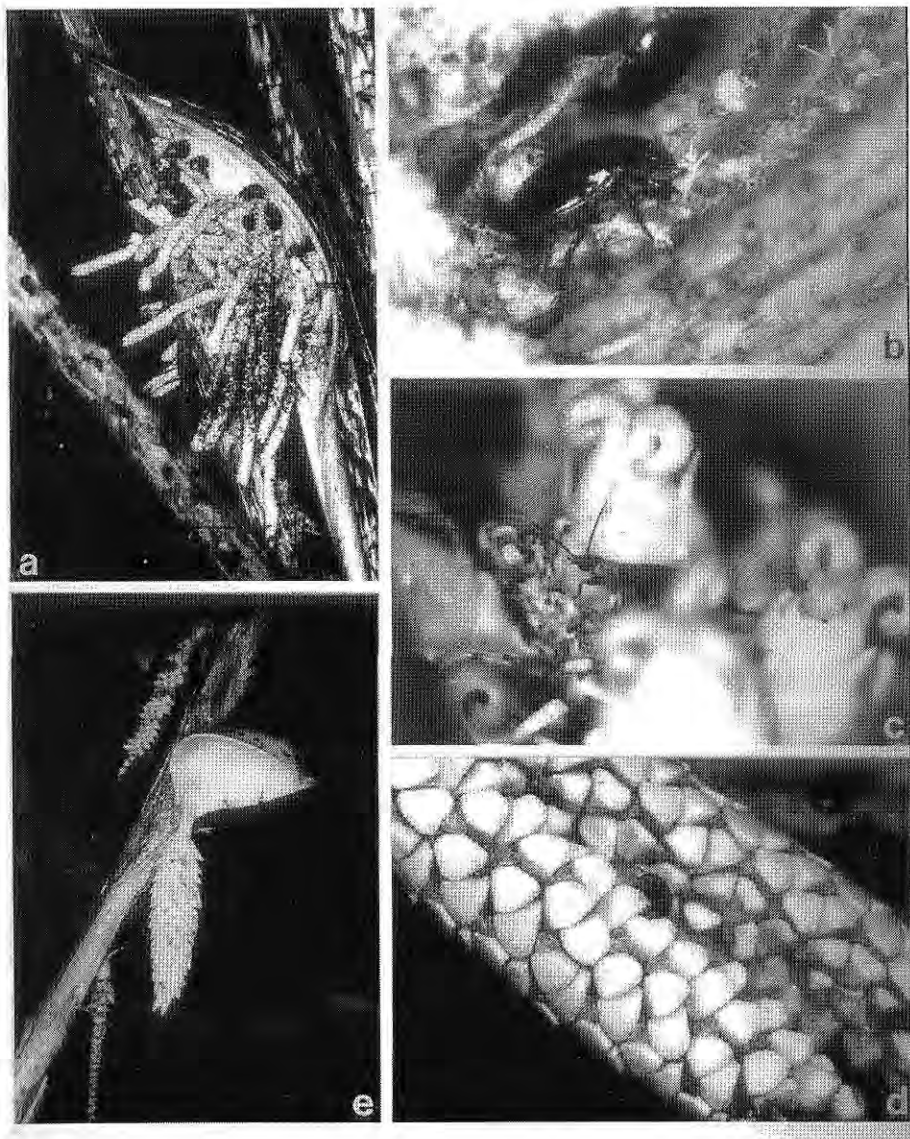


Figura 1. a. *Astrocaryum acaule*. Inflorescência no começo da antese feminina às 19:00 h com coleópteros polinizadores, os grandes são *Chlorota haemorrhoidalis* e os pequenos *Mystrops* sp. e *Phytotribus* sp. b. *Astrocaryum acaule*. Parte da inflorescência durante a antese masculina com coleópteros polinizadores *Chlorota haemorrhoidalis* e uma formiga. c. *Attalea attaleoides*. Inflorescência feminina em antese às 20:00 h com algumas flores estaminadas estéreis e um coleóptero polinizador (Staphylinidae). d. *Bactris hirta*. Inflorescência em antese feminina às 18:00 h com visitantes. e. *Bactris simplicifrons*. Inflorescência em antese feminina às 19:00 h.

Tabela 1. Insetos visitantes de *Astrocarylum acaule* e *A. gynacanthum*.

<i>Astrocarylum acaule</i>	<i>Astrocarylum gynacanthum</i>
COLEOPTERA	COLEOPTERA
NITIDULIDAE	STAPHYLINIDAE
<i>Mystrops</i> sp.	SCARABAEIDAE
SCARABAEIDAE	Dynastinae
Dynastinae	cf. <i>Chlorota haemorrhoidalis</i>
<i>Chlorota haemorrhoidalis</i>	CURCULIONIDAE
CURCULIONIDAE	Baridinae
Eirrhiniinae	Madarini, Gen. C sp. 1
Derelemini, <i>Phytotribus</i> sp. 1	HYMENOPTERA
HYMENOPTERA	APIDAE
APIDAE	<i>Trigona</i> (T.) cf. <i>brauneri</i> (COCKERELL 1912)
<i>Ptilotrigona lurida</i> (SMITH, 1854)	DIPTERA
DIPTERA	SYRPHIDAE
DROSOPHILIDAE	Outros
Outros	

mento dos estames. As inflorescências femininas são ramificadas com um número de ráquias menor que as masculinas. Na base das ráquias encontram-se de uma a seis flores pistiladas e algumas flores estaminadas estéreis no ápice. As flores pistiladas são três vezes maiores que as estaminadas com dois a três verticilos de tépalas e um anel estaminodial. O gineceu é formado de três estigmas livres e três carpelos concrecidos, sendo apenas um funcional. Em *A. microcarpa* ambas as inflorescências têm 10-65 ráquias com algumas flores estéreis do outro sexo. As inflorescências masculinas têm até 250 flores por ráquila e as femininas de uma a seis. As flores estaminadas têm três sépalas pequenas, três pétalas imbricadas que permanecem curvadas sobre o centro da flor. Os estames (10-12) têm filamento curto e as anteras são espiraladas. Nas duas espécies, o eixo da inflorescência, as ráquias, as flores e a parte interna da espata apresentam coloração creme clara; as inflorescências femininas são menores que as masculinas nas duas espécies.

Tanto em *A. attaleoides* como em *A. microcarpa* os botões já apresentam termogênese e odor que atrai muitos visitantes. O horário da abertura da espata é variável e a antese das inflorescências dura de dois a três dias. Durante a antese e ainda alguns meses depois a espata permanece nas inflorescências. As flores femininas começam a antese por volta das 17:00 h e as masculinas por volta das 18:00 h. Em cada um dos dias um certo número de flores entram em antese, sempre nesses horários. Os dois tipos de flores de *A. attaleoides* emitem odor semelhante a uma mistura de resina, álcool e pepino e o das flores de *A. microcarpa* é semelhante ao da casca de laranja um pouco fermentada e também de banana. Nas duas espécies a emissão do odor é intensificada pela termogênese que nas flores femininas de *A. attaleoides* atinge 4,1°C acima da temperatura ambiente e nas masculinas 5,5°C. Em *A. microcarpa* as femininas atingem 8,2°C e as masculinas 12,2°C (Fig. 2). Em ambas as espécies a quantidade de pólen nas inflorescências

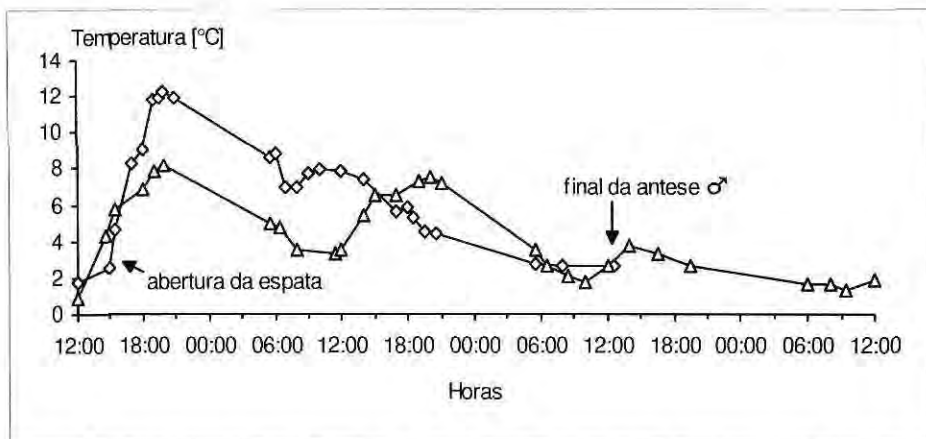


Figura 2. *Attalea microcarpa*. Aumento da temperatura floral em relação à temperatura ambiente durante a antese de uma inflorescência masculina e uma feminina.

masculinas é muito grande, de modo que no dia seguinte, ainda há bastante pólen.

Os insetos visitantes das flores de *Attalea attaleoides* (Fig. 1c) e *A. microcarpa* estão na tabela 2. Como os botões de ambas as espécies emitem odor, alguns curculionídeos, nitidulídeos e abelhas permanecem sobre eles. Outros curculionídeos esperam a abertura das inflorescências pousados sobre as plantas próximas. Quando a espata abre, os besouros pequenos entram nas flores e os demais insetos ficam andando sobre as flores. À medida que o tempo passa chegam mais insetos e uma quantidade muito grande de abelhas. Por volta das 18:00 h os *Cyclocephala* e mais besouros pequenos visitam as flores. Uma estimativa dos coleópteros visitando as flores masculinas de *A. microcarpa* alcança 60.000. Quando as flores masculinas entram em funcionamento, a maioria das abelhas abandonou as flores, e as que ainda permanecem, coletam pólen durante meia hora. Quando escurece comple-

tamente os besouros pequenos saem das flores e juntamente com os demais andam sobre elas, comem pólen, copulam e ovipõem. Mais tarde surgem outros visitantes como Blattodea, Saltatoria e cerambicídeos que comem pólen. Todos estes insetos permanecem ativos até a madrugada, ocasião em que sua atividade diminui. Quando amanhece a maioria dos coleópteros se esconde na inflorescência e as abelhas chegam novamente para coletar pólen. O pólen que cai ao chão é coletado por abelhas e formigas. Os dípteros voam ao redor das flores e eventualmente ovipõem. Quando anoitece surgem lepidópteros que ovipõem nas flores. Na segunda noite, parte dos coleópteros procura novas inflorescências e parte permanece em atividade até a madrugada quando também abandonam a inflorescência. Na manhã seguinte, as abelhas voltam para coletar pólen residual.

Nas inflorescências femininas o número de visitantes é bem menor. Os coleópteros permanecem na inflorescência

Tabela 2. Insetos visitantes de *Attalea attaleoides* e *A. microcarpa*.

<i>Attalea attaleoides</i>	<i>Attalea microcarpa</i>
BLATTODEA	BLATTODEA
SALTATORIA	SALTATORIA
HETEROPTERA	COLEOPTERA
COLEOPTERA	STAPHYLINIDAE
STAPHYLINIDAE	sp. a
sp. a	sp. b
sp. b	sp. c
sp. c	NITIDULIDAE
NITIDULIDAE	<i>Mystrops</i> sp.
<i>Mystrops</i> sp.	sp. a
Outros	SCARABAEIDAE
SCARABAEIDAE	Dynastinae
Dynastinae	<i>Cyclocephala marginalis</i> KIRSCH
<i>Cyclocephala rondoniana</i> RATCLIFFE	CERAMBYCIDAE
CHRYSOMELIDAE	CHRYSOMELIDAE
Cassidinae	Cassidinae
sp. a	sp. a
CURCULIONIDAE	sp. b
Baridinae	CURCULIONIDAE
Madarini, <i>Groatus</i> sp. 1	Baridinae
Eirrhininae	Madarini, <i>Groatus</i> sp. 1
Derelomini, <i>Phytotribus</i> sp. 1	Eirrhininae
Molytinae	Derelomini, <i>Celetes</i> sp. 2
<i>Odontoderes bilineatus</i> (LACORDAIRE, 1866)	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 5
Rhynchophorinae	Molytinae
<i>Belopoeus carmelitus</i> (GERMAR, 1824)	<i>Odontoderes bilineatus</i> (LACORDAIRE, 1866)
HYMENOPTERA	Rhynchophorinae
FORMICIDAE	<i>Belopoeus heikeae</i> (spec. nov. inédita.)
<i>Crematogaster</i> sp. 2	<i>Foveolus atratus</i> (GYLLENHAL, 1838)
<i>Crematogaster</i> sp. 3	<i>Metamasius hemipterus</i> (L., 1764)
<i>Crematogaster</i> sp. 6	HYMENOPTERA
<i>Crematogaster</i> sp. 8	ICHNEUMONOIDEA
APIDAE	FORMICIDAE
<i>Oxytrigona</i> sp.	<i>Crematogaster</i> sp. 5
<i>Trigona</i> (P.) <i>fulviventris guianae</i>	<i>Dolichoderus septemspinus</i>
<i>Trigona</i> (T.) cf. <i>brauneri</i> (COCKERELL 1912)	LEPIDOPTERA
LEPIDOPTERA	Microlepidoptera
Microlepidoptera	APIDAE
DIPTERA	<i>Oxytrigona</i> sp.
DROSOPHILIDAE	<i>Partamona</i> (Grupo Testacea)
Outros	<i>Plebeia</i> sp. a
	<i>Plebeia</i> sp. b
	<i>Tetragona</i> sp.
	<i>Trigona williana</i> (FRIESE 1900)
	DIPTERA
	DROSOPHILIDAE
	RICHARDIIDAE
	Outros

onde copulam. As abelhas permanecem pouco tempo nas flores.

Bactris

As espécies de *Bactris* são monóicas com inflorescências bissexuais. Em *B. acanthocarpoides* as inflorescências têm 30 ou mais ráquilas com duas ou três flores pistiladas na base e cerca de 200 flores estaminadas por ráquila, pareadas ou solitárias, no ápice. As de *B. maraja* têm seis a 20 ráquilas com cerca de 30 flores pistiladas e 150 flores estaminadas por ráquila. *Bactris hirta* têm duas ou três ráquilas com cerca de 120 flores por ráquila (cerca de 30 flores pistiladas e 90 estaminadas) e em *B. simplicifrons* a raquis não é ramificada e têm até 120 flores (cerca de 30 flores pistiladas e 90 estaminadas). Em *B. maraja*, *B. hirta* e *B. simplicifrons* as flores pistiladas são espalhadas entre as flores estaminadas, pareadas ou solitárias. As flores pistiladas têm as sépalas concrecidas na base e as pétalas são concrecidas formando um tubo. Os carpelos são concrecidos e

apenas um dos óvulos é funcional; os estigmas são livres. As flores estaminadas têm três sépalas e três pétalas respectivamente concrecidas na base. Os seis estames são concrecidos com as pétalas. A coloração das flores, dos eixos da inflorescência e a parte interna da espata é creme clara.

Em todas as espécies as inflorescências são protogínicas e depois da abertura do botão a espata permanece atrás ou acima da inflorescência. A antese em *B. hirta* e *B. simplicifrons* ocorre entre dois dias, em *B. maraja* a antese dura um dia, o que também provavelmente ocorre em *B. acanthocarpoides*. A termogênese pode ser detectada na fase de botão, e a abertura da espata ocorre algum tempo antes da antese das flores femininas. Em *B. hirta* (Fig. 1d) e *B. simplicifrons* (Fig. 1e) a fase feminina inicia por volta de 17:00 h e dura uma noite. A temperatura durante a emissão de odor nas flores de *B. hirta* atinge 6,0°C acima da temperatura ambiente (o odor assemelha-se ao de trigo moído na hora) e em *B. simplicifrons* 8,6°C (Fig. 3) e o odor assemelha-se

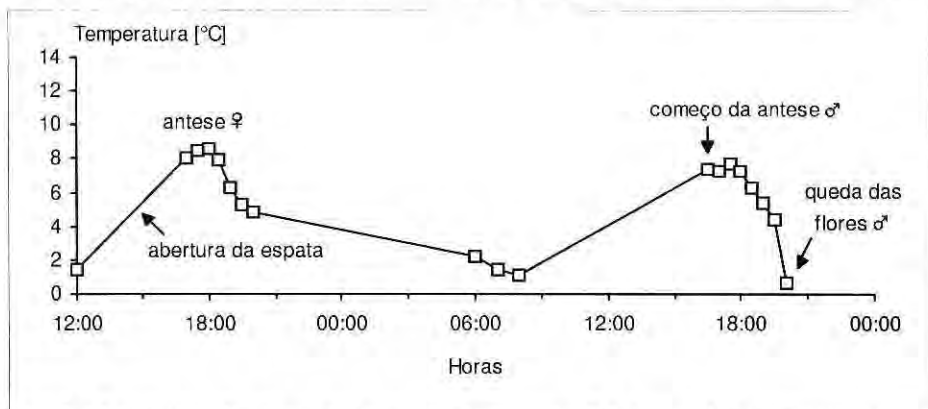


Figura 3. *Bactris simplicifrons*. Aumento da temperatura floral em relação à temperatura ambiente durante a antese de uma inflorescência.

ao de manga verde e cogumelos comestíveis. No dia seguinte a fase masculina começa por volta de 17:00 h e dura apenas de duas a três horas, período após o qual as flores caem. Durante essa fase o odor é igual ao da fase feminina e a termogênese atinge 4,0°C em *B. hirta* e 7,7°C em *B. simplicifrons*. Medidas pontuais da temperatura em *B. maraja* atingiram 3,0°C nas flores femininas e 1,2°C nas masculinas e em *B. acanthocarpoides* 7,0°C nos dois tipos de flores.

Os insetos visitantes de *B. hirta*, *B. simplicifrons* e *B. maraja* estão na tabela 3. O comportamento dos insetos visitantes é semelhante ao dos visitantes das espécies de *Astrocaryum*. Em *B. simplicifrons* há a produção de um líquido açucarado na parte interna da espata, que as formigas recolhem ativamente durante a antese.

Oenocarpus

As espécies de *Oenocarpus* também são monóicas com inflorescências bissexuais. As inflorescências de *O. bacaba* têm 100 a 300 ráquulas com, em geral, 94.000 flores estaminadas e 16.000 flores pistiladas. As de *O. bataua* têm 135 a 370 ráquulas com quantidade de flores semelhante a de *O. bacaba*. *Oenocarpus minor* têm inflorescências com 29 a 33 ráquulas e cerca de 160 flores estaminadas e 70 flores pistiladas por ráquula. Em todas as espécies as flores são dispostas em tríades na base das ráquulas, isto é, duas flores estaminadas e uma flor pistilada no meio, e no ápice só há flores estaminadas, pareadas ou solitárias. As flores estaminadas têm

três sépalas pequenas basalmente concrecidas, três pétalas livres e ocasionalmente um pistilódio bifídeo ou trifídeo. Em *O. bacaba* há cinco a dez estames, às vezes concrecidos, em *O. bataua* de sete a vinte e em *O. minor* seis. As flores pistiladas de *O. bacaba* e *O. minor* têm um perígino quádruplo, o verticilo externo consiste de três segmentos livres, os três verticilos internos consistem respectivamente, de três segmentos concrecidos digitalmente lobados. Em *O. bataua* as flores pistiladas têm três sépalas imbricadas e três pétalas similares. O gineceu das três espécies é formado por três estigmas livres e três carpelos uniovulados, dois dos quais são abortivos. A coloração das partes florais, das ráquulas e do eixo da inflorescência é creme clara.

A antese das inflorescências de *O. bacaba* e *O. bataua* estende-se por cerca de cinco semanas, a de *O. minor* por cerca de três semanas com protandria acentuada em todas as espécies. Os botões em pré antese apresentam termogênese. A espata abre e cai alguns dias antes da antese das flores. Em *O. bacaba* e *O. bataua* a fase masculina dura até duas semanas, a de *O. minor* dura sete a dez dias, e em cada uma das noites um certo número de flores estaminadas abre por volta de 18:30 h (em *O. bataua* 19:00 h). Neste horário o odor intensificado pela termogênese das flores atrai muitos insetos, em sua maioria coleópteros. Entre a fase masculina e a feminina há um intervalo de uma semana a dez dias sem flores em antese. Durante a fase

feminina, que dura quatro a cinco dias em *O. bacaba* e *O. bataua* e três em *O. minor*, também as flores pistiladas produzem calor e há emissão intensa de odor que atrai os insetos. Em cada uma das noites um certo número de flores abre por volta de 18:30 h (em *O. minor* 17:30 h). A antese das flores dura uma só noite e elas caem na parte da manhã do dia seguinte (Fig. 4a). A emissão de odor parece ser igual nas flores estaminadas e pistiladas de determinada espécie. Em *O. bacaba* o odor lembra o de jenipapo misturado com resina, em *O. bataua* é uma mistura de jenipapo, resina e madeira úmida e em *O. minor* lembra-se o odor de mandioca ralada e verduras cruas. Nas três espécies a emissão do odor é intensificada pela termogênese que nas flores estaminadas de *O. bacaba* alcança 13,2 °C acima da temperatura ambiente e nas pistiladas 10,7°C (Fig. 5). Nas flores estaminadas de *O. bataua* a temperatura atinge 6,6°C e nas pistiladas 6,3°C, nas flores estaminadas de *O. minor* 9,2°C e nas pistiladas 8,9°C acima da temperatura ambiente.

Os insetos visitantes de *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* estão na tabela 4. Os insetos visitantes têm comportamento semelhante nas três espécies de *Oenocarpus*. A maioria dos coleópteros chega na primeira noite da antese das flores masculinas, permanece na inflorescência ao longo do período de duração dessas flores (Fig. 4c,d,g), alimenta-se de pólen, copula e ovipõe (Fig. 4b,e,f). Quando amanhece se escondem entre as ráquias da inflorescência. Durante o dia os himenópteros se deslocam sobre as flores, comem pólen ou caçam

outros insetos, enquanto as abelhas coletam pólen residual ativamente. Em *O. bacaba* e *O. bataua* as *Megalopta* e *Megaloptina* só visitam as flores por cerca de uma hora entre as 18:00 e 19:00 h, voam ao redor da inflorescência e coletam pólen das flores em antese. Os dípteros, tisanópteros e hemípteros são visitantes diurnos e se deslocam sobre as flores, comem pólen residual e podem ovipor. No final da fase masculina quase todos os visitantes, menos alguns Cassidinae, tisanópteros e hemípteros abandonam a inflorescência e voltam novamente no começo da antese feminina. Durante a fase feminina o comportamento dos visitantes é semelhante ao observado na fase masculina, entretanto, como nas flores pistiladas não há pólen, a quantidade de visitas e sua duração, são menores que as da fase masculina.

A tabela 5 apresenta as características das espécies de Arecaceae.

Biologia floral e polinização nas espécies de anonáceas

Anaxagorea

As flores de *Anaxagorea* são esferoidais (*A. brevipes* e *A. phaeocarpa*) ou piriformes (*A. phaeocarpa*). São pedunculadas, cálice com três sépalas livres ou parcialmente concrecidas, corola com seis pétalas livres em dois verticilos, androceu com numerosos estames e uma ou duas espiras de estaminódios internamente e numerosos carpelos que juntamente com os estames e estaminódios se dispõem espiraladamente sobre o receptáculo convexo. As flores têm coloração creme e o lado externo da corola é ferrugíneo.

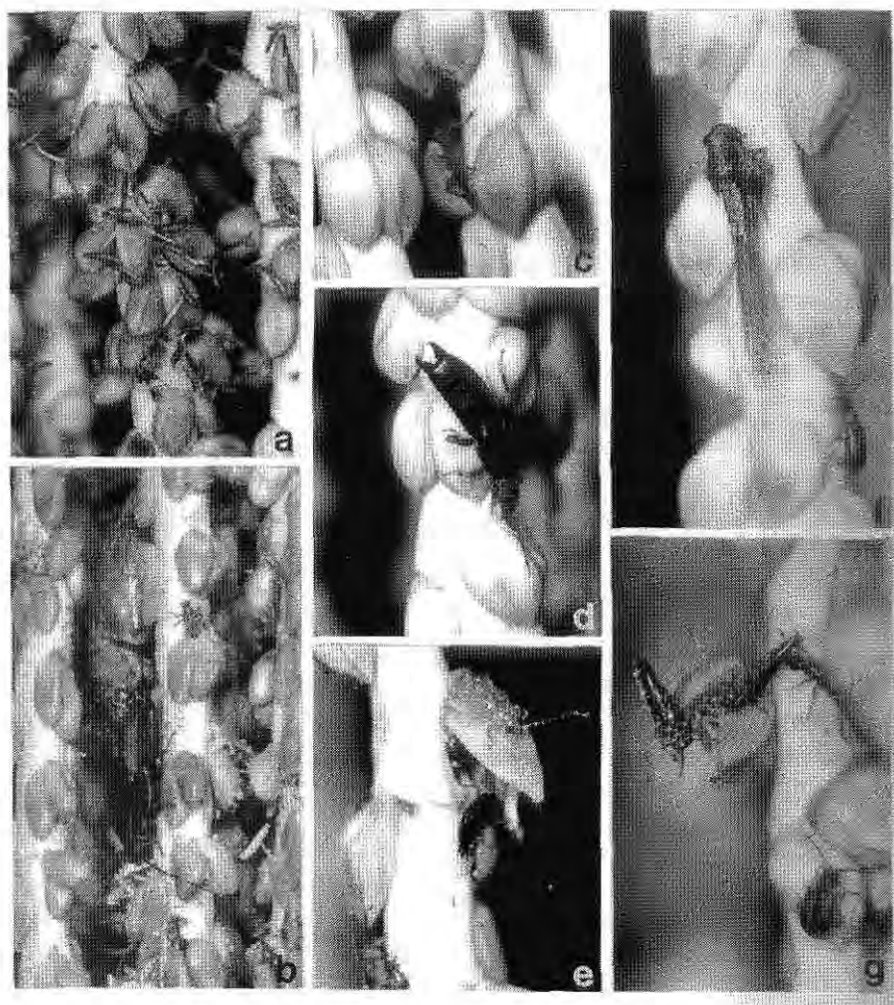


Figura 4. a. *Oenocarpus bacaba*. Parte de uma inflorescência com flores masculinas no final da antese um pouco antes da queda. b. *Oenocarpus bacaba*. Parte de uma inflorescência com algumas flores masculinas em antese, outras na fase de botão, com coleópteros visitantes cobertos de pólen, um *Cyclocephala guianae-endrodi* e um Staphylinidae comendo pólen, um par de cf. Madarini copulando. c. *Oenocarpus bataua*. Parte de uma inflorescência com flores masculinas na fase de botão um pouco antes do começo da antese e visita de *Anchylorhynchus* cf. *tricarinatus*. d. *Oenocarpus bataua*. Parte de uma ráquila com botões masculinos um pouco antes do começo da antese e um Staphylinidae com grãos de pólen nas costas. e. *Oenocarpus bataua*. Parte de uma ráquila com uma flor masculina no começo da antese e visita de um Halcinae, um Staphylinidae e um Curculionidae comendo pólen, todos cobertos de pólen. f. *Oenocarpus bataua*. Parte de uma ráquila com flores masculinas e uma feminina na fase de botão com visita de um Halcinae coberto de pólen. Uma flor masculina no final da antese visitada por dois Staphylinidae comendo pólen e cobertos de pólen. g. *Oenocarpus bataua*. Parte de uma ráquila com botões e visita de um Halcinae e uma larva de cigarra.

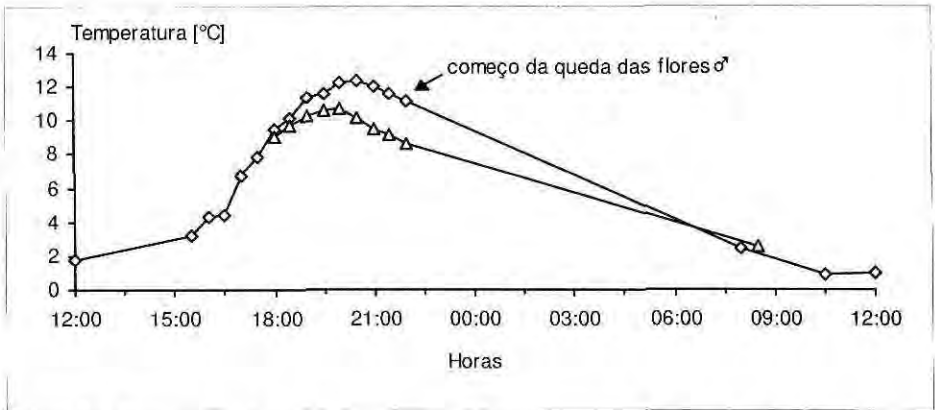


Figura 5. *Oenocarpus bacaba*. Aumento da temperatura floral em relação à temperatura ambiente durante uma noite da antese masculina e uma noite da antese feminina.

Tabela 3. Insetos visitantes de *Bactris hirta*, *B. simplicifrons* e *B. maraja*.

<i>Bactris hirta</i>	<i>Bactris simplicifrons</i>	<i>Bactris maraja</i>
COLEOPTERA	COLEOPTERA	COLEOPTERA
NITIDULIDAE	NITIDULIDAE	STAPHYLINIDAE
sp. a	sp. a	sp. a
SCARABAEIDAE	CURCULIONIDAE	NITIDULIDAE
Dynastinae	Eirrhinae	sp. a
<i>Cyclocephala undata</i> (OLIV.)	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 1	CURCULIONIDAE
<i>Cyclocephala boulandi</i> DECHAMBRE	HYMENOPTERA	Baridinae
CHRYSOMELIDAE	FORMICIDAE	Centrinini, Gen. A sp. 1
Cassidinae	<i>Crematogaster</i> sp. 5	Eirrhinae
sp. a	APIDAE	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 2
CURCULIONIDAE	Meliponinae	Petalochilinae
Baridinae		Gen A sp. 1
Centrinini, <i>Palmocentrinus</i> sp. 1		HYMENOPTERA
Eirrhinae		FORMICIDAE
Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 1		<i>Crematogaster</i> sp. 2
Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 3		<i>Crematogaster</i> sp. 5
HYMENOPTERA		DIPTERA
FORMICIDAE		

A antese das três espécies de *Anaxagorea* é diurna e acontece entre dois dias. As flores são protogínicas, no primeiro dia os estigmas estão receptivos e os estaminódios estão abaixo dos estigmas com suas extremidades dobradas para o lado externo da flor. Em *A. brevipes*, a emissão de odor começa em diferentes horários em diferentes indivíduos, entre 07:00 e 12:30 h. O odor a princípio é adocicado e fraco, tornando-se progressivamente mais intenso, e se

assemelha ao odor de goma de mascar “tuti fruti”, permanecendo assim até o final da tarde. Após esse período, ele diminui de intensidade e qualidade, passando a ter o odor de banana maçã. Continua a enfraquecer e no começo da noite se assemelha ao odor de maçã ácida. Após às 20:00 h o odor praticamente desaparece. A emissão de odor é intensificada por fraca termogênese que atinge no máximo 1,5°C acima da temperatura ambiente. Em *A. manausensis*, a emissão de odor,

Tabela 4. Insetos visitantes de *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*.

<i>Oenocarpus bacaba</i>	<i>Oenocarpus bataua</i>	<i>Oenocarpus minor</i>
THYSANOPTERA	COLEOPTERA	THYSANOPTERA
HEMIPTERA	STAPHYLINIDAE	HEMIPTERA
COLEOPTERA	sp. a, sp. b	COLEOPTERA
STAPHYLINIDAE	CHRYSOMELIDAE	STAPHYLINIDAE
sp. a	Halticinae	sp. a
sp. b	sp. a	sp. b
sp. c	sp. b	NITIDULIDAE
NITIDULIDAE	Cassidinae	cf. <i>Mystrops</i> sp.
<i>Mystrops</i> sp.	CURCULIONIDAE	CHRYSOMELIDAE
sp. a	Baridinae	Halticinae
COCCINELLIDAE	Centrinini, Gen. D sp. 1	Cassidinae
SCARABAEIDAE	Centrinini, Gen. E sp. 1	CURCULIONIDAE
Dynastinae	Eirrhiniinae	Baridinae
<i>Cyclocephala sarpedon</i>	Derelomini, <i>Anchylorhynchus</i> cf.	Baridini, Gen. A sp. 1
<i>Cyclocephala guianae-endrodi</i>	<i>tricarinatus</i> VAURIE, 1954	Centrinini, Gen. B sp. 1
<i>Cyclocephala</i> sp.	Derelomini, <i>Andranthobius</i> sp. 2	Eirrhiniinae
CHRYSOMELIDAE	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 1	Derelomini, <i>Anchylorhynchus</i>
Halticinae	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 2	<i>gottsbergerorum</i> (sp. nov. inédita)
Cassidinae	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 4	Derelomini, <i>Andranthobius</i> sp. 1
Outros	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 7	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 3
APIONIDAE	Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 10	HYMENOPTERA
<i>Apion</i> sp.	Derelomini, Gen. D sp. 1	FORMICIDAE
CURCULIONIDAE	Rhynchophorinae	<i>Crematogaster</i> sp. 2
Baridinae	<i>Metamasius inaequalis</i> (Gyllenhal, 1838)	<i>Crematogaster</i> sp. 5
Baridini, Gen. A sp. 1	HYMENOPTERA	Outros
Centrinini, Gen. D sp. 1, Gen. F sp. 1	FORMICIDAE	APIDAE
Madarini, Gen. B sp. 1, Gen. D sp. 1	HALICTIDAE	cf. <i>Partamona</i> sp.
Madarini, <i>Hustachea</i> sp. 1	<i>Megalopta</i> sp.	DIPTERA
Cryptorhynchinae, Gen. A sp. 1	<i>Megaloptina</i> sp.	
Eirrhiniinae	Outros	
Derelomini, <i>Anchylorhynchus</i>	APIDAE	
<i>gottsbergerorum</i> (sp. nov. inédita)	<i>Partamona</i> sp.	
Derelomini, Gen. A sp. 1	<i>Plebeia</i> sp.	
Derelomini, Gen. D sp. 1	<i>Trigona fulviventris</i>	
Derelomini, <i>Phyllotrox</i> sp. 3, sp. 4	ANTHOPHORIDAE	
Derelomini, <i>Andranthobius</i> sp. 1	LEPIDOPTERA	
Molytinae	Microlepidoptera	
<i>Homalinotus histrix</i> (OLIVER, 1790)	DIPTERA	
<i>Odontoderes bilineatus</i>	SYRPHIDAE	
<i>O. spinicollis</i>		
Rhynchophorinae		
<i>Metamasius hemipterus</i> (L., 1764)		
Otidoccephalinae		
Erodiscini, <i>Pimelerodius</i> sp.		
Outros		
HYMENOPTERA		
PTEROMALIDAE		
PLATYGASTERIDAE		
FORMICIDAE		
<i>Crematogaster</i> sp. 2		
<i>Crematogaster</i> sp. 55		
<i>Paratrechina</i> sp. 10		
<i>Gnampifogenys acuminata</i>		
VESPIDAE		
HALICTIDAE		
cf. <i>Megalopta</i> sp.		
Outros		
APIDAE		
<i>Partamona</i> (Grupo Testacea)		
<i>Plebeia</i> sp.		
ANTHOPHORIDAE		
Outros		
DIPTERA		
SYRPHIDAE		
DROSOPHILIDAE		
Outros		

Tabela 5. Características das espécies de Areceaceae. Antese: n = noturna, dv = diurna vespertina, d = diurna, cv = crepuscular vespertina. Termogênese: Diferença máxima entre a temperatura da flor e do ambiente.

Espécie	Habitat	Inflorescências	Posição das inflorescências	Dicogamia	Antese	Termogênese	Odor
<i>Astrocaryum acaule</i>	áreas abertas ou perturbadas sobre solo seco e areno-argiloso e margens de riachos sobre solo úmido e arenoso	bissexuais	ereta a uma altura de 0,3 - 0,5 m	protogínica	n	flores ♀ 3 ° flores ♂ 3 °C	Cpungitivo e desagradável
<i>A. gynacanthum</i>	sub-bosque de terra firme sobre solo seco e arenoso a argiloso	bissexuais	pendente a uma altura de 5 - 8 m	protogínica	♀ dv/n ♂ n	flores ♀ 6,8 °C flores ♂ 6,8 °C	pungitivo e desagradável
<i>Attalea attaleoides</i>	sub-bosque de terra firme sobre solo seco e argiloso ou argilo -arenoso	unissexuais	ereta a uma altura de 0,5 - 0,8 m		n	flores ♀ 4,1 °C flores ♂ 5,5 °C	imitativo de legumes crus
<i>A. microcarpa</i>	áreas abertas próximas a riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	unissexuais	ereta a uma altura de 0,5 - 1 m		n	flores ♀ 8,2 °C flores ♂ 12,2 °C	imitativo de frutos maduros
<i>Bactris acanthocarpoides</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	bissexuais	pendente a uma altura de 2 - 6 m	protogínica	♀ d ♂ cv/n	flores ♀ 7 °C flores ♂ 7 °C	?
<i>B. hirta</i>	sub-bosque de terra firme sobre solo seco e argiloso	bissexuais	ereta a uma altura de 1,5 - 2,5 m	protogínica	♀ cv/n ♂ cv	flores ♀ 6,0 °C flores ♂ 4,0 °C	imitativo de legumes crus
<i>B. maraja</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso	bissexuais	pendente a uma altura de 6 - 7 m	protogínica	♀ d ♂ cv/n	flores ♀ 3,0 °C flores ♂ 1,2 °C	?
<i>B. simplicifrons</i>	áreas abertas ou perturbadas sobre solo seco e argiloso e margens de riachos sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	bissexuais	pendente a uma altura de 1 - 2 m	protogínica	♀ cv/n ♂ cv	flores ♀ 8,6 °C flores ♂ 7,7 °C	
<i>Oenocarpus bacaba</i>	mata de terra firme sobre solo seco e argiloso	bissexuais	pendente a uma altura de 8 - 20 m	protândrica	n	flores ♀ 13,2 °C flores ♂ 10,7 °C	imitativo de frutos maduros
<i>O. bataua</i>	margens de riachos na mata de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	bissexuais	pendente a uma altura de 8 - 25 m	protândrica	n	flores ♀ 6,6 °C flores ♂ 6,3 °C	imitativo de frutos maduros
<i>O. minor</i>	sub-bosque de terra firme sobre solo seco e argiloso	bissexuais	pendente a uma altura de 6 - 10 m	protândrica	n	flores ♀ 9,2 °C flores ♂ 8,9 °C	imitativo de legumes crus

é sincrônica entre os indivíduos. O odor a princípio é semelhante ao de abacaxi maduro, depois passa a ser de maçã misturado com acetona, e no final da tarde é de goma de mascar "tuti fruti". A emissão de odor é intensificada através de termogênese, que no primeiro dia da antese atinge 4,4°C acima da temperatura ambiente, por volta das 16:30 h. Em *Anaxagorea phaeocarpa* também há sincronismo na emissão de odor entre indivíduos. O odor assemelha-se ao de geleia quente de manga ou cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*, Sterculiaceae) e tem um componente de açúcar queimado. A emissão de odor é intensificada pela termogênese que no primeiro dia atinge 2,1°C acima da temperatura ambiente.

Na manhã do segundo dia, os estigmas estão com a coloração escurecida e os estaminódios sofreram uma protusão, e estão dobrados sobre os estigmas como em *Anaxagorea brevipes*, ou eretos como em *A. manausensis* e *A. phaeocarpa*, em ambos os casos constituindo uma barreira hercogâmica que dificulta o contato dos

estigmas com o pólen. Neste segundo dia há nova termogênese e emissão de odor com características semelhantes ao do primeiro dia variando porém a intensidade da termogênese; em *Anaxagorea brevipes*, atinge 0,9°C acima da temperatura ambiente, em *A. manausensis*, 5,5°C (Fig. 6) por volta das 16:45 h. Em uma flor dessa espécie separada da planta, foram feitas medidas da sua temperatura no laboratório; a diferença entre a temperatura da flor e a do ar circundante atingiu 7,0°C por volta das 16:00 h. Em *A. phaeocarpa*, a termogênese atinge até 4,0°C. A liberação do pólen e posterior queda das pétalas em *Anaxagorea brevipes* varia entre os diferentes indivíduos e acontece entre 07:00 h e 10:30 h. Em *A. manausensis* e em *A. phaeocarpa* a liberação do pólen e queda das pétalas ocorre na parte da tarde sendo sincrônica entre os diferentes indivíduos. Com a queda das pétalas cessa a emissão de odor.

Os insetos visitantes de *Anaxagorea brevipes*, *A. manausensis* e *A. phaeocarpa* estão na tabela 6. Estes insetos procuram as flores no início da emissão do odor

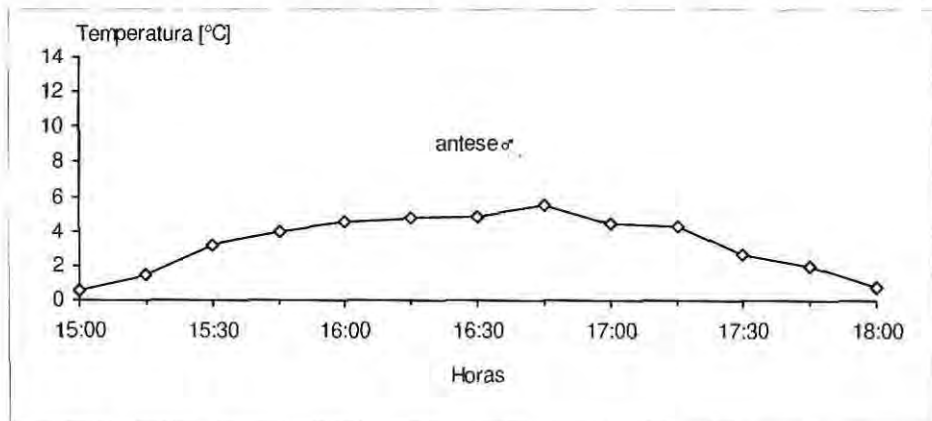


Figura 6. *Anaxagorea manausensis*. Aumento da temperatura floral em relação à temperatura ambiente durante a antese masculina.

e durante todo período em que odor é emitido. Quando os insetos se aproximam da flor, voam em zig-zag para localizarem a fonte de odor, a seguir pousam na flor. Os Nitidulidae (Fig. 7e) e Staphylinidae logo entram na flor, percorrendo o seu interior, enquanto que os Curculionidae e os Chrysomelidae permanecem pousados na parte externa predando as pétalas. Quando o pólen é liberado, os Nitidulidae e Staphylinidae permanecem entre os estames ingerindo-o. Nesta ocasião, grande quantidade de pólen adere-se aos besouros. Após o término da liberação do pólen, a flor abre repentinamente, os coleópteros voam para outras flores que estão emitindo odor, geralmente em outro indivíduo, podendo efetuar polinização cruzada. As moscas apenas permanecem pousadas no lado externo das pétalas, onde põem ativamente os seus ovos; não tem influência na polinização. Os visitantes em *A. manausensis* têm comportamento semelhante ao apresentado em *A. brevipes* e fazem suas visitas na parte da tarde, quando as flores estão emitindo odor. Em *A. phaeocarpa* comportamento de visita é semelhante ao apresentado nas espécies anteriores.

Duguetia

Os botões de *Duguetia* podem ser esferoidais como em *D. riparia* ou alongados como em *D. ulei*. As flores em plena antese variam de tamanho e têm aspecto campanulado (Fig. 7c), à exceção das de *D. riparia*, que são esferoidais. Em *Duguetia*, no botão bem desenvolvido, as pétalas podem ser valvares ou imbricadas. Na antese as extremidades se afastam, mas a

parte basal está dobrada sobre os esporófilos formando a câmara de polinização, a qual tem uma pequena abertura. *Duguetia flagellaris* tem flores cor de vinho e *D. riparia* e *D. ulei* têm flores creme-amareladas.

Na porção basal da face interna, tanto das pétalas internas (de modo muito acentuado), como das pétalas externas de todas as espécies, há corrugas ou papilas. Em duas espécies, *D. riparia* e *D. Ulei*, o estudo anatômico dessas estruturas mostrou que há uma diferenciação interna e esta porção das pétalas apresenta uma série de camadas constituídas de tecidos alimentícios (Fig. 7a); em *D. flagellaris* as corrugas são apenas ornamentações sem diferenciação interna (Fig. 7b).

Segundo análise histoquímica, estes tecidos nutritivos têm grande quantidade de amido e menor quantidade de lipídios em *D. riparia* e grande quantidade de lipídios e menor quantidade de amido em *D. ulei*.

No gênero *Duguetia* há dois padrões de polinização. Um deles ocorre em *D. flagellaris* cujas flores protogínicas têm antese diurna e ocorre entre dois dias. O odor começa a ser emitido pelas flores no primeiro dia, entre 10:00 e 11:00 h, a princípio é semelhante ao suco extraído dos frutos de açaí (*Euterpe oleracea*, Arecaceae). A medida em que o tempo passa, as flores apresentam leve termogênese, que por volta das 15:30 h atinge o máximo 1,3°C acima da temperatura circundante. Nesta ocasião o odor é bem forte e se assemelha ao odor do suco de açaí em fermentação. Mais tarde o odor enfraquece e volta assemelhar-se ao

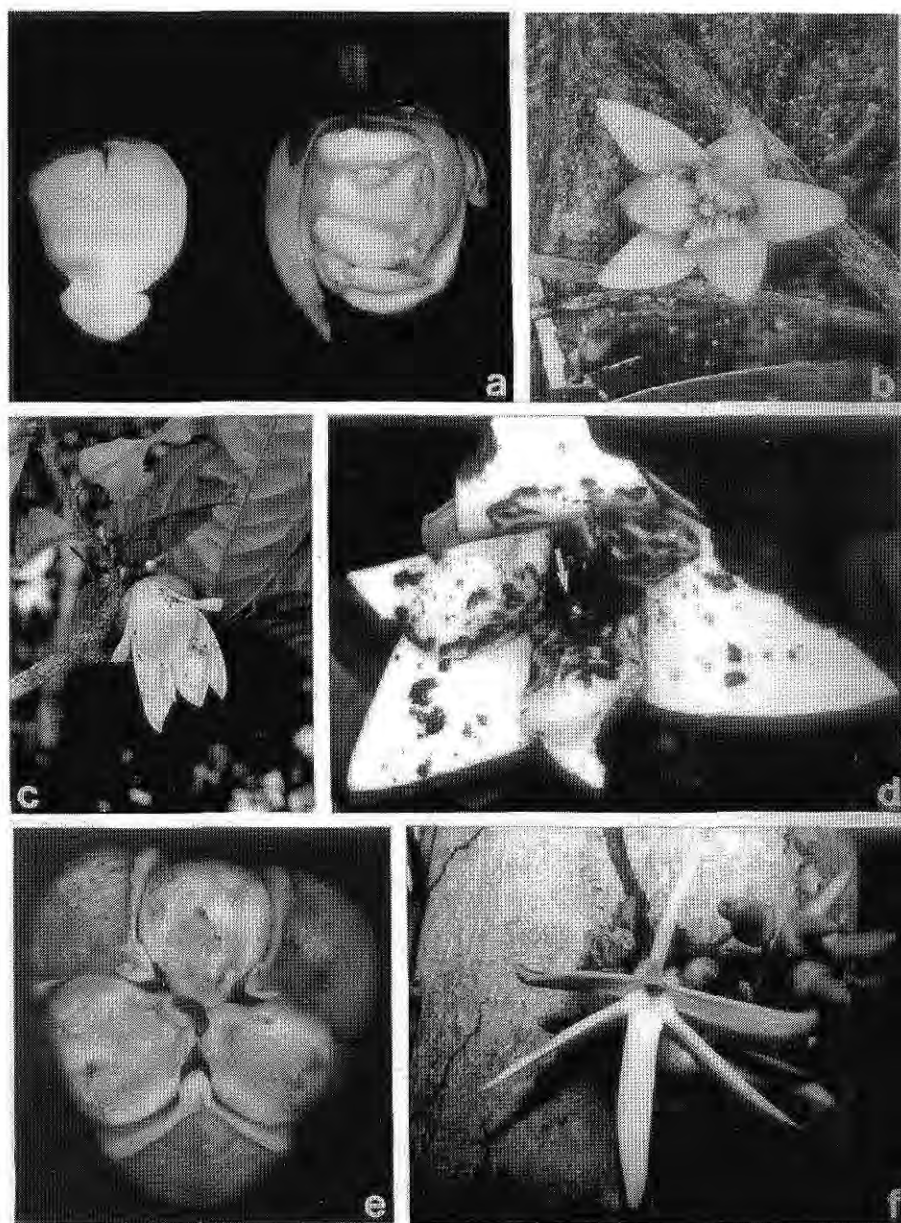


Figura 7. a. *Duguetia riparia*. Flor no primeiro dia da antese com os estigmas receptivos. Uma pétala interna separada mostrando o tecido nutritivo. b. *Duguetia flagellaris*. Parte de um flagelo rastejante com uma flor no primeiro dia da antese (note as corrugas no lado interior das pétalas internas). c. *Duguetia ulei*. Flor no primeiro dia da antese. d. *Duguetia ulei*. Flor em antese com um coleóptero polinizador (*Cyclocephala undata*) no centro da flor (seta). Sinais de predação nas pétalas feitos por Chrysomelidae (um indivíduo visível na pétala ao lado direito). e. *Anaxagorea brevipes*. Flor em antese, mostrando suas três aberturas e um dos coleópteros polinizadores (*Colopterus* sp.). f. *Xylopia benthami*. Flor no segundo dia da antese.

Tabela 6. Insetos visitantes de *Anaxagorea brevipes*, *A. manausensis* e *A. phaeocarpa*.

<i>Anaxagorea brevipes</i>	<i>Anaxagorea manausensis</i>	<i>Anaxagorea phaeocarpa</i>
COLEOPTERA	COLEOPTERA	COLEOPTERA
STAPHYLINIDAE	STAPHYLINIDAE	STAPHYLINIDAE
NITIDULIDAE	NITIDULIDAE	NITIDULIDAE
<i>Colopterus planus</i>	<i>Colopterus planus</i>	<i>C. ruptus</i>
<i>C. ruptus</i>	<i>C. ruptus</i>	<i>C. vulneratus</i>
<i>Colopterus</i> sp. 1	<i>C. vulneratus</i>	<i>Colopterus</i> sp. 1
<i>Colopterus</i> sp. 2	<i>Colopterus</i> sp. 1	<i>Colopterus</i> sp. 2
<i>Colopterus</i> sp. 3	<i>Colopterus</i> sp. 2	CHRYSOMELIDAE
CHRYSOMELIDAE	<i>Colopterus</i> sp. 3	DIPTERA
CURCULIONIDAE	DIPTERA	DROSOPHILIDAE
DIPTERA	DROSOPHILIDAE	
DROSOPHILIDAE		

suco de açaí não fermentado. Na madrugada do segundo dia os estigmas estão escuros e secos. Por volta das 02:00 h do segundo dia começa a liberação do pólen, que é mantido no interior da câmara de polinização até a queda das pétalas. Nesta espécie, as pétalas não se desprendem do receptáculo logo após a liberação do pólen, mas caem quando novas flores receptivas começam a emitir odor. Podem ocorrer simultaneamente flores receptivas (Fig. 7b) e flores terminando a antese.

Os insetos visitantes das espécies de *Duguetia flagellaris* estão na tabela 7. Os insetos visitam as flores quando ocorre a emissão odor no primeiro dia da antese, e permanecem na flor até a queda das pétalas quando então voam e podem transferir pólen para uma flor receptiva no mesmo indivíduo ou em algum indivíduo

Tabela 7. Insetos visitantes de *Duguetia flagellaris*.

<i>Duguetia flagellaris</i>
COLEOPTERA
STAPHYLINIDAE
NITIDULIDAE
<i>Colopterus</i> spp.
THYSANOPTERA

próximo. O comportamento de visita nessa espécie é semelhante ao observado nas espécies de *Anaxagorea*.

Outro padrão ocorre em *Duguetia riparia* e *D. ulei* nas quais a antese é noturna e ocorre entre dois dias. No primeiro dia, os estames estão firmemente compactados e os estigmas estão claros e cobertos por uma secreção brilhante e viscosa (Fig. 7a,c). No final da tarde, por volta das 17:30 h as flores começam a emitir odor aromático que é semelhante ao de folhas de Myrtaceae ou até mesmo de Annonaceae amassadas. A emissão de odor é intensificada por fraca termogênese que atinge 2,7°C acima da temperatura ambiente entre 18:30 e 19:00 h e em *Duguetia ulei* 2,1°C acima da temperatura ambiente, entre 19:00 e 19:30 h (Fig. 8). O odor pode ser sentido até por volta de 22:00 h. No segundo dia, na parte da tarde os estigmas estão escurecidos. Neste dia, no mesmo horário, as flores começam novamente a emitir o mesmo tipo de odor mas a produção de calor é mais baixa atingindo 1,5°C acima da temperatura circundante em *D. riparia* e 1,1°C em *D. ulei*. A liberação de

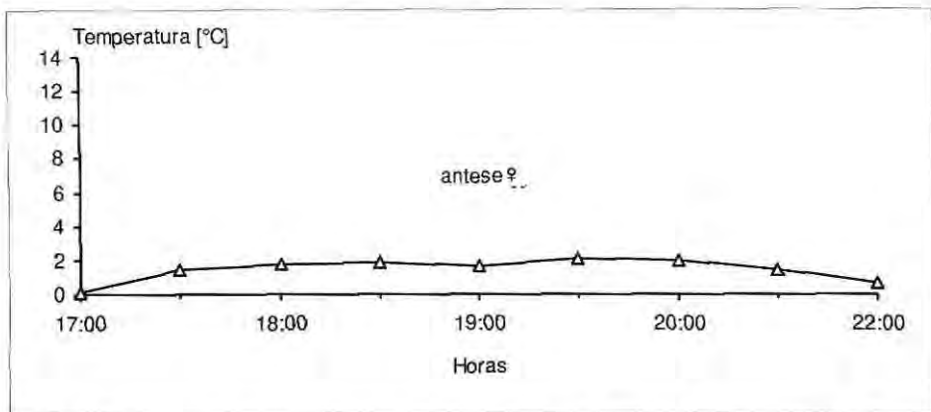


Figura 8. *Duguetia ulei*. Aumento da temperatura floral em relação à temperatura ambiente durante a antese feminina.

pólen ocorre entre 19:00 e 20:00 h, seguida da queda das pétalas. Nessas espécies há geralmente só uma flor em antese por dia no mesmo indivíduo, raramente duas. Existe sincronismo no horário de emissão de odor entre os indivíduos.

Os insetos visitantes de *Duguetia riparia* e *Duguetia ulei* estão na tabela 8. Os Scarabaeidae são atraídos às flores por volta das 18:30 h, eventualmente até as 21:00 h, voam em zig-zag próximo à flor, pousam no lado externo e rapidamente forçam a entrada por entre as pétalas fortemente imbricadas (Fig. 7d), alojando-se na câmara de polinização. Dentro da câmara eles andam por sobre os estigmas e estames. Durante suas visitas alimentam-se dos tecidos nutritivos localizados na face interna das pétalas (Fig. 7a) e também pólen, ocasião em que o pólen adere aos seus corpos. Quando as pétalas caem no final da antese esses besouros voam para flores receptivas que estão emitindo odor, podendo efetuar a

polinização. Nas flores que só são visitadas por *Cyclocephala* é possível observar que geralmente só se alimentam da parte das pétalas onde há os tecidos nutritivos. O número médio de *Cyclocephala* encontrado por flor da *D. riparia* (N= 10) foi de 4,4 (\pm 2,9) e em *D. ulei* (N= 15) foi de 8,5 (\pm 6,4). Os Chrysomelidae, via de regra visitam as flores no final da tarde e geralmente permanecem do lado externo da flor copulando e predando suas pétalas (Fig. 7d); só ocasionalmente entram na câmara de polinização. Os Chrysomelidae geralmente causam grandes estragos nas flores (Fig. 7d). Conforme observações feitas na área do Campus Universitário onde não ocorrem os *Cyclocephala*, as plantas de *D. riparia* e *D. ulei* não desenvolveram frutos. Nesta área apenas os Chrysomelidae

Tabela 8. Insetos visitantes de *Duguetia riparia* e *D. ulei*.

<i>Duguetia riparia</i>	<i>Duguetia ulei</i>
COLEOPTERA	COLEOPTERA
SCARABAEIDAE	SCARABAEIDAE
Dynastinae	Dynastinae
<i>Cyclocephala undata</i>	<i>Cyclocephala undata</i>
CHRYSOMELIDAE	CHRYSOMELIDAE

visitam as flores, indicando que esses coleópteros não são polinizadores dessas espécies, sendo apenas predadores.

Xylopia

Os botões de *Xylopia* são sempre cilíndricos e alongados e as pétalas são valvares. As flores quando em antese, têm coloração amarelada e permanecem com as extremidades das pétalas bem afastadas. Neste gênero a câmara de polinização é aberta e, à medida em que o pólen é liberado, cai da flor.

Nas espécies de *Xylopia* a antese é noturna e ocorre entre dois dias. Em *X. benthami*, no primeiro dia, por volta das 16:30 h os botões começam a produzir calor e emitir odor semelhante ao dos frutos maduros de taperebá (*Spondias lutea*, Anacardiaceae). As flores abrem de modo abrupto, ao redor das 18:00 h e, neste horário, os estigmas estão cobertos por abundante secreção brilhante e viscosa e os estames estão firmemente compactados. À medida que o tempo passa, a termogênese se intensifica e com ela o odor também se intensifica e adquire um componente balsâmico semelhante ao de salicilato de metila. A termogênese atinge o seu máximo às 18:00 h quando a diferença é de 2,8°C acima da temperatura circundante. Na manhã do segundo dia (Fig. 7f) às 06:00 h o odor está fraco permanecendo assim até o final da antese. A liberação do pólen começa por volta de 16:30 h e termina entre 18:10 e 18:30 h, com a queda das pétalas. No mesmo dia, em geral, há flores começando e terminando a antese. O início e o término da antese é sincrônico entre os indivíduos.

Os insetos que visitam as flores de *Xylopia benthami* são coleópteros das famílias Nitidulidae e Staphylinidae e moscas Drosophilidae. Os insetos visitam as flores a partir das 18:00 h e em alguns dias podem chegar até por volta das 21:00 h. Em certas ocasiões verdadeiras nuvens desses coleópteros se formam ao redor das flores. Voam em zig-zag, pousam e entram na flor, andam sobre os estames e estigmas e se alojam no espaço entre as pétalas e os estames. Quando o pólen está sendo liberado, eles permanecem entre as anteras para ingeri-lo, e neste momento se impregnam de pólen. Eles abandonam as flores quando estas perdem as pétalas. Neste horário há outras flores receptivas muito odoríferas e que podem atraí-los. As moscas só visitam as flores receptivas e ovipõem no lado externo das pétalas.

Em *Xylopia crinita* a antese ocorre entre dois dias. No primeiro dia ao redor de 16:30 h os botões produzem calor e com um odor penetrante semelhante ao das inflorescências de algumas espécies de *Philodendron* (Araceae). As flores abrem-se por volta das 17:30 h de modo gradual, e nesse horário o odor é bem mais forte. Quando as flores abrem os estigmas estão receptivos e os estames firmemente compactados. À medida em que o tempo passa, a termogênese vai se intensificando e o odor também. A temperatura das flores atinge um máximo de 13,2°C acima da temperatura ambiente, ao redor de 19:15 h (Fig. 9) quando o odor é muito intenso e apresenta um componente de fruto maduro, e um outro componente

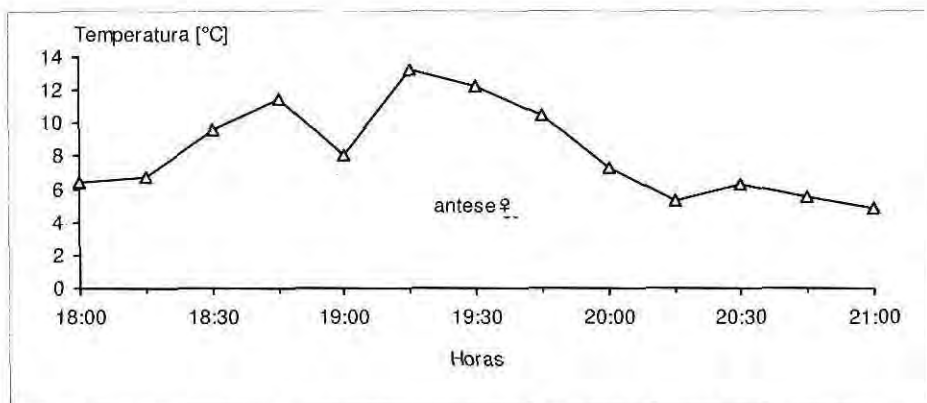


Figura 9. *Xylopia crinita*. Aumento da temperatura floral em relação à temperatura ambiente durante a antese feminina.

um pouco enjoativo. A figura 9 mostra a variação de temperatura durante a termogênese. Após esse horário a temperatura e o odor vão diminuindo, e por volta das 22:00 h a temperatura das flores está próxima à temperatura ambiente. A liberação do pólen ocorre no segundo dia, a partir das 15:00 h e termina entre 17:30 e 18:00 h, quando as pétalas caem. No mesmo dia em um indivíduo geralmente ocorrem flores que estão principiando e finalizando a antese. Os processos de abertura de flores e liberação de pólen ocorrem de modo sincronizado entre indivíduos.

Xylopia crinita é visitada por coleópteros da família Staphylinidae e moscas da família Drosophilidae. Nesta espécie os insetos tem comportamento semelhante ao da espécie anterior. Os coleópteros entram em contato com o pólen, ao irem ingeri-lo. O número médio de Staphylinidae encontrado nas flores (n= 9) foi de 5,8 (\pm 3,5).

Em *Xylopia excellens* o desenrolar da antese é parecido com de *X. crinita*. A termogênese inicia nos botões que têm odor penetrante

semelhante ao odor das inflorescências de certas espécies de *Philodendron*. Nas flores abertas, a medida em que o tempo passa, a termogênese vai se intensificando e o odor também, que passa a ter um componente de salicilato de metila. A termogênese atinge no máximo 12,6°C acima da temperatura circundante ao redor de 19:00 h quando o odor é muito intenso e quente. Nesta espécie as pétalas caem um dia após o término da liberação do pólen. Foram encontrados visitando as flores desta espécie coleópteros das famílias Staphylinidae e Nitidulidae e moscas Drosophilidae. Esses insetos têm comportamento semelhante ao dos visitantes de *X. crinita*.

A tabela 9 mostra as características das Annonaceae e o quadro 1 mostra famílias de coleópteros visitantes das flores de espécies de Arecaceae e Annonaceae.

DISCUSSÃO

Durante o processo da antese de todas as espécies estudadas ocorre a emissão de odor, que varia muito de espécie para espécie. Nas espécies de

Tabela 9. Características das espécies de Annonaceae. Antese: dm = diurna matutina, dv = diurna vespertina, n = noturna, cv = crepuscular vespertina. Termogênese: Diferença máxima entre a temperatura da flor e do ambiente.

Espécie	Habitat	Altura	Posição das inflorescências	Dicogamia	Antese	Termogênese	Odor
<i>Anaxagorea brevipes</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	3,5 - 9 m	caule, ramos lateralmente inclinada	protogínica	dm	1,5 °C	imitativo de fruto
<i>A. manausensis</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	6 - 9 m	caule, ramos lateralmente inclinada	protogínica	dv	5,5 °C	imitativo de fruto
<i>A. phaeocarpa</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	3,5 - 9 m	caule, ramos ereta ou lateralmente inclinada	protogínica	dv	2,1 °C	imitativo de fruto
<i>Duguetia flagellaris</i>	áreas mais secas no sub-bosque de terra firme sobre solo seco e argiloso	3,5 - 6 m	flagelos rastejantes ereta ou lateralmente inclinada	protogínica	dm	1,3 °C	imitativo de fruto
<i>D. riparia</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou argilo-arenoso	4,5 - 5,5 m	ramos pendente	protogínica	n	2,7 °C	aromática
<i>D. ulei</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou argilo-arenoso	3 - 7,5 m	ramos pendente ou lateralmente inclinada	protogínica	n	2,1 °C	aromática
<i>Xylopia benthami</i>	na vegetação do tipo campinara	8 - 12 m	caule pendente ou lateralmente inclinada	protogínica	cv/n	2,8 °C	imitativo de fruto/ aromática
<i>X. crinita</i>	áreas mais secas sobre solo seco e argiloso e margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e areno-argiloso	9 - 14 m	ramos pendente	protogínica	cv/n	13,2 °C	forte desagradável
<i>X. excellens</i>	margens de riachos no sub-bosque de terra firme sobre solo úmido e arenoso ou areno-argiloso	3 - 7,5 m	ramos pendente	protogínica	cv/n	12,6 °C	forte desagradável

palmeiras e de *Xylopi*a a emissão de odor começa na fase de botão em pré-antese, algumas horas antes da flor abrir. Nas demais espécies das anonáceas o odor começa a ser emitido após a abertura das flores e essa emissão é mais acentuada no primeiro dia, passando a ser menos acentuada no segundo dia.

Nas duas famílias odor é sem dúvida o fator primordial na atração dos insetos visitantes. A caracterização dos odores é subjetiva e às vezes muito difícil. Sua descrição muitas vezes está ligada à comparações com frutos da região Amazônia, fato que dificulta a comparação aos que não são familiarizados com estes odores. Nas espécies com termogênese, o odor imitativo de frutos maduros é característico para *Attalea microcarpa*, *Bactris simplicifrons*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*, *Anaxagorea*, *Duguetia flagellaris* e *Xylopi*a *benthami*. Odores semelhantes ao de legumes crus ralados ocorrem em *Attalea attaleoides*, *Bactris hirta* e *Oenocarpus minor*. Odores mais fortes e pungitivos, muitas vezes desagradáveis ao olfato humano ocorrem em *Astrocaryum acaule*, *A. gynacanthum*, *Duguetia riparia*, *D. ulei*, *Xylopi*a *crinita* e *X. excellens*. Todos esses tipos de odores são comuns a muitas outras espécies de *Arecaceae* (e.g. Ervik, 1993; Listabarth, 1993; Búrquez *et al.*, 1987; Bullock, 1981; Henderson, 1986; Scariot *et al.*, 1991) e *Annonaceae* (e.g. Gottsberger, 1970, 1989a; Webber, 1981b; Van Tol & Meijdam, 1991; Webber & Gottsberger, 1993).

O odor das espécies estudadas é intensificado pela termogênese, que é

a elevação da temperatura das flores acima da temperatura ambiente pelo processo de respiração. A elevação máxima de temperatura foi detectada nas flores masculinas de *Attalea microcarpa* (12,2°C) e *Oenocarpus bacaba* (13,2°C), em *Xylopi*a *crinita* (13,2°C) e *X. excellens* (12,6°C). Esta elevação da temperatura facilita a volatilização dos compostos odoríferos (Meeuse 1975). A capacidade termogênica é um processo intrínseco às inflorescências de *Arecaceae* e às flores de *Annonaceae*, pois mesmo quando separadas da planta, a termogênese se desencadeia no horário em que deveria ocorrer se a inflorescência ou a flor estivessem ligadas à planta. Segundo Ervik (no prelo) entre as *Arecaceae*, a termogênese foi detectada em pelo menos 20 gêneros (e.g. Martius, 1823; Barbosa-Rodrigues, 1898; Kraus, 1896; Schroeder, 1978; Syed, 1979; Mora Urpi & Solis, 1980; Henderson, 1984; Barfod *et al.*, 1987; Búrquez *et al.*, 1987; Listabarth, 1992; Ervik, 1993; Kúchmeister *et al.*, 1993) e entre as *Annonaceae* em *Annona* (Webber, 1981a, 1981b; Gottsberger, 1989a) e *Cymbopetalum* (Webber & Gottsberger, 1993). Nas *Annonaceae* a termogênese não ocorre somente nas espécies com antese noturna, sendo observada com certa frequência em flores de antese diurna como por exemplo em *Duguetia flagellaris* e nas diferentes espécies de *Anaxagorea*, sendo mais pronunciada em *A. manausensis*. Van Tol & Meijdam (1991) consideram que a termogênese só ocorreria nas espécies com antese noturna ou crepuscular noturna e que em flores de antese diurna não ocorreria.

Nas Arecaceae e Annonaceae ainda se desconhece o indutor da termogênese. Para algumas Araceae, o ácido salicílico foi identificado como o indutor natural desse processo, o que foi experimentalmente demonstrado por Raskin *et al.* (1987). Durante a respiração termogênica de certas Araceae são consumidas grandes quantidades de amido (Vogel, 1990).

Os coleópteros representam o principal grupo de visitantes e de polinizadores das flores das espécies estudadas. Dentre os coleópteros, os representantes das famílias Curculionidae, Nitidulidae, Staphylinidae, Scarabaeidae e Chrysomelidae são os polinizadores mais freqüentes das palmeiras (tabela 10), e os Nitidulidae, Staphylinidae e Scarabaeidae das anonáceas (tabela 10). Nessa família os Curculionidae e Chrysomelidae, embora visitem as

flores com freqüência, são considerados principalmente predadores; estes últimos podendo ser em alguns casos polinizadores ocasionais.

Os Scarabaeidae da subfamília Dynastinae, gênero *Cyclocephala* representam um grupo importante de polinizadores para algumas espécies de Annonaceae. No caso das palmeiras, espécies desse gênero podem ser considerados polinizadores adicionais. *Cyclocephala undata* é o polinizador adicional de *Bactris hirta* e o polinizador principal de *Duguetia riparia* e *D. ulei*. Este coleóptero também poliniza *Cymbopetalum euneurum* (Webber & Gottsberger, 1993), *Annona foetida* e *Malmea manausensis* (obs. pessoal). *Cyclocephala marginalis* visita as flores de *Attalea microcarpa*, *C. rondoniana* as de *A. attaleoides*, *C. boulandi* as de *B. hirta*, *C. sarpedon* as de *Oenocarpus bacaba*, *C.*

Tabela 10. Famílias de coleópteros visitantes das flores de espécies de Arecaceae e Annonaceae.

Palmeira/Anonácea	Curculionidae	Nitidulidae	Staphylinidae	Scarabaeidae	Chrysomelidae
<i>Astrocaryum acaule</i>	x	x		x	
<i>A. gynacanthum</i>	x		x	x	
<i>Attalea attaleoides</i>	x	x	x	x	x
<i>A. microcarpa</i>	x	x	x	x	x
<i>B. acanthocarpoides</i>	x	x			
<i>Bactris hirta</i>	x	x		x	x
<i>B. maraja</i>	x	x	x		
<i>B. simplicifrons</i>	x	x			
<i>Oenocarpus bacaba</i>	x	x	x	x	x
<i>O. bataua</i>	x			x	x
<i>O. minor</i>	x	x	x		x
<i>Anaxagorea brevipes</i>	x	x	x		
<i>A. manausensis</i>		x	x		
<i>A. phaeocarpa</i>		x	x		
<i>Duguetia flagellaris</i>		x	x		
<i>D. riparia</i>				x	x
<i>D. ulei</i>				x	x
<i>Xylopia benthami</i>		x	x		
<i>X. crinita</i>			x		
<i>X. excellens</i>		x	x		

guianae-endrodi as de *O. bacaba* e *Syagrus inajai* (obs. pessoal).

Os Nitidulidae do gênero *Colopterus* representam um importante grupo de polinizadores para as anonáceas, enquanto que o gênero *Mystrops* é um grupo importante para as palmeiras. Os Staphylinidae também representam um grupo importante de visitantes e potenciais polinizadores para algumas espécies das duas famílias.

Em conclusão, as palmeiras e anonáceas apesar de serem grupos taxonômicos distantes, desenvolveram, por convergência, mecanismos semelhantes para a atração de seus visitantes e potenciais polinizadores, como por exemplo, a termogênese e odores imitativos (veja tabelas 5 e 9). A termogênese nas palmeiras só foi registrada nas espécies com antese noturna enquanto que nas anonáceas, tanto em espécies com antese noturna como em espécies com antese diurna. Os fenômenos termogênicos, supostamente, promovem uma volatilização mais intensa de componentes odoríferos durante determinados períodos da antese, o que resulta numa atração mais intensa dos besouros polinizadores, uma vez que os odores funcionam principalmente como atrativo à distância. Após alcançarem as flores que são hermafroditas nas anonáceas, os besouros se abrigam no interior dessas flores e são mantidos na câmara floral até a queda das pétalas no final da antese. Nas palmeiras, com suas flores unissexuais, a visita prolongada dentro de apenas um tipo de flor seria contraprodutivo pois diminuiria o índice de polinização. Portanto, as flores abertas das palmeiras

permitem uma certa mobilidade aos besouros e assim, um índice maior de transferência de pólen. Raramente, nas palmeiras, é formada uma câmara floral, como por exemplo nas flores masculinas de *Attalea microcarpa*. Neste caso, porém, a formação de uma câmara pode ter outras funções que são ligadas apenas indiretamente com a polinização. As pétalas mantidas fechadas em flores masculinas de *A. microcarpa* (como *Orbignyia spectabilis* em Kùchmeister *et al.*, 1993), aparentemente, diminuem o impacto de abelhas meliponídeas, que aparecem em grande número como pilhadoras de pólen (veja Kùchmeister *et al.*, 1993). Por outro lado, o grande número de besouros que visitam as flores masculinas usam os estames para oviposição, o que resulta no desenvolvimento de grandes quantidades de larvas de futuros besouros polinizadores. Estas flores ainda são mantidas na inflorescência depois da antese por hifas de um fungo, cujos esporos, provavelmente, são disseminados para outras inflorescências masculinas pelos próprios besouros, que se desenvolveram nessas flores (Kùchmeister, em prep.). Portanto, nesse caso específico de *A. microcarpa*, a câmara floral parece mais uma adaptação para assegurar o desenvolvimento da futura geração de polinizadores, do que para os próprios polinizadores atuais. Uma tal disposição por parte da planta é apenas imaginável numa situação em que os besouros polinizadores mais intensamente que em outras espécies de palmeiras dependem das flores para sua procriação e sobrevivência.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos o apoio financeiro recebido através da DFG (Go 400/6-1 - 6-3) e GTZ (85.2522.2); M.L. Absy, C.R. Vasconcelos da Fonseca, Funcionários da Reserva Florestal Ducke, C. Martius, J. Adis, M. A. Santos e G. Fernau pelo apoio; S. Vanin, F.A. Peralta, C. Campaner, B. Ratcliffé pelas identificações dos insetos; G. Hintze pela preparação das pranchas fotográficas e M. Hildenbrand pela análise do tecidos nutritivos. M. Sazima, R. Griebel e M.J.G. Hopkins pelos comentários e sugestões apresentadas.

Bibliografia citada

- Anderson, A.B.; Overal, W.L.; Henderson, A. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica*, 20: 192-205.
- Barbosa-Rodrigues, J. 1898. O calor das flores masculinas da *Guillielma speciosa* Mart. *Plantas Novas Cultivadas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, 6: 29-31.
- Barfod, A.; Henderson, A.; Balslev, H. 1987. A note on the pollination of *Phytelephas microcarpa* (Palmae). *Biotropica*, 19: 191-192.
- Búrquez, A.; Sarukhán, K.; Pedroza, A.L. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Bot. J. Linn. Soc.*, 94: 407-419.
- Drude, O. 1877. Über den Bau und die systematische Stellung der Gattung *Carludovica*. *Bot. Ztg.*, 35. Jahrg. Leipzig.
- Eriksson, R. 1994. The remarkable weevil pollination of the neotropical Carludovicoideae (Cyclanthaceae). *Pl. Syst. Evol.*, 189: 75-81.
- Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* (Phytelephantoideae) in Ecuador. In: W. Barthlott, C.M. Naumann, K. Schmidt-Loske; K.L. Schuchmann (eds). *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, pp 7-12.
- Ervik, F. Thermogenesis in palm inflorescences. *Journal of Tropical Ecology*, no prelo.
- Ervik, F.; Feil, J.P. 1997. Reproductive biology of the monoecious understorey palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 29 (3): 309-317.
- Gottsberger, G. 1970. Beiträge zur Biologie von Annonaceenblüten. *Österr. Bot. Z.*, 118: 237-279.
- Gottsberger, G. 1974. The structure and function of the primitive Angiosperm flower - a discussion. *Acta Bot. Neerl.*, 23 (4): 461-471.
- Gottsberger, G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Pl. Syst. Evol.*, Suppl. 1: 211-226.
- Gottsberger, G. 1986. Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. *Pl. Syst. Evol.*, 152: 29-45.
- Gottsberger, G. 1989a. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. *Pl. Syst. Evol.*, 167: 165-187.
- Gottsberger, G. 1990. Pollination and flower evolution in neotropical Annonaceae. *Annonaceae Newsletter*, 8: 35-36.
- Gottsberger, G. 1991. Pollination of some species of the Carludovicoideae, with remarks on the origin and evolution of the Cyclanthaceae. *Bot. Jahrb. Syst.*, 113 (2/3): 221-235.
- Gottsberger, G. 1994. As anonáceas do cerrado e sua polinização. *Rev. Brasil. Biol.*, 54 (3): 391-402.
- Gottsberger, G.; Amaral Jr., A. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 97: 391-410.
- Henderson, A. 1984. Observations on the pollination of *Crysophila albida*. *Principes*, 28: 120-126.
- Henderson, A. 1985. Pollination of *Socratea exorrhiza* and *Iriartea ventricosa*. *Principes*, 29: 64-71.

- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Bot. Rev.*, 52: 221-259.
- Henderson, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York.
- Knuth, P. 1904-1905. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. III. Engelmann, Leipzig.
- Kraus, G. 1896. Physiologisches aus den Tropen. III. Über Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen und Araceen. *Annales de jardin botanique de Buitenzorg*, 13:217-275.
- Küchmeister, H.; Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I. 1993. Pollination biology of *Orbignya spectabilis*, a "monoecious" Amazonian palm. In: W. Barthlott, C.M. Naumann, K. Schmidt-Loske; K.L. Schuchmann (eds). *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, pp 67-76.
- Küchmeister, H.; Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria*, an Amazonian rain forest palm. *Pl. Syst. Evol.*, 206: 71-97.
- Küchmeister, H. 1997. *Reproduktionsbiologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet*. Tese de Doutorado, Justus-Liebig-Universität, Giessen.
- Leick, E. 1915. Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 33: 518-536.
- Listabarth, C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). *Bull. Inst. fr. études andines*, 21: 1-16.
- Listabarth, C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Bot. Acta*, 106: 496-506.
- Marques Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G.; Santos, H.M.; Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke - Manaus-AM. *Acta Amazonica*, 11(4): 759-786.
- Martius, C.F.P. von. 1823. *Historia Naturalis Palmarum*. Vol. I. T.O. Weigel, Leipzig.
- Meeuse, B.J.D. 1975. Thermogenic respiration in aroids. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 26: 117-126.
- Mora Urpi, J.; Solis, E.M. 1980. Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae). *Rev. Biol. Trop.*, 28: 153-174.
- Nagy, K.A.; Odell, D.K.; Seymour, R.S. 1972. Temperature regulation by the inflorescence of *Philodendron*. *Science*, 178: 1195-1197.
- Norman, E.M.; Rice, K.; Cochran, S. 1992. Reproductive biology of *Asimina parviflora* (Annonaceae). *Bull. Torrey Bot. Club.*, 119 (1): 1-5.
- Prance, G.T.; Arias, J.R. 1975. A study of floral biology of *Victoria amazonica* (POEPP.) Sowerby (Nymphaeaceae). *Acta Amazonica*, 5(2): 109-139.
- Raskin, I.; Ehmann, A.; Melander, W.R.; Meeuse B.J.D. 1987. Salicylic acid: a natural inducer of heat production in *Arum* lilies. *Science*, 237: 1601-1602.
- Ribeiro, M.N.G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica*, 6(2): 229-233.
- Scariot, A.O.; Lleras, E.; Hay, J.D. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23: 12-22.
- Schatz, G.E. 1990. Some aspects of pollination biology in Central American forests. In: K.S. Bawa & M. Hadley (eds). *Reproductive Ecology of Tropical Plants*. UNESCO, Paris, pp 69-84.
- Schroeder, C.A. 1978. Temperature elevation in palm inflorescences. *Principes*, 22: 26-29.
- Silberbauer-Gottsberger, I. 1973. Blüten- und Fruchtbiologie von *Butia leiospatha* (Arecaceae). *Österr. Bot. Z.*, 121: 171-185.
- Silberbauer-Gottsberger, I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* (Austria), 30: 213-233.
- Syed, R.A. 1979. Studies on oil palm pollination by insects. *Bulletin of Entomological Research*, 69: 213-224.
- Tang, W.; Sternberg, L.; Price, D. 1987. Metabolic aspects of thermogenesis in male cones of five cycad species. *Amer. J. Bot.*, 74:1555-1559.
- Tol, I.A.V. van; Meijdam, N.A.J. 1991. *Field research into pollination and seed dispersal of Annonaceae*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University (internal report).

- Valla, J.J.; Cirino, D.R. 1972. Biología floral del irupé, *Victoria cruciana* D'ORB. (Nymphaeaceae). *Darwiniana*, 17: 477-500.
- Vogel, S. 1990. *The role of scent glands in pollination*. A. A. Balkema, Rotterdam. 203 pp.
- Walker, J.W. 1971. Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. *Contr: Gray Herb.*, 202: 1-132.
- Webber, A.C. 1981a. *Biología floral de algunas Annonaceae na região de Manaus*. Tese de doutoramento, INPA/FUA, Manaus.
- Webber, A.C. 1981b. Alguns aspectos da biología floral de *Annona sericea* DUN. (Annonaceae). *Acta Amazonica*, 11(1): 61-65.
- Webber, A.C.; Gottsberger G. 1993. Floral biology and pollination of *Cymbopetalum euneurum* (Annonaceae) in Manaus, Amazonia. *Annonaceae Newsletter*, 9: 25-28.