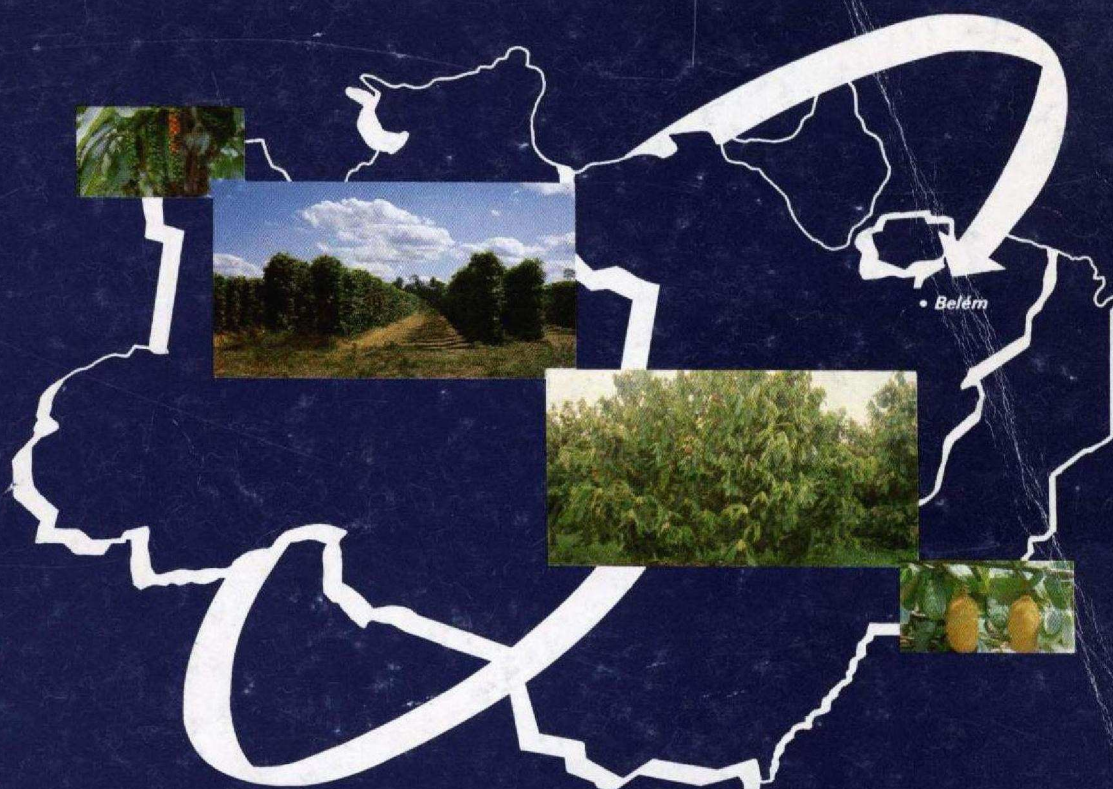


*Seminário Internacional Sobre
Pimenta-do-reino e Cupuaçu*

*International Seminar on
Black Pepper and Cupuaçu*

*Seminario Internacional Sobre
Pimienta y Cupuaçu*

17 a 19 de dezembro de 1996



ANAIS

PROCEEDINGS

ANALES

Embrapa

Amazônia Oriental

JICA

**Belém - Pará - Brasil
1997**

Anais...
1997

PC-2005.00226



AI-SEDE- 28762-2

ISSN 0101-2835

***Seminário Internacional Sobre
Pimenta-do-reino e Cupuaçu***

***International Seminar on
Black Pepper and Cupuaçu***

***Seminario Internacional
Sobre Pimienta y Cupuaçu***

***Belém, 17 a 19 de dezembro de 1996
Belém, December 17 through 19, 1996
Belém, 17 a 19 de diciembre de 1996***

ANAIS

PROCEEDINGS

ANALES

Embrapa

Amazônia Oriental

JICA

***Belém - Pará - Brasil
1997***

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à:

Embrapa Amazônia Oriental

Trav. Dr. Enéas Pinheiro, s/n

Telefones: (091) 246-6653, 246-6333

Telex: (91) 1210

Fax: (091) 226-9845

Caixa Postal, 48

66095-100 - Belém, Pará

Tiragem: 300 exemplares

Embrapa	
Unidade:	Ar-Sede
Valor aquisição:	
Data aquisição:	
N.º II. Fiscalização:	
Fornecimento:	
N.º CCC:	
Origem:	Dodca
N.º Registro:	226/05

Comissão de Organização e Editoração

Dilson Augusto Capucho Frazão - Coordenador

Emmanuel de Souza Cruz

José Furlan Júnior

Expediente

Coordenação Editorial: Dilson Augusto Capucho Frazão

Normalização: Célia Maria Lopes Pereira

Revisão Gramatical: Maria de Nazaré Magalhães dos Santos

Composição: Daniel Luiz Leal Mangas

Décio Mangueira da Silva

Emmanoel Ubiratan de Lima

Euclides Pereira dos Santos Filho

Paulo Sérgio Oliveira

Nota: Os trabalhos publicados nestes anais não foram revisados pelo Comitê de Publicações da Embrapa Amazônia Oriental como normalmente se procede para as publicações regulares. Assim sendo, todos os conceitos e opiniões emitidos são de inteira responsabilidade dos autores.

SEMINÁRIO INTERNACIONAL SOBRE PIMENTA-DO-REINO E CUPUAÇU, 1., 1996, Belém, PA. Anais. Belém: Embrapa Amazônia Oriental/JICA, 1997. 440p. (Embrapa Amazônia Oriental. Documentos, 89).

1. Pimenta-do-reino - Congresso. 2. Cupuaçu - Congresso. I. Embrapa. Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia Oriental (Belém, PA). II. Título. III. Série.

CDD: 633.840601

POLINIZAÇÃO DO CUPUAÇUZEIRO (*Theobroma grandiflorum*, STERCULIACEAE): UM CASO DE CANTAROFILIA EM UMA FRUTEIRA AMAZÔNICA

Giorgio Cristino Venturieri¹, Márcia Motta Maués² e Ryoichi Miyanaga³

RESUMO: O cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*, Sterculiaceae), fruteira arbórea de ocorrência natural na Amazônia Oriental foi estudado quanto à entomofauna polinizadora. As observações foram realizadas nos arredores das cidades de Belém (1°27'S 48°29'W) e Tomé-Açu (2°25'S;48°9'W), Estado do Pará, Brasil. Os insetos visitantes foram coletados e identificados. Os visitantes encontrados constituíram-se de dois grupos: besouros, representados por *Plaumannita* sp., *Antityphona thoa*, *Antityphona* spp., *Enthomochirus* sp. e outras três espécies não-identificadas (Chrysomelidae:Eumolpinae); aff. *Baris* sp. (Curculionidae); *Mycotetrus* sp. (Erotylidae) e *Acanthinus* sp. (Anthicidae:Anthicinae); e abelhas, representadas por *Aparatrigona impunctata*, *Trigona fulviventris* e *T. fuscipennis* (Apidae:Meliponinae). Dentre os visitantes, todos os Eumolpinae foram considerados polinizadores efetivos; os Erotylidae, Anthicidae e *A. impunctata*, polinizadores ocasionais; os demais não contribuíram para o sucesso reprodutivo do cupuaçuzeiro. Neste trabalho concluiu-se que o cupuaçuzeiro é uma planta com síndrome de polinização cantarófila, mas também pode ocorrer melitofilia.

POLLINATION OF CUPUAÇU (*Theobroma grandiflorum*, STERCULIACEAE): A CASE OF CANTAROPHILY IN AN AMAZONIAN FRUIT TREE

ABSTRACT: The cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*, Sterculiaceae), is a fruit tree endemic to the Amazon Region. Investigations of insect visitors of the flowers were carried out in Belém (1°27'S 48°29'W) and Tomé-Açu (2°25'S;48°9'W), State of Pará, Brazil. The insect visitors were captured and identified. The visitors founded composed two groups, beetles, represented by *Plaumannita* sp., *Antityphona thoa*, *Antityphona* spp., *Enthomochirus* sp. and three other not identified species (Chrysomelidae:Eumolpinae); aff. *Baris* sp. (Curculionidae); *Mycotetrus* sp. (Erotylidae) and *Acanthinus* sp. (Anthicidae:Anthicinae); and bees, represented by *Aparatrigona impunctata*, *Trigona fulviventris* and *T. fuscipennis* (Apidae:Meliponinae). Among the visitors, all members of Eumolpinae were considered effective pollinators; the Erotylidae, Anthicidae and *A. impunctata*, occasional pollinators and the remaining species did not contributed to the reproductive success of the cupuaçu tree. From this study it is concluded that *T. grandiflorum* has cantharophilous pollination syndrome, but accepts also mellitophily.

¹ Eng. -Agr., M. Sc., Embrapa Amazônia Oriental, Caixa Postal 48, CEP 66017-970, Belém, Pará.

² Biol., M. Sc., Embrapa Amazônia Oriental.

³ Ph.D., Consultor da JICA. Shimane University, Matsue 690, Japan.

INTRODUÇÃO

O cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*, Sterculiaceae) é uma frutadeira arbórea, alógama e de comprovado potencial econômico que está atraindo a atenção mundial, devido ao exótico sabor de seus frutos que podem ser utilizados na fabricação de sorvete, suco, geléia, iogurte e licor (Calzavara et al. 1984; Clement & Venturieri, 1990; Venturieri, 1993). As sementes, após secagem, podem ser aproveitadas na fabricação do cupulate (chocolate de cupuaçu) (Calzavara, 1968, 1987; Calzavara et al. 1984; Cavalcante, 1988).

A distribuição geográfica do cupuaçuzeiro originalmente restringia-se às áreas de floresta nativa ao sul do rio Amazonas, oeste do rio Tapajós, incluindo o sul e sudeste do Estado do Pará e a região "pré-amazônica" do Estado do Maranhão, Brasil (Ducke, 1953), região esta considerada por Cuatrecasas (1964) como seu centro de origem. Segundo Cavalcante (1988), atualmente o cupuaçuzeiro é encontrado em toda região amazônica, tendo sido disperso por ação antrópica.

O entendimento do processo de polinização e da importância dos insetos polinizadores na biologia da reprodução das espécies vegetais é um ponto básico nos estudos da ecologia das comunidades vegetais. O processo de polinização constitui uma das mais fortes ligações entre plantas e animais, geralmente com benefícios para ambas as partes. O fluxo gênico entre membros de uma população depende do raio de alcance do polinizador, distribuição espacial da planta e da biologia floral (Venturieri, 1994).

De acordo com Falcão & Lleras (1983), observa-se no cupuaçuzeiro uma produção de flores em número muito elevado em relação ao número de frutos produzidos, de 2.500 flores resultam apenas quatro frutos maduros. Venturieri (1994) menciona que em espécies como *T. grandiflorum*, onde é necessária a presença de um vetor (inseto) para transferir o pólen entre as flores, os eventos relativos à biologia floral tais como antese, liberação e viabilidade do pólen, receptividade do estigma, assim como o horário de visita dos polinizadores, devem estar sincronizados entre flores de plantas compatíveis em toda a população ou parte dela. A falta de sincronia entre estes fatores afeta diretamente o sucesso reprodutivo e pode ser a causa da desproporção entre flores e frutos produzidos. Outro fator preponderante diz respeito à escassez de insetos polinizadores, como menciona Parvais et al. (1977) em plantações de cacau (*Theobroma cacao*) com baixa produção de frutos na Costa do Marfim.

Este trabalho objetivou identificar os principais polinizadores do cupuaçuzeiro e alguns aspectos sobre sua biologia reprodutiva, investigando como o comportamento de cada espécie contribui para o sucesso da reprodução desta planta.

MATERIAL E MÉTODOS

Os estudos no campo foram, na sua maioria, realizados entre os anos de 1993 e 1996, em plantações experimentais e comerciais de cupuaçuzeiros nos municípios de Belém (1°27'S;48°29'W) e Tomé-Açu (2°25'S;48°9'W), no Estado do Pará, Brasil. Em ambos os locais de estudo foram utilizadas plantas enxertadas com idade variando entre 8 e 12 anos, mantidas sob manejo agrônomo, incluindo poda e adubação mineral.

Observações diretas sobre o comportamento dos insetos visitantes foram acompanhadas por coleta de espécimens e documentação fotográfica. Os insetos foram identificados no Laboratório de Entomologia da Embrapa-CPATU e do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Foram feitas fotomicrografias em microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM 5.400 LV, do pólen aderido ao corpo dos polinizadores.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As flores de *T. grandiflorum* apresentam hermafroditismo e barreiras físicas, isolando o estigma das anteras, além de um complexo sistema de auto-incompatibilidade, tornando a espécie obrigatoriamente alógama (Venturieri, 1993, Venturieri & Ribeiro Filho, 1995) e zoofílica. Com base nas características morfológicas, a flor é do tipo "armadilha", de acordo com a classificação de Endress (1994), induzindo os visitantes a percorrer as diferentes cavidades existentes em busca dos recursos oferecidos. No início da antese, as flores exalam aroma forte semelhante ao do óleo de amêndoas (Venturieri, 1994), característica esta que associada à coloração vermelho-escura das lígulas e coroa de estaminódios, sugere a ocorrência de cantarofilia. Outro aspecto importante diz respeito ao horário da antese, que normalmente ocorre a partir do meio-dia, com maior frequência em torno das 15:00h e da receptividade do estigma, que se inicia por volta das 16:00h, estendendo-se até às 10:00h do dia seguinte (Venturieri, 1994).

Os insetos visitantes das flores de *T. grandiflorum* constituíram-se principalmente de pequenos besouros das famílias Chrysomelidae, Curculionidae, Erotylidae e Anthicidae e abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponinae) (Tabela 1).

Quanto ao tamanho, os besouros da subfamília Eumolpinae (Chrysomelidae) encontrados nas flores de *T. grandiflorum* variaram de 3 a 4 mm entre as dez espécies coletadas. Estes pequenos besouros conseguem deslocar-se com grande facilidade entre as estruturas florais, sem haver necessidade de forçá-las ou destruí-las para obter acesso aos recursos procurados (Fig.1). Os Eumolpinae são frequentemente encontrados em flores de diversas plantas (Campaner, 1996)⁴, alimentando-se de pólen e tecidos florais.

No caso de flores de *T. grandiflorum*, estes besouros costumam alimentar-se principalmente de pólen no interior das cóculas e dos tecidos que revestem as paredes externas do ovário e face adaxial dos estaminódios, que, coalescentes em sua primeira metade, formam uma câmara que aloja o gineceu. Como a flor não possui nectários, o tecido que reveste o ovário exerce importante papel, pois observou-se a existência de abundante quantidade de tricomas (Venturieri 1994, p.73). Acredita-se que os tricomas podem ter função de atração e conseqüente recompensa aos besouros que se deslocam para a região do gineceu depositando no estigma os grãos de pólen provenientes de flores previamente visitadas.

⁴ Informação prestada pelo Entomólogo Dr. Campaner, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, aos autores deste trabalho, em 1996.

TABELA 1. Espécies de insetos observados em flores de cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*) nos municípios de Belém e Tomé-Açu, Estado do Pará, Brasil.

<i>Inseto visitante</i>	<i>Importância</i>	<i>Frequência relativa</i>	<i>Localidade</i>
COLEOPTERA			
<i>Curculionidae</i> <i>aff. Baris</i>	Polinizador ocasional, parasita de botões	Muito freqüente	Belém e Tomé-Açu
<i>Erotylidae</i> <i>Mycotetrus</i> sp.	Polinizador ocasional, alimenta-se de tecidos florais e grãos de pólen	Raro	Tomé-Açu
<i>Anthicidae</i> <i>Anthicinae</i> sp. 1 <i>Acanthinus</i> sp.	Polinizador ocasional, alimenta-se de tecidos florais e grãos de pólen	Raro	Tomé-Açu
<i>Chrysomelidae</i> <i>Eumolpinae</i> <i>Plaumannita</i> sp., <i>Antityphona thoa</i> , <i>Antityphona</i> spp. (quatro espécies não-identificadas), <i>Entomochirus</i> sp., três espécies não identificadas	Polinizador eficiente, alimenta-se de tecidos florais e grãos de pólen, utiliza as flores como sítio de acasalamento	Freqüente	Belém e Tomé-Açu
HYMENOPTERA			
<i>Apidae</i> <i>Meliponinae</i> <i>Aparatrigona impunctata</i>	Polinizador ocasional, visita as cógulas para coleta de grãos de pólen, raramente visita a região do estigma	Raro	Tomé-Açu
<i>Trigona fuscipennis</i> <i>Trigona fulviventris</i>	Pilhadores de grãos de pólen, efetuam orifícios nas cógulas para retirada do pólen	Freqüente	Belém e Tomé-Açu

A característica comportamental mais importante dos *Eumolpinae* está relacionada com as peculiaridades do seu acasalamento, pois exerce influência direta no sucesso reprodutivo do cupuaçuzeiro. Conforme dito anteriormente, as flores do cupuaçuzeiro são importantes na alimentação destes besouros, pois fornecem energia para as fêmeas prosseguirem o processo de reprodução. Os machos também são atraídos às flores, onde costumam permanecer alimentando-se de pólen enquanto aguardam a chegada das fêmeas para iniciar o acasalamento. Foi observado o acasalamento dos besouros nas cógulas, lígulas e coroa de estaminódios, seguido pela saída destes em busca de outras flores, levando desta maneira pólen de uma flor para outra.

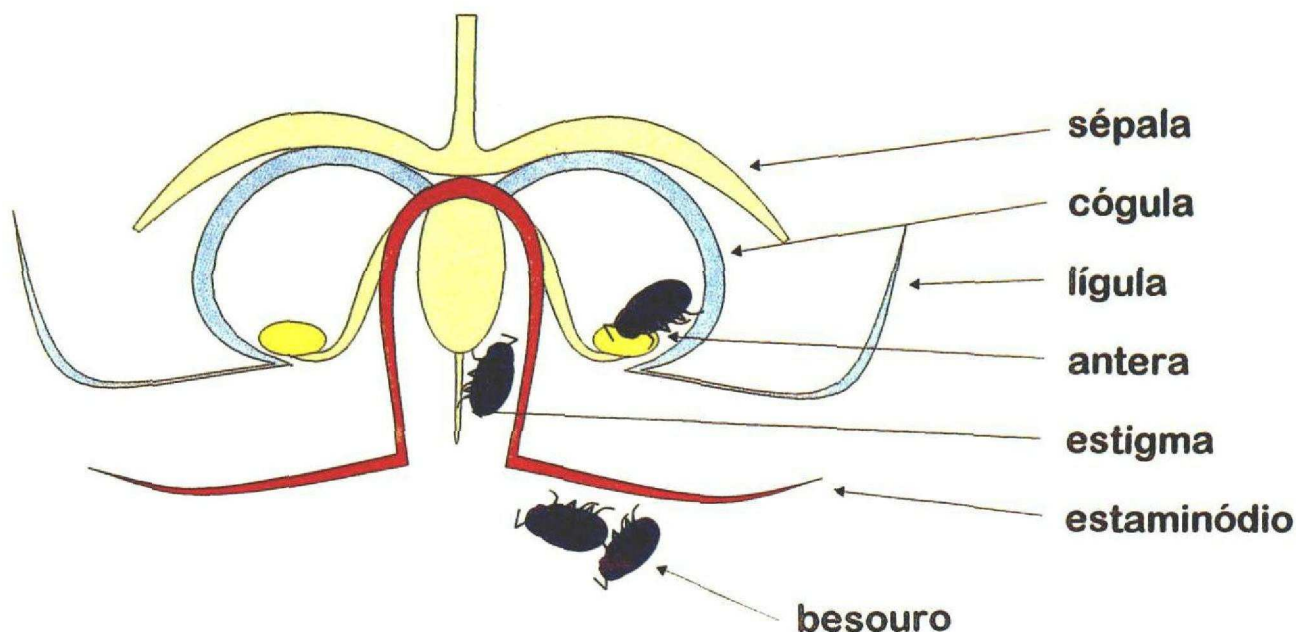
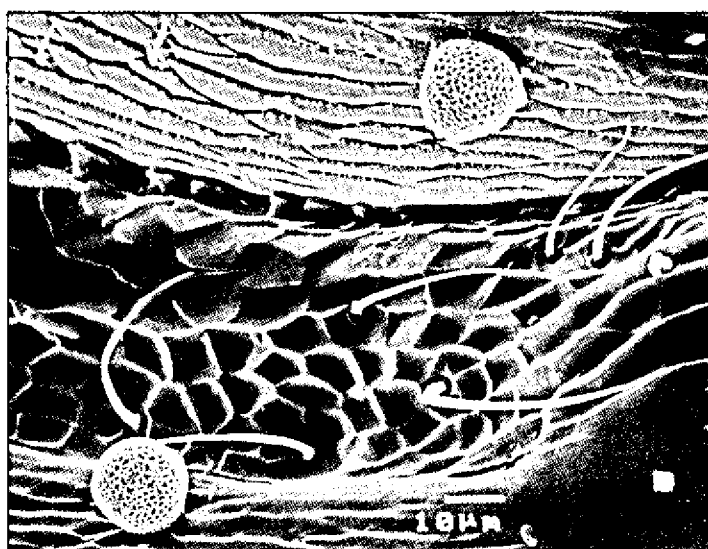


FIG. 1. Desenho esquemático da flor do cupuaçuzeiro (*T. grandiflorum*) seccionada longitudinalmente, mostrando o posicionamento dos Eumolpinae para coleta de pólen e acasalamento.

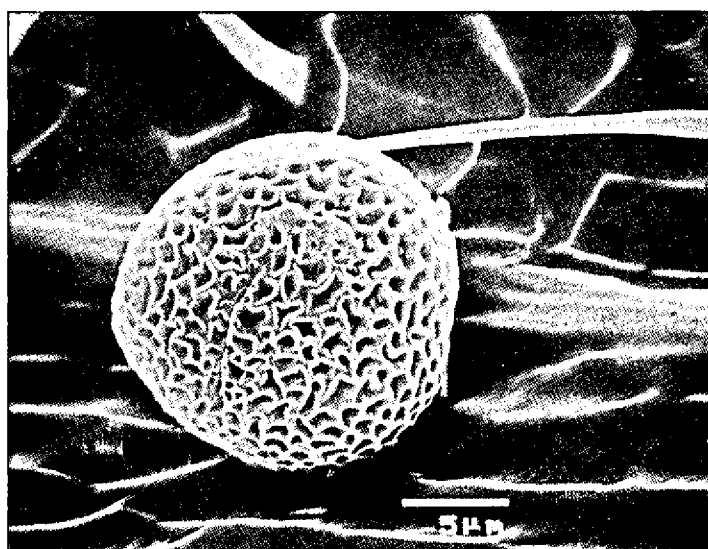
Foram feitas fotomicrografias com microscópio eletrônico de varredura da superfície abdominal de um Eumolpinae, verificando-se a presença de grãos de pólen de cupuaçuzeiro aderidos ao abdômen e corroborando sua atuação como vetor de pólen (Fig. 2).

A utilização de flores como local de acasalamento de besouros em ecossistemas vegetais tropicais é fartamente citada na literatura, destacando-se as relações entre os escarabeídeos e as anonáceas (Endress, 1994; Fægri & Pjil, 1979), e os curculionídeos e nitidulídeos e as palmáceas *Elaeis guineensis* e *Orbignia phalerata*, respectivamente (Henderson, 1986; Anderson & Overal, 1983). Quanto às espécies amazônicas, comportamento semelhante ocorre entre as espécies da família Scarabaeidae: Rutelini e *Inga edulis* (Leg. Mimosoideae), *Schilozobium amazonicum* (Leg. Caesalpinoideae) e *Theobroma speciosum* (Sterculiaceae), sendo que nestes casos os besouros prejudicam a floração, alimentando-se dos órgãos reprodutivos e impedindo a frutificação (observações não publicadas de G. C. Venturieri).

Os besouros das famílias Erotylidae e Anthicidae visitaram as flores em busca de alimento (pólen), porém sua frequência foi baixa e seu comportamento pouco contribuiu para a polinização.



A



B

FIG. 2. a) Superfície abdominal de um Chrysomelidae: Eumolpinae com grãos de pólen de cupuaçuzeiro (*T. grandiflorum*) aderidos, vista ao microscópio eletrônico de varredura com aumento de 1000x.

b) Grão de pólen de cupuaçuzeiro (*T. grandiflorum*) visto ao microscópio eletrônico de varredura com aumento de 3.500x.

Outro besouro da família Curculionidae foi freqüentemente encontrado em flores de *T. grandiflorum* em todos os locais de estudo. Trata-se de uma espécie ainda não descrita, pertencente a um gênero próximo a *Baris* (Vanin, 1996)⁵. Este besouro pouco contribui na polinização, pois as fêmeas costumam depositar seus ovos em botões florais muito jovens, onde as larvas se desenvolvem alimentando-se dos tecidos internos, promovendo a queda dos botões ainda fechados ou a produção de flores defeituosas, incapazes de serem fecundadas. Conforme observações de Venturieri (1994), estes pequenos besouros permanecem em uma única flor desde o momento da antese até o final do dia seguinte, não efetuando, portanto, visita a flores de outras plantas. Este tipo de comportamento é prejudicial ao cupuaçuzeiro, uma vez que se trata de uma planta alógama e como tal, há necessidade de troca de material genético através dos insetos.

Com base no comportamento durante as visitas às flores, os besouros foram divididos em três grupos: 1) Polinizadores efetivos: aqueles que utilizam as flores como sítio de forrageamento e acasalamento, desempenhando um papel importante na transferência de gametas entre flores de diferentes indivíduos, do qual fazem parte todos os Eumolpinae (*Plaumannita* sp., *Antityphona thoa*, *Antityphona* spp., *Enthomochirus* sp. e mais outras três espécies não-identificadas); 2) Polinizadores ocasionais: aqueles que visitam as flores em busca de alimento e ocasionalmente realizam a transferência de pólen entre as plantas e neste grupo estão os Erotylidae (*Mycotetrus* sp.) e Anthicidae: Anthicinae (*Acanthinus* e uma espécie não-identificada; e, 3) Pilhadores: aqueles que se aproveitam dos recursos florais e não contribuem para o sucesso reprodutivo, no qual estão os Curculionidae (aff. *Baris*).

Além dos microcoleópteros, encontrou-se também nas flores do cupuaçuzeiro abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponinae). Estas abelhas podem ser divididas em dois grupos: 1) Polinizadores ocasionais: abelhas diminutas (cerca de 3,5 mm), compatíveis com as estruturas florais, capazes de percorrer a câmara do gineceu e as cógulas sem danificá-las para terem acesso às anteras (*Aparatrigona impunctata*) e 2) Pilhadores: abelhas maiores (6 a 8 mm) apresentando fortes mandíbulas, que promovem orifícios nas cógulas para terem acesso às anteras (*Trigona fulviventris* e *T. fuscipennis*). Estas abelhas foram observadas nos municípios de Belém e Tomé-Açu.

O comportamento de *A. impunctata* nas flores é compatível com a função de polinizadores, pois realizam a transferência de pólen entre flores de plantas diferentes, entretanto sua freqüência nos plantios é bastante reduzida. Um ponto que desfavorece a ação das abelhas como polinizadores está relacionado com a coerência entre o horário de abertura da flor, a receptividade do estigma e o horário de atividade de forrageamento das espécies citadas, pois restringe a atuação das mesmas ao período matutino (7:30 às 10:00 h) e vespertino (15:00 às 17:30 h). Entretanto, em um plantio comercial em Tomé-Açu, observou-se que as flores do cupuaçuzeiro iniciavam a antese pela manhã, e por volta do meio-dia a maioria das flores estava aberta e apta à fecundação, proporcionando mais tempo hábil para a visita das abelhas. Outro ponto negativo diz respeito ao fato da flor não possuir nectários, ou seja, não há atrativos na região do gineceu.

⁵ Informação prestada pelo Entomólogo Dr. Sergio Vanin, Professor da Universidade de São Paulo, aos autores deste trabalho em 1996.

Estudos realizados por Silva (1965) citados por Soria (1975) relatam a presença de meliponíneos (*Plebeia* mosquito, *Tetragona jaty*, *Nannotrigona testaceicornis punctata* e *Paratrigona lineata subnuda*) visitando flores de cacaueiro (*T. cacao*), porém sem contribuir para a polinização. Soria (1975) testou a eficiência de *T. jaty* na polinização do cacaueiro sem obter sucesso. Entretanto, Kaufman (1975) citado por Venturieri (1994) menciona a atuação de uma abelha da família Halictidae (*Lasioglossum* sp.) como um polinizador mais eficiente que os ceratopogonídeos em Gana. Silva (1976) relata a ocorrência de meliponíneos nas flores de *T. grandiflorum* na região de Manaus, Estado do Amazonas, destacando as espécies *Tetragona clavipes* como pilhadora de pólen e *Ptilotrigona* como polinizador efetivo. Venturieri (1994) registrou a presença de *Plebeia minima*, *Trigonisca pediculana* e *Trigona fulviventris* em flores de cupuaçuzeiro em Benevides, Estado do Pará, sugerindo a função de polinizadores efetivos para as duas primeiras espécies e pilhadora para a última. Young et al. (1987) acreditam que o gênero *Theobroma* pode ser primariamente polinizado por abelhas e secundariamente por dípteros, entretanto nunca se registrou a visita de dípteros em flores de *T. grandiflorum*.

Os fatos anteriormente relatados indicam que o cupuaçuzeiro está melhor adaptado à polinização por besouros, especialmente os chrisomelídeos da subfamília Eumolpinae, os quais devido ao peculiar comportamento reprodutivo, tamanho compatível com as estruturas florais, hábito alimentar e mobilidade promovem com eficiência a fecundação das flores desta fruteira. Assim, pode se considerar a síndrome de cantarofilia como a mais adequada para o sucesso reprodutivo do cupuaçuzeiro, porém a melitofilia ocorreu em escala reduzida. Esta pode ser uma alternativa viável em programas de manejo de polinização em plantios comerciais, através da criação e liberação destas abelhas nos plantios, levando-se em consideração as conclusões de Venturieri (1994). Este autor comprovou que 66% das flores nas plantas estudadas não receberam pólen e portanto, não tiveram a oportunidade de serem fecundadas, fato atribuído à ausência de insetos polinizadores e/ou polinização inadequada.

CONCLUSÕES

Existem três grupos de insetos visitantes em cupuaçuzeiro: 1) Pilhadores: aqueles que visitam a flor para roubar os recursos ofertados, sem contribuir para o sucesso da polinização (aff. *Baris*, *Trigona fulviventris* e *Trigona fuscipennis*); 2) Polinizadores eventuais: aqueles que visitam a flor para coleta de pólen e eventualmente, podem transportá-lo para outras plantas (*Mycotetrus* sp., *Acanthinus* sp., e *Aparatrigona impunctata*); e, 3) Polinizadores efetivos: aqueles que visitam a flor para coleta de pólen e tecidos florais, utilizando-as como sítio de acasalamento, entrando em contato com os órgãos reprodutivos e realizando a transferência adequada do pólen de flores de uma planta para outra (*Plaumannita* sp., *Antityphona thoa*, *Antityphona* spp., *Enthomochirus* sp. e mais outras três espécies de Eumolpinae não-identificadas).

O principal atrativo da flor do cupuaçuzeiro é o pólen, porém este recurso está protegido por barreiras físicas de maneira que somente um grupo restrito de visitantes pode alcançá-lo.

Existem duas síndromes de polinização: cantarofilia e melitofilia. Entretanto, a compatibilidade entre a morfologia floral, o horário de disponibilidade de recursos

ofertados e receptividade do estigma com a atividade dos visitantes (como: comportamento, frequência, abundância e diversidade), corrobora a ocorrência da cantarofilia como a síndrome de polinização mais adaptada à biologia floral do cupuaçuzeiro.

O aproveitamento dos meliponíneos encontrados neste e em outros estudos pode ser uma alternativa viável em programas de polinização natural, através da multiplicação de ninhos e liberação em plantios com deficiência de polinização.

AGRADECIMENTOS

Aos entomólogos Prof. Dr. Sérgio Antônio Vanin e Carlos Campaner, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), pela identificação dos coleópteros. Aos bolsistas Francimari Colares de Oliveira e Gérson Chaves Penner e aos funcionários do Laboratório de Entomologia do CPATU, Francisco Gomes da Silva Frota e Pedro das Neves Silva, pelo auxílio em diversas etapas deste trabalho. À Dra. Lindáurea Alves de Souza, pela leitura crítica do manuscrito. Ao senhor Katsutoshi Watanabe, pelo acesso a sua propriedade em Tomé-Açu. À Japan International Cooperation Agency (JICA), pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, A.B.; OVERAL, W.L. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica*, New Orleans, v.20, n.3, p.192-205, 1988.
- CALZAVARA, B.B.G. *Fruticultura tropical Amazônica*. Cruz das Almas: IPEAL, 1968. Trabalho apresentado no 1º Seminário Brasileiro de Fruticultura, Cruz das Almas, 1968.
- CALZAVARA, B.B.G. *Cupuaçuzeiro*. Belém: Embrapa-CPATU, 1987. 5p. (Embrapa-CPATU. *Recomendações Básicas*, 1).
- CALZAVARA, B.B.G.; MÜLLER, C.H.; KAHWAGE, O.N.C. *Fruticultura tropical o cupuaçuzeiro: cultivo, beneficiamento e utilização do fruto*. Belém: Embrapa-CPATU, 1984. 101p.
- CAVALCANTE, P.B. *Frutas comestíveis da Amazônia*. 4.ed.rev.ampl. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 1988. 279p.
- CLEMENT, C.R.; VENTURIERI, G.A. *Bacuri and cupuassu*. In: NAGY, S.; SHAW, P.E.; WARDOWSKI, W. eds. *Fruits of tropical and subtropical origin: composition, properties, uses..* Lake Alfred, Florida: Florida Science Source, 1990. p.178-192.
- CUATRECASAS, J. Cacao and its allies: a taxonomic revision of the genus *Theobroma*. *Contribution from the United States National Herbarium*, v.35, p.379-614, 1964.
- DUCKE, A. *As espécies brasileiras do gênero Theobroma L*. Belém: IAN, 1953. 89p. (IAN. *Boletim Técnico*, 8).
- ENDRESS, P.K. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 511p. (Cambridge Tropical Biology Series).

- FALCÃO, M.A.; LLERAS, E. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade do cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum.). *Acta Amazonica*, v.13, n.5/6, p.725-735, 1983.
- FAEGRI, K.; PIJL, L. van der. *The principles of pollination ecology*. 3. ed. Oxford: Pergamon Press, 1979. 611p.
- HERNDERSON, A. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review*, v.52, p.221-259. 1986.
- PARVAIS, L.P.; REFFYE, Ph de; LUCAS, P. Observations sur la polinisation libre chez *Theobroma cacao*: analyse mathématique des donnés et modélisation. *Café Cacao The*, v.21, p.253-262, 1977.
- PESSON, P.; LOUVEAUX, J. *Pollinisation et productions végétales*. Paris: INRA, 1984. 633p.
- RICHARDS, A.J. *Plant breeding systems*. London: George Allen & Unwin Publishers, 1986. 891p.
- SILVA, M.F. da. Insetos que visitam o cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Sprengel) Schum - Sterculiaceae) e o índice de ataque das folhas. *Acta Amazonica*, v.6, n.1, p.49-54, 1976.
- SILVA, P.; SORIA, S.J. O papel das abelhas sem ferrão (Meliponinae) na polinização do cacaueiro na América Tropical. *Revista Theobroma*, v.5, n.1, p.12-20, 1975.
- SORIA, S.J. O papel das abelhas sem ferrão (Meliponinae) na polinização do cacaueiro na América Tropical. *Revista Theobroma*, v.5, n.1, p.12-20, 1975.
- VENTURIERI, G.A.; RONCHI-TELES, B.; FERRAZ, I.D.K.; LOURDE, M.; HAMADA, N. *Cupuaçu: a espécie, sua cultura, usos e processamento*. Belém: Clube do Cupu, 1993. 108p.
- VENTURIERI, G.A. *Floral biology of cupuassu (Theobroma grandiflorum (Willdenow ex Sprengel) Schumann)*. Reading: University of Reading, UK, 1994. 211p. Ph.D. Thesis.
- VENTURIERI, G.A.; RIBEIRO FILHO, A.A. Polinização manual do cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*). *Acta Amazônica*, v.25, n.3/4, p.181-191. 1995.
- YOUNG, A.M.; ERICKSON, E.H.; STRAND, M.A.; ERICKSON, B.J. Pollination biology of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae) I - Floral biology. *Insect Science Application*, v.8, p.151-164, 1987.