

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA

**MECANISMOS DE POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO DE
ESPÉCIES DE MARANTACEAE DA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DO
TAPACURÁ, PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL**

RECIFE

2005

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA

**MECANISMOS DE POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO DE
ESPÉCIES DE MARANTACEAE DA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DO
TAPACURÁ, PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, do Centro de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

RECIFE

2005

Teixeira, Luciana Almeida Gomes

Mecanismos de polinização e sistema reprodutivo de espécies de *Marantaceae* da estação ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil / Luciana Almeida Gomes Teixeira. – Recife: O Autor, 2005.

xi, 123 folhas : il., fig., tab.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2005.

Inclui bibliografia e anexo.

1. Polinização 2. Fertilização de plantas 3. Biologia floral 4. *Marantaceae* I Título.

**581.162.3
571.8642**

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

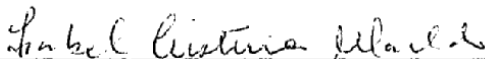
**UFPE
CCB – 2009-131**

Recife, 31 de maio de 2005.

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA

**MECANISMOS DE POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO
DE ESPÉCIES DE MARANTACEAE DA ESTAÇÃO ECOLÓGICA
DO TAPACURÁ, PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL.**

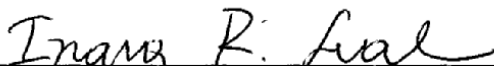
Tese aprovada pela Banca Examinadora:



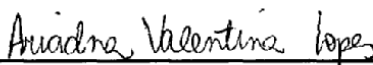
Profª. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado (Orientadora)



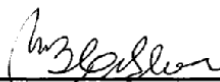
Profª. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira



Profª. Dra. Inara Roberta Leal



Profª. Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes



Profª. Maria Bernadete Costa e Silva

Recife-PE.
2005

À minha família, pais e irmãos, que me ensinaram os caminhos da vida, do amor....e a Oscar que, junto comigo, trilha esses caminhos e vive o amor.....dedico o meu trabalho

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS E TABELAS DO MANUSCRITO 1	06
LISTA DE FIGURAS E TABELAS DO MANUSCRITO 2	08
AGRADECIMENTOS	10
RESUMO	12
ABSTRACT	14
1. INTRODUÇÃO GERAL	16
2. REVISÃO DA LITERATURA	20
2.1. Aspectos morfológicos florais em Marantaceae	20
2.2. Polinizadores e sistema reprodutivo em Marantaceae	22
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
4. MANUSCRITOS	
4.1. Mecanismos de polinização e sistema reprodutivo de quatro espécies de Marantaceae em Floresta Atlântica Semidecídua no Nordeste do Brasil	35
- Abstract	37
- Resumo	38
- Introdução	39
- Material e métodos	40
- Resultados	46
- Discussão	55
- Referências Bibliográficas	65
4.2. <i>Maranta divaricata</i> Rosc. e <i>M. protracta</i> Miq.: flores noturnas e a polinização por mariposas na família Marantaceae no nordeste do Brasil	82
- Abstract	84
- Resumo	85
- Introdução	86
- Material e métodos	88
- Resultados	92
- Discussão	96
- Referências Bibliográficas	104
5. CONCLUSÕES GERAIS	118
6. ANEXOS	120

LISTA DE FIGURAS E TABELAS DO MANUSCRITO 1

- Figura 1** - Mapa representando a localização da área de estudo (seta), Estação Ecológica do Tapacurá. 71
- Figura 2** - Períodos de floração e frutificação das quatro espécies de Marantaceae na Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil, nos anos de 2002 a 2004. 72
- Figura 3** - Desenhos esquemáticos das flores, sem o cálice, a corola e os estaminódios externos, mostrando o mecanismo desengatilhado de *Calathea pernambucica* (A), *C. villosa* (B), *Hylaeanthus hexantha* (C) e *Stromanthe tonckat* (D) eca – estaminódio caloso, ecu – estaminódio cuculado, est - estilete 73
- Figura 4** - Média do volume (barras) e da concentração de açúcares (linhas) no néctar em flores (n = 10) de quatro espécies de Marantaceae em Floresta Semidecídua, Pernambuco, Nordeste do Brasil. 74
- Figura 5** - Flores de *Calathea pernambucica* e *C. villosa* com o mecanismo do estilete sob pressão, engatilhado (A e B), e desengatilhado (C e D), respectivamente, com setas mostrando a fenda, o estilete (est), os estaminódios caloso (eca), cuculado (ecu) e o externo (eex). 75
- Figura 6** - Polinizadores das duas espécies de *Calathea*. *Eufrisea* cf. *mussitans* (A) e *Eulaema nigrata* (B) em *C. pernambucica*; *E. cf. mussitans* (C e D) em *C. villosa*. 76
- Figura 7** - Polinizadores de *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat*. *Phaethornis ruber* (A) e *Eufrisea* cf. *mussitans* (B) em *H. hexantha*; *P. ruber* (C) e *Xylocopa suspecta* (D) em *S. tonckat*. 77
- Figura 8** – Tubos polínicos em *Calathea villosa*, após 24 h, penetrando em um óvulo após autopolinização, observar seta (A), e entrando no ovário em polinização cruzada (B). Em *Hylaeanthus hexantha*, um tubo polínico envolvendo o óvulo em flor 24 h após autopolinização (C)

e 12 h após polinização cruzada (D). Tubos polínicos entrando nos ovários após 12 h de autopolinização (E) e polinização cruzada (F) em *Calathea pernambucica*. Escalas = 10µm. 78

Tabela 1 - Caracteres florais das quatro espécies de Marantaceae em floresta Semidecídua em Pernambuco, Nordeste do Brasil. (n = 20, *n = 10) (g.l. = 3, p < 0,01, letras iguais para valores que não diferem estatisticamente). Caracteres florais das quatro espécies de Marantaceae. 79

Tabela 2 - Animais visitantes e resultado das visitas às flores de quatro espécies de Marantaceae em Floresta Semidecídua em Pernambuco, Nordeste do Brasil. PO - polinizador, PI - pilhador, MF - Muito freqüente (≥ 4 visitas.hora⁻¹), F – Freqüente (± 3 visitas.hora⁻¹), PF - Pouco freqüente (± 2 visitas.hora⁻¹), R – Raro (≤ 1 visita.hora⁻¹). 80

Tabela 3 - Resultados da verificação do sistema reprodutivo em espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá, Floresta Semidecídua, Pernambuco, Brasil. (¹ x ² X² *Calathea villosa* = 4.797; ¹ x ³ X² *Calathea villosa* = 4.029; ⁴ *Calathea villosa* x ⁴ *Hylaeanthus hexantha* X² = 7.189; ⁴ *Calathea villosa* x ⁴ *Stromanthe tonckat* X² = 6.313, g.l. = 1, p < 0.05, letras iguais para valores estatísticos que não diferem, tanto nas linhas quanto nas colunas). 81

LISTA DE FIGURAS E TABELAS DO MANUSCRITO 2

Figura 1 - Mapa indicando a área onde o estudo foi desenvolvido, E. E. T. - Estação Ecológica do Tapacurá, entre os municípios de Vitória de Santo Antão e São Lourenço da Mata no estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. 110

Figura 2 - Floração e frutificação de *Maranta divaricata* e *M. protracta* da Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Brasil. 110

Figura 3 - Desenhos esquemáticos das flores de *Maranta divaricata* (A) e *M. protracta* (B), sem o1 cálice, a corola e os estaminódios externos, mostrando o estaminódio caloso (eca), o estaminódio cuculado (ecu), o estilete desengatilhado (est), a teca (tca) e o apêndice petalóide (apd). 111

Figura 4 - Produção de néctar, média do volume (barras) e da concentração (linhas), em flores (n = 12) de *Maranta divaricata* e *M. protracta* em floresta semidecídua de Pernambuco, Nordeste do Brasil. 112

Figura 5 - Animais visitantes às flores de *Maranta divaricata* e *M. protracta* em floresta semidecídua no Nordeste do Brasil. As espécies indeterminadas sp. 1, polinizando flor de *M. divaricata* (A), e sp. 2 (B), sp. 3 (C observar a seta indicando a probóscide com pólen) e sp. 4 (D) em *M. protracta*. 113

Figura 6 - Tubos polínicos após polinizações controladas em flores de *Maranta divaricata* e *M. protracta*. Tubos polínicos fecundando óvulos após 24 h das flores terem sido autopolinizadas (A e D) e após polinização cruzada (B e E) em *M. divaricata* e *M. protracta*, respectivamente. Germinação de grãos de pólen de flor autopolinizada espontaneamente em *M. divaricata* (C) e óvulo fecundado após 24 h em que a flor foi visitada por um noctuídeo (F). Escalas = 10µm. 114

Tabela 1 - Caracteres florais de *Maranta divaricata* e *M. protracta* em floresta semidecídua em Pernambuco, Nordeste do Brasil. (n = 20) 115

Tabela 2 - Animais visitantes, resultado da visita e frequência em duas espécies de *Maranta* (Marantaceae) em floresta semidecídua de Pernambuco, Nordeste do Brasil. PO – polinização, F = freqüente (≥ 2 visita.dia⁻¹), PF = pouco freqüente (≤ 1 visita.dia⁻¹). 116

Tabela 3 - Resultados dos experimentos de polinização controlados e da formação natural de frutos (controle) em duas espécies de *Maranta* (Marantaceae) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. ($g.l = 1$, $p < 0.05$, letras iguais para valores estatisticamente semelhantes). 117

AGRADECIMENTOS

O agradecimento é uma das partes mais importantes deste trabalho; sem a ajuda, a compreensão, a orientação, o incentivo, a confiança, a companhia, a torcida, a oportunidade, a amizade, a preocupação, a perseverança, o amor.... de inúmeras pessoas que, de diversas formas, participaram comigo dessa longa jornada, eu não teria conseguido chegar ao fim e dizer: “missão cumprida e muito obrigada”.

Obrigada à minha família, pais, irmãos, marido e aos meus sogros, os quais me deram amor e apoio, fundamentais...;

Isabel Machado que me apresentou ao mundo da biologia floral, paixão à primeira vista, e me conduziu, mostrando os verdadeiros caminhos da ciência, nesses quase dez anos de convivência, muito obrigada;

Ariadna Lopes, agradeço as inúmeras e valiosas vezes em que contribuiu com a minha formação científica e de certa forma “co-orientando” sempre, pelo simples fato de demonstrar o seu amor pela biologia floral e pela ciência;

Marccus Alves e Evelise Locatelli pela leitura e críticas na banca de qualificação e pela amizade;

Marcelo Guerra pela permissão no uso do microscópio de fluorescência do Laboratório de Citogenética Vegetal;

Karla Arns pela identificação das espécies de Marantaceae;

Às famílias de Edinaldo Silva e Isnaldo Silva pelo constante apoio no trabalho de campo, sem essa preciosa ajuda não seria possível a execução e a conclusão desse trabalho;

Amigos Wallace Telino Júnior e Rachel Lira Neves, sem esquecer da pequena Luana, pela companhia, ajuda nos diversos momentos do doutorado e, principalmente, pela amizade construída;

Tarcila Nadia pela amizade estreitada, pelos incontáveis e impagáveis momentos de ajuda nos cálculos estatísticos, nas incertezas e dúvidas, no campo. Obrigada pelas fotos, companhia e pelas boas risadas de descontração;

Ana Virgínia Leite pelo companheirismo, amizade, ajuda com os “difíceis tubos polínicos das nossas Marantáceas”, muito obrigada;

Amigos do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva e da UFPE, cada um por ter ajudado de alguma forma, mesmo que tenha sido pequena... porém, sempre válida... Evelise, Flávia, Augusto, Emerson, Luis, Isa, Mellissa, Kelaine, Natan, Eduardo, Liliane, Evelise, Zelma, Mary, André,

Shirley, Valdeline, Ulisses, Vital, Joelma, Patrícia, Adriana.... e tantos outros, que não caberiam nos agradecimentos;

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFPE, os coordenadores e professores pelo apoio;

Ao Sr. Paulo Martins, administrador da Estação Ecológica do Tapacurá, pela autorização no desenvolvimento do projeto;

Hildebrando Manoel da Silva e Giovanna Guterres pelos inúmeros momentos de ajuda;

À CAPES por ter concedido a bolsa de estudo.

RESUMO

A morfologia floral é um dos aspectos mais importantes na interação entre planta e polinizador, a qual determina a acessibilidade do polinizador ao recurso, a eficiência da deposição do pólen no corpo do animal, assim como o recebimento dos grãos de pólen, pelo estigma, através do vetor. Na família Marantaceae a estrutura floral é uma característica marcante, principalmente pelos elementos que compõem a arquitetura das flores e inflorescência e pelo mecanismo de polinização. Neste trabalho foram estudados os mecanismos de polinização, a biologia floral e o sistema reprodutivo de seis espécies representantes de três dos quatro grupos da família Marantaceae, *Calathea pernambucica* Loes., *C. villosa* Lindl. (grupo *Calathea*), *Hylaeanthus hexantha* (Poeppig. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker (grupo *Myrosma*), *Maranta divaricata* Rosc., *M. protracta* Miq. (ambas do grupo *Maranta*) e *Stromanthe tonckat* (Aubl.) Eichler (grupo *Myrosma*). O trabalho foi desenvolvido no período de março de 2001 a setembro de 2004, na Estação Ecológica do Tapacurá (8°3'S e 35°10'W), um remanescente da Floresta Atlântica Semidecidual de Pernambuco, Nordeste do Brasil. O período de floração nas duas espécies de *Maranta* ocorre durante todo o ano com os meses de chuva correspondendo ao pico da floração, enquanto que para as outras quatro espécies ocorre na estação de maior pluviosidade, de março a agosto. As seis espécies são herbáceas, possuem flores assimétricas, tubulosas e modificadas, principalmente o androceu, o qual apresenta um estame com uma única teca funcional e estaminódios petalóides que auxiliam no processo de atração aos animais visitantes. Além disso, as flores são protândricas, possuem apresentação secundária de pólen e o gineceu é composto por um estilete, preso por um dos estaminódios com mecanismo explosivo de polinização. Nas duas espécies de *Calathea*, em *H. hexantha* e *S. tonckat* a antese é diurna, com início por volta das

04:30 h e a produção de néctar estendendo-se até às 12:00 h. Os volumes e concentrações médias de néctar nessas quatro espécies variou de 2 a 6,5 µl e de 25 a 30%, respectivamente, característico de flores melitófilas e ornitófilas. As flores de *Maranta divaricata* e *M. protracta* começam a abrir às 15:30 h e a produção de néctar tem início por volta das 16:30 h, apresentando médias de 0,24 µl de volume e 15% de concentração de açúcar com a produção estendendo-se até às 19:30 h. As flores das espécies de *Maranta* duram, aproximadamente, até às 2100 h e a partir desse horário iniciam o processo de senescência, apresentando acúmulo de orvalho dentro do tubo floral. Com relação aos visitantes florais, as espécies de *Calathea* foram polinizadas exclusivamente por abelhas Euglossini, enquanto que o mesmo grupo de abelhas foi observado polinizando as flores de *Hylaeanthus hexantha*, assim como o beija-flor *Phaethornis ruber* (Phaethorninae) que foi considerado um importante polinizador para essa espécie. Em *Stromanthe tonckat* o beija-flor *Phaethornis ruber* foi observado como sendo, também, o polinizador principal, juntamente com *Xylocopa suspecta*. As duas espécies de *Maranta* foram consideradas falenófilas, pois apesar de terem sido polinizadas por noctuídeos e esfingídeos, uma os noctuídeos eram os primeiros visitantes às flores, enquanto que os esfingídeos iniciavam as suas visitas no horário em que a maioria das flores já haviam sido desencatilhadas e polinizadas pelos noctuídeos. O sistema reprodutivo das seis espécies de Marantaceae foi verificado a partir de polinizações controladas no campo e através da análise do crescimento dos tubos polínicos, sendo todas as espécies autocompatíveis. A formação de frutos por autopolinização espontânea foi verificada em *Calathea villosa*, cerca de 18%, e em *Maranta divaricata* e *M. protracta* com 37 e 24%, respectivamente. Em *C. pernambucica*, devido à predação dos ovários em desenvolvimento por espécies de formigas, os frutos formados em nenhum dos tratamentos pôde ser contabilizado. A autocompatibilidade é referida como muito comum dentro da família

Marantaceae, no entanto foi observada a formação de frutos através de polinizações cruzadas nas espécies deste trabalho.

ABSTRACT

The floral morphology is one of the more important aspects on the plant-pollinator interaction, determining the accessibility of pollinator to reward, the efficiency of pollen deposition on the animal body and pollen transference to stigmas by a vector. In the family Marantaceae the floral structure is a striking characteristic, mainly due to the floral elements, inflorescence architecture and pollination mechanism. In this work, the pollination mechanism, floral biology and breeding system of six species, which represent three of four groups of the family Marantaceae, *Calathea pernambucica* Loes., *C. villosa* Lindl. (*Calathea* group), *Hylaeanthus hexanthus* (Poeppig. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker (*Myrosma* group), *Maranta divaricata* Rosc. and *M. protracta* Miq. (both of *Maranta* group) and *Stromanthe tonckat* (Aubl.) Eichler (*Myrosma* group), were studied. The study was developed from March of 2001 to September of 2004, in the “Estação Ecológica do Tapacurá” (8°3’S e 35°10’W), a remnant of Semi-deciduous Atlantic Forest in Pernambuco state, Northeastern Brazil. The flowering of the two *Maranta* species occurs during the whole year, and the rainy months correspond to the flowering peak, while to the others four species the flowering occurs during the rainy season from March to August. The six species are herbaceous plants; with modified asymmetric tubular flowers, with a distinct androecium, which presents only one functional theca and petaloid staminodes, which help the process of attraction of the animal visitors. Moreover, the flowers are protandric, have secondary pollen presentation and the gynoecium is composed by an explosive style, which is attached to one staminode. In the

two *Calathea* species, *H.hexantha* and *S. tonckat*, the anthesis is diurnal, starting at 04:30 h am and the nectar production was active until 12:00 h pm. The mean volume and concentration of nectar on this four species varied between 2 to 6.5 μ l and 25 to 30%, respectively, which is characteristic of mellitophilous and ornithophilous flowers. The flowers of *Maranta divaricata* and *M. protracta* begin to open at 3:30 h pm and the nectar production starts at 4:30 h pm, extending until at 7:30 h pm presenting an average volume of 0.24 μ l and 15% of sucrose concentration. The flowers of *Maranta* species last until at 21:00 h and from this time on, the senescence process begin, presenting an accumulation of dew in the inner of floral tube. In relation to floral visitors, *Calathea* species were pollinated exclusively by Euglossini bees, while the same group of bees was observed pollinating the flowers of *Hyleaeante hexantha*, as well as the hummingbird *Phaethornis rubber* (Phaethorninae), which was considered an important pollinator of this species. In *Stromanthe tonckat*, the hummingbird *Phaethornis rubber* was also observed as the main pollinator, together *Xylocopa suspecta*. The two species of *Maranta* were considered phalenophilous; in spite of they were pollinated by noctuids and sphyngrids, once that the noctuids were the first visitors to the flowers, while the sphyngrids began theirs visits on the time that the most of flowers had already been trigged and pollinated by noctuids. The breeding system of the six species of Marantaceae was verified through controlled pollination in the field and through of the analyses of pollen tube growth, being all species self-compatible. The fruit set by spontaneous self-pollination was verified in *Calathea villosa*, about 18%, and in *Maranta divaricata* and *M. protacta* with 37 e 24%, respectively. In *C. pernambucica*, the set fruits of any treatments could not be counted because of predation of ovaries in development by ants species. The self-compatibility is related as very common in the family Marantaceae, although the set fruit by cross-pollination had been observed in the species of this study.

1. INTRODUÇÃO GERAL

As primeiras observações e descrições a respeito da biologia e morfologia floral, assim como, sobre os mecanismos de polinização são de muito tempo atrás, por volta do século XVII (Faegri & Pijl, 1979). Desses tempos até os dias atuais, muitas descobertas foram feitas nessa área e muitas outras ainda estão por vir. Uma das descobertas mais importantes foi a existência da sexualidade nas plantas a partir das flores e a transferência do pólen entre elas, assim como a descoberta, por Sprengel em 1787, das adaptações mútuas entre os polinizadores e as flores (Faegri & Pijl, 1979; Ladd, 1994; Proctor *et al.*, 1996).

Descobertas subseqüentes revelaram que a polinização poderia ocorrer por agentes abióticos, como a água e o vento, ou por agentes bióticos, sendo que nas Angiospermas os principais agentes polinizadores são os animais, os quais precisam ser induzidos a visitar periodicamente as flores e a permanecer nelas tempo suficiente para promoverem a polinização (Faegri & Pijl, 1979).

Por sua vez, as flores necessitam oferecer condições favoráveis direcionadas para atrair os animais polinizadores, sendo os mecanismos de atração fundamentais no equilíbrio das relações mutualísticas entre flores e polinizadores, juntamente com as recompensas florais que asseguram as repetidas visitas dos animais, tendo como consequência a polinização (Faegri & Pijl, 1979; Simpson & Neff, 1981). As interações adaptativas entre plantas e polinizadores são objetivos principais de vários estudos sobre mecanismos e ecologia da polinização. Estes estudos podem fornecer informações no que se refere às alterações na estrutura e no sistema reprodutivo, assim como na composição genética de populações naturais, uma vez que é através da polinização

cruzada que ocorre uma maior variabilidade genética nas populações vegetais (Faegri & Pijl, 1979; Richards, 1986; Endress, 1994; Proctor *et al.*, 1996).

A classe Liliopsida das monocotiledôneas é monofilético e composto, principalmente, por famílias com espécies tipicamente herbáceas, as quais representam, aproximadamente, 22% das 241.000 espécies de Angiospermas (Dahlgren *et al.*, 1985; Judd *et al.*, 1999; Barrett *et al.*, 2000). Dentro do grupo taxonômico das monocotiledôneas, cerca de dois terços das espécies são adaptadas para a polinização por animais, na maioria dos casos por insetos, assim como podem ser encontrados quase todos os tipos de estratégias reprodutivas e de organização floral ocorrentes nas dicotiledôneas: polinização pelo vento, irradiação adaptativa da corola para a zoofilia, diferentes tipos de recursos florais, com algumas flores de néctar apresentando fortes adaptações para polinizadores especializados, e sistemas de incompatibilidade esporofítico e gametofítico (Vogel, 1998).

As espécies de Marantaceae apresentam flores com um mecanismo de polinização altamente especializado devido à complexa morfologia e biologia floral, bem como apresentação secundária de pólen (Kennedy, 1978; Yeo, 1993). Alguns autores citam como característica marcante da família Marantaceae, a existência do mecanismo explosivo do estilete, a partir do movimento semelhante a uma “catapulta”, em que as flores possuem apenas uma única chance de serem polinizadas. Possivelmente, essas características surgiram em resposta às forças seletivas que resultaram em uma maior eficiência na polinização de acordo com a precisão do local em que o pólen é depositado no animal polinizador (Kennedy, 1978, 2000; Howell *et al.*, 1993; Andersson, 1998; Classen-Bockhoff & Pischtschan, 2000). De um modo geral, complexidade morfológica floral é relatada para as famílias da ordem Zingiberales (Harder, 2000; Kennedy,

2000), as quais, segundo Vogel (1998), apresentam uma forte irradiação adaptativa com formas florais altamente diferenciadas e especializadas.

Devido a essa complexidade morfológica que as flores de Marantaceae possuem, o mecanismo de polinização está adaptado aos animais especializados, como para as espécies dos neotrópicos cujas flores tubulosas são especialmente polinizadas por abelhas da tribo Euglossini que possuem língua longa. Em compensação, as flores de Marantaceae que ocorrem no Velho Mundo possuem flores com tubos menores e, conseqüentemente, adaptadas à polinização por abelhas de língua curta (Kennedy, 1978, 2000). Os grupos de animais que polinizam as flores de Marantaceae neotropicais não se restringem apenas às abelhas da tribo Euglossini, mas também a representantes das famílias Apidae e Anthophoridae, sendo relatadas visitas de borboletas e a polinização, em alguns casos, por beija-flores, noctuídeos e esfingídeos (Kennedy, 1978, 2000; Schemske & Horvitz, 1984; Davis, 1987; Claßen-Bockhoff, 1991; Kress & Beach, 1994; Locatelli *et al.*, 2004; Leite & Machado, in prep.).

A família Marantaceae possui distribuição pantropical com grande concentração nos neotrópicos, sendo característica das florestas úmidas tropicais (Heywood, 1978), possuindo 31 gêneros e, aproximadamente, 550 espécies (Dahlgren *et al.*, 1985; Mabberley, 1993; Andersson, 1998). Desse total, cerca de 80% encontram-se no continente americano, totalizando 350 espécies distribuídas em 14 gêneros (Mabberley, 1993; Andersson, 1998); 11% ocorrem na Ásia (35 espécies em 12 gêneros) e 9% na África (50 espécies em 12 gêneros), sendo a família ausente na Austrália e com poucos membros fora dos trópicos (Andersson, 1998; Kennedy, 2000). Segundo Andersson (1998), as espécies de Marantaceae são quase que exclusivamente de florestas tropicais úmidas com algumas poucas espécies ocorrendo em florestas decíduas e semidecíduas, e quando ocorrem nesses tipos vegetacionais, apresentam um forte padrão sazonal de crescimento,

perdendo o sistema aéreo na estação seca, ficando apenas o rizoma. Em Pernambuco ocorrem cerca de 37 espécies distribuídas em vegetação de Floresta Atlântica Úmida e Seca e em Brejos de Altitude (Yoshida Arns *et al.*, 2002a, b, c).

Tendo em vista o reduzido número de espécies de Marantaceae ocorrendo em florestas decíduas ou semidecíduas, torna-se de grande importância o estudo desse grupo do ponto de vista das interações mutualísticas com os animais polinizadores. O interessante e complexo mecanismo floral e reprodutivo apresentado pela família, associado à estreita relação existente com as abelhas da tribo Euglossini, permite assim, um maior conhecimento do sucesso adaptativo e da manutenção das espécies na comunidade desse ecossistema. De acordo com esses fatores abordados, associados com a baixa incidência de estudos com o grupo das Marantaceae para a América do Sul, principalmente para o Brasil, restringindo-se aos trabalhos de Locatelli *et al.* (2004) em Brejo de Altitude e Leite (2002) em um remanescente de Floresta Atlântica Úmida, esse estudo pretende responder as seguintes questões: 1- De acordo com a similaridade na estrutura floral dentro da família Marantaceae espera-se que haja partilha pelos mesmos polinizadores e 2- Que a ocorrência de apresentação secundária de pólen associada à estrutura floral especializada indica a presença de autoincompatibilidade.

O presente trabalho teve como principais objetivos contribuir para o conhecimento dos mecanismos de polinização de espécies de Marantaceae ocorrentes na Reserva Ecológica do Tapacurá, um remanescente de Floresta Atlântica Semidecídua, comparando a biologia floral, as interações entre as plantas e os visitantes florais e os sistemas reprodutivos de seis espécies. A Tese está organizada em dois Capítulos: o Capítulo I, refere-se ao estudo sobre o mecanismo de polinização e sistema reprodutivo de quatro espécies de Marantaceae (2 espécies de *Calathea*, 1 espécie de *Hylaeanthus* e 1 espécie de *Stromanthe*) e o Capítulo II, aborda o primeiro registro de

visitas de noctuídeos e esfingídeos em flores de duas espécies de *Maranta*, comprovando a sugestão de Andersson (1986) e Vogel (1998) para o gênero.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1. Aspectos morfológicos florais em Marantaceae

Os primeiros estudos detalhando a morfologia floral de espécies da família Marantaceae foram feitos por Lindley (1819, 1826 apud Kennedy, 1978), Nees (1831) e Gris (1859), os quais descreveram as estruturas, a ação explosiva do estilete e a transferência do pólen do estame para a depressão do estilete ou depressão estilar. Lindley e Gris foram os mais detalhistas nas análises morfológicas naquela época. O primeiro pesquisador deu ênfase às descrições das estruturas florais, o qual atribuiu nomes, assim como, observou que os grãos de pólen eram depositados em uma porção do estilete antes da antese floral, fenômeno posteriormente conhecido como protandria. Por sua vez, Gris descreveu uma região glandular que separava a cavidade estigmática da depressão do estilete e ainda ressaltou a necessidade de um agente externo para que houvesse o funcionamento do mecanismo.

Em seguida, Delpino (1869) e Hildebrand (1870) fizeram as mesmas observações que Gris (1859), uma vez que as estruturas haviam sido descritas e nomeadas por Lindley, aprofundando-se um pouco mais no que se referia ao mecanismo do estilete e sugerindo que a organização floral das espécies de Marantaceae evitaria a autogamia. Hildebrand (1870) acreditou que o pólen era transportado pelo mesmo agente que desencadilhava o mecanismo do estilete, sugerindo a ação dos polinizadores.

Muito tempo depois, mais de 100 anos após as primeiras observações, análises morfológicas e anatômicas do mecanismo explosivo do estilete foram feitas por Claßen-Bockhoff (1991) e Claßen-Bockhoff & Pischtschan (2000), respectivamente, em *Thalia geniculata* L. e *Maranta leuconeura* (E. Morren) Petersen. No primeiro trabalho, a autora fez um estudo morfológico do mecanismo de polinização em flores de *Thalia geniculata* registrando todos os movimentos florais, principalmente no momento em que abelhas Xylocopidae introduziam a proboscide na flor, contactando o estilete e desencadeando o processo de polinização, detalhando o rápido movimento do estilete que no total leva menos de 1 segundo. No segundo trabalho, os autores observaram que, nas duas espécies, o estilete possui tecidos parenquimáticos antagônicos, nas porções ventral e dorsal, os quais sofrem mudanças na pressão de turgescência das células ao simples toque (estímulo mecânico). Enquanto o estaminódio cuculado exercia tensão ao prender o estilete, as células possuíam um formato e uma pressão, mudando o posicionamento tensionado através da transferência de sinais elétricos pelo estímulo mecânico. Tal estímulo é o processo de desencatilhamento pelo polinizador, quando a pressão e o formato inicial das células mudam, passando o estilete a se envergar após o completo relaxamento. Ambos os estudos ressaltaram a irreversibilidade do mecanismo.

Várias características morfológicas florais para a família Marantaceae foram destacadas por Vogel (1998) em um trabalho no qual o autor reuniu vários dados a respeito da biologia floral no grupo das monocotiledôneas como: assimetria e zoofilia (melitofilia, psicofilia, esfingofilia e falenofilia), ocorrência de estigmas úmidos, apresentação secundária de pólen, protandria, cleistogamia e existência de nectários septais.

2. 2. Polinizadores e sistema reprodutivo em Marantaceae

Os trabalhos abordando os mecanismos de polinização, reprodução e aspectos comportamentais dos visitantes florais às espécies de Marantaceae têm sido encontrados na Ásia, África e, principalmente, na América Central, sendo poucos os desenvolvidos na América do Sul como Leite (2002) e Locatelli *et al.* (2004).

Delpino (1869) e Hildebrand (1870) estabeleceram idéias a respeito do processo de visita dos animais às flores de Marantaceae e constataram a importância deles no funcionamento do mecanismo floral explosivo e este mecanismo, por sua vez, na prevenção à autogamia. No entanto, as primeiras observações de abelhas da tribo Euglossini visitando flores de Marantaceae foram feitas por Ducke no Pará (1901), sendo este o primeiro registro para o Brasil. A relação entre esse grupo de abelhas e as flores de Marantaceae, indicando uma possível especialização, foi relatada também por outros autores como Vogel (1966) e Dressler (1968).

Um dos estudos mais detalhados, depois das descobertas da relação entre abelhas Euglossini e flores de Marantaceae, foi realizado por Kennedy (1978), no qual a autora fez um relato sobre o mecanismo de polinização explosivo com enfoque para a apresentação secundária de pólen. Descreveu, ainda, aspectos comportamentais das abelhas em flores que abrem espontaneamente e em flores que não abrem, forneceu informações a respeito da distribuição geográfica de várias espécies de *Calathea*, além de descobrir espécies novas para o mesmo gênero. Kennedy (1983) fez registros de polinização por abelhas Euglossini em *Calathea insignis* Petersen e relatou a auto-incompatibilidade para a espécie, apresentando um dos trabalhos pioneiros com enfoque para o sistema reprodutivo dentro da família Marantaceae.

A estreita relação entre o grupo de abelhas Euglossini e flores de Marantaceae foi novamente discutida por Janzen (1971), Ackerman *et al.* (1982) e Ackerman (1985) em suas observações na América Central. Entretanto, Schemske & Horvitz (1984) observaram, além das abelhas da tribo Euglossini, borboletas visitando as flores de *Calathea ovandensis* Matuda no Panamá e através de testes comprovaram que as abelhas foram os efetivos polinizadores, sendo os mais eficientes, enquanto que as borboletas foram menos eficientes no desencatilhamento e polinização das flores. Com o mesmo objetivo, Davis (1987) desenvolveu um trabalho com *Thalia geniculata* L. na Costa Rica e observou que as abelhas e os beija-flores foram os principais grupos de polinizadores da espécie, enquanto que as borboletas não conseguiram desencatilhar as flores, sendo consideradas como pilhadores. O autor relatou a ocorrência de autogamia em *T. geniculata*.

A possibilidade de ocorrência de flores noturnas na família Marantaceae foi sugerida por Andersson (1986) numa compilação de dados da literatura e de herbários a respeito do gênero *Maranta* L. O estudo revelou várias espécies do gênero apresentando flores com características de antese noturna e vespertina, como odor adocicado e, de acordo com essas características, o autor sugeriu, porém sem comprovação, a possibilidade de visitas de animais noturnos, mariposas e esfingídeos. Além disso, o autor inferiu a autogamia parcial para 12 espécies de *Maranta* e alogamia obrigatória para outras duas espécies do mesmo gênero, nas quais a produção natural de frutos era muito baixa.

O sistema reprodutivo de várias espécies de monocotiledôneas foi analisado na Venezuela por Ramirez & Seres (1994), os quais constataram um elevado percentual de autocompatibilidade, com apenas uma espécie de *Calathea* apresentando auto-incompatibilidade. Os mesmo autores em outro trabalho, (Seres & Ramirez 1995), analisaram os polinizadores

dessas espécies e observaram a eficiência de beija-flores desencatilhando as flores de *Stromanthe jacquinii* (Roem. & Schult.) H. Kenn. & Nicolson, enquanto a síndrome de melitofilia teve a maior ocorrência entre as outras espécies da família. No mesmo período, Kress & Beach (1994), ressaltaram a ocorrência da autocompatibilidade para várias espécies da família.

No Brasil, Locatelli *et al.* (2004), estudaram o mecanismo explosivo de polinização de *Saranthe klotzschiana* (Koer.) Eich em uma Floresta Serrana – Brejo de Altitude em Caruaru-PE, e constataram visitas de mariposas diurnas e abelhas médias e grandes das famílias Anthophoridae, Apidae e Colletidae, assim como de três espécies de beija-flores. As abelhas grandes e os beija-flores foram considerados os principais polinizadores devido à eficiência no desencatilhamento do mecanismo de polinização. Os autores concluíram que em função da diversidade dos visitantes, *S. klotzschiana* constitui um importante recurso trófico no ecossistema em que foi estudada. Em outro trabalho realizado no Nordeste do Brasil, Leite (2002) e Leite & Machado (in prep.) observaram espécies de Euglossini e beija-flores visitando as flores de *Stromanthe portiana* A. Gris enquanto que apenas abelhas polinizavam as flores de *Ischnosiphon gracilis* (Rudge) Kôern. e ambas apresentaram auto-incompatibilidade reprodutiva.

Um resumo da situação dos sistemas de polinização e de reprodução em Marantaceae foi feito por Kennedy (2000), a qual mostrou a diversificação nos mecanismos de polinização em espécies de Marantaceae, ressaltando a adaptação das espécies do Novo Mundo à polinização por abelhas de língua longa, como as Euglossini, e no Velho Mundo à polinização por abelhas de língua curta, devido ao encurtamento do tubo floral. No entanto, algumas adaptações morfológicas ocorreram dentro da família que indicam a polinização por mariposas noturnas e esfingídeos, como sugeriu Vogel (1998), e beija-flores. Kennedy (2000) mostrou, ainda, que a família Marantaceae apresenta grande diversidade nos mecanismos reprodutivos com gêneros

autogâmicos como observado em *Maranta*, *Myrosma*, *Saranthe*, *Stromanthe*, *Hylaeanth*e e *Ctenanthe* e em *Ischnosiphon*, *Thalia* e *Pleiotachya*, sendo encontrada cleistogamia obrigatória no gênero *Calathea*, formação de frutos por autopolinização espontânea em espécies de *Maranta*, *Calathea* e *Thalia*, assim como a ocorrência de alogamia para *Marantochloa* e *Donax*.

Levando-se em consideração que, segundo Dahlgren *et al.* (1985), Mabberley (1993), Andersson (1998) e Kennedy (2000), a família Marantaceae possui, aproximadamente, 550 espécies distribuídas, principalmente nos neotrópicos, para apenas 13% das espécies existem informações a respeito dos sistemas de polinização e/ou reprodução, com cerca de 40% dessas informações concentradas em espécies do gênero *Calathea*, levando a crer que muitos estudos e descobertas podem ainda ser feitos na família. A tabela 1 resume o estado atual do conhecimento com relação aos grupos de polinizadores e ao tipo de sistema reprodutivo nas espécies de Marantaceae estudadas até o presente momento. Dos 31 gêneros estimados para a família, a tabela mostra os resultados dos estudos feitos em 14 gêneros. Com um total de 72 espécies estudadas no mundo (13% em relação ao total de espécies da família), das 50 observadas com relação à polinização, 36 delas (72%) possuem referências para a polinização por abelhas da tribo Euglossini e 14 espécies (28%) sendo polinizadas apenas por outros grupos de animais. No que se refere ao tipo de sistema reprodutivo, 33 espécies foram estudadas e observado que a autocompatibilidade prevalece dentre elas (81%).

Tabela 1 – Informações de grupos de polinizadores e sistema reprodutivo das espécies de Marantaceae estudadas no mundo.

Espécies estudadas	Local	Grupos de Polinizadores	Sistema reprodutivo	Referências
<i>Calathea cleistantha</i> Standl.	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kennedy, 1978; Kress & Beach, 1994
<i>C. crotalifera</i> S. Wats.	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Bombus</i> , <i>Thygater</i>)	_____	Kennedy, 2000
<i>C. cuneata</i> H. Kenn.	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kennedy, 1978; Kress & Beach, 1994
<i>C. donnell-smithii</i> K. Schum.	Panamá	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>C. dressleri</i> , H. Kenn.	Panamá	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i>)	_____	Kennedy, 1973
<i>C. furcata</i> H. Kenn.	Panamá	_____	Cleistogamia obrigatória	Kennedy, 2000
<i>C. guzmanoides</i> L. B.Sm. & Idrobo.	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>C. gymnocarpa</i> H.Kenn.	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kennedy, 1978; Kress & Beach, 1994
<i>C. indecora</i> Woodson	Panamá	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>C. inocephala</i> (Kuntze) H. Kenn. & Nicolson	Panamá, Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i> , <i>Euglossa</i>)	_____	Kennedy, 1978; Ackerman, 1985, Kress & Beach, 1994
<i>C. insignis</i> Petersen	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i> , <i>Eulaema</i> , <i>Eufrisea</i>), <i>Thygater</i> , beija-flor	Autocompatível	Janzen, 1971; Kennedy, 1978, 1983; Kress & Beach, 1994
<i>C. lasiostachya</i> Donn. Sm.	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	Autocompatível	Kennedy, 1978; Kress & Beach, 1994
<i>C. latifolia</i> (Willd. ex Link) Klotzsch.	Panamá	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i> , <i>Euglossa</i> , <i>Exaerete</i>)	_____	Kennedy, 1978; Ackerman <i>et al.</i> , 1982
<i>C. longiflora</i> H.Kenn.	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>C. lutea</i> (Aubl.) Schult.	Panamá	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i> , <i>Euglossa</i>)	_____	Kennedy, 1978; Ackerman, 1985
<i>C. macrocephala</i> K. Schum.	México	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>C. marantifolia</i> Standl.	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i> , <i>Euglossa</i>)	Autocompatível	Kennedy, 1978; Kress & Beach, 1994
<i>C. micans</i> (L. Mathieu) Körn.	Costa Rica, México	Abelhas Euglossini, <i>Melipona</i>	Cleistogamia obrigatória	Kress & Beach, 1994; Kennedy, 2000
<i>C. panamensis</i> Rowlee	Panamá	_____	Cleistogamia obrigatória	Kennedy, 2000
<i>C. pernambucica</i>	Brasil	Abelhas Euglossini	Autocompatível	Este estudo
<i>C. ovandensis</i> Matuda	México	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i> , <i>Euglossa</i> , <i>Exaerete</i> , <i>Bombus</i>)	Autocompatível	Schemske & Horvitz, 1984, Horvitz & Schemske, 1990; Kennedy, 2000
<i>C. similis</i> H.Kenn.	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kress & Beach, 1994
<i>C. timothei</i> H.Kenn.	Colômbia	Aves	_____	Kennedy, 2000
<i>C. trichoneura</i> H.Kenn.	Panamá	Abelhas	_____	Kennedy, 2000
<i>C. venusta</i> H. Kenn.	Panamá, Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Kennedy, 1973; Kress & Beach, 1994

(Continuação)

<i>C. villosa</i> Lindl.	Panamá, Brasil	Abelhas Euglossini	Autocompatível	Kennedy, 2000; Este estudo
<i>C. vinosa</i> H. Kenn.	Costa Rica	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i> , <i>Eulaema</i>)	_____	Kennedy, 1973
<i>C. warscewiczii</i> (L. Mathieu ex Planch.) Körn.	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kress & Beach, 1994
<i>Cominsia gigantea</i> K Schum	Ásia	Possíveis noctúideos	_____	Kennedy, 2000
<i>Ctenanthe dasycarpa</i> (Donn. Sm.) K. Schum.	Colômbia	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>Donax camiformis</i>	Ásia	_____	Autoincompatível	Kennedy, 2000
<i>Hylaeanthus hexantha</i> (Poeppig. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker	Brasil	Abelhas Euglossini e beija-flor	Autocompatível	Este estudo
<i>Ischnosiphon ellipticus</i> Idrobo	Colômbia	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Vogel, 1966
<i>I. gracilis</i> (Rudge) Koern.	Brasil	Abelhas Euglossini	_____	Leite, 2002; Leite & Machado (in prep.)
<i>I. inflatus</i> L. Andersson	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kress & Beach, 1994
<i>I. obliquus</i> (Rudge) Koern.	Colômbia	Abelhas Euglossini (<i>Eulaema</i>)	_____	Vogel, 1966
<i>I. pruinosus</i> (W. Bull ex Regel) Petersen	Panamá	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i>)	_____	Kennedy, 1978
<i>Maranta amazonica</i> L. Andersson	Equador	Possíveis noctúideos e esfingídeos	Parcialmente autocompatível *	Andersson, 1986
<i>M. amplifolia</i> K. Schum.	Equador	_____	Alogamia obrigatória	Andersson, 1986
<i>M. arundinacea</i> L.	Equador	Possíveis noctúideos e esfingídeos	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. divaricata</i> Roscoe	Equador	Possíveis noctúideos e esfingídeos	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986; Kennedy, 2000
<i>M. divaricata</i> Roscoe	Brasil	Noctúideos e esfingídeos	Autocompatível	Este estudo
<i>M. gibba</i> Sm. & Rees	Equador	Possíveis noctúideos e esfingídeos	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986; Kennedy, 2000
<i>M. incrassata</i> L. Andersson	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. indica</i> Tussac.	Costa Rica	_____	Autocompatível	Kennedy, 2000
<i>M. lindmanii</i> L. Andersson	Equador	_____	Alogamia obrigatória	Andersson, 1986
<i>M. linearis</i> L. Andersson	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. noctiflora</i> Regel	Equador, Costa Rica	Possíveis noctúideos e esfingídeos	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986; Kennedy, 2000
<i>M. parvifolia</i> Petersen	Equador, Costa Rica	Possíveis noctúideos e esfingídeos	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986; Kennedy, 2000
<i>M. protracta</i> Miq.	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. protracta</i> Miq.	Brasil	Noctúideos e esfingídeos	Autocompatível	Este estudo
<i>M. ruiziana</i> Körn.	Equador	_____	Alogamia obrigatória	Andersson, 1986

(Continuação)

<i>M. rupicola</i> L. Andersson	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. sobolifera</i> L. Andersson	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. tuberculata</i> L. Andersson	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>M. zingiberina</i> L. Andersson	Equador	_____	Parcialmente autocompatível	Andersson, 1986
<i>Monotagma laxum</i> (Poepp. & Endl.) K. Schum., <i>M. tomentosum</i> K. Schum.	Colômbia	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i>)	_____	Vogel, 1966
<i>Pleiotachya pruinosa</i> (Regel) K. Schum.	Costa Rica	Abelhas Euglossini	_____	Kress & Beach, 1994
<i>Phrynium oliganthum</i> Merr., <i>P. parvum</i> (Ridl.) Holtum., <i>P. rheedei</i> Suresh & Nicolson	Ásia	Abelhas Halictidae	_____	Kennedy, 2000
<i>Saranthe klotzschiana</i> (Körn.) Eichler	Brasil	Abelhas Euglossini, <i>Colletidae</i> e beija-flores, mariposa	Autocompatível	Locatelli <i>et al.</i> (2004)
<i>Stachyphrynium cylindricum</i> K. Schum., <i>S. griffithii</i> K. Schum., <i>S. jagorianum</i> (K. Koch) K. Schum.	Ásia	Abelhas Halictidae	_____	Kennedy, 2000
<i>Stromanthe jacquinii</i> (Roem. & Schult.) H. Kenn. & Nicolson.	Panamá, Venezuela	Abelhas Euglossini (<i>Euglossa</i>), beija-flores	Autocompatível	Ackerman, 1985; Ramirez & Seres, 1994; Seres & Ramirez, 1995
<i>S. porteania</i> Gris	Brasil	Abelhas Euglossini, beija-flores	_____	Leite & Machado, in prep.; Leite, 2002
<i>S. tonckat</i> (Aubl.) Eichler.	Venezuela, Brasil	Abelhas Anthophoridae e beija-flor	Autocompatível	Ramirez & Seres, 1994; Seres & Ramirez, 1995; Este estudo
<i>Thalia dealbata</i> Fraser	Costa Rica	_____	Autocompatível	Kennedy, 2000
<i>T. geniculata</i> L.	Costa Rica, Indonésia	Abelhas <i>Xylocopa</i> e beija-flores	Autocompatível	Davis, 1987; Claßen-Bockhoff, 1991; Kennedy, 2000

* Segundo Andersson, “parcialmente autocompatível” significa espécies em que há a formação de frutos tanto por autopolinizações quanto por polinizações cruzadas.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERMAN, J. D. 1985. Euglossini bees and their nectar host. In: D'Arcy W. G., Correy, M. D. A., eds. **The botany and natural history of Panama**. St. Louis: Missouri Botanical Garden. p. 225-233.
- ACKERMAN, J. D., MESLER, M. R., LU, K. L. & MONTALVO, A. M. 1982. Food-foraging behaviour of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? **Biotropica** **14**: 241-248.
- ANDERSSON, L. 1986. Revision of *Maranta* subgen. *Maranta* (Marantaceae). **Nordic Journal of Botany** **6**: 729-756.
- ANDERSSON, L. 1998. Marantaceae. In: K. Kubitzki (ed.). **The Families and Genera of Vascular Plants**. Volume IV. Flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Graminae). Springer-Verlag, Berlin. p. 278-293.
- BARRETT, S. C. H., BAKER, A. M. & JESSON, L. K. 2000. Mating strategies in monocotyledons. **Monocots: Systematics and Evolution**. Eds. K. L. Wilson and D. A. Morrison (CSIRO: Melbourne). p. 258-269.
- CLABEN-BOCKHOFF, R. 1991. Untersuchungen zur Konstruktion des Bestäubungs-apparates von *Thalia geniculata* (Marantaceen). **Botanica Acta** **104**: 183-193.
- CLABEN-BOCKHOFF, R. & PISCHTSCHAN, E. 2000. The explosive style in Marantaceae – Preliminary results from anatomic studies. In: Spat, Speel, eds. **Plant Biomechanics**. New York: Thelme-Verlag. p. 515-521.

- DAHLGREN, R. M. CLIFFORD, H. T. & YEO, P. F. 1985. **The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy.** New York: Springer-Verlag. p. 369-373.
- DAVIS, M.A. 1987. The role of flower visitors in the explosive pollination of *Thalia geniculata* (Marantaceae), a Costa Rican marsh plant. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **114**: 134-138.
- DELPINO, F. 1869. Breve cenno sulle relazioni biologiche e genealogiche delle Marantaceae. **Nuovo Giornale Botanico Italiano** **1**: 293-306.
- DRESSLER, R. L. 1968. Pollination by Euglossini bees. **Evolution** **22**: 202-210.
- DUCKE, A. 1901. Beobachtungen über Blütenbesuch, Erscheinungszeit der bei Pará vorkommenden Bienen. **Zeitschrift für Systematik Hymenoptera und Diptera** **1**: 25-63.
- ENDRESS, P. K. 1994. **Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers.** Cambridge University Press, Cambridge, 1st edition. 511p.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. VAN DER 1979. **The Principles of Pollination Ecology.** London, Pergamon Press. 3 edition. 244 p.
- GRIS, A. 1859. Observations sur la fleur dès Marantées. **Annales des Sciences Naturelles** **IV**. **12**: 193-219.
- HARDER, L. D. 2000. Pollen dispersal and the floral diversity of monocotyledons. **Monocots: Systematics and Evolution.** Eds. Wilson, K. L. and Morrison, D. A. (CSIRO: Melbourne). p. 243-257.
- HEYWOOD, V. H. 1978. **Flowering plants of the world. Marantaceae.** Oxford University Press. p. 300-301.

- HILDEBRAND, F. 1870. F. Delpino's weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich mit Zusätzen und Illustrationen. **Botanische Zeitung** **28**: 617-625.
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. **Ecology** **71**: 1085-1097.
- HOWELL, G. J., SLATER, A. T. & KNOX, R. B. 1993. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. **Australian Journal of Botany** **41**: 417-438.
- JANZEN, D. H. 1971. Euglossini bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science** **171**: 203-205.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. **Plant Systematics: A Phylogenetic Approach**. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts, EUA. 464p.
- KENNEDY, H. 1973. Notes on Central American Marantaceae I. New species and records from Panamá and Costa Rica. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **60**: 413-426.
- KENNEDY, H. 1978. Systematic and pollination of the "closed-flowered" species of *Calathea* (Marantaceae). **University of California Publication in Botany** **71**: 1-90.
- KENNEDY, H. 1983. *Calathea insignis* (hoja negra, hoja sal, bijagua, rattlesnake plant). In: Janzen D. H. Ed. **Costa Rica Natural History**. Chicago: University of Chicago Press.
- KENNEDY, H. 2000. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. **Monocots: Systematics and Evolution**. Eds. Wilson, K. L. and Morrison, D. A. (CSIRO: Melbourne). p. 335-344.
- KRESS, W. J. & BEACH, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenheide, H. A. & Hartshorn, G. S., eds. **La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press. p. 161-387.

- LADD, P. G. 1994. Pollen presents in the flowering plants – form and function. **Botanical Journal of the Linnean Society** **115**: 165-195.
- LEITE, A. V. L. (2002). Biologia floral e sistema reprodutivo de duas espécies simpátricas de Marantaceae no Nordeste do Brasil: *Ischnosiphon gracilis* (Rudge) Köern. e *Stromanthe porteana* A. Gris. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco. Recife. 50p.
- LOCATELLI, E., MACHADO, I. C. & MEDEIROS, P. 2004. *Saranthe klotzschiana* (Marantaceae) e seu mecanismo de polinização explosivo. **Revista Brasileira de Botânica** **27**: 769-777.
- MABBERLEY, D. J. 1993. **The Plant-book. A portable dictionary of the higher plants.** Cambridge University Press 4ed. 706p.
- NEES, V. 1831. Ueber die Gattungen *Maranta* und *Thalia*. **Linnaea** **6**: 303-342.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. **The Natural History of Pollination.** Timber Press Portland, Oregon. 479p.
- RAMIREZ, N. & SERES, A. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. **Plant Systematics and Evolution** **190**: 129-142.
- RICHARDS, A. J. 1986. **Plant Breeding Systems** – London: George Allen & Unwin, London. 529p.
- SCHEMSKE, D. W. & HORVITZ, C. C. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. **Science** **225**: 519-521.
- SERES, A. & RAMIREZ, N. 1995. Biologia floral y polinizacion de algunas monocotiledóneas de um bosque nublado venezolano. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **82**: 61-81.

- SIMPSON, B. B. & NEFF, J. L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **68**: 301-322.
- VOGEL, S. 1966. Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und *Gloxinia*. **Österreichischen Botanischen Zeitschrift**. Springer-Verlag. Wien. p. 302-361.
- VOGEL, S. 1998. Floral Biology. In: K. Kubitzki ed. **The families and genera of vascular plants**. Vol .III. Flowering plants, Monocotyledons, Lilianae (except Orchidaceae). p. 34-48. Springer-Verlag, Berlin.
- YEO, P. F. 1993. **Secondary pollen presentation. Form, function and evolution**. Springer-Verlag Wien. New York. p. 209-213.
- YOSHIDA ARNS, K., MAYO, S. J. & ALVES, M. V. 2002a. Morfologia de Marantaceae ocorrente no estado de Pernambuco, Brasil. **Iheringia** **57**: 3-20.
- YOSHIDA ARNS, K., MAYO, S. J. & ALVES, M. V. 2002b. O gênero *Maranta* L. (Marantaceae) no estado de Pernambuco, nordeste do Brasil. **Insula** **31**: 39-57.
- YOSHIDA ARNS, K., MAYO, S. J. & ALVES, M. V. 2002c. O gênero *Stromanthe* Sond. (Marantaceae) no estado de Pernambuco - nordeste do Brasil. **Ernstia** **12**: 31-42.

4. Manuscritos a serem submetidos ao periódico *Annals of Botany*

**MECANISMOS DE POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO DE QUATRO
ESPÉCIES DE MARANTACEAE EM FLORESTA ATLÂNTICA SEMIDECÍDUA NO
NORDESTE DO BRASIL**

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA^{1,2} & ISABEL CRISTINA MACHADO¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, CCB, Universidade Federal de Pernambuco, 50372-970, Recife-PE, Brasil; Fax: +55 81 21268348

² Autor para correspondência, e-mail: lagt@ufpe.br ou lagteixeira@yahoo.com.br

**MECANISMOS DE POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO DE QUATRO
ESPÉCIES DE MARANTACEAE EM FLORESTA ATLÂNTICA SEMIDECÍDUA NO
NORDESTE DO BRASIL***

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA^{1, 2} & ISABEL CRISTINA MACHADO¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, CCB, Universidade Federal de Pernambuco, 50372-970, Recife-PE, Brasil; Fax: +55 81 21268348

² Autor para correspondência, e-mail: lagt@ufpe.br ou lagteixeira@yahoo.com.br

* Parte da Tese de Doutorado apresentada pela primeira autora ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.

Título curto: Polinização e reprodução em Marantaceae no Brasil.

Palavras chave: Marantaceae, Floresta Atlântica, melitofilia, ornitofilia, *Calathea*, *Stromanthe*, *Hylaeanth*e, apresentação secundária de pólen.

ABSTRACT

The pollination mechanisms, floral biology and breeding systems of *Calathea pernambucica* Loes., *Calathea villosa* Lindl., *Hylaeanthus hexantha* (Poeppig. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker e *Stromanthe tonckat* (Aubl.) Eichler were investigated from Mar 2001 to Set 2004, in a remnant of Semi-deciduous Atlantic Forest in Pernambuco state, northeastern Brazil, Estação Ecológica do Tapacurá (8°3'S e 35°10'W). The flowering and fruiting period are synchronous among the four species. It occurs in the wet season between March and August. The four species are herbaceous, perennial with asymmetric tubular flowers due to the fusion between androecium and style. The androecium is modified in sterile petaloid staminodes, the gynoecium has an explosive style and it is attached through the cucullate staminode. The deposition of pollen grains occurs in the pre-anthesis phase and the secondary pollen presentation occurs on the depression of the style. The flowers measure from 8 to 37 mm in length with anthesis beginning around 0430 pm; at this time the nectar has already been available to the floral visitors. The nectar production is available until 1200 am, and the mean volume on the first hours of day is between 2 to 6.5 µl and the mean sugar concentration is from 25 to 30%. This is characteristic of Mellithophilous and Ornithophilous flowers. Regarding the floral visitors, we recorded legitimate visits of Euglossini bees in the two species of *Calathea*, being the main pollinators, and of hummingbirds, *Phaethornis ruber* (*Phaethorninae*) as the main pollinators of *Hylaeanthus hexantha* and *Stromanthe tonckat*. It was observed illegitimate visits of diurnal moths and butterflies in the four species; therefore these visitors did not release the explosive mechanisms of the flower. The four Marantaceae species present an elaborate mechanism of pollination and self-

compatibility, however only the *Calathea villosa* had the output of fruits by spontaneous self-pollination.

RESUMO

O estudo dos mecanismos de polinização, biologia floral e do sistema reprodutivo de *Calathea pernambucica* Loes., *Calathea villosa* Lindl., *Hylaeanthus hexantha* (Poeppig. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker e *Stromanthe tonckat* (Aubl.) Eichler foi realizado no período de Mar. 2001 a Set. 2004, em um remanescente de Floresta Atlântica Semidecidual de Pernambuco, Nordeste do Brasil, Estação Ecológica do Tapacurá (8°3'S e 35°10'W). Os períodos de floração e frutificação são sincrônicos nas quatro espécies, ocorrendo na estação de maior pluviosidade, de março a agosto. As espécies são herbáceas, perenes, apresentando flores assimétricas, tubulosas devido à fusão do androceu com o estilete. As flores são protândricas e o androceu é modificado em estruturas petalóides e o gineceu possui um estilete explosivo, o qual encontra-se preso por um dos estaminódios, o cuculado. A deposição dos grãos de pólen ocorre em fase de pré-antese, e a apresentação secundária de pólen na depressão estilar. As flores medem de 8 a 37 mm de comprimento com antese iniciando por volta das 0430 h, horário em que o néctar já está disponível aos visitantes florais. A produção de néctar estende-se até às 1200 h, sendo o volume médio nas primeiras horas do dia entre 2 e 6,5 µl e a concentração média de 25 a 30%, característico de flores melitófilas e ornitófilas. Com relação aos visitantes florais, foram registradas visitas legítimas de abelhas Euglossini nas duas espécies de *Calathea*, sendo os principais polinizadores e de beija-flores, *Phaethornis ruber* (Phaethorninae) como os principais polinizadores de *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat*. Foram observadas visitas ilegítimas

de mariposas diurnas e borboletas nas quatro espécies, pois não desencatilhavam o mecanismo explosivo das flores. As quatro espécies apresentam um mecanismo elaborado de polinização ao mesmo tempo que são autocompatíveis, porém apenas em *Calathea villosa* houve a produção de frutos por autopolinização espontânea, evidenciando nas outras três espécies a importância dos animais polinizadores.

INTRODUÇÃO

Na família Marantaceae, em que as flores apresentam características morfológicas e biológicas complexas como assimetria, modificação do androceu em estames petalóides e um estilete com movimento explosivo em que a possibilidade de polinização acontece apenas uma única vez (Kennedy, 1978; Howell et al., 1993; Yeo, 1993; Andersson, 1998; Vogel, 1998; Harder, 2000), os animais polinizadores precisam ser bastante eficientes para que o sucesso reprodutivo ocorra.

Diante dessa morfologia floral, foi sugerida e observada uma especificidade entre as espécies de Marantaceae e as abelhas da tribo Euglossini no Novo Mundo, sendo estas consideradas como os principais e mais eficientes polinizadores, agindo no processo de desencatilhamento do estilete explosivo e, dessa forma, promovendo a polinização (Janzen, 1971; Kennedy, 1973, 1978, 1983, 2000; Ackerman et al., 1982; Ackerman, 1985; Andersson, 1998). Por outro lado, outros grupos de animais, como borboletas e beija-flores, foram observados polinizando flores de várias espécies de Marantaceae (Kennedy, 1978, 2000; Schemske & Horvitz, 1984; Davis, 1987; Bawa, 1990; Claßen-Bockhoff, 1991; Kress & Beach, 1994; Leite & Machado, in prep.; Locatelli et al., 2004). Além de todos os fatores citados anteriormente, o

sucesso nos mecanismos de polinização na família Marantaceae depende da precisão na deposição do pólen no corpo do animal polinizador (Claßen-Bockhoff, 1991; Claßen-Bockhoff & Pischtschan, 2000), independentemente a que grupo esse vetor pertença.

Em associação a este complexo mecanismo, as flores são protândricas com os grãos de pólen sendo apresentados, na antese floral, em uma depressão do estilete, portanto, de forma secundária (Kennedy, 1978, 1983, 2000; Yeo, 1993; Andersson, 1998; Vogel, 1998). Mesmo com o elaborado mecanismo de polinização das espécies de Marantaceae, a grande maioria das espécies apresenta autocompatibilidade genética (Kennedy, 2000). Poucos trabalhos, entretanto, levando-se em consideração o número total de espécies da família, exploram profundamente o sistema reprodutivo. Alguns destes relatam a ocorrência de autogamia, como os de Davis (1987) para *Thalia geniculata*, Andersson (1986) para 12 espécies do gênero *Maranta*, Ramirez & Seres (1994) para *Stromanthe jacquinii* e *S. tonckat*, Kress & Beach (1994) em várias espécies da família, Kennedy (2000) para flores cleistogâmicas de *Calathea* e Locatelli et al. (2004) em *Saranthe klotzschiana*. Outros trabalhos, por outro lado, mencionaram auto-incompatibilidade em algumas espécies de Marantaceae como os de Kennedy (1983) para *Calathea insignis*, e Ramirez & Seres (1994), para uma espécie não identificada de *Calathea*.

A família Marantaceae apresenta distribuição pantropical (Heywood, 1978), possuindo 550 espécies, das quais 350 ocorrem nos neotrópicos (Dahlgren et al., 1985; Mabberley, 1993; Andersson, 1998). A América tropical possui 80% das espécies (Kennedy, 2000), sendo 37 encontradas em Pernambuco (Yoshida Arns et al., 2002a, b, c). Levando-se em consideração a representatividade da família em Pernambuco e que as espécies desse trabalho são sincronopátricas, além da importância das abelhas Euglossini, ressaltada pela literatura, por ser um grupo chave para a manutenção da família Marantaceae, objetivamos estudar os aspectos da

biologia floral, os mecanismos de polinização e de reprodução, sugerindo a possibilidade da partilha de polinizadores entre as quatro espécies desta família.

MATERIAL E MÉTODOS

Local do estudo

Os estudos e observações de campo foram desenvolvidos no período de março de 2002 a setembro de 2004 na Estação Ecológica do Tapacurá (figura 1), na Mata do Camocim, localizada no Município de São Lourenço da Mata, Pernambuco, na margem norte da Barragem do Tapacurá (FIDEM, 1987), entre as coordenadas 8°01'S e 35°11'W, distando, aproximadamente, 60 km do Recife. A Estação Ecológica do Tapacurá possui 776 ha de área total, abrangendo a barragem e o represamento do Rio Tapacurá, dos quais cerca de 382 ha representam fragmentos de três Matas, a Mata do Toró, a Mata do Camocim e a Mata do Alto da Buchada (Coelho, 1979; Azevedo Júnior, 1990). As altitudes variam de 175 a 341 m, predominando encostas de declive superiores a 30% (FIDEM, 1987) e o clima é do tipo C2AS'a', Megatérmico úmido (Reis, 1970). De acordo com Vasconcelos-Sobrinho (1949) e Andrade-Lima (1960), este município pertence à super-região de Floresta Seca, Floresta Estacional Semidecidual, predominando vegetação do tipo perenifolia a semidecídua, sendo a Estação Ecológica do Tapacurá um dos raros remanescentes deste ecossistema no Estado.

Espécies estudadas e fenologia reprodutiva

Foram estudadas as espécies *Calathea pernambucica* Loes., *C. villosa* Lindl., *Hylaeanthus hexantha* (Poeppig. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker e *Stromanthe tonckat* (Aubl.) Eichler em populações naturais ocorrentes em trilhas no interior da Floresta e em clareiras. As populações de *C. pernambucica*, *C. villosa* e *H. hexantha* foram localizadas e devido à impossibilidade da contagem do número total de indivíduos que formavam os aglomerados, os mesmos tiveram suas áreas medidas. Apenas os indivíduos de *S. tonckat* foram contados, sendo utilizados na amostra cerca de 30 indivíduos, pois não ocorriam em agrupamentos e sim espaçadamente dentro da Floresta.

A fenologia da floração e da frutificação foi acompanhada quinzenalmente no campo, em 2002 e mensalmente nos anos de 2003 e 2004, sendo registrados em fichas de campo a época e duração da floração, assim como os períodos de emissão de frutos verdes e maduros em 20 indivíduos de *S. tonckat* e em um dos agrupamentos formados pelas duas espécies de *Calathea* e *H. hexantha*. Os padrões de floração das espécies foram descritos de acordo com as classificações de Gentry (1974) e Newstrom et al. (1994).

Biologia e morfologia floral

Os dados relacionados à biologia e morfologia floral como o horário, a duração e a sequência de antese, a receptividade do estigma, o número de flores abertas por inflorescência e a disponibilidade de néctar e pólen, foram averiguados diretamente no campo utilizando os 20 indivíduos focais de *S. tonckat* e em um dos agrupamentos formados pelas outras três espécies,

Calathea pernambucica, *C. villosa* e *H. hexantha*. Em laboratório foi feita a coleta de dados relacionados à viabilidade polínica, através da técnica de coloração do citoplasma por carmim acético 2% (Radford et al., 1974), e a contagem direta, em microscópio estereoscópico, dos grãos de pólen, utilizando-se todo o conteúdo da única teca em 20 flores de diferentes indivíduos de cada espécie. A contagem do número de óvulos por flor também foi feita diretamente sob microscópio estereoscópico, sendo posteriormente calculada a razão pólen/óvulo (Cruden, 1977, 2000). Todas as medidas foram analisadas e comparadas estatisticamente pelo teste de Kruskal-Wallis, sendo aplicado o método de Dunn que indicou, mais especificamente, entre quais valores médios existem diferenças significativas (BioEstat 2.0) (Ayres et al., 2000). Foram feitos desenhos esquemáticos comparativos das flores das quatro espécies, com auxílio de câmara clara acoplada a um microscópio estereoscópico, ressaltando-se as diferenças morfométricas das estruturas reprodutivas.

A concentração de açúcares e o volume do néctar foram medidos, respectivamente, em flores previamente ensacadas de diferentes indivíduos, com auxílio de refratômetro de bolso (Atago® - 0-32% e 28-62%) e micro-seringas (Microliter® - 5 µl) (Dafni, 1992), às 0800 h e 1200 h, utilizando-se dez flores de cada espécie de indivíduos distintos. Os valores foram analisados e comparados pelo teste de Kruskal-Wallis (BioEstat 2.0) (Ayres et al., 2000). A receptividade do estigma foi determinada, no campo, em três horários do dia, às 0530, 1000 e 1400 h, utilizando-se 10 flores de cada espécie de indivíduos diferentes, através da reação com peróxido de hidrogênio (Zeisler, 1938).

Visitantes florais

Foram realizadas observações, no campo, sobre frequência, duração e comportamento dos visitantes florais, assim como o resultado das visitas (polinização ou pilhagem) de acordo com a eficiência no desencatilhamento do mecanismo floral e com o local de deposição do pólen no animal. A frequência dos visitantes foi verificada ao longo de, aproximadamente, 152 horas para cada espécie, sendo registrados o número de visitas totais em cada hora (censo). Os visitantes foram então classificados como muito frequentes (≥ 4 visitas.hora⁻¹), frequentes (± 3 visitas.hora⁻¹), pouco frequentes (± 2 visitas.hora⁻¹) ou raros (≤ 1 visita.hora⁻¹). Alguns insetos das ordens Hymenoptera e Lepidoptera foram coletados e montados para identificação. Os beija-flores foram identificados através de descrições e fotografias, por comparação, usando-se bibliografia especializada (Grantsau, 1989; Sick, 1997).

Sistema reprodutivo

Para a análise do sistema reprodutivo das quatro espécies foram realizados experimentos controlados no campo de autopolinização manual, autopolinização espontânea e polinização cruzada, utilizando-se pelo menos 10 indivíduos de cada espécie para cada tratamento, de acordo com as indicações de Radford et al. (1974). Em *Calathea perambucica*, *C. villosa* e *Hylaeanthus hexantha* os cruzamentos foram feitos entre indivíduos de agrupamentos distintos ou, quando realizado no mesmo agrupamento, foram selecionadas plantas com no mínimo 50 m de distância entre si. Nos diferentes tratamentos, os botões em fase de pré-antese foram isolados com sacos de “voil” e o tipo de polinização desejada feita no dia seguinte, por ocasião da antese. Em outras

ocasiões, flores abertas, porém engatilhadas, foram utilizadas para os experimentos controlados de polinização. O controle (polinização natural) foi feito a partir da marcação das flores abertas em diferentes dias sendo, posteriormente, contados o número de frutos e sementes formados em todos os tratamentos. Os resultados foram comparados entre si através do teste do Qui-Quadrado (X^2 / BioEstat 2.0) (Ayres et al., 2000).

A verificação do crescimento dos tubos polínicos foi feita através de polinizações manuais em laboratório, utilizando-se 20 flores de cada espécie, as quais foram acondicionadas em caixas de acrílico com ágar 2%. As flores polinizadas foram fixadas em FAA 70%, em intervalos de 8, 12, 24 e 48 h após as polinizações e, posteriormente foram tratadas com NaOH, coradas com azul de anilina e analisadas em microscópio de fluorescência (Martin, 1959). Flores utilizadas como controle (polinização natural), cujo mecanismo havia sido desengatilhado no campo, por animais polinizadores, também foram fixadas e analisadas para comparação após 12 e 24 h da polinização.

Material botânico

Ramos florais das quatro espécies foram coletados e herborizados, de acordo com as técnicas usuais e, posteriormente, identificados e depositados, como espécimes testemunho, nos Herbários UFP - Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco, e IPA - Dárdano de Andrade Lima, da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (UFP n^{os} 51376, 51378, 51379, 51380).

RESULTADOS

Características das plantas e fenologia da floração

As espécies *Calathea pernambucica*, *C. villosa*, *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat* são plantas herbáceas perenes com ramificações foliares, que partem do rizoma, e possuem vida curta, como é característico para a família Marantaceae. *Calathea pernambucica*, *C. villosa* e *H. hexantha* medem, aproximadamente, 50, 80 e 50 cm de altura, respectivamente, e possuem hábito rosulado, em que parte das folhagens desenvolve-se ao nível do solo. *Stromanthe tonckat*, por sua vez, caracteriza-se pelo hábito caulescente, apresentando ramificações, e medindo cerca de 2.0 m de altura. É comum encontrar as quatro espécies em locais sombreados e úmidos, normalmente ao lado de córregos no interior da Floresta.

Os indivíduos de *C. pernambucica*, *C. villosa* e *H. hexantha* ocorrem em aglomerados, formando populações densas, ocupando áreas totais de, aproximadamente, 120 m², 325 m² e 2.800 m², respectivamente, distribuídas em duas populações distintas para cada espécie. Enquanto que os indivíduos de *Stromanthe tonckat* são encontrados esparçadamente nas trilhas do interior da mata, não havendo a formação de densas populações.

No período da estação chuvosa, que ocorreu de março a agosto, as plantas das quatro espécies exibiram todo o sistema aéreo com folhas vistosas, apresentando as fenofases de floração e frutificação simultaneamente e sincrônicas entre si (figura 2), com picos de floração entre os meses de abril e maio. Entretanto, no período de setembro a fevereiro, correspondente aos meses de baixa pluviosidade e, portanto, à estação seca, ocorre uma maior incidência de luz no interior da Floresta devido à perda das folhas por grande parte das espécies arbóreas. Foi

observado nesse mesmo período que *C. pernambucica*, *C. villosa* e *H. hexantha*, espécies de hábito herbáceo rosulado, perderam todo o sistema aéreo devido a senescência das folhas ficando as mesmas apenas com o sistema subterrâneo, os rizomas, em estado de dormência. Ao sinal das primeiras chuvas, o caule subterrâneo emite os primórdios das folhas e logo em seguida os escapos florais, caracterizando o início da floração. Os primeiros frutos começam a se desenvolver cerca de 15 a 20 dias depois do início da floração. *Stromanthe tonckat*, permanece com o sistema aéreo vivo, mas com poucas folhas e estas bastante secas, mesmo durante a estação seca.

Biologia e morfologia floral

As flores das quatro espécies são assimétricas, hermafroditas e agrupadas em inflorescências em escapos que partem do rizoma, como em *C. pernambucica*, *C. villosa* e *H. hexantha*, ou nos ramos terminais, como em *S. tonckat*. A abertura das flores inicia pela base das inflorescências em direção ao ápice. As flores das quatro espécies são compostas por um cálice com 3 sépalas e corola com 3 pétalas livres, membranáceas, por um androceu modificado em estames petalóides e por um estilete explosivo. O androceu e o estilete encontram-se basalmente unidos formando o tubo floral. As flores estão envoltas por bractéolas e inseridas em brácteas, formando inflorescências.

Em *C. pernambucica* a inflorescência possui forma cilíndrica e é composta por brácteas dispostas circularmente, apresentando de 3 a 4 flores cada uma. Em *C. villosa* a inflorescência é do tipo espiga e composta por brácteas alternas espiraladamente, nas quais são produzidas de 6 a

8 flores ($z = 3,6151$, $p < 0,05$). Com relação à produção de flores por inflorescências, verificamos que *C. pernambucica* apresentou maior média quando comparado com *C. villosa*.

As flores das duas espécies, *C. pernambucica* e *C. villosa*, possuem o androceu formado por estames petalóides de coloração amarela e por apenas um estame fértil com uma teca funcional, sendo a outra petalóide (apêndice). O conjunto de estaminódios petalóides é formado por um exterior, um caloso, sendo os maiores dos verticilos florais e os mais vistosos, e um estaminódio cuculado. Este último possui a forma de um capuz e mantém sob pressão o estilete, antes da flor ser visitada. Após um simples toque do animal polinizador em uma projeção lateral que serve como “gatilho”, o estilete é lançado para frente deixando a carga polínica geralmente no aparelho bucal do animal. O gineceu é composto por um estilete curvo e carnoso, no qual existe uma depressão na porção anterior ao estigma, onde os grãos de pólen são apresentados antes da antese floral, de forma secundária. Todos os estaminódios e o estilete unidos, formam um tubo floral longo e estreito (figura 3 A e B). O ovário é ínfero com 3 lóculos e 3 óvulos, possuindo nectários septais (v. Smets et al., 2000).

Em *H. hexantha* e em *S. tonckat* pode ocorrer de uma a três inflorescências do tipo panícula, por planta, com flores pediceladas apresentando em média 54 e 20 flores por inflorescência, respectivamente. A comparação das médias de flores por inflorescência foi estatisticamente diferente ($z = 4,0359$, $p < 0,05$), mostrando que há uma maior produção de flores em *H. hexantha*. Cada pedicelo emite duas flores, as quais possuem o androceu, formado, também, por apenas um estame fértil com uma teca funcional e a outra petalóide (apêndice), dois estaminódios externos, um estaminódio caloso e um estaminódio cuculado. O gineceu também possui um estilete curvo e curto em relação às espécies de *Calathea*, uma cavidade estigmática e anteriormente a ela existe a depressão estilar, local da apresentação secundária do pólen, o qual é

depositado em fase de pré-antese (figura 3 C e D). Os ovários dessas duas espécies, assim como em *Calathea* são ínferos, porém, são uniloculares e uniovulados. Os estaminódios petalóides de *H. hexantha* são amarelos, enquanto que em *S. tonckat* eles são lilases. O mecanismo de ação do estaminódio cuculado foi o mesmo descrito anteriormente para as duas espécies de *Calathea* e os nectários, também são septais (v. Smets et al., 2000).

Com relação aos caracteres morfométricos florais, as medidas mostraram que o comprimento do tubo, formado pela junção dos estaminódios petalóides e o estilete, é maior em *Calathea pernambucica* e em *C. villosa*, 37 e 31 mm, respectivamente, embora não difiram estatisticamente entre si. Entretanto, quando foram comparados os comprimentos dos tubos de *C. pernambucica* com *H. hexantha* e *C. pernambucica* com *S. tonckat* os testes mostraram que houveram diferenças significativas ($z = 3,8255$ e $z = 5,7382$, $p < 0,05$, respectivamente), sendo verificado o mesmo na comparação entre *C. villosa* e *S. tonckat* ($z = 3,8255$, $p < 0,05$).

O número de grãos de pólen por flor foi maior em *C. villosa*, 509, e menor em *H. hexantha*, 54 por teca, diferindo estatisticamente entre as quatro espécies. A razão P/O também foi diferente entre as espécies, exceto entre *C. pernambucica* e *H. hexantha*. Entretanto, a viabilidade polínica foi de 100% para *H. hexantha* e *S. tonckat*, enquanto que nas espécies de *Calathea* os valores foram menores, ocorrendo diferenças significativas quando foram comparados os valores de *C. pernambucica* com *C. villosa*, com *H. hexantha* e com *S. tonckat* ($z = 4,3683$; $z = 5,1779$; $z = 5,1779$, $p < 0,05$, respectivamente). Os valores morfométricos das quatro espécies encontram-se na tabela 1.

A antese das flores das quatro espécies teve início por volta das 0430 h, estando as mesmas totalmente abertas às 0500 h, horário em que o estigma já estava receptivo, permanecendo assim ao longo do dia. Nas inflorescências das duas espécies de *Calathea*, abriam

de uma a quatro flores por dia, enquanto que em *H. hexantha* e *S. tonckat* podia abrir até cinco flores na mesma inflorescência por dia. O tempo total da abertura de todas as flores das inflorescências durava de um a dois meses nas espécies de *Calathea* e *Hylaeanthus*, enquanto que em *Stromanthe*, durava menos de um mês.

O néctar começou a ser produzido logo após a abertura das flores até o final da manhã, por volta das 1300 h, quando os estaminódios petalóides e o estilete iniciavam o processo de senescência, tornando-se escuros. As flores permaneciam viáveis, produzindo néctar e atrativas por, apenas, oito horas. Foi verificada uma maior produção de néctar na primeira parte da manhã (*C. pernambucica* $6.7 \pm 3.9 \mu\text{l}$; *C. villosa* $2.2 \pm 2.3 \mu\text{l}$; *H. hexantha* $3.7 \pm 2.3 \mu\text{l}$; *S. tonckat* $1.1 \pm 1.1 \mu\text{l}$), diminuindo ao longo desse período e acentuadamente a partir do meio dia ($0.9 \pm 2.0 \mu\text{l}$; $0.4 \pm 0.9 \mu\text{l}$; $1.3 \pm 1.3 \mu\text{l}$; $0.9 \pm 1.2 \mu\text{l}$, respectivamente) (figura 4), coincidindo com o início da senescência floral. Os valores relacionados ao volume e a concentração de néctar na primeira medida, às 0730 h, foram estatisticamente diferentes entre *C. pernambucica* e *C. villosa* quando comparados ($z = 3,4236$, $p < 0,05$), enquanto que às 1200 h, houve diferença significativa entre *C. villosa* e *H. hexantha* ($z = 2,9885$, $p < 0,05$). Nas quatro espécies, os estaminódios petalóides permaneceram aderidos na inflorescência nos dias subsequentes à antese até o início do desenvolvimento do ovário.

Visitantes florais

Os visitantes florais de *C. pernambucica*, *C. villosa*, *H. hexantha* e *S. tonckat* foram abelhas, beija-flores, borboletas e mariposas diurnas (tabela 2). As visitas às flores ocorreram durante toda a manhã, diminuindo o número de visitantes e visitas por volta das 1200 h,

coincidindo com o período em que as flores não produziam mais néctar e iniciavam a senescência, com o murchamento e escurecimento dos estaminódios. Após as visitas, em que as flores eram desencatilhadas, principalmente de abelhas Euglossini em *C. pernambucica* e *C. villosa*, uma abertura, como uma fenda, se formava ao longo do comprimento do tubo floral (figura 5), facilitando a coleta de néctar nas subseqüentes visitas, principalmente por animais pilhadores.

Abelhas da tribo Euglossini (*Eufrisea* cf. *mussitans* e *Eulaema nigrita*) foram os visitantes mais freqüentes nas duas espécies de *Calathea*, iniciando as visitas para a coleta de néctar por volta das 0600 h, desencatilhando o mecanismo de tensão do estilete. Tais abelhas, assim como as espécies observadas menos freqüentemente, *Exaerete smaragdina* e *Eulaema bombiformes*, abordavam as flores frontalmente e, pousando no estaminódio exterior, no qual agarravam-se com as pernas anteriores e medianas, introduziam a língua pela lateral do tubo (figura 6 A, C e D), formado pela junção dos estaminódios e do estilete, para a coleta de néctar. Nesse momento, as flores eram desencatilhadas e parte do pólen, da depressão estilar, era depositado no aparelho bucal, possivelmente na região dos palpos labiais ou na própria língua. Foi observado em algumas ocasiões que grãos de pólen ficavam aderidos no estaminódio caloso, os quais eram retirados na medida em que outras visitas ocorriam ao longo do dia. Entre uma flor e outra, as abelhas voavam com a língua distendida. Os intervalos entre as visitas das abelhas Euglossini duravam normalmente de 10 a 40 minutos e em vários dias de chuva a freqüência de visitas foi menor em ambas as espécies. A abelha *Eulaema nigrita* visitou apenas às flores de *C. pernambucica*. O beija-flor *Amazilia* sp. foi observado visitando uma única vez as flores de *C. pernambucica*, o qual apresentou comportamento de polinizador, desencatilhando o mecanismo do estilete. Alguns indivíduos de *Exaerete smaragdina* aproveitavam a abertura no tubo floral de

C. pernambucica para pilhar o néctar e não contactavam com a cavidade estigmática e muito menos transportavam pólen. Outros visitantes foram observados pilhando as flores das duas espécies de *Calathea* fazendo perfurações no tubo, como *Phaethornis ruber* que possui o bico curto (24 mm) em relação ao comprimento dos tubos florais de *C. pernambucica* (37 mm) e *C. villosa* (31 mm). Algumas espécies de mariposas diurnas e borboletas também foram observadas pilhando as flores, uma vez que ao pousarem no estaminódio externo e ao introduzirem a probóscide, muito fina, não desencatilhavam o mecanismo do estilete.

Com relação aos visitantes de *H. hexantha* e *S. tonckat*, o principal polinizador foi o beija-flor *P. ruber*, apesar de ter visitado às flores na mesma frequência que *Eufrisea cf. mussitans* e *Xylocopa suspecta*, respectivos polinizadores das espécies acima. O beija-flor *P. ruber* foi observado como sendo o primeiro polinizador às flores, portanto, o principal polinizador das duas espécies, iniciando as visitas por volta das 0600 h e desencatilhando os estiletes, ao mesmo tempo em que o pólen era depositado no bico (figura 7 A e C). As duas espécies tinham populações próximas e pôde ser observado que o intervalo das visitas entre as flores era de, aproximadamente, 15 min. para cada espécie. Em *H. hexantha*, além do beija-flor *P. ruber*, *Eufrisea cf. mussitans* também foi observada visitando as flores com grande frequência, no entanto, o horário das visitas era mais tardio e, considerando que as flores têm uma única chance de serem desencatilhadas e polinizadas, os horários das visitas é um fato importante na eficiência como polinizador. Outras espécies de abelhas Euglossini (*Exaerete smaragdina*, *Eulaema bombiformis* e *Euglossa* sp.) foram observadas polinizando as flores em menor frequência, de acordo com o número de visitas em determinados intervalos de tempo. As abelhas forrageavam em intervalos de tempo muito longos, cerca de 1 h e 30 min até 2 horas e em vários dias não foram observadas. Elas também abordavam as flores frontalmente e, como as flores são

pediceladas, elas ficavam penduradas, agarradas ao estaminódio pelas pernas, enquanto introduziam a língua no tubo da flor (figura 7 B), desencatilhando o mecanismo do estilete. Do mesmo modo que em *C. pernambucica*, *H. hexantha* teve a abelha *Euglossa* sp como polinizador exclusivo em comparação com as outras espécies estudadas. Como as flores de *H. hexantha* possuem o tubo mais curto do que as espécies de *Calathea*, possivelmente parte dos grãos de pólen ficavam aderidos na língua e era preciso algumas outras visitas para que todo o pólen fosse retirado da flor. Além dos polinizadores, as flores de *H. hexantha* tiveram como pilhadores de néctar espécies de mariposas diurnas, observadas muito frequentemente, e borboletas, em raras ocasiões.

Em *S. tonckat*, além de *P. ruber*, indivíduos de *Xylocopa suspecta* foram observados, com exclusividade e com muita frequência, polinizando as flores em intervalos de 30 a 60 min. Estas abelhas são grandes em relação às flores, as quais possuem um tubo floral curto então, durante as visitas para coletar néctar, elas agarravam-se aos estaminódios externos com as pernas anteriores e medianas e introduziam a língua no tubo floral (figura 7 D), sendo a porção basal da língua o provável local de deposição dos grãos de pólen. Assim como em *H. hexantha*, as flores de *S. tonckat* também foram pilhadas com bastante frequência por vários indivíduos de borboletas e mariposas diurnas. Além da pilhagem do néctar, esses animais não desencatilhavam o mecanismo do estilete devido à pequena espessura das suas probóscides.

Sistema reprodutivo

Os resultados dos experimentos controlados para a verificação do sistema reprodutivo mostraram que houve sucesso na formação de frutos nas autopolinizações manuais e polinizações

cruzadas em *C. villosa*, *H. hexantha* e *S. tonckat* e, apenas em *C. villosa*, na polinização espontânea (tabela 3), ocorrendo o desengatilhamento espontâneo do mecanismo do estilete e posteriormente a fecundação dos óvulos. A média de frutos formados em condições naturais foi de 31% em *C. villosa*, 87% em *H. hexantha* e 74% em *S. tonckat*. O intervalo de tempo do início do desenvolvimento dos frutos (ovário em desenvolvimento após o murchamento das peças florais) até o amadurecimento dos mesmos é de, aproximadamente, quinze dias para *C. villosa* e de um mês para *H. hexantha* e *S. tonckat*. Em *C. villosa* e *H. hexantha* os frutos possuem coloração amarelo-esverdeado, quando maduros, são deiscentes e, possivelmente autocóricos, dispersos secundariamente por formigas que carregam as sementes segurando-as pelo arilo, os quais são bem desenvolvidos. Os frutos de *S. tonckat* são avermelhados quando estão amadurecidos, e possivelmente são dispersos por aves. Não foi verificada a formação de frutos em *C. pernambucica*, possivelmente devido a predação dos ovários em desenvolvimento ou dos frutos ainda jovens, por formigas.

A análise do crescimento dos tubos polínicos nas autopolinizações manuais mostrou que nas espécies *C. villosa* e *H. hexantha* a possível penetração nos óvulos ocorre entre 12 e 24 horas (figura 8 A e C). Entretanto foi verificado, também, o crescimento normal e, possível fecundação, dos óvulos nas polinizações cruzadas destas duas espécies, sendo visualizados tubos polínicos entrando no ovário após 12 horas (figura 8 B e D). Em *C. pernambucica* foi verificado o crescimento dos tubos polínicos, após 12 horas, tanto nas autopolinizações quanto nas polinizações cruzadas (figura 8 E e F). Nas três espécies foram observados poucos tubos crescendo pelo canal estilar apesar de vários grãos de pólen germinarem na cavidade estigmática. Não foi possível a análise dos tubos polínicos em *S. tonckat* devido à dificuldade de visualização dos mesmos em materiais devidamente preparados.

DISCUSSÃO

Fenologia da floração, biologia e morfologia floral

As quatro espécies de Marantaceae, *Calathea pernambucica*, *C. villosa*, *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat*, apresentaram sincronia de floração entre si e possuem padrão de floração do tipo anual, com apenas um ciclo de floração por ano, com duração intermediária (1-5 meses) e padrão regular, tanto ao nível individual, quanto ao nível populacional, de acordo com Newstrom et al. (1994). De acordo com a classificação de Gentry (1974) podemos enquadrá-las no tipo “steady-state”, uma vez que abrem poucas flores por dia. No período de seca, apenas os indivíduos de *S. tonckat* permanecem com folhagens, enquanto que nas outras três espécies, o sistema aéreo morre ficando o rizoma dormente em baixo da terra. O ciclo de vida dessas plantas é bastante rápido, possivelmente em reposta às condições climáticas favoráveis no período das chuvas, principalmente em se tratando de uma floresta semidecídua. Resultado semelhante ao encontrado aqui para as espécies estudadas, com relação ao tipo de floração anual e “steady-state”, foi observado para *Sarantia klotzschiana* por Locatelli et al. (2004).

Segundo Janzen (1980), as plantas herbáceas e arbustivas das florestas decíduas e semi-decíduas, florestas estas que apresentam uma estação seca bem acentuada, possuem sincronia no comportamento de floração, sendo as primeiras chuvas o estímulo inicial para a emissão das flores. Alguns fatores podem interferir na sincronia e no período de floração como, a necessidade da polinização cruzada, a necessidade de florescer quando a maior parte dos polinizadores estão ativos e a necessidade de florescer e formar frutos na época que reduz ao mínimo as interferências competitivas. No entanto, Janzen (1967) ressalta que o pico de floração na estação

de alta pluviosidade pode interferir, reduzindo a frequência de visitas dos animais, devido aos danos causados às flores pelas chuvas. Os dias com chuva, de fato, podem ter interferido no número de visitas às flores pelos animais, aqui para as espécies de Marantaceae, e, principalmente, em alguns casos, pela diluição da concentração de açúcares do néctar e não por danos causados às flores.

A assimetria floral é uma das características principais da família Marantaceae, encontrada em todas as espécies, assim como a apresentação secundária de pólen e a protandria (Kennedy, 1978, 2000; Endress, 1994, Vogel, 1998). Segundo Vogel (1998), a falta de simetria floral na família promoveu a construção de um avançado aparato de polinização devido à transformação das estruturas reprodutivas, as anteras, em estruturas responsáveis pela atração aos animais polinizadores.

A apresentação secundária de pólen nas espécies da família ocorre de modo passivo, no qual os grãos de pólen são apresentados em uma porção do estilete, na depressão estilar, em um período anterior à antese floral. Esse tipo de apresentação do pólen é relatado como sendo um aumento da função de atração aos polinizadores, pelo androceu petalóide, o qual passa a “responsabilidade” da dispersão do pólen para o gineceu, característica essa considerada evolutivamente avançada (Kirchoff, 1991; Ladd, 1994). Além disso, Howell et al. (1993) ressaltam a importância da apresentação secundária de pólen na família Marantaceae, principalmente por causa da adaptação ao tipo de polinização explosiva e pela precisão na deposição e no recebimento dos grãos de pólen quando comparado com a apresentação normal pelas anteras em outros grupos de plantas.

De acordo com algumas características morfológicas apresentadas pelas flores das quatro espécies de Marantaceae, tais como: antese diurna, simetria bilateral, coloração amarelada dos

estaminódios petalóides em *C. pernambucica*, *C. villosa* e *H. hexantha* e lilás em *S. tonckat*, assim como as características do néctar, elas se enquadram na síndrome de melitofilia proposta por Faegri e Pijl (1979), Endress (1994) e Proctor et al. (1996). Essas são características gerais encontradas para as espécies da família, existindo, porém apenas um gênero, *Maranta*, que apresenta atributos morfológicos e biológicos florais característicos das síndromes de falenofilia e esfingofilia (Andersson, 1986; Teixeira e Machado, capítulo 2 desta tese).

Por outro lado, as concentrações de açúcares do néctar nas quatro espécies apresentaram valores médios dentro do intervalo de 20 e 31%, o que corresponde à polinização por abelhas e beija-flores (Baker, 1975; Bolten e Feinsinger, 1978; Endress, 1994; Proctor et al., 1996; Roberts, 1996). As duas espécies de *Calathea* foram polinizadas somente por abelhas e, apenas uma única vez, pelo beija-flor *Amazilia* sp. em *C. pernambucica*, enquanto que as flores de *H. hexantha* e *S. tonckat* foram polinizadas tanto por abelhas quanto por beija-flores. Essa ampla faixa de variação na concentração de açúcares do néctar também foi encontrada para *Saranthe klotzschiana* (Locatelli et al., 2004). No entanto, Ackerman et al. (1982), Kennedy (1983) e Leite e Machado (in prep.) observaram que em *Calathea latifolia*, *C. insignis* e em *Ischnosiphon gracilis*, respectivamente, a concentração ficou entre 32 e 38%, sendo as flores polinizadas apenas por espécies de abelhas. Em *Stromanthe portiana* por sua vez, a concentração ficou em torno dos 20%, sendo as flores polinizadas apenas por beija-flores (Leite e Machado, in prep.).

De um modo geral, observou-se que, para as quatro espécies estudadas, não houve relação entre o comprimento do tubo floral e o volume médio de néctar produzido, uma vez que, mesmo havendo semelhança no comprimento dos tubos entre *C. pernambucica* e *C. villosa* (37 mm e 31 mm, respectivamente), a produção de néctar foi diferente. Entretanto, *H. hexantha* e *S. tonckat*, cujos comprimentos dos tubos foram menores (15 mm e 8 mm, respectivamente), não

apresentaram diferença na produção de néctar em relação à *C. pernambucica* que teve o maior valor de comprimento do tubo floral. Com relação à concentração de açúcares, *C. pernambucica*, produziu mais néctar na primeira parte da manhã, quando comparado com *H. hexantha* e *S. tonckat*, cujas flores produziram um volume menor, porém mais concentrado.

As diferenças nas concentrações de açúcares do néctar parecem associadas ao volume produzido pelas flores, quanto menor o volume, maior a concentração. Essa relação pode ter interferido no número e na frequência dos animais visitantes, principalmente dos pilhadores. Tanto em *H. hexantha* quanto em *S. tonckat*, os animais polinizadores e os pilhadores foram observados com maior frequência quando comparado com as duas espécies de *Calathea*.

Visitantes florais

Segundo Kennedy (2000), a exata localização dos grãos de pólen na flor, a proteção dos mesmos por um estaminódio petalóide cuculado e a complexidade morfológica floral confere o sucesso da família Marantaceae em relação aos outros grupos da Ordem Zingiberales, inclusive a família Cannaceae.

A estrutura floral das espécies de Marantaceae inicialmente se desenvolveu em resposta à polinização por abelhas, sendo a melitofilia a principal síndrome encontrada nas espécies do grupo. As abelhas da tribo Euglossini, gêneros *Euglossa* e *Eulaema*, são consideradas como os principais polinizadores, principalmente nas plantas do Novo Mundo, as quais são capazes, devido ao longo comprimento da língua, de desencadear o mecanismo explosivo do estilete (Kennedy, 1978, 2000). De acordo com os estudos encontrados na literatura e as citações, cerca de 72% das espécies de Marantaceae são polinizadas por abelhas da tribo Euglossini (ver tabela 1

da revisão bibliográfica da tese). Entretanto, essa especificidade ou especialização no sistema de polinização da família Marantaceae pode ter um alto custo para ambas as partes envolvidas, plantas e polinizadores, principalmente no processo que envolve os mecanismos de extinção (Johnson e Steiner, 2000).

Por outro lado, as diferenças no número, na forma e nos tamanhos das partes florais, como o comprimento do tubo da corola e a forma do estigma podem surgir como adaptações a diferentes tipos de polinizadores como observado aqui para *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat*, cujos principais polinizadores foram abelhas e uma espécie de beija-flor, *Phaethornis ruber*. Outros grupos de polinizadores também foram observados em *Sarantia klotzchiana* como mariposas e beija-flores (Locatelli et al., 2004), beija-flores em *Stromanthe portiana* (Leite e Machado, in prep.), em *Calathea insignis* (Kennedy, 1978), em várias espécies do gênero *Calathea* (Kennedy, 2000), em *S. jacquinii* (Seres e Ramirez, 1995) e em *Thalia geniculata* (Davis, 1987). Entretanto, Seres e Ramirez (1995) relataram apenas abelhas Anthophoridae como polinizadores de *S. tonckat*, diferente do observado neste trabalho em que foram constatados o beija-flor *P. ruber* e a abelha *Xylocopa suspecta* como polinizadores.

Na grande maioria das espécies do gênero *Calathea*, as abelhas da tribo Euglossini são os principais polinizadores, como observado aqui para *C. pernambucica* e *C. villosa* e, apesar do longo comprimento do tubo floral só ocorreu uma visita rara do beija-flor *Amazilia* sp. em *C. pernambucica*, e somente em duas ocasiões em que um outro beija-flor, *P. ruber*, tentou pilhar pela base do tubo floral nas duas espécies, mas sem sucesso. Os resultados mostraram, como um fator determinante, a existência da relação entre o comprimento dos tubos florais semelhantes e as classes de polinizadores, pois foi observado que nas duas espécies de *Calathea*, em que não

houve diferença significativa no tamanho dos tubos, as espécies de abelhas Euglossini como polinizadores principais.

Entretanto, *H. hexantha* e *S. tonckat*, por terem os comprimentos dos tubos florais menores, em relação às espécies de *Calathea*, são procuradas por outra classe de polinizadores principais, como o beija-flor *P. ruber*, que por possuir o bico curto não foi capaz de visitar as flores de *C. pernambucica* e *C. villosa* legitimamente. Por outro lado, abelhas Euglossini também atuaram como polinizadoras de *H. hexantha*, mostrando a partilha dos grupos de polinizadores entre espécies com diferentes comprimentos de tubo. O mesmo ocorreu para *S. tonckat* em relação a *H. hexantha*, a qual possui um comprimento do tubo muito menor, teve como polinizador *Xylocopa suspecta*, uma abelha de língua curta. Foi observado, portanto, sobreposição de polinizadores nas quatro espécies de Marantaceae aqui estudadas.

Essa sobreposição de visitantes, resultando na partilha por polinizadores, foi constatada entre as espécies aqui estudadas, por outro lado, também houveram algumas exclusividades de espécies de abelhas como em *Calathea pernambucica* que a abelha *Eulaema nigrata* foi observada com muita frequência, assim como *Xylocopa suspecta* em *S. tonckat*, e *Euglossa* sp., em menor frequência, para *H. hexantha*.

De acordo com Janzen (1971), Ackerman et al. (1982) e Ackerman (1985), as abelhas Euglossini tendem a visitar e ter preferência por plantas que apresentam o padrão de floração do tipo “steady-state”, as quais produzem poucas flores por dia por um longo período, principalmente pelo fato das abelhas voarem por longas distâncias e por desenvolverem rotas de forrageamento visitando as mesmas plantas, muitas vezes na mesma sequência, por dia. De fato, esse comportamento das abelhas visitantes foi observado para as três espécies estudadas de Marantaceae que foram polinizadas por esse grupo.

Com relação ao número de flores produzidas por inflorescência, parece não haver uma ligação direta com a frequência dos visitantes, uma vez que *C. pernambucica* e *H. hexantha* foram as espécies que, em média, produziram mais flores e, de certa forma, receberam visitantes com frequência. Por outro lado, foi observado que *S. tonckat* produziu menos flores por inflorescência, quando comparado com as espécies anteriores, e recebeu mais visitantes com frequências maiores.

Para as quatro espécies estudadas, foram observadas borboletas e mariposas diurnas visitando as flores, porém nenhum desses animais foi eficiente no processo de desencatilhamento do estilete por possuírem a probóscide muito fina, e dessa forma apresentando o comportamento de pilhagem, uma vez que a produção de néctar pelas flores era baixa. Com relação à frequência de visitas dos animais, não existe uma correlação entre frequência e eficiência dos polinizadores, principalmente para as espécies da família Marantaceae, como observado em *Calathea ovandensis* (Schemske e Horvitz, 1984).

Sistema reprodutivo

A família Marantaceae possui em elaborado mecanismo de polinização associado à apresentação secundária de pólen e a protandria, o que, teoricamente, impediria ou dificultaria a autopolinização das flores, porém, cerca de 8% de todas as espécies, segundo Kennedy (2000), são autogâmicas.

A verificação do tipo de sistema reprodutivo de *C. villosa*, *H. hexantha* e *S. tonckat* mostrou que o comportamento reprodutivo das três espécies foi semelhante, tanto para os resultados de autopolinizações manuais quanto para as polinizações cruzadas com um grande

percentual de frutos formados em ambos os tratamentos. No entanto, os percentuais de frutos formados no controle foram bem menores em *C. villosa*, diferindo de *H. hexantha* e *S. tonckat*, que mostraram valores estatisticamente semelhantes. Esse resultado pode estar relacionado com a frequência de visitas, uma vez que *C. villosa* teve apenas um vetor de pólen bastante frequente, enquanto que as outras duas espécies tiveram dois polinizadores muito frequentes, associado ao fato da ocorrência de autopolinização espontânea em *C. villosa* na ausência dos polinizadores, resultado esse não observado em *H. hexantha* e *S. tonckat*. Nessas duas últimas espécies, os resultados dos cruzamentos foram iguais estatisticamente, além delas partilharem o mesmo polinizador principal e apresentaram uma alta produção de frutos formados naturalmente.

A autocompatibilidade é muito comum nas espécies do gênero *Calathea* como relatado em *C. insignis* (Kennedy, 1983; Kress e Beach, 1994), *C. lasiostachya* e *C. marantifolia*, (Kress e Beach, 1994), *C. ovandensis* (Schemske e Horvitz, 1984) e também em *C. villosa* (Kennedy, 2000). Flores cleistogâmicas obrigatórias também foram observadas em espécies de *Calathea* como em *C. micans*, *C. furcata* e *C. panamensis* (Kennedy, 2000). A autocompatibilidade também foi relatada para *S. tonckat*, assim como para *S. jacquinii* por Ramirez e Seres (1994), para *Sarante klotzschiana* (Locatelli et al., 2004) e para várias espécies do gênero *Maranta* (Andersson, 1998; Teixeira e Machado, capítulo 2 desta tese).

A formação de frutos por autopolinização espontânea observada em *C. villosa* pode ter ocorrido, segundo Kennedy (2000), devido à morfologia do ápice do estigma que em algumas espécies pode ser reto e durante o alongamento do estilete dentro da flor, no período que antecede a antese, alguns grãos de pólen podem entrar em contato e germinar na cavidade estigmática. Além disso, foi observado que logo após a abertura das flores o estigma já estava receptivo, aumentando a possibilidade da germinação dos grãos de pólen. Em *H. hexantha* e em *S. tonckat*

pôde-se observar que o ápice era mais denso e não formava um ângulo reto com o estigma, como visto nas flores de *C. villosa*. Associado à morfologia do ápice do estigma, outro fator que pode ter contribuído para a formação de frutos por autopolinizações espontâneas em *C. villosa* foi o desencatilhamento espontâneo das flores quando não ocorriam visitas, fato que não foi observado para *H. hexantha* e *S. tonckat*.

A protandria é outra característica encontrada nas espécies da família Marantaceae e, de acordo com Proctor et al. (1996), esse mecanismo é comum em plantas que possuem características florais morfológicas evoluídas e são polinizadas por insetos, coincidindo com as plantas aqui estudadas, mas fazendo uma ressalva para a ocorrência de beija-flores na polinização das mesmas. Além disso, a protandria pode ser considerada como uma forma de impedir a autopolinização, principalmente em espécies que são autoincompatíveis (Proctor et al., 1996), não sendo o caso para as espécies de Marantaceae. Em espécies dessa família, por apresentarem complexidade no mecanismo de polinização e na morfologia floral, a protandria poderia estar associada, juntamente com a apresentação secundária de pólen, a uma maior eficiência no transporte dos grãos de pólen da flor para o polinizador, garantindo a dispersão.

Outro fato que aumenta o sucesso do mecanismo de polinização é a presença em excesso de “pollenkitt”, facilitando o agrupamento dos grãos de pólen e a aderência dos mesmos no corpo do polinizador. Fato importante ao levar em consideração que, as flores possuem uma única chance de serem polinizadas devido à irreversibilidade do mecanismo do estilete. Apesar da pequena quantidade de grãos de pólen produzidos, fato esse sugerido por Howell et al. (1993) para espécies com apresentação secundária de pólen como sendo uma vantagem seletiva, a viabilidade foi bastante alta e os valores da razão P/O, para as espécies aqui estudadas, de acordo

com Cruden (1977), indicaram autogamia facultativa, corroborando com os resultados encontrados para a formação de frutos e com a observação e análise dos tubos polínicos.

Mesmo com toda a evolução do aparato morfológico floral, apresentando estruturas reprodutivas modificadas que servem para aumentar a atração aos animais, assim como a substituição da apresentação da carga polínica e do mecanismo de funcionamento do estilete, além da diversificação nos grupos de polinizadores, várias espécies de Marantaceae são autocompatíveis e autógamas. Não que a autocompatibilidade invalide essas características evolutivas morfológicas, mas sim parece ser fundamental na garantia da polinização cruzada, uma vez que apenas *C. villosa* apresentou formação de frutos por autopolinização espontânea. Isto nos leva a sugerir que o mecanismo morfológico especializado seria uma maneira de prevenir a autopolinização e não a autocompatibilidade genética. Este mecanismo elaborado das espécies de Marantaceae também pode representar uma forma de diminuição da competição por polinizadores, uma vez que o mecanismo de polinização é específico e complexo, além de ser, como mencionado por Stebbins (1957), característico de espécies bem adaptadas, não necessitando de recombinação gênica para a sobrevivência do grupo.

AGRADECIMENTOS

À Administração da Estação Ecológica do Tapacurá por ter permitido o desenvolvimento do trabalho, à Karla Norye Arns pela identificação das plantas, à Edinaldo Silva, Ivaldo da Silva, Mellissa Sobrinho, Kelaine Demétrio, Eduardo Cristo, Natan Almeida pela ajuda no trabalho de campo. À Ana Virgínia Leite pela colaboração com a análise dos tubos polínicos e ao Laboratório de Citogenética Vegetal (UFPE) pela permissão para a utilização do microscópio de fluorescência. À Tarcila Nadia pelos cálculos estatísticos e pela constante ajuda. À CAPES (L. Teixeira) e ao CNPq (I. Machado) pela ajuda financeira.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman JD. 1985.** Euglossini bees and their nectar host. In: D'Arcy WG, Correy MDA, eds. *The botany and natural history of Panama*. St. Louis: Missouri Botanical Garden. p. 225-233.
- Ackerman JD, Mesler MR, Lu KL & Montalvo AM. 1982.** Food-foraging behaviour of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? *Biotropica* **14**: 241-248.
- Andersson L. 1986.** Revision of *Maranta* subgen. *Maranta* (Marantaceae). *Nordic Journal of Botany* **6**: 729-756.
- Andersson L. 1998.** Marantaceae. In: K. Kubitzki (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume IV. Flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Graminae)*. Springer-Verlag, Berlin. p. 278-293.
- Andrade-Lima D. 1960.** Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Arquivos do IPA* **5**: 305-341.
- Ayres M, Ayres JRM, Ayres DL, Santos AS. 2000.** *BioEstat 2.0: Aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Manirauá e CNPq. Minas Gerais.
- Azevedo Júnior SM. 1990.** A Estação Ecológica do Tapacurá e suas aves. In: Azevedo Jr. SM, ed. *IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves*. Recife: Imprensa Universitária, Universidade Federal Rural de Pernambuco. p. 92-99.
- Baker HG. 1975.** Sugar concentration in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* **7**: 37-41.
- Bawa KS. 1990.** Plant-pollinator interactions in a tropical rain Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 399-422.

- Bolten AB, Feinsinger P. 1978.** Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* **10**: 307-309.
- Claßen-Bockhoff R. 1991.** Untersuchungen zur Konstruktion des Bestäubungs-apparates von *Thalia geniculata* (Marantaceen). *Botanica Acta* **104**: 183-193.
- Claßen-Bockhoff R, Pischtschan E. 2000.** The explosive style in Marantaceae – Preliminary results from anatomic studies. In: Spat, Speel, eds. *Plant Biomechanics*. New York: Thelme-Verlag.
- Coelho AGM. 1979.** As aves da Estação Ecológica de Tapacurá, Pernambuco. *Notulae Biologicae* **2**: 1-18.
- Cruden RW. 1977.** Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Cruden RW. 2000.** Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* **222**: 143-165.
- Dafni A. 1992.** *Pollination Ecology*. The practical approach series. Oxford University Press, Oxford.
- Dahlgren RM, Clifford HT, Yeo PF. 1985.** *The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy*. New York: Springer-Verlag.
- Davis MA. 1987.** The role of flower visitors in the explosive pollination of *Thalia geniculata* (Marantaceae), a Costa Rican marsh plant. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **114**: 134-138.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. USA: Cambridge University Press.
- Faegri K, van der Pijl L 1979.** *The Principles of Pollination Ecology*. London, Pergamon Press. 3 edition.

- FIDEM 1987.** *Região Metropolitana do Recife – Reservas Ecológicas – Série Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente*. Recife: Alcântara Promoções e Publicidade S/A.
- Gentry AH. 1974.** Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.
- Grantsau R. 1989.** *Os beija-flores do Brasil*. Editora Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- Harder LD. 2000.** Pollen dispersal and the floral diversity of monocotyledons. *Monocots: Systematics and Evolution*. Eds. K. L. Wilson and D. A. Morrison (CSIRO: Melbourne). 243-257.
- Heywood VH. 1978.** *Flowering plants of the world. Marantaceae*. Oxford University Press. Oxford.
- Howell GJ, Slater AT, Knox RB. 1993.** Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany* **41**: 417-438.
- Janzen DH. 1967.** Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620-637.
- Janzen DH. 1971.** Euglossini bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* **171**: 203-205.
- Janzen DH. 1980.** *Ecologia vegetal nos trópicos*. Coleção Temas de biologia. Vol. 7 EPU: Editora Pedagógica e Universitária Ltda. São Paulo.
- Johnson SD, Steiner KE. 2000.** Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree* **15**: 140-143.
- Kirchoff BK. 1991.** Homeosis in the flowers of the Zingiberales. *American Journal of Botany* **78**: 833-837.

- Kennedy H. 1973.** Notes on central american Marantaceae I. New species and records from Panama and Costa Rica. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **60**: 413-426.
- Kennedy H. 1978.** Systematic and pollination of the “closed-flowered” species of *Calathea* (Marantaceae). *University of California Publication in Botany* **71**: 1-90.
- Kennedy H. 1983.** *Calathea insignis* (hoja negra, hoja sal, bijagua, rattlesnake plant). In: Janzen DH, ed. *Costa Rica Natural History*. Chicago: University of Chicago Press. p. 204-206.
- Kennedy H. 2000.** Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In: Wilson KL, Morrison DA, eds. *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourne: CSIRO. p. 335-344.
- Kress WJ, Beach JH. 1994.** Flowering plant reproductive systems. In: McDade LA, Bawa KS, Hespeneide HA, Hartshorn GS, eds. *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press. p. 161-387.
- Ladd PG. 1994.** Pollen presents in the flowering plants – form and function. *Botanical Journal of the Linnean Society* **115**: 165-195.
- Locatelli E, Machado IC, Medeiros P. 2004.** *Saranthe klotzschiana* (Marantaceae) e seu mecanismo de polinização explosivo. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 769-777.
- Mabberley DJ. 1993.** *The Plant-book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press 4ed.
- Martin FW. 1959.** Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* **34**: 125-128.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 1994.** A new classification for plant phenology based on flowering patterns in Lowland Tropical Rain Forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**: 141-159.

- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996.** *The Natural History of Pollination*. Timber Press Portland, Oregon.
- Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR. 1974.** *Vascular plant systematics*. New York, Harper & Row Publishers.
- Ramirez N, Seres A. 1994.** Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* **190**: 129-142.
- Reis ACS. 1970.** Contribuição ao Estudo do clima de Pernambuco. *Caderno do Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco, série I, nº1/Agricultura*. Recife.
- Roberts WM. 1996.** Hummingbirds nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. *Animal Behaviour* **52**: 361-370.
- Schemske DW, Horvitz CC. 1984.** Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* **225**: 519-521.
- Seres A, Ramirez N. 1995.** Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de um bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**: 61-81.
- Sick H. 1997.** *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro. Ed. Nova Fronteira.
- Smets FE, Ronse Decraene LP, Caris P, Rudall PJ. 2000.** Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution. In: Wilson KL, Morrison DA, eds. *Monocots: systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO. p. 230-240.
- Stebbins GL. 1957.** Self-fertilization and population variability in the higher plants. *The American Society of Naturalists* **91**: 337-354.
- Vasconcelos-Sobrinho J. 1949.** As regiões naturais de Pernambuco. *Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas* **3**: 25-33.

- Vogel S. 1998.** Floral Biology. In: K. Kubitzki (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume III. Flowering plant., Monocotyledon. Liliaceae (except Orchidaceae).* Springer-Verlag, Berlin. p. 34-48.
- Yeo PF. 1993.** *Secondary pollen presentation. Form, Function and Evolution.* Springer-Verlag Wien. New York. p. 209-213.
- Yoshida Arns K, Mayo SJ, Alves MV. 2002a.** Morfologia de Marantaceae ocorrente no estado de Pernambuco, Brasil. *Iheringia* **57**: 3-20.
- Yoshida Arns K, Mayo SJ, Alves MV. 2002b.** O gênero *Maranta* L. (Marantaceae) no estado de Pernambuco, nordeste do Brasil. *Insula* **31**: 39-57.
- Yoshida Arns K, Mayo SJ, Alves MV. 2002c.** O gênero *Stromanthe* Sond. (Marantaceae) no estado de Pernambuco - Nordeste do Brasil. *Ernstia* **12**: 31-42.
- Zeisler M. 1938.** Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beiheft Botanisches Zentralblatt* **58**: 308-318.

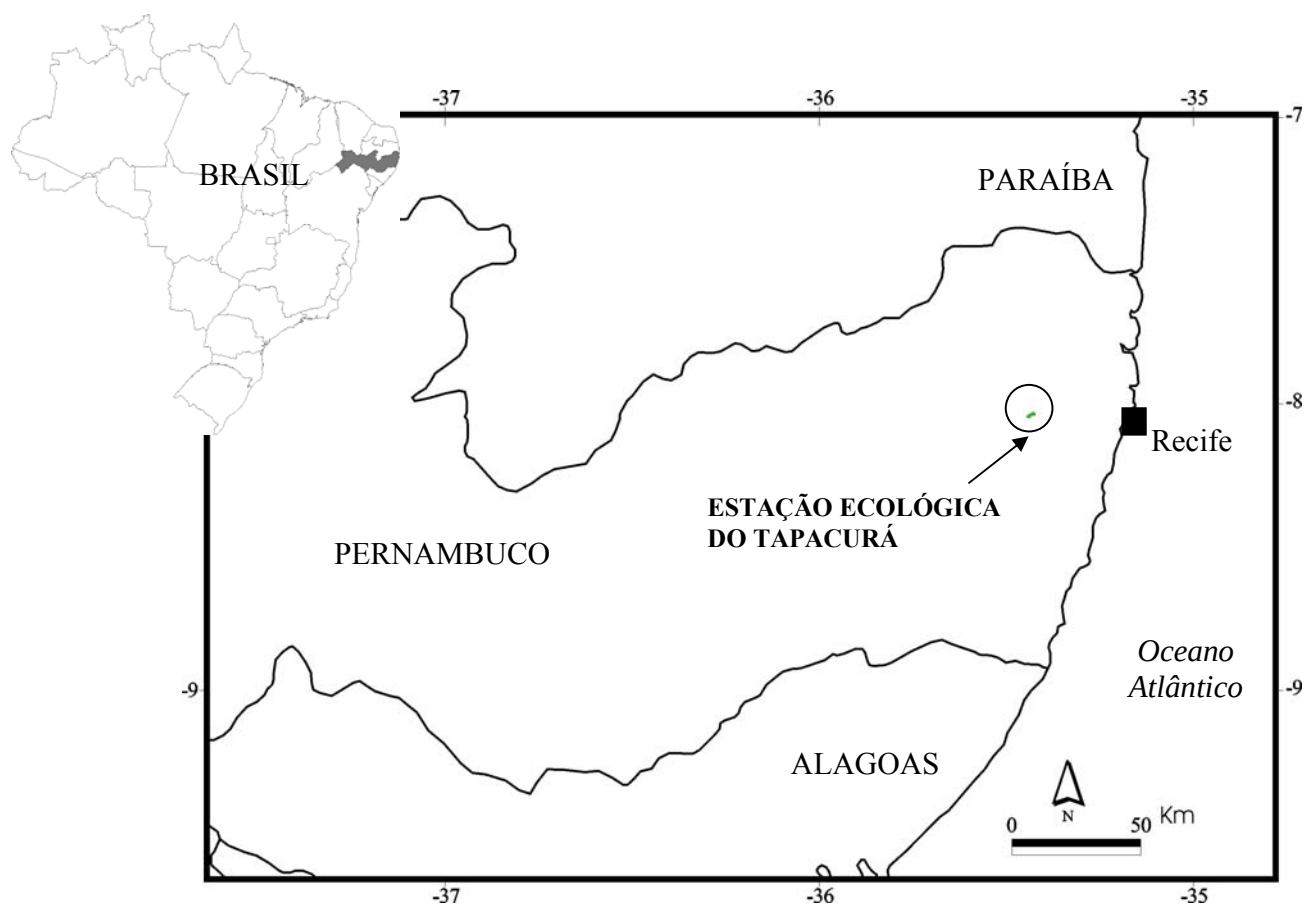
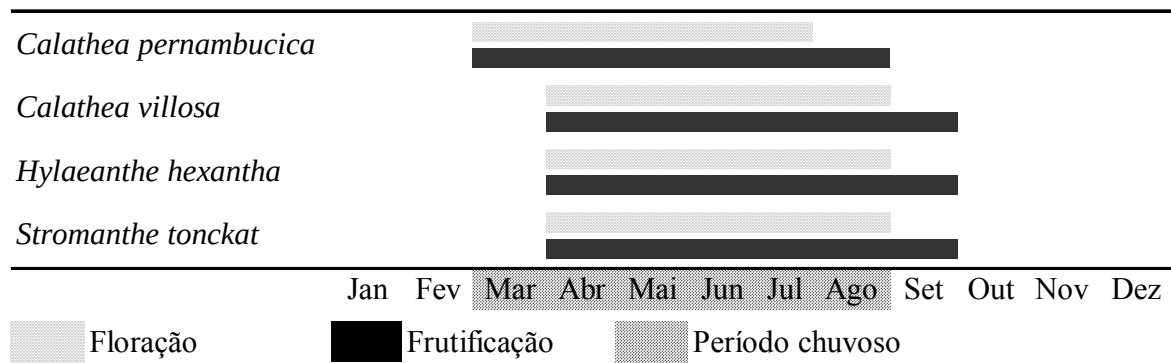


Figura 1 – Mapa representando a localização da área de estudo (seta), Estação Ecológica do Tapacurá.

Figura 2 - Períodos de floração e frutificação das quatro espécies de Marantaceae na Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil, nos anos de 2002 a 2004.



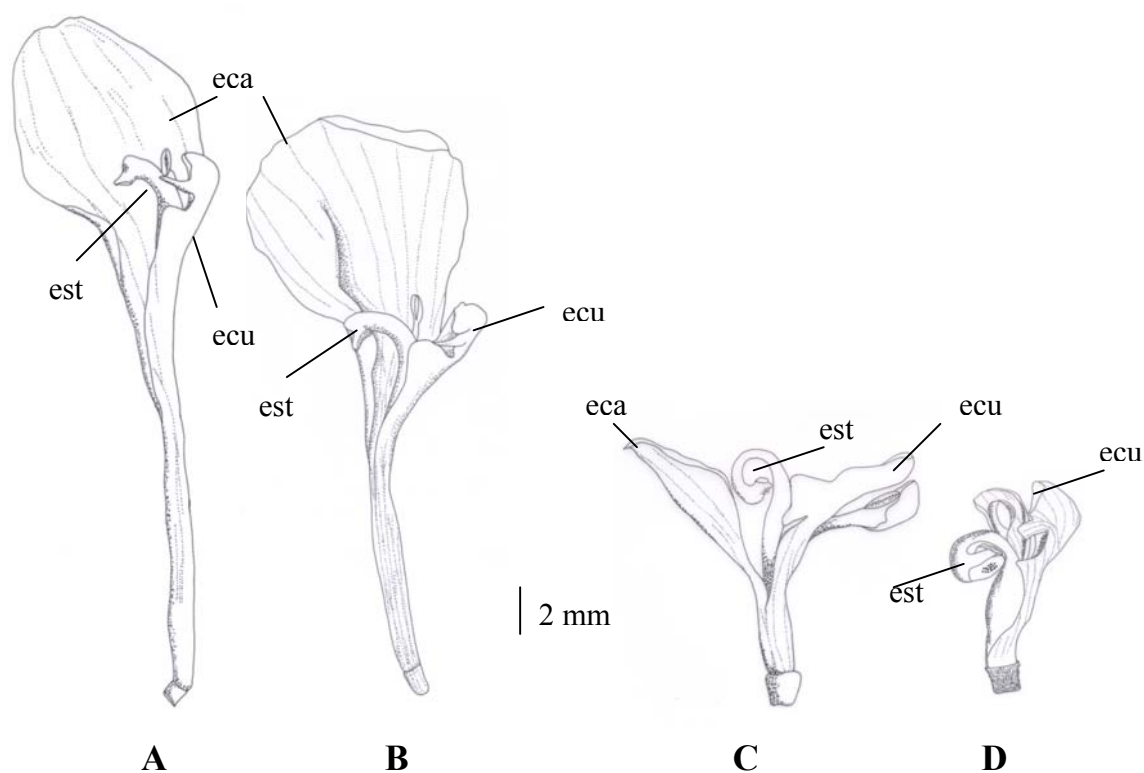


Figura 3 - Desenhos esquemáticos das flores, sem o cálice, a corola e os estaminódios externos, mostrando o mecanismo desengatilhado de *Calathea pernambucica* (A), *C. villosa* (B), *Hylaeanthus hexantha* (C) e *Stromanthe tonckat* (D). eca – estaminódio caloso, ecu – estaminódio cuculado, est - estilete

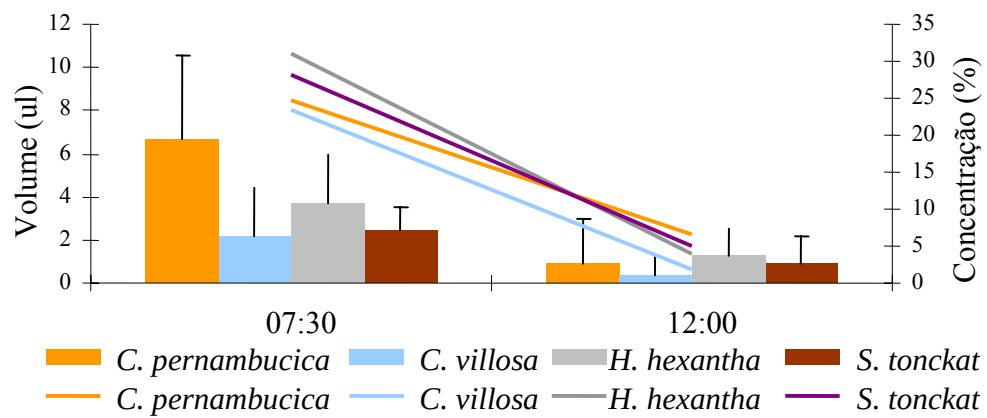


Figura 4 – Média do volume (barras) e da concentração de açúcares (linhas) no néctar em flores (n = 10) de quatro espécies de Marantaceae em Floresta Semidecídua, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

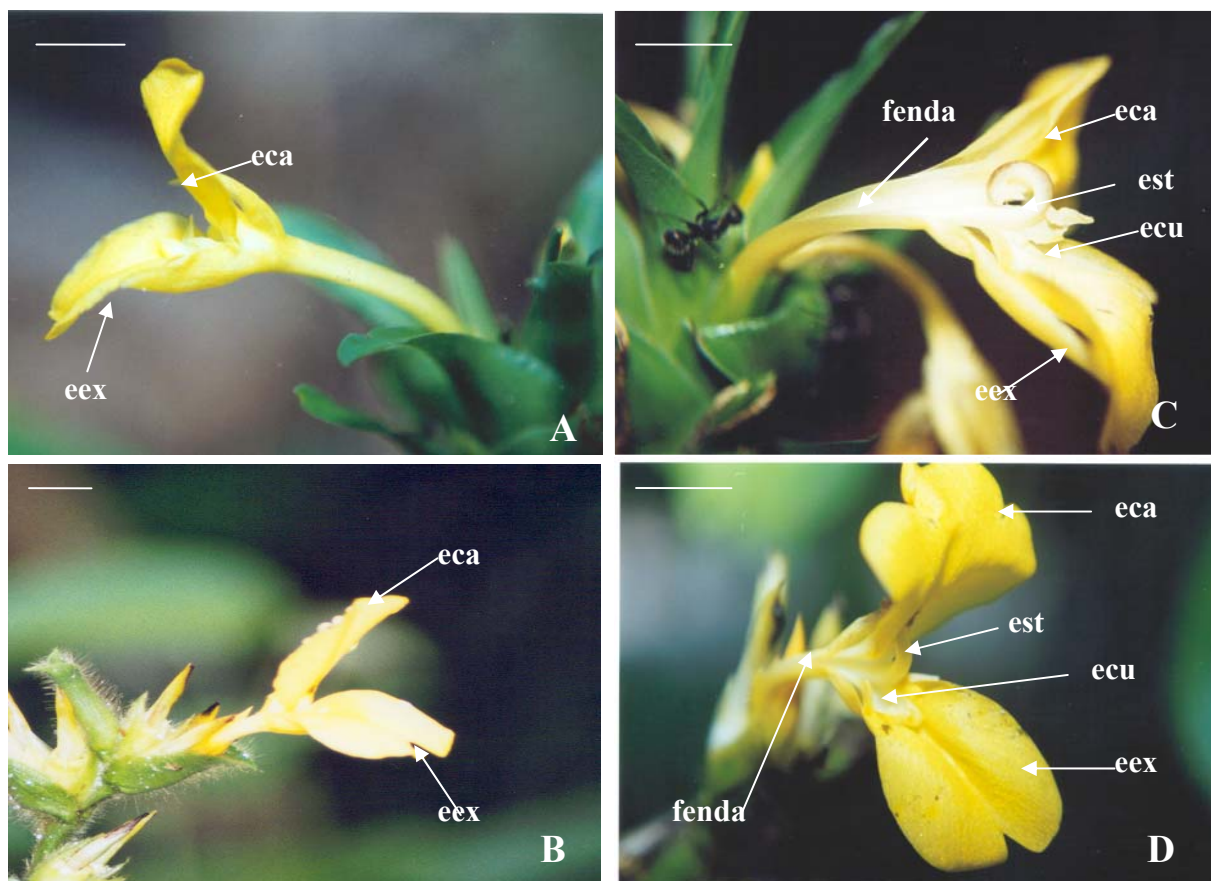


Figura 5 - Flores de *Calathea pernambucica* e *C. villosa* com o mecanismo do estilete sob pressão, engatilhado (A e B), e desengatilhado (C e D), respectivamente, com setas mostrando a fenda, o estilete (est), os estaminódios caloso (eca), cuculado (ecu) e o externo (eex). Escala = 10 mm



Figura 6 – Polinizadores das duas espécies de *Calathea*. *Eufriesea* cf. *mussitans* (A) e *Eulaema* *nigrita* (B) em *C. pernambucica*; *E. cf. mussitans* (C e D) em *C. villosa*. Escala = 10 mm

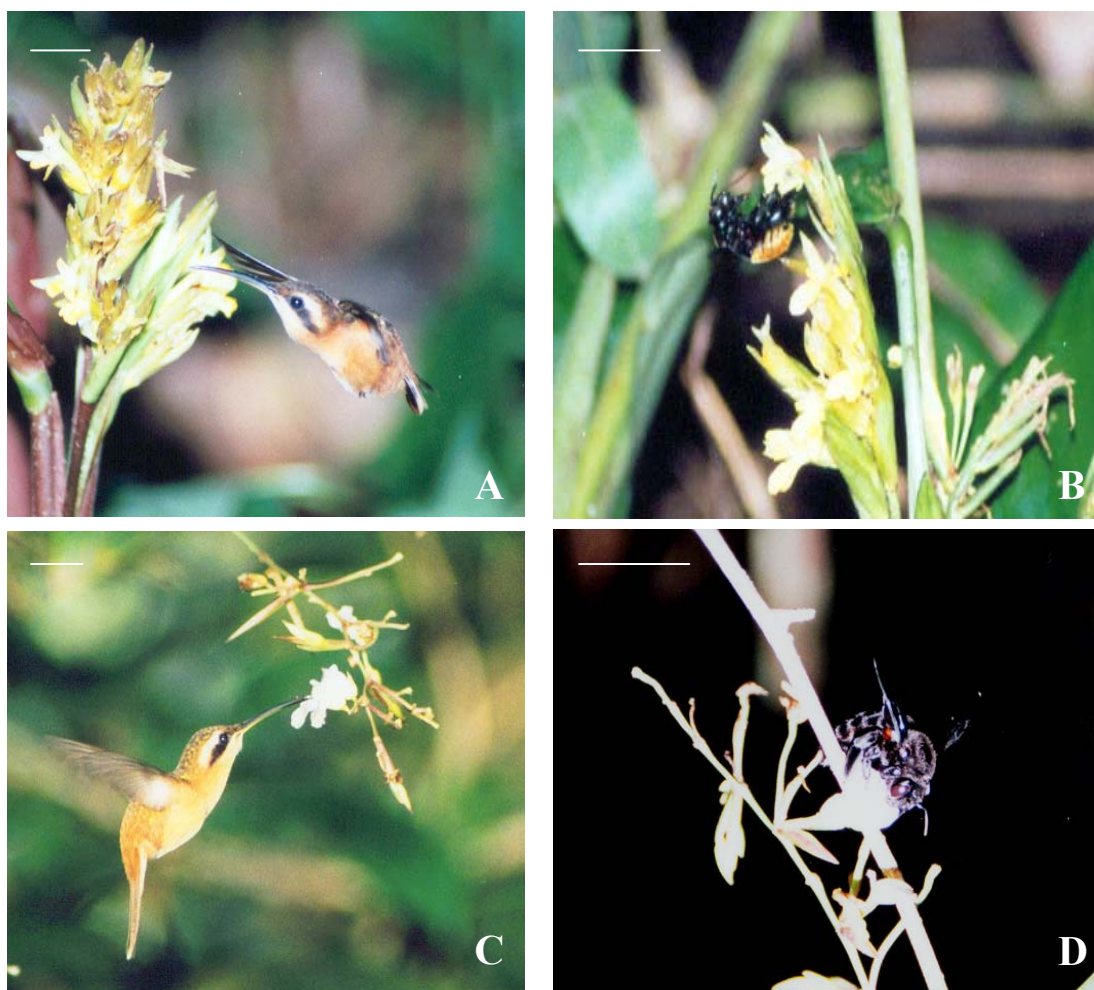


Figura 7 – Polinizadores de *Hylaeanthus hexanthus* e *Stromanthus tonckat*. *Phaethornis ruber* (A) e *Eufriesea* cf. *mussitans* (B) em *H. hexanthus*; *P. ruber* (C) e *Xylocopa suspecta* (D) em *S. tonckat*. .

Escala = 15 mm

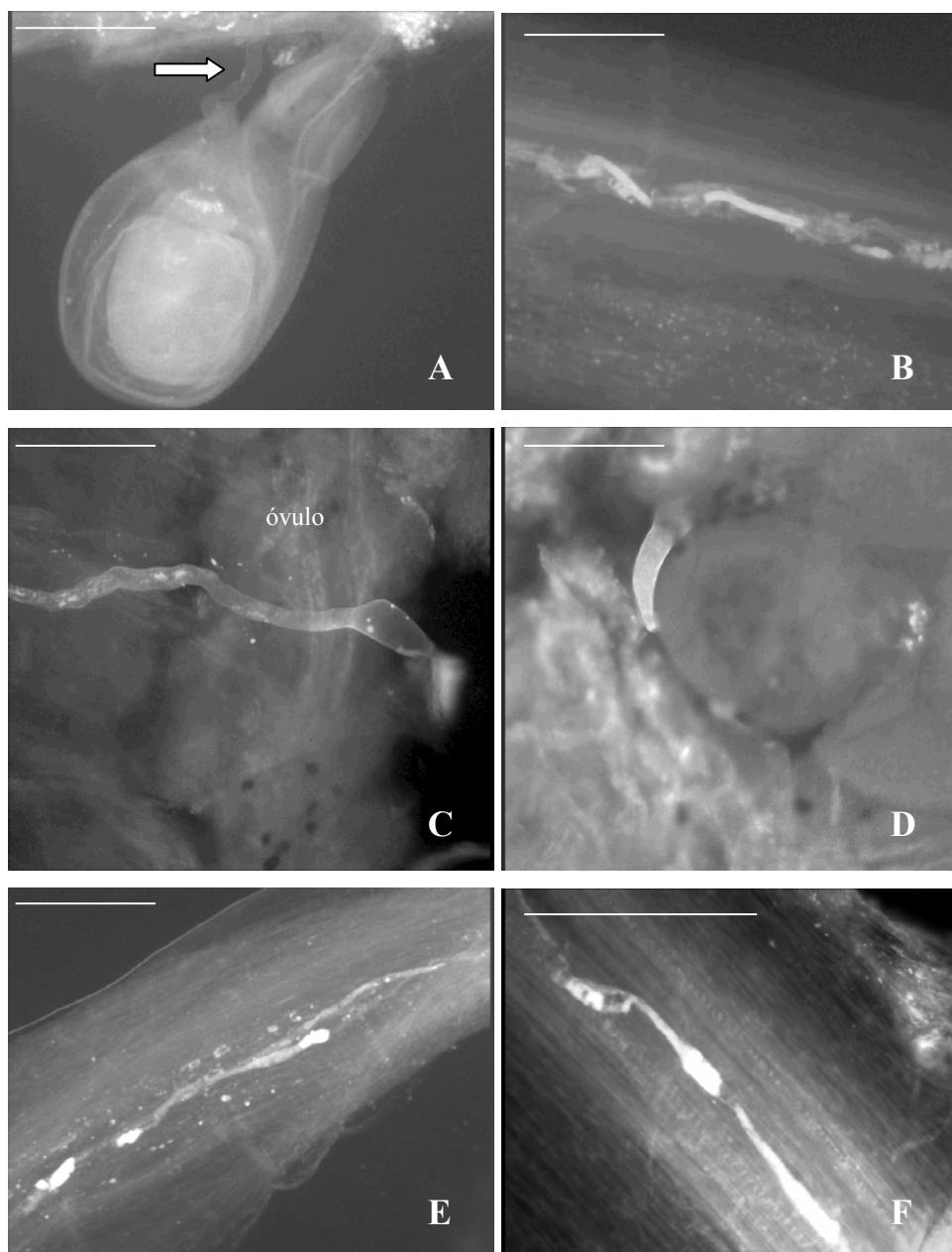


Figura 8 – Tubos polínicos em *Calathea villosa*, após 24 h, penetrando em um óvulo após autopolinização, observar seta (A), e entrando no ovário em polinização cruzada (B). Em *Hylaeanthus hexantha*, um tubo polínico envolvendo o óvulo em flor 24 h após autopolinização (C) e 12 h após polinização cruzada (D). Tubos polínicos entrando no ovário após 12 h de autopolinização (E) e polinização cruzada (F) em *Calathea pernambucica*. Escalas = 10µm.

Tabela 1 – Caracteres florais das quatro espécies de Marantaceae em floresta Semidecídua em Pernambuco, Nordeste do Brasil. (n = 20, *n = 10) (g.l. = 3, p < 0,01, letras iguais para valores que não diferem estatisticamente).

Caracteres florais	<i>C. pernambucica</i>	<i>C. villosa</i>	<i>H. hexantha</i>	<i>S. tonckat</i>
	X (SD)	X (SD)	X (SD)	X (SD)
Flores/inflor. *	40 (4,7) ^{a, c}	17 (4,0) ^b	54 (9,8) ^a	20 (3,7) ^{b, c}
Compr. tubo floral (mm)	37 (0,13) ^a	31 (0,07) ^{a, c}	15 (0,08) ^{b, c}	8 (0,05) ^b
Pólen/flor	201 (27,3) ^a	509 (44,4) ^b	54 (9,3) ^c	104 (11,4) ^d
Óvulo/flor	3	3	1	1
P/O	67	170	54	104
Viabilidade polínica	95% (2,8) ^a	99% (3,2) ^b	100% (0) ^b	100% (0) ^b

Tabela 2 - Animais visitantes e resultado das visitas às flores de quatro espécies de Marantaceae em Floresta Semidecídua em Pernambuco, Nordeste do Brasil. PO - polinizador, PI - pilhador, MF - Muito freqüente (≥ 4 visitas.hora⁻¹), F – Freqüente (± 3 visitas.hora⁻¹), PF - Pouco freqüente (± 2 visitas.hora⁻¹), R – Raro (≤ 1 visita.hora⁻¹).

Visitantes Florais	<i>Calathea pernambucica</i>	<i>Calathea villosa</i>	<i>Hylaeanth hexantha</i>	<i>Stromanthe tonckat</i>
Abelhas				
Apidae				
<i>Eufriesea</i> cf. <i>mussitans</i> Fabricius (1787)	PO (F)	PO (MF)	PO (MF)	-
<i>Exaerete smaragdina</i> Guérin (1845)	PI (PF)	PO (F)	PO (F)	-
<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier (1841)	PO (MF)	-	-	-
<i>Eulaema bombiformes</i> Packard (1869)	PO (PF)	-	PO (PF)	-
<i>Euglossa</i> sp.	-	-	PO (PF)	-
Anthophoridae				
<i>Xylocopa suspecta</i> Moure (1988)	-	-	-	PO (MF)
Beija flores	-	-	-	-
<i>Phaethornis ruber</i> Linnaeus (1758)	PI (R)	PI (R)	PO (MF)	PO (MF)
<i>Amazilia</i> sp.	PO (R)	-	-	-
Mariposas diurnas	PI (F)	PI (R)	PI (MF)	PI (MF)
Borboletas	PI (PF)	-	PI (R)	PI (MF)

Tabela 3 – Resultados da verificação do sistema reprodutivo em espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá, Floresta Semidecídua, Pernambuco, Brasil. ($^1 \times ^2 X^2$ *Calathea villosa* = 4.797; $^1 \times ^3 X^2$ *Calathea villosa* = 4.029; 4 *Calathea villosa* x 4 *Hylaeanthus hexanthus* X^2 = 7.189; 4 *Calathea villosa* x 4 *Stromanthe tonckat* X^2 = 6.313, g.l. = 1, $p < 0.05$, letras iguais para valores estatísticos que não diferem, tanto nas linhas quanto nas colunas).

Tratamentos de polinização	<i>Calathea villosa</i> Flores/frutos/%	<i>Hylaeanthus hexanthus</i> Flores/frutos/%	<i>Stromanthe tonckat</i> Flores/frutos/%
Autopolinização manual ¹	30 / 20 / 66 ^a	30 / 14 / 47 ^{a, c, d}	30 / 18 / 60 ^{a, e}
Autopolinização espontânea ²	22 / 4 / 18 ^b	30 / 0 / 0	30 / 0 / 0
Polinização cruzada ³	20 / 4 / 20 ^{b, c}	30 / 18 / 60 ^{c, d}	30 / 10 / 33 ^{c, e}
Controle ⁴	52 / 16 / 31 ^{a, b}	30 / 26 / 87 ^d	54 / 40 / 74 ^{d, e}

**MARANTA DIVARICATA Rosc. E M. PROTRACTA Miq.: FLORES NOTURNAS E A
POLINIZAÇÃO POR MARIPOSAS NA FAMÍLIA MARANTACEAE, NO NORDESTE
DO BRASIL.**

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA^{1,2} & ISABEL CRISTINA MACHADO¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, CCB, Universidade Federal de Pernambuco, 50372-970, Recife-PE, Brasil; Fax: +55 81 21268348

² Autor para correspondência, e-mail: lagteixeira@yahoo.com.br

**MARANTA DIVARICATA Rosc. E M. PROTRACTA Miq.: FLORES NOTURNAS E A
POLINIZAÇÃO POR MARIPOSAS NA FAMÍLIA MARANTACEAE, NO NORDESTE
DO BRASIL***

LUCIANA ALMEIDA GOMES TEIXEIRA^{1, 2} & ISABEL CRISTINA MACHADO¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, CCB, Universidade Federal de Pernambuco, 50372-970, Recife-PE, Brasil; Fax: +55 81 21268348

² Autor para correspondência, e-mail: lagteixeira@yahoo.com.br

* Parte da Tese de Doutorado apresentada pela primeira autora ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.

Título curto: Falenofilia em Marantaceae no Brasil.

Palavras chave: apresentação secundária de pólen, autocompatibilidade, falenofilia, *Maranta*, Marantaceae, Floresta Atlântica, protandria, tubos polínicos.

ABSTRACT

The reproductive phenology pollination by moths and hawkmoths and the reproductive system of *Maranta divaricata* Rosc. e *M. protracta* Miq. was observed and analysed in natural populations of the two species in the Estação Ecológica do Tapacurá, a remnant of Atlantic Forest Semideciduous in Pernambuco state northeastern Brazil, in the period between Mai. 2003 a Set. 2004. Both species are herbaceous caulescent, with flowering and fruiting occurring during the whole year with a flower peak the wet season between March and August. *Maranta divaricata* and *M. protracta* have nocturnal asymmetric and tubular flowers with anthesis beginning around 0330 pm. The floral tube of the two species are 21 and 19 mm length, respectively, due to the fusion between androecium and style. The ginecium is composed of a style which is tripped to the cuculate staminode while the other three staminodes, one callose and the other two outer, help the pollination process, attracting the animals. The pollen grain, around 45 per flower, are produced in only one teca. They are placed in the stylar depression while the flower is still in a bud phase, characterizing the secondary pollen presentation and protandry. The nectar average volume to both species at 0430 pm is 0.24 µl, with sugar concentration around 15%. The nectar production declined at 0730 pm. The flowers started wilting around 0900 pm and after this time it was observed an accumulation of dew inside the floral tube. The first floral visitors at 0430 pm were moth species and right after at 0545 pm the hawkmoths species started the visits. However, in this period, the majority of flowers were already been triggered by the moths, which are considered the main pollinators. The visits occurred until 0830 pm. The two species of *Maranta* were considered self compatible with a great production of fruit by spontaneous self-pollination, 37 % in *Maranta divaricata* and 24% in *M. protracta*. With a complex pollination mechanism,

which may to prevent self pollination, the autogamy for the two species were confirmed by the fruit set as well as through the analysis of pollen tubes growth.

RESUMO

O estudo sobre a polinização por noctuídeos e esfíngídeos e a verificação do sistema reprodutivo da *Maranta divaricata* Rosc. e *M. protracta* Miq. foi desenvolvido e analisado em populações naturais das duas espécies na Estação Ecológica do Tapacurá (8°3'S e 35°10'W), um remanescente de Floresta Atlântica Semidecidual de Pernambuco, Nordeste do Brasil, no período de Mai. 2003 a Set. 2004. As duas espécies são herbáceas caulescentes, com floração e frutificação durando o ano todo e apresentando o máximo de produção de flores no período de alta pluviosidade, entre março e agosto. As flores de *M. divaricata* e *M. protracta* são crepusculares com antese começando por volta das 1530 h, assimétricas e tubulosas, medindo 21 e 19 mm, respectivamente, devido à fusão do androceu com o estilete. O gineceu é composto por um estilete e um ovário ínfero com um óvulo. Enquanto que o androceu é formado por estaminódios, um cuculado, um caloso e dois externos que auxiliam no processo de polinização como atrativos aos animais. Os grãos de pólen, cerca de 45 por flor, produzidos em apenas uma teca, são depositados na cavidade estilar, ainda em fase de botão, representando apresentação secundária de pólen e protandria. O volume médio de néctar, para as duas espécies, às 1630 h foi de 0,24 µl com concentração de açúcar em torno dos 15%, apresentando um declínio no decorrer da noite com a produção estendendo-se até às 1930 h. As flores duram até, aproximadamente, às 2100 h, iniciando o processo de senescência após esse horário com acúmulo de orvalho dentro do tubo floral. Os primeiros visitantes florais foram espécies de noctuídeos, aparecendo por volta das

1630 h, e em seguida às 1745 h as espécies de esfingídeos iniciavam as suas visitas, porém, nesse período, a maioria das flores já haviam sido desengatilhadas pelos noctuídeos, sendo esses últimos considerados como os principais polinizadores. As visitas dos animais estendiam-se até por volta das 2030 h. As duas espécies de *Maranta* foram consideradas autocompatíveis, com um elevado nível de produção de frutos por autopolinizações espontâneas, 37% em *M. divaricata* e 24% em *M. protracta*. Com um complexo mecanismo de polinização, como uma possível forma de impedir a autopolinização, a autogamia para as duas espécies foi confirmada, pela verificação da formação de frutos no campo, como também através da análise do crescimento dos tubos polínicos.

INTRODUÇÃO

A família Marantaceae apresenta distribuição pantropical sendo característica de florestas tropicais úmidas (Heywood, 1978), totalizando 550 espécies, das quais 350 ocorrem nos neotrópicos (Dahlgren et al., 1985; Mabberley, 1993; Andersson, 1998). A América tropical possui 80% destas espécies (Kennedy, 2000) e só em Pernambuco existem cerca de 37 espécies distribuídas em 14 gêneros e habitando vegetação de Floresta Atlântica e Brejos de Altitude (Yoshida Arns et al., 2002a, b, c).

As flores de Marantaceae são complexas, as quais possuem um mecanismo explosivo do estilete e adaptação à polinização por animais de língua longa, no Novo Mundo, como as abelhas da tribo Euglossini, e por animais de língua curta no Velho Mundo, principalmente devido ao comprimento do tubo floral formado pela união dos estaminódios com o estilete (Kennedy, 1978, 2000). Essa relação com as abelhas Euglossini é bastante estreita, porém outros grupos de

visitantes têm sido relatados como borboletas, em espécies dos trópicos, e a polinização, em alguns casos, por beija-flores, noctuídeos e esfingídeos (Kennedy, 1978, 2000; Schemske e Horvitz, 1984; Davis, 1987; Claßen-Bockhoff, 1991; Kress e Beach, 1994; Locatelli et al., 2004; Leite e Machado (in prep.); Teixeira & Machado (capítulo 1 desta tese).

O gênero *Maranta* L. possui cerca de 20 espécies distribuídas nas Américas (Andersson, 1986), das quais oito ocorrem no estado de Pernambuco, nordeste do Brasil (Yoshida Arns et al., 2002b). As flores desse gênero apresentam características peculiares e diferenciadas em relação às outras espécies da família, principalmente pela ocorrência de antese nos períodos vespertino, crepuscular e noturno (Andersson, 1986). Tais horários de antese são característicos de flores polinizadas por animais noturnos como os noctuídeos, os esfingídeos e os morcegos, constituindo um dos atributos das síndromes de falenofilia e esfingofilia, junto com flores tubulosas, brancas e a presença de odores adocicados produzidos por partes florais (Faegri e Pijl, 1979; Proctor et al., 1996).

Neste estudo são apresentados dados sobre a biologia floral e o sistema reprodutivo de *Maranta divaricata* Rosc. e *M. protracta* Miq., consistindo do primeiro registro de noctuídeos e esfingídeos visitando e polinizando as flores dessas duas espécies de *Maranta*, e contribuindo para um melhor entendimento da diversidade dos mecanismos de polinização e evolução dentro da família.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e populações estudadas

O trabalho de campo foi realizado na Estação Ecológica do Tapacurá, na Mata do Camocim, remanescente de Floresta Atlântica Semidecídua em Pernambuco (8°3'S e 35°10'W), Nordeste do Brasil, durante o período de Maio 2003 a Setembro de 2004, totalizando, aproximadamente, 50 horas de observação para cada espécie. A Estação Ecológica do Tapacurá está localizada no Município de São Lourenço da Mata (figura 1), distando 60 km do Recife e medindo, aproximadamente, 776 ha de área total, abrangendo o represamento do Rio Tapacurá, a barragem e, cerca de 382 ha representam fragmentos de três Matas, a Mata do Toró, Mata do Camocim e a Mata do Alto da Buchada (Coelho, 1979; Azevedo Júnior, 1990). A vegetação predominante é do tipo semidecídua (Andrade-Lima, 1960), com altitudes variando de 175 a 341 m (FIDEM, 1987) e clima do tipo C2AS'a', Megatérmico úmido (Reis, 1970). De acordo com Vasconcelos-Sobrinho (1949), este município pertence à super-região de Floresta Seca ou Floresta Estacional Semidecidual, sendo a Estação Ecológica do Tapacurá um dos raros remanescentes deste ecossistema no Estado.

Os indivíduos estudados das duas espécies de *Maranta* estavam localizados na borda da Estação, os quais encontravam-se agrupados em duas populações para cada espécie. As áreas e as quatro populações foram medidas, uma vez que não foi possível o isolamento e a contagem do número total de indivíduos.

Fenologia da floração, biologia floral e animais visitantes

O padrão de floração da espécie foi descrito de acordo com as classificações de Gentry (1974) e Newstrom et al. (1994). Os períodos de floração e frutificação foram acompanhados mensalmente no campo sendo registrados a época e duração da floração, bem como os períodos de emissão de frutos verdes e maduros em duas populações de cada espécie.

As informações sobre a biologia das flores, duração, horário e sequência de antese, emissão de odores, assim como a receptividade do estigma e a disponibilidade de néctar e pólen, foram registradas no campo. Foram coletados e fixados, em etanol e FAA 70%, botões e flores (n = 20) de diferentes indivíduos das duas espécies. Dados a respeito da morfologia floral foram tomados em laboratório sendo feitos desenhos esquemáticos feitos em câmara clara acoplada a um microscópio estereoscópico. Os números de óvulos e grãos de pólen foram contabilizados, com auxílio de microscópio estereoscópico, sendo, posteriormente efetuada a razão pólen/óvulo (Cruden, 1977, 2000). A viabilidade polínica foi verificada através da técnica de coloração do citoplasma por carmim acético 2% (Radford et al., 1974). Os resultados foram comparados a partir de testes estatísticos, Mann-Whitney e Teste t (BioEstat 2.0) (Ayres et al., 2000).

Para medir a concentração de açúcares e o volume do néctar foram utilizados, respectivamente, refratômetro de bolso (Atago® 0-32%) e micro-seringas (Microliter® 5 µl) em 12 flores ensacadas, para cada espécie, no período antecedente à antese floral, sendo feitas duas medidas, uma à tarde, 1600 h, e a outra à noite, 1930 h (Dafni, 1992), sendo os dados comparados estatisticamente através do Teste t e Mann-Whitney (BioEstat 2.0) (Ayres et al., 2000). A receptividade do estigma foi determinada, no campo, em 10 flores de cada espécie, através da reação com peróxido de hidrogênio (Zeisler, 1938). A emissão de odor foi verificada a

partir de flores coletadas no campo e mantidas em frascos de vidro, sendo posteriormente imersas em vermelho neutro e observadas as possíveis estruturas florais produtoras de odor (Vogel, 1990; Dafni, 1992).

A atividade dos animais visitantes às flores foi verificada a partir de observações visuais diretas, em um período de cerca de 50 horas para cada espécie de *Maranta*. Os dados sobre o comportamento dos mesmos, assim como a frequência (frequente e pouco frequente) e o resultado das visitas (polinização ou pilhagem), foi devidamente anotado e complementado através de registros fotográficos. A classificação sobre a frequência dos animais foi feita a partir do número de visitas, de cada animal, por dia de observação. Portanto, os animais classificados como frequentes visitaram as flores duas ou mais vezes por cada noite (≥ 2 visita.dia⁻¹) e os pouco frequentes visitaram uma vez por noite ou não foram observados (≤ 1 visita.dia⁻¹) durante o tempo total de observações. Alguns insetos visitantes foram coletados, montados e depositados no Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva - UFPE para posterior identificação e como espécimes-testemunho.

Sistema reprodutivo

O sistema reprodutivo das duas espécies de Marantaceae foi estudado através de experimentos de autopolinização manual, autopolinização espontânea e polinização cruzada no campo, seguindo as indicações de Radford et al. (1974). Em todos os tratamentos, aproximadamente 30 botões foram isolados com sacos de “voil”, cerca de duas horas antes do início da antese, sendo o tipo de polinização desejada feita depois das flores abrirem naturalmente. Nesses tratamentos controlados, em diversas oportunidades, foram utilizadas

algumas flores já abertas, porém ainda engatilhadas. Além disso, foram feitas marcações de flores abertas em diferentes dias, utilizadas como controle, sendo, posteriormente, contados o número de frutos e sementes formados. Os resultados foram analisados e comparados estatisticamente entre si pelo teste do Qui-quadrado (X^2 BioEstat 2.0) (Ayres et al., 2000).

Para a análise de crescimento dos tubos polínicos, foram realizadas polinizações manuais (autopolinizações e polinizações cruzadas) em 24 flores de cada espécie, 12 flores para cada tratamento realizado. A mesma quantidade de flores, 12 para cada espécie, foi utilizada como controle, principalmente àquelas cujo mecanismo havia sido desengatilhado por animais visitantes, noctuídeos e esfingídeos. As flores abriam no campo e logo em seguida eram colocadas em caixas de acrílico contendo ágar 2%, onde foram feitas as polinizações controladas, sendo posteriormente retiradas, em intervalos pré-determinados de tempo (12, 24, 36 e 48 h), e fixadas em frascos de vidros contendo FAA 70%. Em laboratório, apenas o gineceu das flores foi tratado com NaOH, corado com azul de anilina e analisado em microscópio de fluorescência (Martin, 1959).

Material botânico

Os materiais botânicos, ramos contendo flores e frutos, de *Maranta divaricata* e *M. protracta* foram coletados, identificados e depositados, como espécimes testemunho, nos Herbários UFP - Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco, e IPA - Dárdano de Andrade Lima, da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (UFP nºs 51377 e 51375).

RESULTADOS

Fenologia da floração, biologia floral e animais visitantes

Maranta divaricata e *M. protracta* são plantas caulescentes com cerca de 1,60 m e 2 m de altura, cujos indivíduos ocorrem em touceiras, formando aglomerados, podendo ser encontrados em áreas de borda da mata, locais abertos, e alguns poucos indivíduos no interior da floresta. Os ramos são bastante flexíveis e nos períodos de alta pluviosidade, de março a agosto, as plantas apresentaram muitas folhas e vários indivíduos jovens, enquanto no período de seca, a maioria das folhas ficam murchas e alguns ramos continuaram emitindo poucas flores e frutos. As duas espécies emitiram flores durante todo o ano, no entanto, os meses de chuva coincidiram com o período de maior emissão de flores e frutos (figura 2). Os indivíduos de *M. divaricata* ocuparam uma área de, aproximadamente, 70 m², enquanto que a população de *M. protracta* ocupou 120 m².

Nas duas espécies de *Maranta* as inflorescências são terminais e as flores, abrindo sempre em pares por noite, são bissimétricas, ficando emparelhadas lado a lado como se uma fosse a imagem da outra refletida em um espelho. As flores, como nas outras espécies da família, são hermafroditas, assimétricas, protândricas, com apresentação secundária de pólen e mecanismo explosivo do estilete. Apresentam cálice e corola formados por três pétalas e três sépalas membranáceas. São tubulosas, com o androceu modificado em estruturas petalóides (dois estaminódios externos, um estaminódio caloso e um cuculado) com coloração branca e apenas uma teca funcional, a qual produz poucos grãos de pólen, apresentando média de 45 grãos por flor para as duas espécies (tabela 1), enquanto que a outra teca modificou-se em um apêndice

petalóide. Os poucos grãos apresentaram 100% de viabilidade nas duas espécies. O gineceu é formado por um estilete curvo, preso pelo estaminódio cuculado quando engatilhado, uma cavidade estigmática, uma depressão estilar, onde os grãos de pólen são depositados antes da antese floral, um ovário ínfero com apenas um óvulo e nectários septais (v. Smets et al., 2000). A junção dos estaminódios petalóides com o gineceu, forma o tubo floral (figura 3), os quais medem, aproximadamente, 21 mm nas flores de *M. divaricata* e 19 mm nas flores de *M. protracta*, sendo estatisticamente diferentes quando comparados pelo teste de Mann-Whitney (tabela 1).

A antese tem início por volta das 1530 h, em ambas as espécies, estando as flores completamente abertas às 1630 h, horário em que já há disponibilidade de néctar e o estigma encontra-se receptivo. As flores duram cerca de oito horas e a produção de néctar começa logo após o início da antese, com baixo volume, ocorrendo produção máxima por volta das 1700 h, com um declínio acentuado logo na primeira parte da noite, aproximadamente às 1900 h. Os volumes e as concentrações do néctar foram medidos às 1630 h ($0.23 \pm 0.08 \mu\text{l}$, $16 \pm 7.9 \%$; $0.25 \pm 0.17 \mu\text{l}$, $15 \pm 9.8 \%$) e às 1930 h ($0.01 \pm 0.01 \mu\text{l}$, $0.8 \pm 1.7 \%$; $0.02 \pm 0.02 \mu\text{l}$, $1 \pm 0.7 \%$) em *M. divaricata* e *M. protracta*, respectivamente (figura 4). Os resultados foram comparados através de testes estatísticos, sendo verificado que os volumes médios produzidos pelas duas espécies, *M. divaricata* e *M. protracta*, nos dois horários, diferiram significativamente ($U = 0$, $p < 0,001$; $t = 4,6336$, $p < 0,001$, respectivamente). A mesma diferença estatística foi observada, também, nos valores relacionados com as médias das concentrações do néctar nos mesmos horários ($U = 7$, $p < 0,001$; $U = 20$, $p < 0,01$). As comparações da média do volume e da concentração de néctar produzidos pelas duas espécies nos mesmos horários mostraram que não houve diferença significativa, quando analisadas pelos testes estatísticos.

As flores das duas espécies emitem odor adocicado, o qual inicia por volta das 1730h, sendo observado, após imersão no vermelho neutro, que os estaminódios petalóides apresentavam coloração avermelhada, sendo consideradas possíveis áreas da concentração de osmóforos. O odor adocicado era exalado pelas flores até, aproximadamente, às 2100 h, coincidindo com o horário em que não ocorriam mais visitas e praticamente já não havia mais néctar, apenas orvalho, com as flores apresentando sinais de senescência, como o murchamento dos estaminódios. Na manhã seguinte à antese, as flores encontravam-se completamente murchas e cheias de orvalho, acumulado durante a noite.

Os visitantes observados foram três espécies de noctuídeos e duas de esfingídeos (tabela 2). Os noctuídeos foram os primeiros visitantes às flores, começando a coleta de néctar por volta das 1630 h e permanecendo na área, visitando várias flores de cada população, até às 2100 h. Os noctuídeos abordavam as flores frontalmente em voo lento e alguns, pousando sobre os estaminódios externos, introduziam a probóscide no tubo floral (figura 5 A, C, E), permanecendo assim por uns 15 segundos, visitando em seguida outras flores da mesma inflorescência ou flores próximas que estavam abertas. Em todas as flores visitadas das duas espécies, os noctuídeos desencatilhavam o mecanismo do estilete e, provavelmente, os grãos de pólen eram depositados na probóscide desses insetos (figura 5 C).

Em seguida, por volta das 1750 h, iniciavam as visitas dos esfingídeos sempre em intervalos longos entre uma visita e outra, cerca de uma hora e meia a duas horas. Os esfingídeos, em vôos rápidos e pairando no ar (figura 5 D), abordavam as flores frontalmente e introduziam rapidamente a probóscide no tubo floral para a coleta de néctar. A coleta durava menos que 3 segundos e quando as flores visitadas pelos noctuídeos no final da tarde não haviam sido desencatilhadas, os esfingídeos conseguiam desencatilhar o mecanismo do estilete das mesmas,

ficando os grãos de pólen aderidos na probóscide. Em seguida, outras flores próximas em outras inflorescências eram visitadas. As visitas dos noctúdeos e dos esfingídeos aconteciam até às 2100 h, horário em que as flores já não produziam mais néctar e, quando ocorria, era praticamente acúmulo de orvalho, apresentando uma concentração muito baixa de açúcares, em torno de 1%. Nesse período, as flores entravam em processo de senescência com o início do murchamento dos estaminódios e ausência de odor. De um modo geral, a frequência das visitas foram muito baixas, pois ocorreram dias em que nenhum animal, tanto noctúdeos quanto esfingídeos, foram observados visitando as flores das espécies.

Sistema reprodutivo

Os resultados obtidos através dos experimentos controlados para verificação do sistema reprodutivo revelaram que *M. divaricata* e *M. protracta* são autógamas com um alto índice de formação de frutos a partir de autopolinizações manuais, 20 e 27 %, e espontâneas, 37 e 24 %, respectivamente. O percentual de frutos formados por polinizações cruzadas foi menor, de 13 e 17 %, que nas autopolinizações, enquanto que os percentuais de frutos formados naturalmente foram de 53 e 40% para *M. divaricata* e *M. protracta*, respectivamente (tabela 3). Foi verificado, através de análises estatísticas, utilizando-se o Qui-quadrado, que diferenças significativas ocorreram quando foram comparados os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada com o controle em *M. divaricata*, não sendo observada diferenças significativas entre os resultados dos tratamentos para verificação do sistema reprodutivo de *M. protracta*.

A análise do crescimento dos tubos polínicos mostrou que, tanto nos testes de autopolinização manual quanto nos de polinização cruzada, das duas espécies, os tubos polínicos

penetraram ou estavam próximos ao óvulo após 24 horas. Para confirmação do papel de polinizadores, também foram analisadas algumas flores que haviam sido visitadas por esfingídeos e noctuídeos, sendo observados tubos polínicos fecundando o óvulo ou próximo do mesmo (figura 6). Algumas flores, após 24 horas do tratamento de autopolinização espontânea, foram coletadas e, posteriormente, observadas a ocorrência de grãos de pólen germinando na cavidade estigmática e tubos polínicos próximos ao ovário (figura 6).

DISCUSSÃO

Fenologia da floração, biologia floral e animais visitantes

A produção de flores em *Maranta divaricata* e *M. protracta* ocorreu durante todo o ano, com um padrão de floração do tipo contínuo, de acordo com a classificação de Newstrom et al. (1994) com pequenas pausas que duraram de uma a duas semanas. Além de serem sincronopáticas, as duas espécies apresentaram um pico de floração sempre no período de alta pluviosidade, entre os meses de março e agosto. De certa forma, a floração contínua proporciona oferta de alimento para a comunidade de animais polinizadores durante todo o ano, contribuindo com a manutenção dos animais na área de ocorrência das plantas. Esse tipo de floração é bastante característico de flores polinizadas por noctuídeos e esfingídeos, principalmente por esses animais possuírem memória adequada permitindo que eles voltem às mesmas plantas dia após dia (Janzen, 1980) e levando-se em consideração a capacidade que eles têm de voarem por longas distâncias e de serem eficientes polinizadores para poucas espécies de plantas (Faegri e Pijl, 1979; Endress, 1994). Segundo Gentry (1974), o padrão de floração do tipo contínuo pode

ocasionar competição entre os polinizadores, o que pode ter acontecido aqui para as duas espécies, uma vez que houve partilha por polinizadores, pelas duas espécies (sp. 1 e sp. 2) de noctuídeos, com a possibilidade de ter ocorrido deposição dos grãos de pólen das duas espécies em locais próximos nas probóscides dos animais.

As flores das duas espécies de *Maranta*, assim como característica para a família Marantaceae, possuem estaminódios petalóides, dois externos, que são utilizados como local para pouso pelos noctuídeos (Teixeira obs pess), um caloso, um cuculado, o qual mantém sob tensão o estilete, este por sua vez, se curva em direção ao estaminódio caloso quando é desencatilhado pelos polinizadores, e um apêndice que é composto por uma teca e a outra parte petalóide (Kennedy, 1978, 2000; Claßen-Bockhoff, 1991; Claßen-Bockhoff e Pischtschan, 2000). Outra característica marcante para as espécies do gênero *Maranta* é a ocorrência da bissimetria entre as flores que abrem na mesma inflorescência, como se uma fosse a imagem da outra refletida em um espelho (Andersson, 1986). Esse fato, também, foi observado aqui para as duas espécies desse trabalho e, possivelmente, pode estar associado com aumento da atração visual para os animais polinizadores.

Maranta divaricata e *M. protracta* possuem flores com antese crepuscular, coloração branca, estaminódios petalóides fusionados com o estilete formando um tubo floral estreito, néctar como o principal recurso, além de produzirem odor que servem como atrativo primário para as espécies de esfingídeos. Todas essas características, associadas à concentração de açúcares do néctar, com médias de 15 % e picos de 20%, relacionam as duas espécies com a síndrome de falenofilia e esfingofilia (Faegri e Pijl, 1979; Baker e Baker, 1982; Endress, 1994; Proctor et al., 1996). Com relação à produção de néctar, podemos verificar que o volume foi muito baixo e, devido a essa pequena produção, as medidas foram feitas em apenas dois horários,

os quais foram comparados estatisticamente entre si e verificado a diferença entre as duas espécies, confirmando uma maior produção nas primeiras horas da noite. Por outro lado, não foram observadas diferenças significativas quando foram comparados os volumes e as concentrações do néctar nos mesmos horários entre as duas espécies. Fato importante para explicar a semelhança nas frequências dos polinizadores para ambas as espécies. Entretanto, a área ocupada pelos agrupamentos de *M. protracta* foi maior em comparação à *M. divaricata*, o que pode ter influenciado o número de polinizadores, uma vez que, mais flores abertas por noite aumenta o poder atrativo das plantas, principalmente em se tratando de espécies crepusculares a noturnas.

Como característica do gênero *Maranta*, as flores possuem, geralmente, antese crepuscular a noturna, como observado para *M. divaricata*, *M. parviflora* e *M. noctiflora* ou antese vespertina como em *M. arundinacea* e *M. lindmanii* (Andersson, 1986), porém não existem registros na literatura de visitantes noturnos para o gênero. Tanto a síndrome de falenofilia quanto a de esfingofilia foram sugeridas por Vogel (1998), a partir de características da biologia e da morfologia floral do gênero *Maranta*. Kennedy (2000) sugere que a espécie *Cominsia gigantea*, encontrada do Velho Mundo, seja polinizada por possíveis noctuídeos, principalmente devido às características morfológicas florais.

Segundo Kennedy (1978, 2000), as espécies da família Marantaceae possuem uma estrutura floral que inicialmente se desenvolveu em resposta a polinização por abelhas sendo, na sua quase que totalidade, tipicamente melitófilas, e tendo as abelhas da tribo Euglossini como os principais vetores de pólen. Entretanto, existem relatos de outros grupos de abelhas como polinizadores, *Melipona* em *Calathea micans* (Kress e Beach, 1994), abelhas Halictidae em *Stachyphrynium cylindricum*, *S. griffithii* e *S. jagorianum* (Kennedy, 2000), abelhas

Anthophoridae em *Stromanthe tonckat* (Seres e Ramirez, 1995) e abelhas do gênero *Xylocopa* em *Thalia geniculata* (Davis, 1987; Claßen-Bockhoff, 1991). Assim como observações de outros grupos de polinizadores, além das abelhas, como mariposas e beija-flores em *Saranthe klotzchiana* (Locatelli et al., 2004) e de espécies de beija-flores em *Stromanthe portearna* (Leite e Machado, in prep.), em *Calathea insignis* e outras espécies do gênero (Kennedy, 1978, 2000), em *Stromanthe jacquinii* (Seres e Ramirez, 1995), em *Thalia geniculata* (Davis, 1987) e em *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat* (Teixeira e Machado, capítulo 1 desta tese).

Essa variedade nos grupos de polinizadores da família Marantaceae pode ter surgido em resposta às modificações morfológicas sofridas pelas espécies como diferenças no número, forma e tamanhos das partes florais, como por exemplo, o comprimento do tubo floral e a forma do estigma, características essas usadas para distinguir a variedade dos gêneros e, conseqüentemente, as adaptações aos diferentes grupos de polinizadores (Kennedy, 2000).

A partir da observação da eficiência no desencatilhamento das flores, tanto pelos noctúdeos como pelos esfingídeos, as duas espécies de *Maranta* foram consideradas falenófilas, principalmente porque os noctúdeos foram os primeiros visitantes às flores e essas, por sua vez, possuem um mecanismo explosivo do estilete que funciona apenas uma única vez. Portanto, as primeiras visitas foram consideradas como as mais importantes. Para confirmar, observamos o crescimento de tubos polínicos e a fecundação do óvulo 24 horas após uma das flores ter sido desencatilhada por um noctúdeo.

As espécies de noctúdeos apresentaram comportamento semelhante ao descrito por Faegri e Pijl (1979), como o pouso, que no caso das espécies de *Maranta* ocorreu nos estaminódios externos, enquanto que os esfingídeos nunca pousavam, eles pairavam no ar enquanto coletavam o néctar. A produção de néctar foi bem pequena por flor, sendo observado

um maior volume nas últimas horas da tarde, por volta das 1700 h, coincidindo com o horário em que as visitas dos animais eram mais freqüentes, principalmente os noctuídeos.

A atração olfatória é uma das características de flores crepusculares e noturnas e quando a fonte do odor é descoberta pelos animais, aqui nesse caso para os noctuídeos e esfingídeos, durante o vôo a probóscide é esticada e entra no tubo floral, reação essa desencadeada pela sugestão visual da cor branca das estruturas florais (Faegri e Pijl, 1979). De acordo com Endress (1994), a atração pela fragrância ocorre à longa distância, enquanto que à curta distância é a orientação visual, como a cor, que prevalece como atrativo. O odor nas flores das duas espécies de *Maranta*, emitido pelos osmóforos localizados nos estaminódios petalóides e na parte superior do estilete, só começou a ser emitido por volta das 1730 h, coincidindo com o horário em que os esfingídeos iniciavam as visitas, não sendo, portanto, um atrativo primário para os noctuídeos que começavam as visitas por volta das 1630 h. Segundo Endress (1994), os noctuídeos reagem menos especificamente que os esfingídeos aos odores adocicados produzidos por flores crepusculares e noturnas, como observado aqui para as duas espécies de *Maranta*.

Sistema reprodutivo

Maranta dicaricata e *M. protracta* são plantas com um elevado índice de frutos formados por autopolinizações manuais e autopolinizações espontâneas sendo, portanto, consideradas autocompatíveis e autógamas, embora também apresentem o desenvolvimento de frutos através de polinizações cruzadas.

A família Marantaceae possui caracteristicamente, um sistema reprodutivo do tipo autogâmico, mesmo apresentando um elaborado mecanismo de polinização, sendo relatada para

espécies de vários gêneros como *Calathea* (Kennedy, 1978, 1983, 2000; Schemske e Horvitz, 1984; Kress e Beach, 1994), *Stromanthe* (Ramirez e Seres, 1994; Teixeira e Machado, Cap. 1.), *Thalia* (Claßen-Bockhoff, 1991; Kennedy, 2000) e *Saranthe* (Locatelli et al., 2004). Em várias espécies do gênero *Maranta*, Andersson (1986) menciona a “autogamia parcial”, referindo-se a ocorrência de formação de frutos tanto por autopolinizações quanto por polinizações cruzadas, em *M. arundinacea*, *M. linearis*, *M. sobolifera*, *M. noctiflora*, *M. zingiberina*, *M. incrassata*, *M. gibba*, *M. rupicola*, *M. amazonica* e *M. parvifolia*, assim como referencia alogamia obrigatória para *M. amplifolia* e *M. lindmanii* e a possibilidade de frutos formados por autopolinizações espontâneas para o gênero. No mesmo trabalho (Andersson, 1986), o autor cita “autogamia parcial” como o tipo de sistema reprodutivo para *M. divaricata* e *M. protracta*, sendo observado o mesmo aqui para as respectivas espécies, no entanto, consideradas autogâmicas.

As flores das inflorescências, nas duas espécies, sempre abriam em pares e os noctuídeos e os esfingídeos visitavam todas as flores abertas nas populações, fato que pode ter contribuído para os elevados percentuais de frutos formados naturalmente, os quais podem ser resultados de autopolinizações ou geitonogamia, uma vez que as espécies são autocompatíveis. Os resultados do sistema reprodutivo das duas espécies, verificados a partir dos cruzamentos em campo, foram confirmados através da observação do crescimento de tubos polínicos e fecundação dos óvulos nos tratamentos de autopolinização.

Em *M. divaricata*, o percentual de frutos oriundos de autopolinizações espontâneas foi mais elevado, apesar de não ter diferido estatisticamente, quando comparado com os valores para *M. protracta*, o que provavelmente ocorreu devido às menores frequências de visitantes observados e, uma vez que não ocorria polinizadores, as flores se autopolinizavam. A formação de frutos a partir de autopolinizações espontâneas também foi observada, por Andersson (1986),

em casa de vegetação, para *M. noctiflora* e em *M. divaricata*, onde o autor citou a falta de polinizadores como sendo a causa das autopolinizações espontâneas das flores. A morfologia do ápice do estilete é tratada por Kennedy (2000) como um dos fatores que pode contribuir para as autopolinizações nas flores de Marantaceae, nas quais durante o seu crescimento dentro das flores, como são protândricas, pode ocorrer o contato de alguns grãos de pólen com a cavidade estigmática e não havendo qualquer barreira genética, ocorrer a germinação e fecundação do óvulo, fato observado em *Calathea villosa* (Teixeira e Machado, capítulo 1 desta tese). Nos poucos grãos de pólen produzidos pela única teca, característica sugerida para espécies com apresentação secundária de pólen (Howell et al, 1993; Yeo, 1993), a viabilidade foi de 100%, o que compensaria o baixo número de grãos por flor. A germinação de grãos de pólen que caíram espontaneamente na cavidade estigmática pôde ser observada aqui para as espécies de *Maranta*, confirmando a formação dos frutos nos tratamentos de autopolinização espontânea. Os resultados obtidos através da razão P/O também sugerem a autogamia para as duas espécies, de acordo com a classificação de Cruden (1977).

A autopolinização leva a produção de descendentes iguais geneticamente à planta mãe que, por sua vez, se estiver bem adaptada ao ambiente, e este não sofrer modificações com o passar do tempo, transmite as condições de sobrevivência à prole sem precisar da polinização cruzada. Segundo Stebbins (1957), o grupo de plantas que apresentam um sistema reprodutivo do tipo autógamo, possivelmente já se estabeleceu, em termos morfológicos, fisiológicos e adaptativos, não necessitando maiores recombinações genéticas, sendo bastante característico de plantas perenes e herbáceas.

No entanto, de acordo com os resultados da formação de frutos pela atuação dos animais polinizadores (controle), podemos afirmar a eficiência dos mesmos, provavelmente efeito de

polinização cruzada, uma vez que o percentual de frutos formados por autopolinizações espontâneas foi elevado, porém, mais baixo que o controle, sendo essa estratégia de autofecundação considerada uma alternativa por parte das plantas, uma vez que as frequências podem ser baixas e poderia afetar o ciclo de vida das mesmas. As poucas polinizações cruzadas existentes, porém, são responsáveis pela manutenção da variabilidade genética, importante no caso da necessidade de adaptação às novas condições ambientais.

AGRADECIMENTOS

À UFRPE e ao Sr. Paulo Martins (Estação Ecológica do Tapacurá) pela permissão para trabalhar em área sob sua administração e pelo apoio logístico, à Karla Norye Arns pela identificação das plantas, à Isnaldo dos Santos, Mellisa Sobrinho, Kelaine Demétrio, Eduardo Cristo e Luis Primo pela ajuda e companhia no campo. À Ana Virgínia Leite pela colaboração com a análise dos tubos polínicos e ao Laboratório de Citogenética Vegetal (UFPE) pela permissão para a utilização do microscópio de fluorescência. À Tarcila Nadia pelos cálculos estatísticos, pela foto do esfingídeo e pela constante ajuda. À CAPES (L. Teixeira) e CNPq (I. Machado) pelas bolsas concedidas (Doutorado e Produtividade em Pesquisa, respectivamente).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson L. 1986.** Revision of *Maranta* subgen. *Maranta* (Marantaceae). *Nordic Journal of Botany* **6**: 729-756.
- Andersson L. 1998.** Marantaceae. In: K. Kubitzki (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume IV. Flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Graminae)*. Springer-Verlag, Berlin. p. 278-293.
- Andrade-Lima D. 1960.** Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Arquivos do IPA* **5**: 305-341.
- Ayres M, Ayres JRM, Ayres DL, Santos AS. 2000.** *BioEstat 2.0: Aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Manirauá e CNPq. Minas Gerais.
- Azevedo Júnior SM. 1990.** A Estação Ecológica do Tapacurá e suas aves. In: Azevedo Jr. SM, ed. *IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves*. Recife: Imprensa Universitária, Universidade Federal Rural de Pernambuco. p. 92-99.
- Baker H, Baker I. 1982.** Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones CE, Little RJ, editors. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand, New York. USA.
- Claßen-Bockhoff R. 1991.** Untersuchungen zur Konstruktion des Bestäubungs-apparates von *Thalia geniculata* (Marantaceen). *Botanica Acta* **104**: 183-193.
- Claßen-Bockhoff R, Pischtschan E. 2000.** The explosive style in Marantaceae – Preliminary results from anatomic studies. In: Spat, Speel, eds. *Plant Biomechanics*. New York: Thelme-Verlag.
- Coelho AGM. 1979.** As aves da Estação Ecológica de Tapacurá, Pernambuco. *Notulae Biologicae* **2**: 1-18.

- Cruden RW. 1977.** Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Cruden RW. 2000.** Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* **222**: 143-165.
- Dafni A. 1992.** *Pollination Ecology*. The practical approach series. Oxford University Press, Oxford.
- Dahlgren RM, Clifford HT, Yeo PF. 1985.** *The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy*. New York: Springer-Verlag.
- Davis MA. 1987.** The role of flower visitors in the explosive pollination of *Thalia geniculata* (Marantaceae), a Costa Rican marsh plant. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **114**: 134-138.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. USA: Cambridge University Press.
- Faegri K, van der Pijl L. 1979.** *The Principles of Pollination Ecology*. London, Pergamon Press.
- FIDEM 1987.** *Região Metropolitana do Recife – Reservas Ecológicas – Série Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente*. Recife: Alcântara Promoções e Publicidade S/A.
- Gentry AH. 1974.** Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.
- Heywood VH. 1978.** *Flowering plants of the world*. Marantaceae. Oxford University Press. 300-301.
- Janzen DH. 1980.** *Ecologia vegetal nos trópicos*. Coleção Temas de biologia. Vol. 7 EPU: Editora Pedagógica e Universitária Ltda. São Paulo.
- Kennedy H. 1978.** Systematic and pollination of the “closed-flowered” species of *Calathea* (Marantaceae). *University of California Publication in Botany* **71**: 1-90.

- Kennedy H. 1983.** *Calathea insignis* (hoja negra, hoja sal, bijagua, rattlesnake plant). In: Janzen DH, ed. *Costa Rica Natural History*. Chicago: University of Chicago Press. p. 204-206.
- Kennedy H. 2000.** Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In: Wilson KL, Morrison DA, eds. *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourne: CSIRO. 335-344.
- Kress WJ, Beach JH. 1994.** Flowering plant reproductive systems. In: McDade LA, Bawa KS, Hespenheide HA, Hartshorn GS, eds. *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press. p. 161-387.
- Locatelli E, Machado IC, Medeiros P. 2004.** *Saranthe klotzschiana* (Marantaceae) e seu mecanismo de polinização explosivo. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 769-777.
- Mabberley DJ. 1993.** *The Plant-Book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press.
- Martin FW. 1959.** Staining and observing pollen tubes in tile style by means of fluorescence. *Stain Technology* **34**: 125-128.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 1994.** A new classification for plant phenology based on flowering patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**: 141-159.
- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996.** *The Natural History of Pollination*. Timber Press Portland, Oregon.
- Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR. 1974.** *Vascular plant systematics*. New York, Harper & Row Publishers.
- Ramirez N, Seres A. 1994.** Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* **190**: 129-142.

- Reis ACS. 1970.** Contribuição ao Estudo do clima de Pernambuco. *Caderno do Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco*. Recife.
- Schemske DW, Horvitz CC. 1984.** Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* **225**: 519-521.
- Seres A, Ramirez N. 1995.** Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de um bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**: 61-81.
- Smets FE, Ronse Decraene LP, Caris P, Rudall PJ. 2000.** Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution. In: Wilson KL, Morrison DA, eds. *Monocots: systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO.
- Stebbins GL. 1957.** Self-fertilization and population variability in the higher plants. *The American Society of Naturalists* **91**: 337-354.
- Vasconcelos-Sobrinho J. 1949.** As regiões naturais de Pernambuco. *Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas* **3**: 25-33.
- Vogel S. 1990.** *The role of scent glands in pollination: On the structure and function of osmophores*. Smithsonian Institution Libraries. Washington D.C.
- Vogel S. 1998.** Floral Biology. In: K. Kubitzki (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume III. Flowering plant., Monocotyledon. Liliaceae (except Orchidaceae)*. Springer-Verlag, Berlin. p. 34-48.
- Yeo PF. 1993.** *Secondary pollen presentation. Form, Function and Evolution*. Springer-Verlag Wien. New York. p. 209-213.

Yoshida Arns K, Mayo SJ, Alves MV. 2002a. Morfologia de Marantaceae ocorrente no estado de Pernambuco, Brasil. *Iheringia* **57**: 3-20.

Yoshida Arns K, Mayo SJ, Alves MV. 2002b. O gênero *Maranta* L. (Marantaceae) no estado de Pernambuco, nordeste do Brasil. *Insula* **31**: 39-57.

Yoshida Arns K, Mayo SJ, Alves MV. 2002c. O gênero *Stromanthe* Sond. (Marantaceae) no estado de Pernambuco - nordeste do Brasil. *Ernstia* **12**: 31-42.

Zeisler M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beiheft Botanisches Zentralblatt* **58**: 308-318.

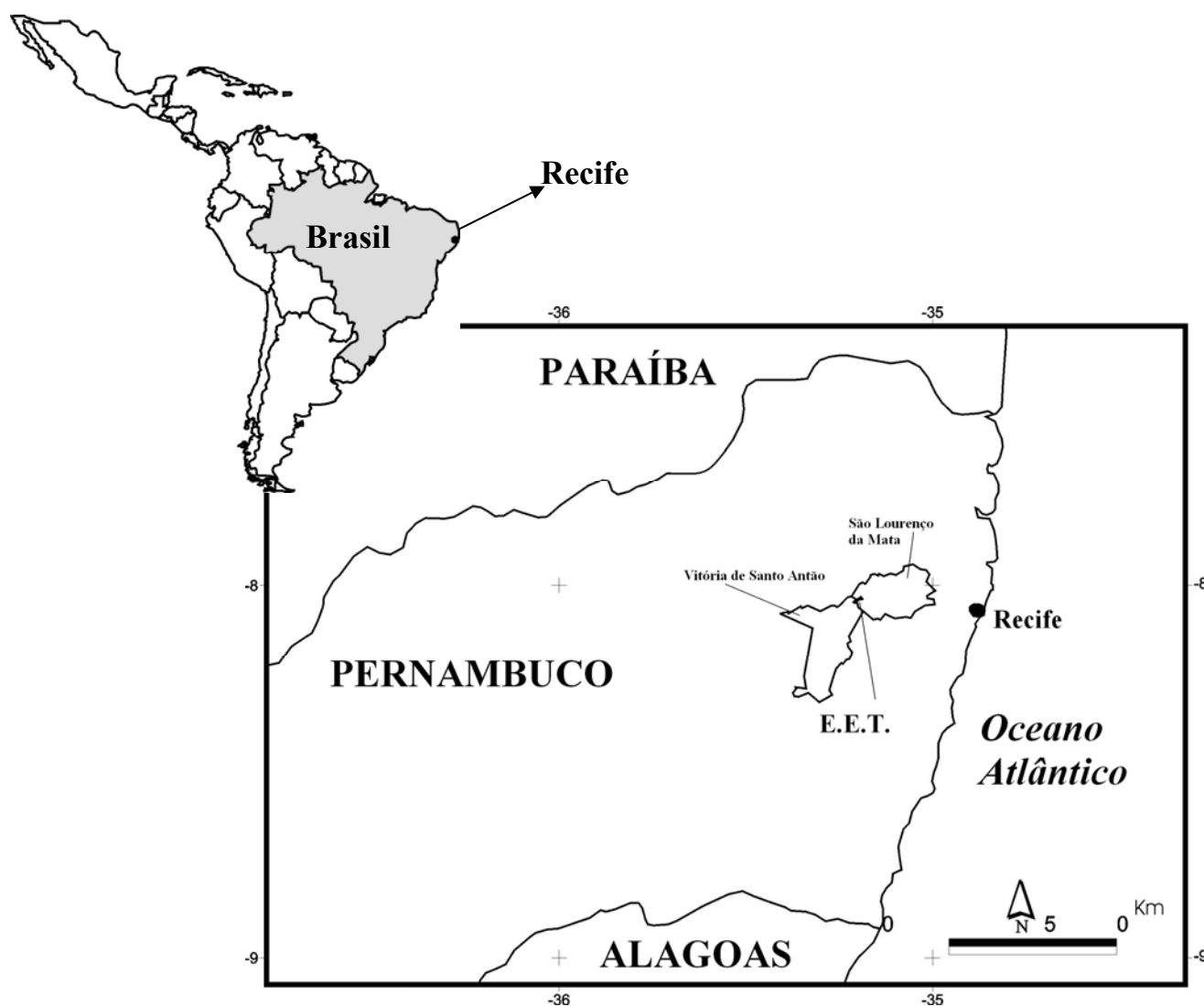
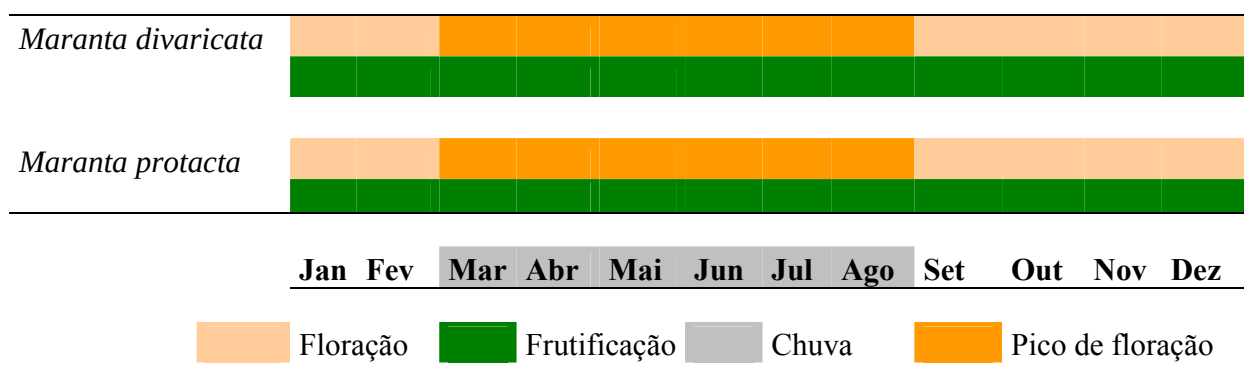


Figura 1 – Mapa indicando a área onde o estudo foi desenvolvido, E. E. T. - Estação Ecológica do Tapacurá, entre os municípios de Vitória de Santo Antão e São Lourenço da Mata no estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Figura 2 – Floração e frutificação de *Maranta divaricata* e *M. protracta* da Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Brasil.



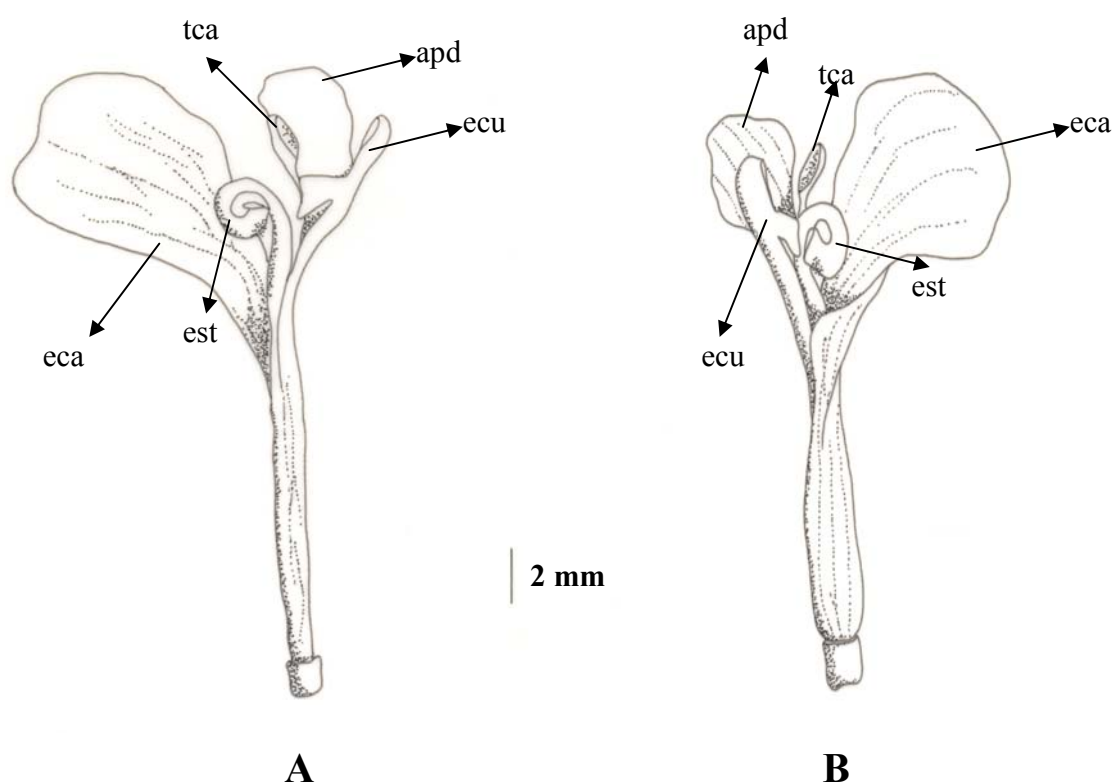


Figura 3 – Desenhos esquemáticos das flores de *Maranta divaricata* (A) e *M. protracta* (B), sem o cálice, a corola e os estaminódios externos, mostrando o estaminódio caloso (eca), o estaminódio cuculado (ecu), o estilete desengatilhado (est), a teca (tca) e o apêndice petalóide (apd).

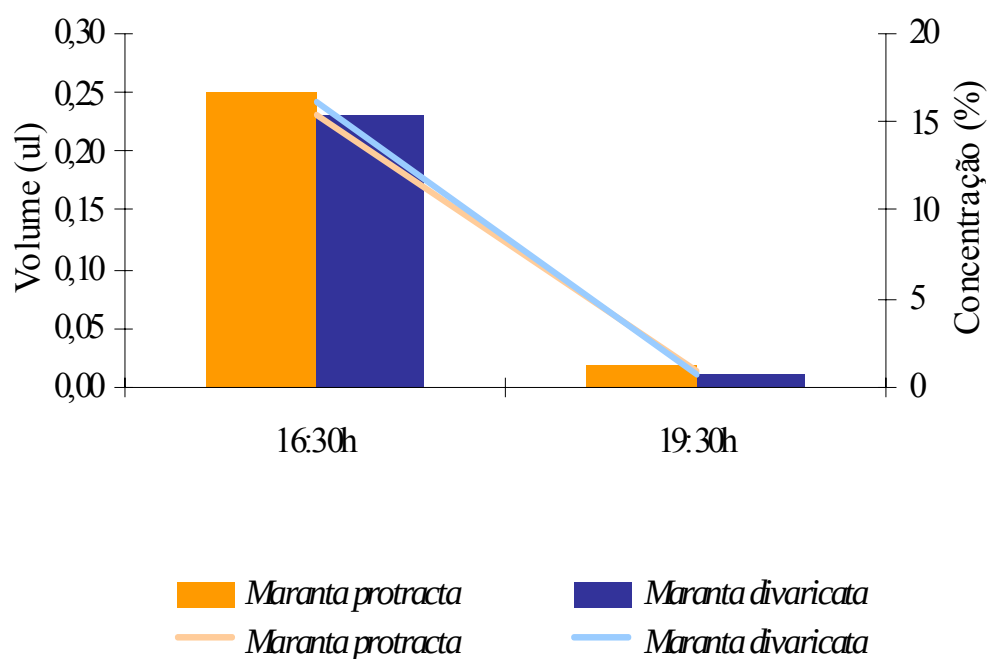


Figura 4 – Produção de néctar, média do volume (barras) e da concentração (linhas), em flores (n = 12) de *Maranta divaricata* e *M. protracta* em floresta semidecídua de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

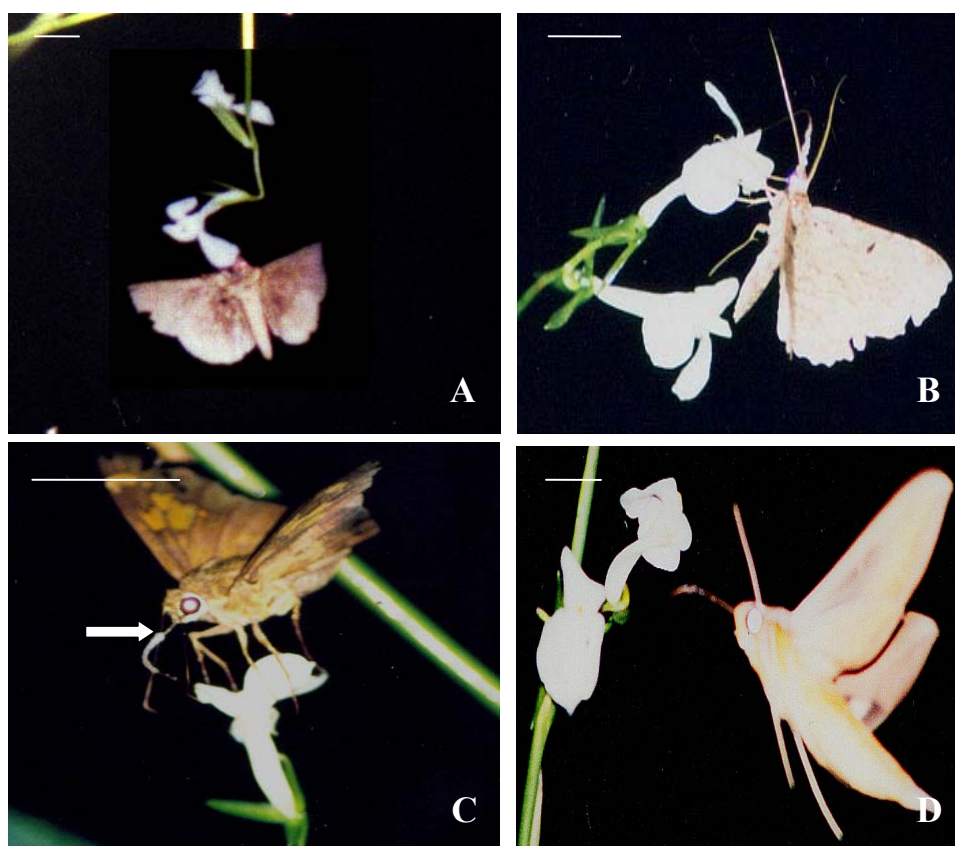


Figura 5 – Animais visitantes às flores de *Maranta divaricata* e *M. protracta* em floresta semidecídua no Nordeste do Brasil. As espécies indeterminadas sp. 1, polinizando flor de *M. divaricata* (A), e sp. 2 (B), sp. 3 (C observar a seta indicando a probóscide com pólen) e sp. 4 (D) em *M. protracta*. Escala = 15 mm

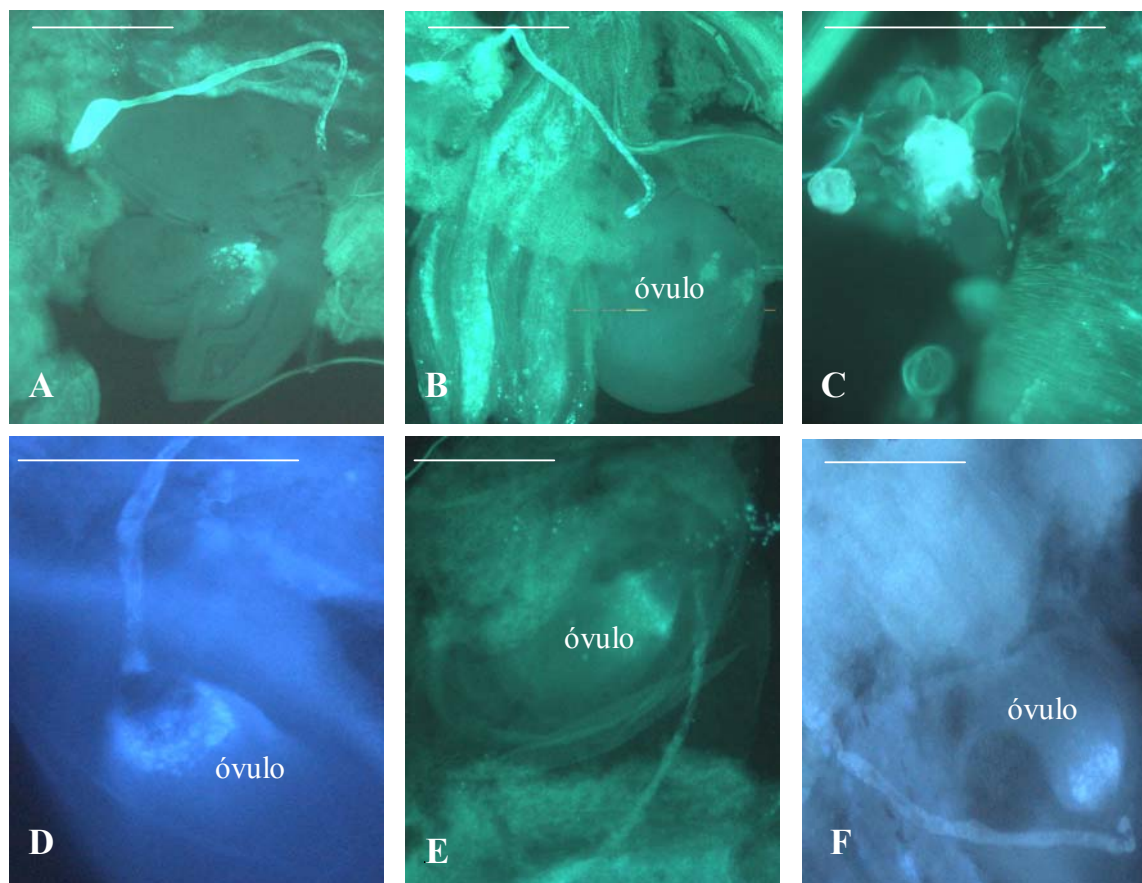


Figura 6 – Tubos polínicos após polinizações controladas em flores de *Maranta divaricata* e *M. protracta*. Tubos polínicos fecundando óvulos após 24 h das flores terem sido autopolinizadas (A e D) e após polinização cruzada (B e E) em *M. divaricata* e *M. protracta*, respectivamente. Germinação de grãos de pólen de flor autopolinizada espontaneamente em *M. divaricata* (C) e óvulo fecundado após 24 h em que a flor foi visitada por um noctuídeo (F). Escala = 10 μ m.

Tabela 1 – Caracteres florais de *Maranta divaricata* e *M. protracta* em floresta semidecídua em Pernambuco, Nordeste do Brasil. (n = 20)

Caracteres florais	<i>M. divaricata</i> x (SD)	<i>M. protracta</i> x (SD)	Estatística
Compr. tubo floral (mm)	21	19	U = 0, z = 5,41, p = 0
Pólen/flor	45,65	45,40	—
Óvulo/flor	1	1	—
P/O	45,65	45,40	—
Viabilidade polínica	100%	100%	—

Tabela 2 – Animais visitantes, resultado da visita e frequência em duas espécies de *Maranta* (Marantaceae) em floresta semidecídua de Pernambuco, Nordeste do Brasil. PO – polinização, F = freqüente (≥ 2 visita.dia⁻¹), PF = pouco freqüente (≤ 1 visita.dia⁻¹).

Animais visitantes	<i>M. divaricata</i>	<i>M. protracta</i>
	Resultado da visita (frequência)	Resultado da visita (frequência)
Noctuídeos		
Indeterminado sp.1	PO (F)	PO (F)
Indeterminado sp.2	PO (F)	PO (F)
Indeterminado sp.3	-	PO (PF)
Esfingídeos		
Indeterminado sp.1	PO (F)	-
Indeterminado sp.2	-	PO (F)

Tabela 3 – Resultados dos experimentos de polinização controlados e da formação natural de frutos (controle) em duas espécies de *Maranta* (Marantaceae) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. ($g.l = 1$, $p < 0.05$, letras iguais para valores estatisticamente semelhantes).

Tratamentos	<i>M. divaricata</i>	<i>M. protracta</i>
	flores / frutos / sucesso	flores / frutos / sucesso
Autopolinização manual ¹	30 / 6 / 20% ^a	22 / 6 / 27% ^a
Autopolinização espontânea	30 / 11 / 37% ^{a, b}	30 / 7 / 24% ^a
Polinização cruzada ²	30 / 4 / 13% ^a	30 / 5 / 17% ^a
Controle ³	60 / 32 / 53% ^b	40 / 16 / 40% ^{a, b}
Estatística	^{1 x 3} $X^2 = 4.068$	
	^{2 x 3} $X^2 = 6.445$	

5. CONCLUSÕES GERAIS

As espécies *Calathea pernambucica*, *C. villosa*, *Hylaeanthus hexantha* e *Stromanthe tonckat* são sincronopátricas e apresentam um único período de floração por ano, que corresponde aos meses de maior índice pluviométrico na Estação Ecológica do Tapacurá, fato esse mencionado como marcante para espécies típicas de florestas semidecíduas.

A estratégia de floração das espécies estudadas propicia e favorece o sucesso na germinação das sementes, cujos frutos são formados rapidamente, uma vez que na estação de baixa pluviosidade as plantas ficam apenas com os rizomas dormentes, perdendo toda a parte aérea.

Do mesmo modo, apesar de emitirem flores durante todo o ano, as duas espécies de *Maranta* (*M. divaricata* e *M. protracta*), também possuem o pico na produção das flores no período de chuva, mostrando que a família apresenta um padrão de floração bem adaptado ao ambiente em que se encontram.

O período de floração sincrônico, assim como as similaridades nas características florais entre as seis espécies estudadas, propiciou a partilha por alguns polinizadores.

A complexidade morfológica das flores de Marantaceae selecionou os visitantes mais aptos para o sucesso no processo de polinização das espécies aqui estudadas, corroborando com os dados da literatura.

A maior parte dos polinizadores das espécies diurnas foram abelhas da tribo Euglossini, fato encontrado na literatura como sendo uma das características principais do grupo Marantaceae.

Uma espécie de beija-flor, *Phaethornis ruber*, foi considerada polinizador principal de *Hylaeanthus hexanthus* e *Stromanthe tonckat*, diferindo da proposta de uma “estreita relação entre abelhas Euglossini e Marantaceae” defendida por alguns autores e, por outro lado, corroborando com as observações para espécies dos mesmos gêneros em lugares diferentes da América tropical, principalmente para *Stromanthe tonckat*.

O primeiro registro de noctuídeos e esfingídeos visitando e polinizando as flores de *Maranta divaricata* e *M. protracta* revela um caminho distinto, porém já mencionado, mas não comprovado, para as observações feitas até o presente momento para as espécies da família Marantaceae.

A baixa produção de néctar, nas seis espécies de Marantaceae estudadas, parece estar associada à economia energética por parte das plantas, uma vez que o mecanismo floral funciona uma única vez e o investimento na atração visual, pelos estaminódios petalóides, é bastante eficiente.

A autocompatibilidade, observada aqui para as seis espécies estudadas, coincide com os dados encontrados em outros estudos feitos na família. Por outro lado, sendo autocompatíveis, o mecanismo floral especializado, juntamente com a especificidade dos polinizadores e a apresentação secundária do pólen parecem ser fundamentais para garantir o sucesso reprodutivo.

A morfologia do ápice do estilete associado à protandria, fato característico para a família Marantaceae, pode ter contribuído para a produção de frutos por autopolinizações espontâneas em *Calathea villosa* e nas duas espécies de *Maranta*. Este mecanismo, por um lado, diminui a variabilidade genética, podendo ameaçar a manutenção das populações e das espécies na área, entretanto, por outro lado, uma vez adaptadas, as espécies só precisariam variar a carga genética num período de ameaça ao equilíbrio das populações.

6. ANEXOS

Annals of Botany

Instructions to Authors

Introduction

Experimental, theoretical, descriptive and applied papers on all aspects of plant science are welcome. To merit publication in *Annals of Botany*, contributions should be substantial and combine originality of content with potential general interest. The manuscript or its essential content, must not have been published previously or be under consideration for publication elsewhere. Standard research papers (ORIGINAL ARTICLES) should not normally exceed ten printed pages (each page holds approximately 1000 words or 40–50 references). REVIEWS submitted speculatively should have fewer than 24 printed pages. SHORT COMMUNICATIONS and TECHNICAL NOTES should not exceed six printed pages. Short opinion papers (VIEWPOINT) will also be considered. INVITED REVIEWS (up to 24 pages) and BOTANICAL BRIEFINGS (up to 6 pages) are published by invitation only.

Manuscripts should be prepared in English as described below. Submission should be electronic (see Formatting and Submitting a Paper for Peer Review for details) preferably as a single consolidated document submitted on disc or as an e-mail attachment. After satisfactory peer review by at least two experts and, if necessary, following receipt of a suitably revised manuscript, authors will be asked for a final electronic version that is technically distinct from the submitted version and thus suitable for reproduction in the Journal.

Authors pay no fees or page charges and receive a free copy of the issue of the Journal in which their paper appears. Authors also receive 25 reprints of their article without charge and a unique URL that gives access to the Journal's PDF (Portable Document Format) file of their article. Colour plates and graphics are also printed without charge where their use enhances scientific content or clarity.

Preparing Content

(Always consult a recent issue of *Annals of Botany*)

Text must be typed using size 12 Times New Roman or Courier, double-spaced throughout and with no less than 25 mm margins on all sides. All pages should be numbered sequentially. Each line of the text should also be numbered, with the top line of each page being line 1.

The first page of a submitted article should contain (i) full title of the manuscript, (ii) full name, postal address, telephone and fax numbers and e-mail address of the corresponding author to be used during manuscript evaluation and processing, (iii) number of figures, (iv) number of tables, (v) number of words in the abstract and (vi) number of words in the remaining text (excluding tables).

The second page should comprise: (i) a concise and informative full title; (ii) names of all authors each followed by an identifying superscript number (1,2,3, etc.) with the corresponding author's name also followed by a superscript asterisk*; (iii) institutional address of each author preceded by the relevant superscript number; (iv) a running heading of not more than eight words; (v) e-mail address of the corresponding author.

The third page should contain a structured Abstract not exceeding 300 words made up of bulleted headings as follows for ORIGINAL ARTICLES:

- Background and Aims
- Methods
- Key Results
- Conclusions

Alternative bulleted section headings, such as 'Aims', 'Scope' and 'Conclusions', are acceptable for REVIEWS, INVITED REVIEWS, BOTANICAL BRIEFINGS, TECHNICAL NOTES and VIEWPOINT papers.

The Abstract should be followed by up to 12 Key words that include the complete botanical name(s) of any relevant plant material. If many species are involved, species groups should be listed instead. Note that essential words in the title should be repeated in the key words since these, rather than the title, are used in some electronic searches. Title, Abstract and Key words should be self-explanatory without reference to the remainder of the paper.

The fourth and subsequent pages should comprise the remaining contents of the article. ORIGINAL ARTICLES and SHORT COMMUNICATIONS will usually have the structure INTRODUCTION, MATERIALS AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION, ACKNOWLEDGEMENTS and LITERATURE CITED followed by a list of captions to any figures, any tables and finally the figures themselves. Each table should have a caption at the top and should start on a new page. Each figure should be on a separate page and be numbered (e.g. Fig. 2). Results should not include extensive discussion and should not appear in both graphical and tabular form. The Discussion should avoid repeating the results and must finish with conclusions.

Abbreviations are discouraged except for units of measurement, standard chemical symbols (e.g. S, Na), names of chemicals (e.g. ATP, Mes, Hepes, NaCl, O₂), procedures (e.g. PCR, PAGE, RFLP), molecular terminology (e.g. bp, SDS) or statistical terms (e.g. ANOVA, s.d., s.e., n, F, t-test and r²) where these are in general use. Other abbreviations should be spelled out at first mention and all terms must be written out in full when used to start a sentence. Abbreviations of scientific terms should not be followed by a full stop. Use the minus index to indicate 'per' (e.g. m⁻³, L⁻¹, h⁻¹) except in such cases as 'per plant' or 'per pot'.

Units of Measurement. Use the Système international d'unités (SI) wherever possible. If non-SI units have to be used, the SI equivalent should be added in parentheses at first mention. For units of volume, expressions based on the cubic metre (e.g. 5 x 10⁻⁹ m³, 5 x 10⁻⁶ m³ or 5 x 10⁻³ m³) or the litre (e.g. 5 µL, 5 mL, 5 L) are acceptable, but one or other system should be used consistently throughout the manuscript. Typical expressions of concentrations might be 5 mmol m⁻³, 5 µM (for 5 µmol L⁻¹), or 5 mg L⁻¹. The Dalton (Da) or more conveniently the kDa, is a permitted non-SI unit of protein mass.

Names of plants must be written out in full (Genus, species) in the abstract and again in the main text for every organism. The authority (e.g. L., Mill., Benth.) is not required unless it is controversial. Guidance for naming plants correctly is given in The International Plant Names Index (<http://www.ipni.org/index.html>) and in The Plant Book: a Portable Dictionary of the Vascular Plants (1997) by D.J. Mabberley (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0521 414210 0). After first mention, the generic name may be abbreviated to its initial (e.g. A. thaliana) except where its use causes confusion. Any cultivar or variety should be added to the full scientific name e.g. *Lycopersicon esculentum* 'Money-maker' following the appropriate international code of practice. For guidance, refer to International Code for Nomenclature of Cultivated Plants (1995) edited by P. Treharne, C. D. Brickell, B. R. Baum, W. L. A. Hettterscheid, A.C. Leslie, J. McNeill, S.A. Spongberg, and F. Vrugtman (Wimborne: Quarterjack Publishing. ISSN 0800-0694. ISBN 0-948117-01-X). Once defined in full, plants may also be referred to using

vernacular or quasi-scientific names without italics or uppercase letters (e.g. arabidopsis, dahlia, chrysanthemum, rumex, soybean, tomato). This is often more convenient.

Items of Specialized Equipment mentioned in MATERIALS AND METHODS should be accompanied by details of the model, manufacturer, and city and country of origin.

Numbers up to and including ten should be written out unless they are measurements. All numbers above ten should be in numerals except at the start of sentences. Dates should be in the form of 10 Jan. 1999, and Clock Time in the form of 1600 h.

Mathematical equations must be in proper symbolic form; word equations are not acceptable. Each quantity should be defined with a unique single character or symbol together with a descriptive subscript if necessary. Each subscript should also be a single character if possible, but a short word is permissible. For example, a relationship between plant dry mass and fresh mass should appear as $M_d = 0.006M_f1.461$, where M_d is plant dry mass and M_f is plant fresh mass; and not as $DM = 0.006FM1.461$. The meaning of terms used in equations should be explained when they first appear. Standard conventions for use of italics only for variables should be followed: normal (Roman) font should be used for letters that are identifiers. Thus in the above example, M is the variable quantity of mass, the subscripts d and f are identifiers for dry and fresh respectively.

Special note regarding Equation Editor and other software for presentation of mathematics. Symbols and equations that are imported into Word documents as embedded objects from other software packages are generally incompatible with typesetting software and have to be re-keyed as part of the proof-making process. It is therefore strongly advisable to type symbols and equations directly into Word wherever possible. Importing from other software should ideally be confined to situations where it is essential, such as two-line equations (i.e. where numerators and denominators cannot be set clearly on a single line using "/") and to symbols that are not available in Word fonts. This will minimize the risk of errors associated with re-keying.

Summary statistics should be accompanied by the number of replicates and a measure of variation such as standard error or least significance difference. Analysis of variance is often appropriate where several treatments are involved. Presentation of an abridged ANOVA table is permissible when its use illustrates critical features of the experiment.

Chemical, biochemical and molecular biological nomenclature should be based on rules of the International Union of Pure and Applied Chemistry (IUPAC) and the International Union of Biochemistry and Molecular Biology (IUBMB)

(<http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/jcfn/>). Chapter 16 of Scientific Style and Format. The CBE Manual for Authors, Editors, and Publishers 6th edn., by Edward J. Huth (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-47154-0) gives useful guidelines.

Sequence information. Before novel sequences for proteins or nucleotides can be published, authors are required to deposit their data with one of the principal databases comprising the International Nucleotide Sequence Database Collaboration: EMBL Nucleotide Sequence Database (<http://www.ebi.ac.uk>), GenBank (<http://www.psc.edu/general/software/packages/seq-intro/genbankfile.html>), or the DNA Data Bank of Japan (<http://www.ddbj.nig.ac.jp>) and to include an accession number in the paper. Sequences matrices should only be included if alignment information is critical to the paper; they can be in colour but should not occupy more than one printed page. Larger matrices will only be printed by special agreement but may more readily be published electronically as Supplementary Information (see below).

Gene nomenclature. Species-specific rules on plant gene nomenclature are available for:

maize (http://www.agron.missouri.edu/maize_nomenclature.html),

rice (<http://www.shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/basic/geneName.shtml>),

wheat (<http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/98/>) and

arabidopsis (<http://www.arabidopsis.org/links/nomenclature.html>).

The website of The Commission on Plant Gene Nomenclature

(<http://mbclserver.rutgers.edu/CPGN/>) may also be helpful. Otherwise, Annals of Botany adopts the following conventions for abbreviations: lowercase italics for mutant genes (e.g. *Rp-etr1*); italicized capitals (e.g. *Le-ACO1*) for wild-type genes; upright lower-case for proteins of mutated genes (e.g. *Le-adh1*), and upright upper-case for proteins of wild-type genes (e.g. *At-MYB2*). It may often be helpful to readers if the names of genes or gene families are spelled out in full at first mention.

Citations in the text. These should take the form of Bray (2003) or Jacobsen and Forbes (1999) or (Williamson and Watanabe, 1987; Rodrigues, 2002a, b) and be ordered chronologically. Papers by three or more authors, even on first mention, should be abbreviated to the name of the first author followed by et al. (e.g. Ioanidis et al., 2002). If two different authors have the same last name, give their initials (e.g., NH Kawano, 2003) to avoid confusion. Only refer to papers as 'in press' if they have been accepted for publication in a named journal, otherwise use the terms 'unpubl. res.' (e.g. H Gautier, INRA, Lusignan, France, unpubl. res.) or 'pers. comm.' (e.g. WT Jones, University of Oxford, UK, pers. comm.).

The LITERATURE CITED should be arranged alphabetically based on the surname of the first or sole author. Where the same sole author or first author has two or more papers listed, these papers should be grouped in year order. Where such an author has more than one paper in the same year, these should be ordered with single authored papers first followed by two-author papers, and then any three-author papers etc. If a further level of alphabetical ordering is needed this should be based on the first letter of the surnames of co-authors. Italicised letters 'a', 'b', 'c', etc., should be added to the date of papers with the same authorship and year.

Each entry must conform to one of the following styles according to the type of publication.

Books

Nobel PS. 1999. Physicochemical and environmental plant physiology, 2nd edn. San Diego: Academic Press.

Chapters in books

Scandalios JG. 2001. Molecular responses to oxidative stress. In: Hawkesford MJ, Buchner P, eds. Molecular analysis of plant adaptation to the environment. Dordrecht: Kluwer, 181-208.

Research papers

Popper ZA, Fry SC. 2003. Primary cell wall composition of bryophytes and charophytes. Annals of Botany 91: 1-12.

Theses

Fiorani F. 2001. Leaf growth of contrasting *Poa* species. PhD Thesis, University of Utrecht, The Netherlands.

Anonymous sources

Anonymous. Year. Title of booklet, leaflet, report, etc. City: Publisher or other source, Country.

On-line references should be structured as: Author(s) name, author(s) initial(s). year. Full title of article. Full URL. Date of last successful access (e.g. 12 Jan. 2003)

Acknowledgements and Appendix. In the Acknowledgements please be brief. 'We thank . . .' (not 'The present authors would like to express their thanks to . . .').

If elaborate use is made of units, symbols and abbreviations, or a detailed explanation of one facet of the paper seems in order, further details may be included in a separate APPENDIX placed after the LITERATURE CITED.

Figures and Tables. Only scientifically necessary illustrations should be used. Half-tone and colour images must be clear and sharp. Colour images are encouraged and printed without charge where they enhance significantly the clarity of the scientific information. Line diagrams must be of high black on white contrast, and boxed with inward scale markings. Use of colour in line diagrams is also permitted where it enhances clarity significantly. Use open and/or closed circles, squares and triangles for symbols in line graphs. Height and width should be chosen for either single or double column reproduction and grouping of related graphics is encouraged. Note that graphs and diagrams may be edited by the publisher to ensure a consistent house style and should be proof read by authors. Electron and light photomicrographs should have internal scale markers. When a block of illustrative material consists of several parts, they should be labelled A, B, C, etc. and not treated as separate figures. The best guides for laying out tables and diagrams are papers in a recent issue of *Annals of Botany*. When preparing tables, adopt the 'Tables' set-up in Microsoft Word, using one cell for each datum cluster (e.g. 12.2 ± 1.65) and avoid the use of the 'return' key.

Supplementary Information

Large amounts of additional information can be submitted for publication electronically as Supplementary Information provided that it is not essential for a basic understanding of the main paper. Supplementary material will be refereed along with the core paper. At appropriate positions in the text authors should indicate what details are available followed by the words [Supplementary Information] in bold and between square brackets. Special arrangements will need to be made with the Editorial Office to handle videos (e.g. giving access to the URL of a web site where this can be viewed). Videos should be created for viewing in a widely available program such as Windows MediaPlayer. A short paragraph describing the contents of any Supplementary Information should be inserted immediately before acknowledgements.

Formatting and Submitting a Paper for Peer Review

All submissions should be in electronic form except by prior arrangement. Two methods for doing this are described below. Each submission should be accompanied by a Covering Letter formatted in Microsoft Word (file type DOC) or in Rich Text Format (file type RTF). The letter should include contact details of the corresponding author, the title and authorship of the paper, and should state if the paper is a first submission or a re-submission. Names and contact details (including e-mail addresses) of up to three referees can be suggested provided that they are not institutional colleagues, former students or recent collaborators. However, the Journal fully retains the right to select referees of its own choosing.

Method 1. Formatting and submitting a consolidated electronic document

Papers should be prepared as a single consolidated file in Microsoft Word that contains all text, tables and figures. This will require that figures are inserted after the text, using the 'Insert-Picture' or the appropriate 'Select', 'Copy' and 'Paste' functions to position illustrative material into previously created blank pages. TIFF files are recommended. PowerPoint presentations can be inserted into the Word file after conversion to individual TIFF files. If you can, convert the consolidated document into a PDF file using Acrobat Distiller or the free Adobe on-line PDF creator (<http://www.adobe.com>) or other PDF-creation program, after embedding Asian and other fonts. If you are unable to create a PDF, the Editorial Office will convert your consolidated Word file to a PDF prior to peer review.

The consolidated document can be sent to the Editorial Office (annals-botany@bristol.ac.uk) as an e-mail attachment provided the total file size does not exceed 5 MB. A second file containing the covering letter must accompany it. Alternatively, the consolidated document and covering letter can be sent on a disc (3.5 inch floppy, CD-ROM or Zip disc) suitable for PCs. Discs should be clearly labelled with the name of the corresponding author and posted to Annals of Botany Editorial Office, School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Road, Bristol BS8 1UG, UK, using an accelerated postal service where appropriate.

If there is no electronic version available for a figure or photograph please inform the Editorial Office by e-mail and post a hard copy that is suitable for scanning.

Method 2. Conventional electronic submission

If submission of a consolidated document is not possible we can accept a conventional PC-compatible electronic version prepared and submitted as follows. Prepare (i) the covering letter as a Microsoft Word or Rich Text Format file (ii) the text sections including all tables and figure legends as a Microsoft Word or RTF file, (iii) any continuous tone images as TIFF or JPG files at approx. 300 dpi, (iv) any graphics as TIFF, GIF or JPEG files. Where possible, combine similar graphics into one file. Mac files should only be submitted in a form that is PC-readable. The electronic files can be submitted as an e-mail attachment to annals-botany@bristol.ac.uk (maximum size 5 MB) or on a disc (floppy, CD-ROM or Zip disc) and posted to: Annals of Botany Editorial Office, School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Road, Bristol BS8 1UG, UK, using accelerated delivery service where appropriate. Discs should be clearly labelled with the name of the corresponding author. Normally, we do not require printed copy.

If electronic submission is not possible please contact the Editorial Office so that special arrangements can be made.

Review Process

The Editorial Office acknowledges receipt of the manuscript by e-mail, provides a reference number and identifies the Editor to whom the manuscript has been assigned. Manuscripts considered suitable for peer review are sent to at least two outside referees. We give referees a target of two weeks for the return their reports and the option of refereeing openly or confidentially. Currently (2002) approximately 55 % of peer reviewed papers are accepted. Authors are asked to revise provisionally accepted articles within four weeks.

Preparing an Accepted Paper for Production

On final acceptance of a suitably revised article, the corresponding author is informed by e-mail and asked to prepare an electronic version suitable for production purposes (see below) and also asked to complete a Licence to Publish Form (see Formal Statement). In addition, authors will be asked to prepare a 60-word summary of their paper and attach an accompanying 'thumbnail' illustration, in colour. Both will be used in the ContentSnapshots feature that appears in the front of each issue.

For production purposes, the corresponding author is asked to supply an electronic version on disc (floppy, CD-ROM or Zip disc) within one week of final acceptance. Discs should be posted to: Annals of Botany Editorial Office, School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Road, Bristol BS8 1UG, UK. Alternatively, the paper may also be sent as an e-mail attachment to annals-botany@bristol.ac.uk provided the attachment is smaller than 5 MB. A hard copy of each figure should also be sent to the Editorial Office to ensure that electronic images are reproduced accurately.

Text and tables should be in the form of a PC-readable Microsoft Word or RTF file. Use of other word processing packages may delay publication. Unfortunately, desktop publishing files and LaTeX files cannot be used for production. Please use Times New Roman or Courier. Text, figure legends and all tables should be collected together in one file.

Image files should be saved separately for each figure or plate. Black and white line drawings and graphs should be supplied as 1200 dpi Encapsulated PostScript (EPS) or TIFF files. For continuous tone images, please supply as TIFF, JPG or GIF files at 300 dpi (or 600 dpi if the image is a mix of pictures and text and/or has thin lines). Colour figures should be in CMYK. Each file should be identified with the allocated manuscript number and an appropriate descriptor (e.g. 05-521fig2.jpg). All images should be submitted at approximately the size they would appear in the Journal after any surrounding space has been removed. Figures containing several parts should be consolidated into one file

wherever possible. Scaling, sizing and cropping are best carried out within image handling programs such as Adobe PhotoShop or Corel PhotoPaint. Please do not supply photographic images as PowerPoint files as these are generally of poor resolution. PowerPoint may be used to illustrate the layout and labelling of such figures, but separate TIFF, JPG or GIF files should be supplied as detailed above.

Pictures on the front cover. Authors of accepted papers are invited to submit a colour photograph or diagram for possible display on the front cover along with a short description summarizing the subject (30 words max.). The picture should be sharp, of good contrast and be related to the content of the submitted paper, however, it need not be duplicated in the paper itself. The image should preferably be sent in electronic form as a TIFF, JPG or GIF file at 300 dpi. However, prints or transparencies (returnable) are also acceptable provided they are of scannable quality. Authors of selected material will receive a copy of the cover illustration and a complimentary copy of the relevant issue of the Journal.

Production and Publication

On receipt of a satisfactory production version, the title of the paper, authorship and hot-linked e-mail address of the corresponding author will be posted on the Annals of Botany web site under AOBFirstAlert. This is readily accessible from the Journal's home page (<http://www.aob.oupjournals.org>) by both subscribers and non-subscribers.

Authors will receive PDF proofs by e-mail attachment approximately 4-6 weeks after acceptance. Corrected proofs should be returned within 24 h. Adobe Acrobat Reader will be needed to read the PDF proof and is downloadable without charge from: <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>. Authors should pay special attention to equations and figures since these are usually rekeyed or re-drawn by the publisher.

At this stage, authors will be invited to order reprints and extra single copies of the issue in which the article will appear. Reprints may be ordered in paper form, as a unique URL that gives access to the Journal's PDF file of their article, or in a combination of these forms.

Publication and printing process

Once corrected proofs have been received and checked, the paper is posted on the web site approximately six weeks ahead of print under AOBPreview. Each article is identified by a unique DOI (Digital Object Identifier), a code that can be used in bibliographic referencing and searching. The DOI and date of electronic publication in AOBPreview are also printed in the normal fully paginated monthly issue. This will appear on line and in print during the week preceding the start of the month of issue. The dates of submission, first return for revision, final acceptance and date of electronic publication of each article are printed on each paper when published in its final form.

The corresponding author will receive a free copy of the printed issue in which their paper appears together with 25 free printed copies of their article and a free URL that gives access to the article PDF. These items are normally dispatched within seven days of publication of the printed journal.

Formal Statement

Authors or their employers retain copyright on articles published in Annals of Botany. However, it is a condition of publication in the Journal that authors or their employers grant an exclusive licence to the Annals of Botany Company by completing and signing the Licence to Publish Form. This ensures that requests from third parties to reproduce articles are handled efficiently and consistently and allows the article to be disseminated as widely as possible. The Licence permits authors to use their own material in other publications provided that the Journal is acknowledged as the original place of publication and that the Annals of Botany Company is notified in writing and in advance.

Papers are published on the understanding that the work is free of plagiarism, that all authors have agreed to publication in Annals of Botany and that those contributing substantially to the work have been appropriately acknowledged or given co-authorship. The official publication date is the date on which the paper is first posted electronically on the web site. This date will normally be when the paper appears in AOBPreview. If a paper is not posted in AOBPreview, the date of publication is the date of first appearance in a fully paginated print or electronic monthly issue.