

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**  
**Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica**

**LILIANE NOEMIA TORRES DE MELO**

**ASPECTOS DA BIOLOGIA FLORAL, SUCESSO REPRODUTIVO E  
POLINIZAÇÃO DE CINCO ESPÉCIES DE MARANTACEAE NA AMAZÔNIA  
CENTRAL**

Manaus, Amazonas

2014

**LILIANE NOEMIA TORRES DE MELO**

**ASPECTOS DA BIOLOGIA FLORAL, SUCESSO REPRODUTIVO E  
POLINIZAÇÃO DE CINCO ESPÉCIES DE MARANTACEAE NA AMAZÔNIA  
CENTRAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Diversidade Biológica, sob orientação do Prof. Dr. Antonio Carlo Webber

Manaus, Amazonas

2014

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

M528a	<p>Melo, Liliane Noemia Torres de Aspectos da Biologia Floral, Sucesso Reprodutivo e Polinização de cinco espécies de Marantaceae na Amazônia Central : Biologia Floral, Sucesso Reprodutivo e Polinização de espécies de Marantaceae / Liliane Noemia Torres de Melo. 2014 167 f.: il. Color; 31 cm .</p> <p>Orientador: Antonio Carlos Webber Tese (Doutorado em Diversidade Biológica) – Universidade Federal do Amazonas.</p> <p>1. Euglossini. 2. Calathea. 3. Monotagma. 4. Ischnosiphon. I. Webber, Antonio Carlos II. Universidade Federal do Amazonas III. Título</p>
-------	--

*Dedico aos meus pais e minha irmã,  
amores da minha vida.*

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus pela Sua infinita bondade, pelo amparo e pelas bênçãos.

Aos meus pais, Edson Melo e Carmem Melo, meus portos-seguros, e minha irmã, Lílian Guimarães, minha alma-gêmea, por todo o amor incondicional durante toda a minha vida. O constante apoio deles foi fundamental para eu conseguir executar este estudo.

A toda minha família, em especial, a meus avós, que torceram muito por mim e vibraram positivamente para que eu conseguisse realizar este estudo.

Ao meu orientador, Antonio Carlos Webber, pela ajuda constante em todas as etapas da tese: campo, análises e discussões dos dados. Agradeço também pela sua atenção, paciência e amizade.

Ao Célio Correia Braga pela ajuda e companhia no campo. Seu auxílio foi imprescindível na coleta de dados desta tese.

Ao Marcos Antônio, Eliete e Junho por me acolherem na RPPN sítio bons amigos e por me acompanharem no campo. Durante quatro anos, “hospedando-me” na casa deles, proporcionou-me um laço de amizade que guardarei por toda vida.

Ao Igor Queiroz pelo seu companheirismo, carinho e paciência. Por entender meu estudo e me acompanhar no campo nos fins de semana.

À Erika Portela pelo seu incentivo, ajuda, conselhos e companhia em todas as etapas de campo e laboratório deste estudo.

À Thaysa Nogueira de Moura por suas discussões e sugestões durante a redação da tese e, principalmente, por sua amizade.

Ao Marcos Corrêa pela ajuda nas identificações e descrições palinológicas.

Ao professor Thierry Gasnier pela paciência e ajuda nas análises estatísticas. Sua visão ecológica foi imprescindível para desenvolvimento do terceiro capítulo desta tese.

À professora Cláudia Inês por me receber no laboratório de palinologia da USP e no departamento de Zoologia da UFCE. Agradeço a ajuda constante em todos os momentos que passei em seu laboratório, como também, a sua amizade e carinho.

Ao professor Márcio Oliveira pelas identificações das abelhas Euglossini.

Ao professor Mário Cohn-Haft pela identificação dos beija-flores e pelos esclarecimentos sobre o comportamento dessas aves.

À Rosemary Viera pelas identificações das mariposas.

À Pós-Graduação em Diversidade Biológica e seus coordenadores, Maria Gracimar, Thomas Hrbek e Jaydione Marcon, por todo o apoio logístico.

À professora Maria Gracimar pela atenção e disponibilidade em ajudar todos os alunos da Pós-graduação.

Aos docentes da Pós-Graduação em Diversidade Biológica pelos conhecimentos transmitidos ao ministrarem as disciplinas no curso do Doutorado.

Aos professores titulares e suplentes que aceitaram fazer parte da banca examinadora desta tese: Astrid Liberato, Astrid Wittmann, Eliana Stort, Isabel Machado, Maria de Lourdes, Thierry Gasnier, Veridiana Scudeller.

À professora Veridiana Scudeller pela permissão em acompanhar a disciplina de Taxonomia Vegetal como pré-requisito ao estágio de docência.

Ao Sr. Rubenildo pelas autorizações concedidas para realização do trabalho de campo na Reserva Florestal Adolpho Ducke e Estação Experimental de Silvicultura do INPA, e ao professor Marcos Mendonça pelas autorizações concedidas para a realização deste trabalho na Fazenda Experimental da UFAM.

À Administração do Centro de Instrução de Guerra na Selva, em especial ao Capitão Palharis, pelas autorizações concedidas para realização da pesquisa na Reserva do CIGS.

Ao Sr. Francisco, do setor de transportes da UFAM, por disponibilizar carros e motoristas para me conduzirem às reservas.

Aos funcionários da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Estação Experimental de Silvicultura do INPA e Fazenda Experimental da UFAM por serem atenciosos durante minha estadia nos alojamentos nas reservas.

Ao Maurício, Elisa e Morgana, alunos da professora Cláudia, por serem tão prestativos durante minha estadia em Ribeirão Preto.

Ao Mário Terra pela confecção dos mapas da distribuição espacial e temporal dos polinizadores, e pelas fotos das abelhas feitas em laboratório.

À Michelly de Cristo pela confecção do mapa das áreas de estudo, como também, por sua amizade e bons momentos quando moramos juntas.

À tia Carmen Nogueira por todo seu carinho, amor e preocupação.

À Eunice e Catiellen, minhas amigas de república, pela amizade constante e pelas vibrações emanadas durante todo o meu estudo.

Ao professor Marcelo Menin pelo recurso financeiro concedido para aquisição de material de laboratório durante a execução da pesquisa.

À Fundação de Apoio Institucional Rio Solimões (Unisol) pelo recurso financeiro concedido durante minha estadia em Ribeirão Preto para execução de uma parte da tese.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de auxílio à pesquisa concedida durante os quatro anos de Doutorado.

## RESUMO GERAL

Flores de Marantaceae possuem uma estrutura única e distinta, necessitando de polinizadores eficientes na transferência do pólen, garantindo, assim, o sucesso reprodutivo. Pesquisas envolvendo a biologia floral, sucesso reprodutivo e polinização de espécies da família são escassos na Amazônia Central. O estudo teve como objetivo geral estudar estes aspectos em cinco espécies de Marantaceae: *Monotagma vaginatum* Hagber; *Monotagma densiflorum* (Körn.) K. Schum.; *Calathea hopkinsii* Forzza; *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Körn. e *Ischnosiphon polyphyllus* (Poep. & Endl.) Körn. A pesquisa foi realizada no período de novembro de 2010 a abril de 2014 em seis áreas localizadas em Manaus, Amazonas, Brasil. A tese foi estruturada em três capítulos. O primeiro teve como objetivo estudar a fenologia, biologia floral, sistema reprodutivo e polinização das cinco espécies. Além disso, visou analisar a variação espacial e temporal na composição dos polinizadores; avaliar a relação entre o tamanho floral e o tamanho dos polinizadores e comparar a frequência de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* entre floresta contínua e floresta fragmentada. O pico de floração das espécies ocorre nos meses correspondentes à estação chuvosa na região. As cinco espécies são auto-compatíveis, mas somente *Monotagma vaginatum* e *Monotagma densiflorum* são autógamas. A formação de frutos foi baixa em todas as espécies. As abelhas da tribo Euglossini foram os polinizadores efetivos de quatro espécies em estudo. Somente *Monotagma densiflorum* teve como polinizador efetivo o beija-flor *Thalurania furcata*, que pode ser atribuído a ausência do estaminódio petalóide, estrutura floral que serve de plataforma de pouso para as abelhas. Nas quatro espécies polinizadas por abelhas, não houve variação espacial e temporal na composição dos polinizadores. Houve compatibilidade entre o tamanho floral e comprimento do tubo com o tamanho corporal e comprimento da glossa dos polinizadores, sugerindo uma especialização funcional e morfológica das espécies em estudo a grupos de polinizadores compatíveis no tamanho. A frequência dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* foi maior na floresta fragmentada em relação à floresta contínua. A disponibilidade de recursos florais no entorno e a proximidade de outras espécies às espécies de Marantaceae podem ser fatores que influenciem na atratividade dos polinizadores às flores. O segundo capítulo teve como objetivo saber quantas e, possivelmente, quais espécies as abelhas Euglossini visitam além das espécies de Marantaceae. Para isto, foram feitas análises da carga polínica aderida ao corpo de abelhas coletadas após a visita as flores de *M. vaginatum*, *C. densiflorum*, *I. arouma* e *I. polyphyllus*. Foram encontrados 46 tipos polínicos aderidos ao corpo das abelhas, pertencentes a, em média, 20 famílias botânicas. Em 50



abelhas Euglossini coletadas, não foram encontrados grãos de pólen de Marantaceae aderidos ao corpo das mesmas. Com isso, elas parecem não ser eficientes no transporte do pólen das espécies estudadas. As análises polínicas evidenciam que as abelhas Euglossini são generalistas na coleta dos recursos florais. Mas, as espécies de Marantaceae são especialistas nestas abelhas e a capacidade dessas de desengatilhar o estilete é importante para o sucesso reprodutivo das plantas. O pólen depositado no estigma das flores, no momento do desengatilhamento do estilete, pode ser oriundo de outras espécies, uma vez que as abelhas carregam muitos grãos heteroespecíficos. Assim, a limitação polínica pode ser uma das razões que explique a baixa formação de frutos nas espécies em estudo. O terceiro capítulo teve como objetivo saber quais fatores influenciam o sucesso reprodutivo e a atração de polinizadores em *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*. Registrou-se em campo o número de visitas dos polinizadores, a densidade de plantas co-específicas, o número de flores abertas no indivíduo observado e a luminosidade. A frequência de visitas dos polinizadores e a luminosidade não foram variáveis que influenciaram na formação de frutos. Os nutrientes, possivelmente, são fatores que influenciam no sucesso reprodutivo. Em relação a atração dos polinizadores, o número de indivíduos de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* e o número de flores abertas nestes indivíduos não foram fatores que influenciaram na frequência dos visitantes. Somente a luminosidade foi uma variável que influenciou na atração do polinizador. A frequência de visitas não é um fator crucial para o sucesso reprodutivo das espécies, e sim, a eficiência do polinizador na transferência de pólen na primeira visita às flores. A limitação polínica e os nutrientes são, possivelmente, os recursos importantes para a formação dos frutos nas espécies em estudo.

## GENERAL ABSTRACT

Marantaceae flowers have a unique and distinctive structure which needs effective pollinators to ensure their reproductive success. There are few studies on floral biology, reproductive success and pollination of Marantaceae species in Central Amazonia. The present study aimed to investigate these aspects in five species of Marantaceae: *Monotagma vaginatum* Hagber; *Monotagma densiflorum* (Körn.) K. Schum.; *Calathea hopkinsii* Forzza; *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Körn. and *Ischnosiphon polyphyllus* (Poep. & Endl.) Körn. The investigation lasted from November 2010 to April 2014 in six areas of Manaus, Amazonas, Brazil. The thesis is divided into three chapters. The first chapter discusses the phenology, floral biology, reproductive system and pollination for all the five species. Furthermore, the study analyzed space-time variation in the composition of pollinators; evaluated the relation between floral size and pollinator's size and compared frequency of pollinators' visits for *Monotagma vaginatum* in continuous forest and fragmented forest. Blooming of species reached its peak in the months corresponding to the rainy season in the region. All the five species are self-compatible, however only *Monotagma vaginatum* and *Monotagma densiflorum* are autogamous. Formation of fruit was low for all species. Bees of the Euglossini tribe were efficient pollinators for four species in the study. Only *Monotagma densiflorum* had *Thalurania furcata* hummingbird as efficient pollinator which may be due to the absence of petaloid staminode, a floral structure that serves as a landing platform for bees. In all four species pollinated by bees there was no space-time variation in the composition of pollinators. There was compatibility between the floral size and the tube length with the pollinator's body size and tongue length, suggesting a functional and morphological specialization between the studied species and groups of pollinators compatible in size. Frequency of pollinators for *Monotagma vaginatum* increased in fragmented forest when compared to continuous forest. The availability of floral resources in the surrounding area and proximity of other species to Marantaceae may be factors to influence the attractiveness of pollinators to the flowers. The second chapter is about how many and which plants the Euglossini bees visited aside from Marantaceae species. In order to collect such data, analyses of pollen load attached to the body of bees collected after visiting *M. vaginatum*, *C. densiflorum*, *I. arouma* e *I. polyphyllus* were conducted. A total of 46 pollen types were found attached to the body of Euglossini bees that belonged to, in average, 20 botanical families. No Marantaceae pollen grain was found attached to the bodies of 50 Euglossini bees collected; therefore it is unlikely that they are efficient in pollen transportation for the studied species. Pollen analyses show that bees are

generalist in collecting floral resources. However Marantaceae species are specialized in Euglossini species and their ability of tripping the style is important to the plants reproductive success. Pollen deposited on the stigma may come from other species if bees carry many heterospecific grains. Pollen limitation then may be one of the reasons for the low formation of fruits in the studied species. Third chapter enquires which factors influenced reproductive success and attraction of pollinators in *Monotagma vaginatum* and *Ischnosiphon arouma*. The number of pollinator visits, density of co-specific plants, number of flowers in bloom on the observed individual and luminosity were registered in the field. Frequency of visits from pollinators and luminosity were not variables that influenced fruit formation. Nutrients are, possibly, factors to influence reproductive success. Regarding attraction of pollinators, the number of individuals of *Monotagma vaginatum* and *Ischnosiphon arouma* and the number of flowers in bloom on these individuals were not factors that influenced frequency of visitors. Luminosity was a variable to influence the attraction of pollinators. Frequency of visits is not a fundamental factor for reproductive success for the species studied, but the pollinator's effectiveness in transferring pollen in the first visit to the flowers. Pollen limitation and soil nutrients are, possibly, important resources for fruit formation in the studied species.

## LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO 1

- Figura 1. Áreas de estudo. Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (A); Fazenda Experimental da UFAM (B); RPPN Sítio Bons Amigos (C); Área de capoeira Km 5 da BR 174 (D); Reserva Florestal Adolpho Ducke (E); Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (F). Manaus, AM, Brasil. Os símbolos correspondem as espécies de Marantaceae estudadas em cada área.....65
- Figura 2. Período de floração e frutificação de cinco espécies de Marantaceae em Manaus, AM.....66
- Figura 3-11. Inflorescência (3) e flor de de *Monotagma vaginatum* (4). Inflorescência (5) e flor de de *Monotagma densiflorum* (6). Inflorescência (7) e flor de de *Calathea hopkinsii* (8), notar o estile desengatilhado e oxidado após a visita do polinizador (seta). Inflorescência (9) e flor de de *Ischnosiphon arouma* (10). Flor de *Ischnosiphon polyphyllus*. (epe= estaminódio petalóide; ecu= estaminódio cuculado; eca= estaminódio caloso ; pet= pétala; est = estilete). Barras= 10 cm (5,9); 1 cm (3,4,6,7,8,10,11).....67
- Figura 12-17. Detalhe da depressão estilar e cavidade estigmática de cinco espécies de Marantaceae. *Monotagma vaginatum* (12); *Monotagma densiflorum* (13), notar os grãos de pólen em contato com a cavidade estigmática ainda em botão (seta); *Calathea hopkinsii* (14); *Ischnosiphon arouma* (15,16); *Ischnosiphon polyphyllus* (17). (estg= estigma; de= depressão estilar; est= estilete; epe= estaminódio petalóide; ecu= estaminódio cuculado; te= teca; pet= pétala.....68
- Figura 18-25. Polinizadores de Marantaceae. Abelhas Euglossini inserindo a glossa para coletar néctar (18-19). *Thalurania furcata* em flores de *Monotagma densiflorum* (20-21), notar pólen no bico (seta). *Euglossa chalybeaba* apoiando-se no estaminódio petalóide de *Calathea hopkinsii* para coletar néctar (22). *Euglossa* sp. em flor de *Ischnosiphon arouma* (23). *Eulaema* sp. (24) e *Exaerete smaragdina* visitando flores de *Ischnosiphon polyphyllus* (25). Barra=1cm.....69
- Figura 26-31. Pilhadores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Borboletas Hesperíidae spp. inserindo a probóscide para coletar néctar (26,30);

*Eurybia* sp. pilhando as flores (27,29), *Phaetornis ruber* (28) e *Phaetornis superciliosus* (31) inserindo o bico no tubo floral. Barra= 1 cm.....70

Figura 32. Composição dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* em seis áreas de estudo em Manaus, AM. Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W) (1); Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W) (2); RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W) (3); Área de capoeira Km 5 da BR 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W) (4); Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W) (5); Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W) (6).

▲ *Euglossa chalybeata*; ■ *Euglossa ignita*; ◆ *Euglossa orellana*; ● *Euglossa piliventris*; ► *Euglossa intersecta*; ■ *Exaerete smaragdina*; △ *Eulaema pseudocingulata*. Barra= 1 cm.....71

Figura 33. Composição dos polinizadores de *Ischnosiphon arouma* em três áreas de estudo em Manaus, AM. Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W) (2); RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W) (3); Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W) (5).

▲ *Euglossa chalybeata*; ● *Euglossa piliventris*; ► *Euglossa intersecta*; ★ *Eulaema meriana*. Barra= 1 cm.....72

Figura 34. Frequência de visitas de abelhas Euglossini em espécies de Marantaceae. Frequência de visitas (%), desde a flor de menor tamanho, *Monotagma vaginatum*, até a flor de maior tamanho, *Ischnosiphon polyphyllus* (A). Frequência de visitas (%) desde a flor de tubo floral mais curto, *Monotagma vaginatum*, até flor de tubo floral mais longo, *Ischnosiphon polyphyllus* (B).....73

## LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO 2





Figura I. Áreas de estudo- 1. Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W); 2. Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W); 3. RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W); 4. Área de capoeira Km 5 da BR 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W); 5. Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W); 6. Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W) Manaus, AM, Brasil. Os símbolos correspondem as espécies de Marantaceae onde as abelhas foram coletada  *Monotagma vaginatum*,  *Calathea hopkinsii*,  *Ischnosiphon arouma*,  *Ischnosiphon polyphyllus*.....104

Figura II. Grafo bipartido representando o conjunto de interações entre abelhas Euglossini e tipos polínicos relacionados às abelhas presentes na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; Fazenda Experimental da UFAM; RPPN Sítio Bons Amigos; Área de capoeira Km 5 da BR 174; Reserva Florestal Adolpho Ducke e Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil.....105

Figura III-VIII. Fotomicrografias em microscopia óptica (MO) dos tipos polínicos mais encontrados no corpo das abelhas polinizadoras de espécies de Marantaceae. *Henriettea* tipo (Melastomataceae) (III); *Solanum* tipo (Solanaceae) (IV); *Swartzia* tipo (Fabaceae/ Faboideae) (V); Myrtaceae tipo (VI) ; *Byrsonima* tipo (Malpighiaceae) (VII); *Cassia* tipo (Fabaceae/ Caesalpinioideae) (VIII).....106

Figura IX. Análise de cluster mostrando o agrupamento entre espécies de Euglossini a partir da similaridade (Jacard) dos tipos polínicos presentes no corpo das abelhas coletadas na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; Fazenda Experimental da UFAM; RPPN Sítio Bons Amigos; Área de capoeira Km 5 da BR 174; Reserva Florestal Adolpho Ducke e Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil.....107

### LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO 3

Figura 1. Áreas de estudo: Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (A); Fazenda Experimental da UFAM (B); RPPN Sítio Bons Amigos (C); Área de capoeira Km 5 da BR 174 (D); Reserva Florestal Adolpho Ducke (E); Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (F). Manaus, AM, Brasil. Os símbolos correspondem as espécies de Marantaceae e os números, a quantidade de censos feitos em cada área.....143

Figura 2. Fluxograma mostrando as relações existentes entre as variáveis analisadas. As setas indicam as possíveis variáveis que influenciam o sucesso na formação de frutos e no número de visitas dos polinizadores às flores de duas espécies de Marantaceae. (N) relação não testada. (\*) Relações significativas.....144

Figura 3. Análise entre possíveis variáveis que influenciam no sucesso reprodutivo de duas espécies de Marantaceae. Relações entre o número de visitas dos polinizadores e o número de frutos formados (%) em *Monotagma vaginatum* (A) e *Ischnosiphon arouma* (B). Relação entre a densidade de plantas co-específicas a cinco metros e o número de frutos formados (%) em *Monotagma vaginatum* (C) e *Ischnosiphon arouma* (D). Relação entre a luminosidade e o número de frutos formados (%) em *Monotagma vaginatum* (E) e *Ischnosiphon arouma* (F). A linha nos gráficos representa a tendência da relação nas análises que foram significativas, utilizando a função smoothing LOWESS.....145

Figura 4. Análise entre possíveis variáveis que influenciam na atração dos polinizadores em duas espécies de Marantaceae. Relações entre o número de flores abertas e o número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* (A) e *Ischnosiphon arouma* (B). Relação entre a densidade de plantas co-específicas a cinco metros e o número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* (C) e *Ischnosiphon arouma* (D). Relação entre a luminosidade e o número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* (E) e *Ischnosiphon arouma* (F). A linha nos gráficos representa a tendência da relação nas análises que foram significativas, utilizando a função smoothing LOWESS.....146

## LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 1

Tabela 1: Resultados de polinizações controladas em flores de Marantaceae realizadas em Manaus, AM. (n) número, (%) porcentagem de frutos formados nos tratamentos.....76

Tabela 2: Caracteres florais de cinco espécies de Marantaceae em Manaus, AM. (\*) estaminódio petalóide ausente.....77

Tabela 3: Visitantes florais e frequência de visitas observadas em flores de cinco espécies de Marantaceae em Manaus, AM. Resultado da visita: PO= polinizador; PI= Pilhador. R= raro (0-5% da frequência das visitas); F= frequente (6-20% da frequência das visitas), MF= muito frequente (21-50% da frequência das visitas). Tamanho corporal do polinizador: \* Porte pequeno ( $> 13 \leq 15$  mm), \*\* Porte intermediário ( $> 15 \leq 18$  mm), \*\*\* Porte médio ( $> 18 \leq 21$  mm), \*\*\*\* Porte grande ( $> 21$  mm). Comprimento da glossa do polinizador: <sup>1</sup> glossa curta ( $> 12 \leq 16$  mm), <sup>2</sup> glossa média ( $> 16 \leq 20$  mm) e <sup>3</sup> glossa longa ( $> 20$  mm). hs= horas destinadas as observações dos polinizadores. (-) visitante não observado.....78

Tabela 4: Composição dos polinizadores de quatro espécies de Marantaceae durante quatro períodos de floração, Manaus, AM. (N) observações não realizadas neste período.....80



## LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 2

Tabela I. Números de abelhas polinizadoras de espécies de Marantaceae coletas por área entre 2011 a 2014. I- Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; II- Fazenda Experimental da UFAM; III- RPPN Sítio Bons Amigos; IV- Área de capoeira Km 5 da BR 174; V- Reserva Florestal Adolpho Ducke; VI- Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil.....109

Tabela II. Tipos polínicos encontrados em abelhas polinizadoras de espécies de Marantaceae entre 2011 a 2013. 1- Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; 2- Fazenda Experimental da UFAM; 3- RPPN Sítio Bons Amigos; 4- Área de Capoeira Km 5 da BR 174; 5- Reserva Florestal Adolpho Ducke; 6- Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil. Ch- *Euglossa chalybeata*; Ig- *Euglossa ignita*; In- *Euglossa intersecta*; Or- *Euglossa orellana*; Pi- *Euglossa piliventris*; Bo- *Eulaema bombiformis*; Me- *Eulaema meriana*; Sm- *Exaerete smaragdina*.....110

**LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 3**

Tabela 1. Análise das variáveis que possivelmente influenciam na formação de frutos e no número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*. Todas as análises foram feitas pelo teste de correlação de Spearman. O nível de significância é de 0,05. Relação entre o número de visitas dos polinizadores e a porcentagem de frutos formados (1). Relação entre a densidade de plantas co-específicas e a porcentagem de frutos formados (2). Relação entre a luminosidade e a densidade de plantas co-específicas (3). Relação entre a luminosidade e a porcentagem de frutos formados (4). Relação entre o número de flores abertas e o número de visitas dos polinizadores (5). Relação entre a densidade de plantas co-específicas e o número de visitas dos polinizadores (6). Relação entre a luminosidade e o número de visitas do polinizador (7).....149

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	21
2. CAPÍTULOS	
2.1 Biologia floral, sistema reprodutivo e ecologia da polinização de cinco espécies de Marantaceae na Amazônia Central.....	25
ABSTRACT.....	27
RESUMO.....	27
INTRODUÇÃO.....	29
MATERIAL E MÉTODOS.....	31
Áreas de estudo e espécies analisadas.....	31
Fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo.....	32
Material botânico.....	33
Visitantes florais e frequência dos polinizadores.....	34
Variação espacial e temporal dos polinizadores.....	35
Relação entre tamanho floral x tamanho do polinizador e tubo floral x glossa do polinizador.....	35
Frequência dos polinizadores em floresta contínua e fragmento urbano.....	36
Análise estatística.....	37
RESULTADOS.....	37
Fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo.....	37
Visitantes florais e frequência dos polinizadores.....	41
Variação espacial e temporal dos polinizadores .....	44
Relação entre tamanho floral x tamanho do polinizador e tubo floral x glossa do polinizador.....	44
Frequência dos polinizadores em floresta contínua e fragmento urbano.....	44
DISCUSSÃO.....	45
Fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo.....	45
Visitantes florais e frequência dos polinizadores.....	49
Variação espacial e temporal dos polinizadores.....	53
Relação entre tamanho floral x tamanho do polinizador e tubo floral x glossa do polinizador.....	55
Frequência dos polinizadores em floresta contínua e fragmento urbano.....	57

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	58
2.2 Compartilhamento das Euglossini polinizadoras de cinco espécies de Marantaceae com outras fontes de recursos florais.....	81
ABSTRACT.....	83
RESUMO.....	83
INTRODUÇÃO.....	85
MATERIAL E MÉTODOS.....	87
Local de estudo e material testemunho.....	87
Coleta das abelhas polinizadoras de Marantaceae e remoção dos grãos de pólen.....	87
Processamento dos grãos de pólen.....	88
Identificação polínica e análise dos dados.....	89
Processamento e descrição polínica dos grãos de Marantaceae.....	89
RESULTADOS.....	91
Espectro polínico coletado nas abelhas polinizadoras de Marantaceae.....	91
DISCUSSÃO.....	92
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	98
APÊNDICE.....	114
2.3 Quais fatores influenciam o sucesso reprodutivo e a atração de polinizadores em duas espécies de Marantaceae na Amazônia Central?.....	118
ABSTRACT.....	120
RESUMO.....	121
INTRODUÇÃO.....	122
MATERIAL E MÉTODOS.....	124
Área de estudo e delineamento amostral.....	124
Variáveis analisadas.....	126
Análise dos dados.....	127
RESULTADOS.....	127
Relação 1- Número de visitas dos polinizadores x porcentagem de frutos formados.....	127
Relação 2- Densidade de plantas co-específicas x porcentagem de frutos formados.....	127
Relação 3- Luminosidade x densidade de plantas co-específicas.....	128

Relação 4- Luminosidade x porcentagem de frutos formados.....	128
Relação 5- Número de flores abertas x Número de visitas dos polinizadores..	128
Relação 6- Densidade de plantas co-específicas x Número de visitas dos polinizadores.....	129
Relação 7- Luminosidade x Número de visitas do polinizador.....	129
DISCUSSÃO.....	129
Fatores que influenciam no sucesso reprodutivo.....	129
Fatores que influenciam na atração dos polinizadores.....	132
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	135
3. CONCLUSÕES.....	150
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	152
ANEXOS.....	158

## 1. INTRODUÇÃO

O conhecimento acerca da biologia floral é fundamental para entendimento dos sistemas de polinização (FAEGRI; VAN DER PIJL, 1979; ENDRESS, 1994). Segundo Vogel e Westerkamp (1991), atributos florais como tamanho, coloração, recursos e presença de odores nas flores estão envolvidos na atratividade e recompensa aos polinizadores, influenciando o transporte de pólen e, conseqüentemente, o fluxo gênico.

As pesquisas de interações planta-polinizador são de primordial importância para o entendimento dos mecanismos envolvidos na evolução e diversificação de muitas angiospermas (STEBBINS, 1970). Além disso, os estudos de interação entre planta e polinizadores são fundamentais para elaboração das estratégias de conservação, pois a polinização contribui para o sucesso reprodutivo das plantas (WASER, 2006). A polinização não pode ser substituída por nenhuma tecnologia humana, sendo de valor incalculável para o equilíbrio dos ecossistemas (WASER, 2006). A compreensão acerca desta importante interação ecológica torna-se urgente frente às ameaças aos sistemas de polinização devido a alterações de habitats, espécies invasivas, mudanças climáticas, dentre outros impactos (WASER, 2006).

As interações de muitas plantas com seus polinizadores é um processo que pode variar espacialmente, onde os polinizadores podem diferir entre locais, e temporalmente, onde os polinizadores podem diferir entre os anos ou entre as estações do ano (SCHEMSKE; HORVITZ, 1989; HORVITZ; SCHEMSKE, 1990; HERRERA, 1995; SÁNCHEZ-LAFUENTE *et al.*, 2005; HERRERA; CASTELLANOS; MEDRANO, 2006). Essa variação pode impedir a especialização da planta a um determinado polinizador (GOMEZ; ZAMORA, 2006). Estudos de polinização entre diferentes áreas, assim como entre os anos, são importantes para se entender o processo evolutivo envolvido em sistemas de especialização/generalização entre planta-polinizador (HERRERA, 2005; HERRERA; CASTELLANOS; MEDRANO, 2006). Entender quais as causas e conseqüências da especialização ou generalização de plantas com relação a certos polinizadores é um grande desafio (GOMEZ; ZAMORA, 2006).

São vários fatores que influenciam a polinização e conseqüentemente o sucesso reprodutivo das plantas. Fatores intrínsecos, como o tamanho das flores e a quantidade de néctar oferecido (THOMPSON, 2001; MITCHELL, 1993) e fatores extrínsecos às plantas, como a luminosidade e o número de flores abertas e indivíduos co-específicos (BOSCH; WASER, 1999; THOMPSON, 2001; MUSTAJARVI *et al.*, 2001; WARD; JOHNSON, 2005; KILKENNY; GALLOWAY, 2008) podem influenciar na atração dos polinizadores e conseqüentemente na formação de frutos. Além disso, a luz e os nutrientes do solo são recursos importantes que contribuem para a produção de flores, crescimento de indivíduos e formação de frutos (NIESENBAUM, 1993; KILKENNY;

GALLOWAY, 2008). Estudos que procuram compreender quais são os fatores responsáveis pelo sucesso reprodutivo das plantas são importantes para entender o processo distribuição e riqueza de espécies numa área.

A família Marantaceae possui espécies características de florestas tropicais úmidas (HEYWOOD, 1978). A família pertence a ordem Zingiberales, abrangendo 31 gêneros e cerca de 550 espécies (ANDERSSON, 1998). Dez destes gêneros ocorrem na Amazônia brasileira (COSTA; ESPINELLI; FIGUEIREDO, 2008). Não existem estudos acerca do centro de distribuição de Marantaceae, mas existem informações sobre a distribuição de *Monotagma* e *Ischnosiphon* que indicam que a região da Amazônia Ocidental é o centro de diversificação para os gêneros (COSTA; ESPINELLI; FIGUEIREDO, 2008). Sendo as florestas da Amazônia Ocidental próximas a região da Cordilheira dos Andes consideradas o centro de diversificação do grupo das ervas monocotiledôneas, acredita-se que este local também seja o centro de diversificação para a família (COSTA; ESPINELLI; FIGUEIREDO, 2008).

Espécies de Marantaceae são caracterizadas por uma estrutura floral única, pois possuem um estilete que apresenta um mecanismo explosivo que é capaz de transferir pólen durante a visita do polinizador (KENNEDY, 1973, 2000; ARNS; MAYO; ALVES, 2002). Lindley em 1819 (*apud* KENNEDY 1978) descreveu o modo de transferência do pólen e o mecanismo de ação do estilete em flores de Marantaceae. Classen-Bockhoff e Pischtschan (2000) concluíram de que o movimento do estilete é irreversível, sendo estimulado por um inseto.

Além da morfologia peculiar do estilete, a família é caracterizada pela apresentação secundária de pólen (DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985) onde os grãos são transferidos da antera para outras partes da flor antes da antese floral. Thompson (1978) descreveu com detalhes este tipo de apresentação em espécies de *Calathea*. Plantas com apresentação secundária de pólen possuem uma vantagem seletiva, pois a precisa localização do pólen facilita o acesso do polinizador (YEO, 1993; LADD, 1994). Esta apresentação é associada à eficiência do mecanismo de polinização em Marantaceae, onde o pouco pólen produzido, depositado na depressão estilar, é transferido para o corpo do polinizador durante a visita (KENNEDY, 2000).

Os primeiros estudos enfocando o sistema reprodutivo em espécies de Marantaceae afirmavam que a autocompatibilidade era uma regra na família (EAST, 1940; KENNEDY, 1978). Essa é uma característica observada em muitos estudos com representantes da família (KENNEDY, 1978; KRESS; BEACH, 1994; ANDERSSON, 1986; LOCATELLI; MACHADO; MEDEIROS, 2004; TEIXEIRA, 2005; MELO, 2008; CLASSEN-BOCKHOFF; HELLER, 2008; LEY; CLASSEN-BOCKHOFF, 2013). Mesmo sendo autocompatíveis, são poucas as espécies que formam frutos espontaneamente. Segundo Kennedy (2000), a autogamia ocorre em 8% das espécies

da família. Ley e Classen-Bockhoff (2013) encontraram somente duas espécies autógamas em 28 espécies de Marantaceae estudadas na África.

Alguns estudos mostram que a autocompatibilidade não é uma regra entre os membros da família. Ramírez e Seres (1994) pesquisando a biologia reprodutiva de monocotiledôneas encontraram uma espécie auto-incompatível entre as espécies de Marantaceae analisadas. Schemske e Horvitz (1984) estudando *Calathea ovandensis* também mostraram que a espécie é auto-incompatível.

Em relação à polinização, muitos estudos apontam que espécies de abelhas da tribo Euglossini são os polinizadores efetivos de espécies de Marantaceae (ACKERMAN *et al.*, 1982; KENNEDY, 1978, 1983; SCHEMSKE; HORVITZ, 1989; LEITE; MACHADO, 2007; MELO, 2008; BARRETO; FREITAS, 2007). Ducke (1901) *apud* Kennedy (1978) foi o primeiro a observar a atuação de abelhas Euglossini na polinização de Marantaceae. Estudando o comportamento forrageador de abelhas em algumas espécies herbáceas, Janzen (1971) confirmou que o principal grupo de polinizadores em representantes de Marantaceae eram abelhas Euglossini.

Embora a maioria dos estudos aponte que as abelhas Euglossini são os principais polinizadores de Marantaceae, alguns trabalhos mostram que espécies de abelhas pertencentes a outras tribos, como Xylocopini, podem ser consideradas polinizadores eficientes (DAVIS, 1987; SCHEMSKE; HORVITZ, 1984). Além de abelhas, outros grupos de visitantes florais podem polinizar flores de Marantaceae (LEY; CLASSEN-BOCKHOFF, 2009). Kennedy (2000), em uma revisão sobre os modos de polinização de Marantaceae, conclui que varias espécies polinizadas por abelhas tendem a interagir com outros grupos de polinizadores como os beija-flores. Kennedy (1977), Davis (1987), Seres e Ramírez (1995) e Locatelli *et al.* (2004) mostraram que espécies de Marantaceae polinizadas por abelhas Euglossini também eram polinizadas por beija-flores. Nolasco; Coelho e Machado (2013) registraram uma espécie de beija-flor como o único polinizador efetivo de *Calathea crocata*. Teixeira (2005) observou que os únicos polinizadores efetivos de *Maranta dicariata* e *Maranta protacta* eram espécies de mariposas noturnas.

Os únicos pesquisadores que abordaram os aspectos da variação espacial e temporal na identidade dos polinizadores em espécies de Marantaceae foram Horvitz e Schemske (1990) e Schemske e Horvitz (1988). Os autores observaram que a composição e abundância dos polinizadores de *Calathea ovandensis* variaram entre os locais e entre os anos. Estas variações refletiram no número de frutos formados. A variação espaço-temporal na composição dos polinizadores sugeriu um sistema de polinização generalista.

Entretanto, a maioria dos estudos aponta que as espécies de Marantaceae são especialistas. A interação entretanto é assimétrica, onde as espécies parecem ser especializadas em polinizadores generalistas capazes de efetivar a polinização em outras espécies dentro e fora desta família. Assim,



as espécies de Marantaceae tendem a se especializar em um determinado polinizador, enquanto estes tendem a buscar diversos recursos em outras espécies botânicas (KENNEDY, 1978, 2000).

Segundo Barreto e Freitas (2007), a compatibilidade morfológica entre as flores de Marantaceae e os polinizadores promove a eficiência de abelhas Euglossini na polinização. Estudando espécies de Marantaceae na África, Ley e Classen-Bockhoff (2009) mostram que a adaptação morfológica a grupos de polinizadores é importante para aumentar a precisão na transferência da pequena carga polínica para o polinizador.

Dados sobre a biologia da polinização de espécies ainda são bastante limitados na região tropical provavelmente como uma consequência das dificuldades logísticas impostas pela complexa estrutura das florestas tropicais (OLLERTON; JOHNSON; HINGSTON, 2006). Estudos de biologia floral e reprodutiva são um desafio na Amazônia. Diante da grande diversidade de espécies botânicas, os trabalhos existentes sobre reprodução e interação planta-polinizador são pouco representativos (PRANCE, 1985).

Existem alguns trabalhos importantes realizados com biologia floral, reprodutiva e polinização realizados com espécies de Marantaceae na América Central e do Sul (DAVIS, 1987; KRESS; BEACH, 1994; KENNEDY, 1973, 1978, 2000), incluindo o Brasil (LOCATELLI; MACHADO; MEDEIROS, 2004; TEIXEIRA, 2005; LEITE; MACHADO, 2007; BARRETO; FREITAS, 2007; NOLASCO; COELHO; MACHADO, 2013). Mas, pouco se sabe sobre a biologia floral, o sistema reprodutivo e a composição dos polinizadores em espécies desta família na Amazônia (MELO, 2008).

Além disso, não existem trabalhos publicados que procuram explicar quais são os fatores que influenciam no sucesso reprodutivo de Marantaceae. É intrigante a formação de frutos, em geral, ser baixa em espécies da família quando o mecanismo floral proporciona um eficiente sistema de polinização (LEY; CLASSEN-BOCKHOFF, 2013).

Com isso, esta tese teve como objetivos estudar a fenologia, a biologia floral, o sistema reprodutivo e os aspectos da polinização de cinco espécies de Marantaceae na Amazônia Central. Além disso, visou responder as seguintes questões: 1) Há variação espacial e temporal na composição dos polinizadores?; 2) Há relação entre o tamanho floral e o tamanho dos polinizadores, assim como entre o comprimento do tubo floral e o comprimento da glossa dos polinizadores?; 3) Há diferença na frequência dos polinizadores entre floresta contínua e floresta fragmentada?; 4) Quantas e, possivelmente, quais espécies de plantas as abelhas Euglossini visitam além das espécies de Marantaceae?; 5) Quais são os fatores que influenciam no sucesso reprodutivo das espécies?; 6) Quais fatores influenciam na atração dos polinizadores às flores?

## 2. 1 CAPÍTULO 1

---

Biologia floral, sistema reprodutivo e ecologia da polinização de cinco espécies de Marantaceae na Amazônia Central

(Capítulo de acordo com as normas da Revista Brasileira de Botânica)

**Biologia floral, sistema reprodutivo e ecologia da polinização de cinco espécies de  
Marantaceae na Amazônia Central**

LILIANE NOEMIA TORRES DE MELO<sup>1,2</sup>, ANTONIO CARLOS WEBBER<sup>3</sup>

Título resumido: Biologia floral, sistema reprodutivo e polinização de espécies de Marantaceae

1. Parte da tese de doutorado da primeira autora.
2. Programa Integrado de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas. Manaus, AM, Brasil. Intmelo@gmail.com
3. Departamento de Biologia, Universidade Federal do Amazonas, Av. Gal. Rodrigo Octávio, 3000, Coroado I, 69077- 000. Manaus, AM, Brasil.

**ABSTRACT** - (Floral biology, reproductive system and pollination ecology of five species of Marantaceae in Central Amazonia). Floral morphology of Marantaceae species is specialized and needs efficient pollinators to transfer pollen. Euglossini bees play this role and are known as effective pollinators for representatives of the family. Research concerning aspects of pollination, as well as floral biology for species of Marantaceae is scarce in Central Amazonia. Therefore the study aimed to describe floral biology, phenology, reproductive system and pollination of five species of Marantaceae (*Monotagma vaginatum*, *Monotagma densiflorum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* and *Ischnosiphon polyphyllus*) in six areas of Manaus. Furthermore, the study analyzed the space-time variation in the composition of pollinators; evaluated the relation between floral size and tube length to body size and tongues length of pollinators; and compared the frequency of pollinator visits between continuous and fragmented Forest areas. Species achieved the flowering peak in the months corresponding to the rainy season in the region. All five species are self-compatible, however only two are autogamous. Pollen viability was high; however, success in fruit formation was low for all species. Euglossini bees were the most efficient pollinators of four of the five study species. *Monotagma densiflorum* was the only species pollinated by a hummingbird. Absence of petaloid staminode in this species excludes bees as efficient pollinators. There was no space-time variation in the composition of pollinator bees, suggesting specialization of Euglossini bees. There was compatibility between floral size and tube length to body size and tongues length of pollinators, suggesting functional and morphological specialization of the studied species to groups of pollinators compatible in size. Frequency of pollinator was higher in fragmented forest than in continuous forest. It was noted that the availability of floral resources in the surrounding area and proximity of other botanical species to Marantaceae are factors that may influence the attraction of pollinators towards the flowers.

**Keywords:** Marantaceae, pollination, space-time variation, functional specialization

**RESUMO** - (Biologia floral, sistema reprodutivo e ecologia da polinização de cinco espécies de Marantaceae na Amazônia Central). A morfologia floral de espécies de Marantaceae é

especializada, necessitando de polinizadores eficientes na transferência do pólen. Abelhas da tribo Euglossini conseguem exercer este papel, sendo conhecidas como os polinizadores efetivos em representantes da família. Pesquisas envolvendo aspectos da polinização, assim como da biologia floral de espécies de Marantaceae são escassos na Amazônia Central. Assim, o estudo teve como objetivos descrever a biologia floral, fenologia, sistema reprodutivo e polinização de cinco espécies de Marantaceae (*Monotagma vaginatum*, *Monotagma densiflorum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*) em seis áreas localizadas em Manaus. Além disso, visou analisar a variação espacial e temporal na composição dos polinizadores; avaliar a relação entre o tamanho floral e comprimento do tubo com tamanho corporal e comprimento da glossa dos polinizadores; e comparar a frequência de visitas dos polinizadores entre floresta contínua e floresta fragmentada. As espécies floresceram entre os meses correspondentes à estação chuvosa na região. Elas são auto-compatíveis, mas somente as espécies de *Monotagma* são autógamas. A viabilidade polínica foi alta, entretanto o sucesso na formação de frutos foi baixo em todas as espécies. Quatro, das cinco espécies em estudo, tiveram como polinizadores efetivos abelhas da tribo Euglossini. *Monotagma densiflorum* foi a única espécie que teve como polinizador uma espécie de beija-flor. A ausência do estaminódio petalóide nessa espécie excluiu as abelhas como polinizadores efetivos. Não houve variação espacial e temporal na composição das abelhas polinizadoras, sugerindo uma especialização às abelhas Euglossini. Houve uma compatibilidade entre o tamanho floral e comprimento do tubo com o tamanho corporal e comprimento da glossa dos polinizadores, sugerindo uma especialização funcional e morfológica das espécies em estudo a grupos de polinizadores compatíveis no tamanho. A frequência dos polinizadores foi maior no fragmento em relação à floresta contínua. Observou-se que a disponibilidade de recursos florais no entorno e a proximidade de outras espécies botânicas às espécies de Marantaceae são fatores que podem influenciar na atratividade dos polinizadores às flores.

Palavras-chave: Marantaceae, polinização, variação espaço-temporal, especialização funcional.

## Introdução

Estudos de morfologia floral, sistema reprodutivo e polinização fornecem a base para o entendimento da biologia floral e das interações existentes entre planta-polinizador (Endress 1994). A polinização é o primeiro passo para garantir o sucesso reprodutivo das angiospermas e cerca de 87,5% dessas plantas dependem de animais para efetivar esse processo (Ollerton *et al.* 2011). Os serviços fornecidos pelos polinizadores são fundamentais para manutenção da biodiversidade (Potts *et al.* 2010), pois a ruptura na interação entre planta-polinizador pode promover o colapso demográfico de muitas angiospermas (Bawa & Webb 1984, Potts *et al.* 2010).

A estrutura floral de muitas espécies necessita de polinizadores específicos capazes de transferir os grãos de pólen. Seria vantajoso para as plantas se especializarem no polinizador mais eficaz e abundante (Stebbins 1970), otimizando, desta maneira, o sucesso reprodutivo. Mas, essa especialização não é alcançada quando a composição dos polinizadores, assim como a frequência, varia espacialmente e temporalmente (Herrera 1988, 1995a, Waser *et al.* 1996). Os polinizadores podem diferir entre locais e entre os anos ou entre as estações do ano (Schemske & Horvitz 1989, Horvitz & Schemske 1990, Herrera 1995b, Herrera *et al.* 2006). Essa variação pode reduzir a probabilidade dos polinizadores exercerem pressões seletivas nos traços florais das plantas, impedindo a especialização da planta a um polinizador (Schemske & Horvitz 1984, Gómez & Zamora 2006).

Marantaceae possui uma estrutura floral única e distinta (Kennedy 2000), necessitando de polinizadores hábeis na transferência do pólen. As flores possuem um estilete preso sob a forma de um “gatilho”. Para que haja a polinização, é necessário que os visitantes florais sejam capazes de desengatilhar este mecanismo, liberando o estilete de sua posição inicial, um mecanismo irreversível (Kennedy 1978). Abelhas Euglossini são citadas como os polinizadores mais eficientes em espécies de Marantaceae, sendo sugerida uma especialização das flores a este grupo de polinizadores (Kennedy 2000, Barreto & Freitas 2007). Entretanto, as abelhas Euglossini têm tamanho corporal que varia de 8 mm à 28 mm de comprimento (Casey *et al.* 1985) e glossa que

varia de 15 mm à 42 mm de comprimento (Roubik & Hanson 2004), o que permite que elas visitem uma ampla diversidade de flores e utilizem recursos de diferentes espécies de plantas.

Estudos feitos em Marantaceae no Brasil mostram que, além de abelhas Euglossini, outros grupos de polinizadores, como beija-flores e mariposas noturnas, são polinizadores eficientes, capazes de disparar o mecanismo de polinização das flores (Locatelli *et al.* 2004, Teixeira 2005, Leite & Machado 2007, Nolasco *et al.* 2013). Diante desta diversidade de visitantes, a partilha de polinizadores específicos entre espécies simpátricas de Marantaceae pode ser explicada pela compatibilidade entre o comprimento do tubo floral e a glossa dos polinizadores (Teixeira 2005). Além disso, pesquisas apontam que ausência na partilha dos polinizadores pode ser elucidada por diferenças morfológicas nas flores entre as espécies, como: coloração, presença de plataforma de pouso, volume e concentração de néctar e comprimento do tubo floral (Leite & Machado 2007).

A conservação dos visitantes florais vem sendo ameaçada devido à fragmentação de habitats naturais causada por ações antrópicas (Biesmeijer *et al.* 2006). A fragmentação reduz a abundância e diversidade dos polinizadores (Ricketts *et al.* 2008; Winfree *et al.* 2009), comprometendo a sobrevivência de muitas plantas que deles dependem para garantir seu sucesso reprodutivo. O tamanho e o isolamento do fragmento e o tipo de matriz em que ele está inserido influenciam a ocorrência das espécies de Euglossini em um determinado local (Darrault *et al.* 2006), acarretando diferenças na frequência de visitas destes polinizadores às flores.

Marantaceae apresenta 31 gêneros e cerca de 530 espécies (Andersson 1998), 10 destes gêneros ocorrem na Amazônia brasileira (Costa *et al.* 2008). Mesmo diante desta diversidade, são escassos os trabalhos de biologia floral e polinização em espécies desta família (Melo 2008). Além disso, não há estudos enfocando a variação espacial e temporal na composição dos polinizadores; a relação entre a morfologia floral e a partilha de polinizadores; e o efeito da fragmentação na frequência de visitas dos polinizadores em espécies de Marantaceae na Amazônia.

Com isso, este estudo teve como objetivos descrever a fenologia, a biologia floral, o sistema reprodutivo e os aspectos da polinização de cinco espécies de Marantaceae na Amazônia Central. Além disso, visou responder as seguintes questões: 1) Há variação espacial e temporal na

composição dos polinizadores nas espécies em estudo? 2) Há relação entre o tamanho floral e o tamanho dos polinizadores, assim como entre o comprimento do tubo floral e o comprimento da glossa dos polinizadores nas espécies visitadas por abelhas Euglossini? 3) Há diferença na frequência dos polinizadores entre floresta contínua e floresta fragmentada?

## Material e Métodos

### Áreas de estudo e espécies analisadas

O estudo foi realizado no período de novembro de 2010 a abril de 2014, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA ( 02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W); na Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W); na RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W); numa área de capoeira Km 5 da Br 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W); na Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W); e na área de reserva do Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W).

A Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA está localizada em uma área composta de floresta contínua e de campina. A Fazenda Experimental da UFAM (3.000 ha); A RPPN Sítio Amigos (33 ha); e, a Reserva Florestal Adolfo Ducke (10.000 ha), são áreas de floresta contínua. A área de capoeira do Km 5 está localizada em um pequeno fragmento de dez hectares de floresta secundária, localizada nas proximidades da BR 174; e a reserva do CIGS está localizado em um fragmento na área urbana de Manaus (figura 1). O clima predominante na região é quente e úmido, temperatura média anual de 26 °C, precipitação média anual de aproximadamente 2400 mm e uma estação chuvosa entre novembro e junho (INMET).

Foram estudadas cinco espécies de Marantaceae: *Monotagma vaginatum* Hagber; *Monotagma densiflorum* (Körn.) K. Schum.; *Calathea hopkinsii* Forzza; *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Körn. e *Ischnosiphon polyphyllus* (Poep. & Endl.) Körn., localizadas nas áreas apontadas na figura 1.



## Fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo

Para acompanhar o período de floração e frutificação, foram selecionados quinze indivíduos de cada espécie em estudo, distanciados por, no mínimo, 10 metros. Quinzenalmente, anotou-se o número de flores e frutos formados. A fenologia foi acompanhada entre os anos de 2010 a 2013 em *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Somente *Monotagma densiflorum* foi acompanhada em 2014.

Para estimar a produção total de flores, contou-se o número de brácteas das inflorescências de 40 indivíduos de cada espécie. Nestes mesmos indivíduos, foram contados o número de flores abertas por dia.

Para o estudo da morfologia floral, foram coletadas 20 flores, de diferentes indivíduos, e fixadas em álcool 70%. A análise foi feita em laboratório com auxílio de estereomicroscópio.

O horário, seqüência de abertura das flores e duração da antese foram observados diretamente no campo. A receptividade do estigma foi testada no início da antese, em 15 flores de diferentes indivíduos, através da reação com peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) (Zeisler 1938). Para verificar a emissão de odor, flores de indivíduos diferentes (n=15), foram imersas em vermelho neutro, lavadas em água corrente e analisadas quanto às áreas coradas (Vogel 1990). O volume e a porcentagem de açúcares no néctar foram medidos em flores previamente ensacadas em botão de diferentes indivíduos (n=15) no início e fim da antese com auxílio de uma microseringa 10  $\mu$ L (Microliter®) e um refratômetro de bolso 0-90% (Biosystems®).

O tamanho amostral (n) citado nos procedimentos acima foi o mesmo para todas as espécies. Para as que ocorreram em mais de uma área de estudo, como *M. vaginatum*, *M. densiflorum* e *I. arouma*, procurou-se realizar o mesmo método em todas as áreas, com n proporcional para cada uma delas.

Foram feitos experimentos de autopolinização espontânea, manual e polinização cruzada seguindo o método adaptado de Radford *et al.* (1974). Na autopolinização espontânea, botões foram marcados e ensacados com sacos de voile e examinados, posteriormente, quanto à formação ou não de frutos. Na autopolinização manual, botões foram ensacados e, após a abertura das flores, o pólen

localizado na depressão estilar foi transferido para o estigma com auxílio de uma agulha de seringa. Nas polinizações cruzadas, botões em pré-antese foram ensacados e, no dia seguinte, quando as flores estavam abertas, pólen oriundo de diferentes indivíduos foram transferidos para o estigma das mesmas, ensacando-as novamente. A formação natural de frutos foi monitorada em flores marcadas e deixadas expostas aos visitantes. Procurou-se evitar repetições dos mesmos tratamentos reprodutivos por indivíduo. A quantidade de botões e flores usadas nos tratamentos reprodutivos diferiram entre as espécies de Marantaceae, sendo mencionados, separadamente, na tabela 1.

No intuito de mostrar a angulação da depressão estilar em relação ao estilete, pétalas e estaminódios de botões fixados em álcool foram removidos e fotos da depressão estilar foram feitas com auxílio de uma câmera Canon no aumento 40 x.

A razão pólen-óvulo, uma medida indireta do sistema reprodutivo, foi calculada seguindo o método de Cruden (1977). Para isto, 15 botões em pré-antese, de diferentes indivíduos, foram fixados em álcool 70%. O número de grãos de pólen por flor foi contado em microscópio óptico e o número de óvulos, em estereomicroscópio.

A viabilidade polínica foi analisada em 15 botões de diferentes indivíduos, coletados em pré-antese. Utilizou-se o método de coloração do citoplasma com carmim acético 2% (Radford *et al.* 1974), onde o número de grão de pólen corados foram contados com auxílio de microscópio óptico.

A porcentagem de frutos formados foi estimada através da contagem de brácteas e frutos formados em 20 indivíduos de cada espécie, distribuídos nas áreas em estudo. Em *Ischnosiphon polyphyllus*, onde os indivíduos ocorriam em aglomerados, coletou-se 100 inflorescências distribuídas na população e calculou-se a porcentagem de frutos formados pela contagem das brácteas.

#### Material botânico

Espécimes testemunho das cinco espécies estudadas foram depositados no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Herbário da Universidade Federal do

Amazonas (HUAM). Os números de registros são: *Monotagma vaginatum* INPA- N° 254608, HUAM- N° 9919; *Monotagma densiflorum* INPA- N° 254612, HUAM- N° 9922; *Calathea hopkinsii* INPA- N° 254610, HUAM- N° 9920; *Ischnosiphon arouma* INPA- N° 254609, HUAM- N° 9923; *Ischnosiphon polyphyllus* INPA- N° 254611, HUAM- N° 9921.

#### Visitantes florais e frequência dos polinizadores

Informações sobre os visitantes florais quanto ao horário de visitas, descrição do comportamento dos mesmos nas flores e a frequência, foram obtidos por observações diretas no campo durante todo o horário de antese da flor. Os insetos foram capturados com rede entomológica, montados a seco e identificados por especialista. No caso das aves, foram feitos registros fotográficos e vídeos para identificação por especialista.

Para o registro dos visitantes florais das cinco espécies de Marantaceae, foram dedicadas 851 horas de observações. As horas destinadas para cada espécie estão especificadas na tabela 3. Os dias de observações foram alternados entre as espécies para evitar as possíveis influências das variações fenológicas durante o período das análises. *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii* e *Ischnosiphon arouma* foram estudados durante o período de floração entre 2010 e 2013, *Ischnosiphon polyphyllus* entre 2010 e 2014 e *Monotagma densiflorum* em 2014.

A frequência de cada visitante floral foi calculada como o número de vezes que uma espécie visitava um indivíduo focal de Marantaceae, tomado ao acaso, durante um período de observação (método adaptado de Ley & Classen-Bockhoff 2009). As primeiras observações dos visitantes florais foram conduzidas em dias alternados, em diferentes horários do dia, procurando abranger todo o horário de antese da flor. Entretanto, após o levantamento inicial, o período de observação concentrou-se no horário de maior frequência dos polinizadores entre 7h00 e 12h00. Somente em *Monotagma densiflorum*, as observações concentraram-se entre 11h30 e 16h30, pois o início da antese é vespertina.

A partir do número total de visitas durante o período de observações, foi calculado o percentual de frequência para cada espécie visitante, classificando-os em raros- 0% a 5%, frequentes- 6% a 20% e muito frequentes- 21% a 100% (método adaptado de Locatelli *et al.* 2004).

#### Variação espacial e temporal dos polinizadores

O método de Herrera (1988) serviu de base para o estudo da variação espacial e temporal dos polinizadores nesse estudo.

Para análise da variação espacial na composição dos polinizadores, duas espécies foram selecionadas: *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*. Em *M. vaginatum*, 52 indivíduos foram selecionados, distribuídos em seis áreas (figura 1 A-F). Já em *I. arouma*, 42 indivíduos foram selecionados em três áreas (figura 1B,C,E). As observações foram alternadas entre as áreas de estudo para evitar influencia das possíveis variações fenológicas ocorridas durante o período das análises.

Um indivíduo focal era escolhido diariamente para o registro das visitas dos polinizadores. Este era realizado no período de maior atividade dos polinizadores, entre 7h00 e 12h00.

Para análise da variação temporal na composição dos polinizadores, quatro espécies foram selecionadas: *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. O registro dos polinizadores foi realizado durante três períodos de floração, entre 2010 e 2013, em *M. vaginatum*, *C. hopkinsii*, *I. arouma*, Em *I. polyphyllus*, o período de observações foi realizado durante quatro períodos de floração, entre 2010 e 2014 .

*Calathea hopkinsii* e *Ischnosiphon polyphyllus* foram estudadas somente sob o aspecto da variação temporal por serem encontradas somente numa área (figura 1C).

#### Relação entre tamanho floral x tamanho do polinizador e tubo floral x glossa do polinizador

Foram medidos, com um auxílio de paquímetro digital, o comprimento do estaminódio petalóide e o comprimento do tubo floral de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Para o tamanho corporal das abelhas, mediu-se o

comprimento da cabeça até o final do abdômen de três abelhas de cada espécie, classificando-as, através da média, em porte pequeno ( $> 13 \leq 15$  mm), porte intermediário ( $> 15 \leq 18$  mm), porte médio ( $> 18 \leq 21$  mm) e porte grande ( $< 21$  mm) (informação pessoal Márcio Oliveira). Em relação ao comprimento da glossa, mediu-se o comprimento da glossa de uma abelha de cada espécie seguindo o método de Kimsey (1982). A glossa foi classificada em curta ( $> 12 \leq 16$  mm), média ( $> 16 \leq 20$  mm) e longa ( $< 20$  mm).

Calculou-se a porcentagem da frequência de visitas dos polinizadores por classe de tamanho expressando-se em um gráfico onde o eixo y, representa a frequência de visitas dos polinizadores e no eixo x, as categorias das flores de menor tamanho, *Monotagma vaginatum*, às de maior tamanho, *Ischnosiphon polyphyllus*. Calculou-se também a porcentagem da frequência de visitas dos polinizadores por classe de comprimento da glossa e expressando-se em um gráfico plotando, no eixo y, a frequência de visitas dos polinizadores e, no eixo x, as categorias das flores de tubo mais curto, *Monotagma vaginatum*, ao tubo mais longo, *Ischnosiphon polyphyllus*.

#### Frequência dos polinizadores em floresta contínua e fragmento urbano

Foram realizadas comparações na frequência de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* entre duas áreas de floresta contínua- Reserva Florestal Adolpho Ducke e RPPN Sítio Bons Amigos, e uma área de fragmento urbano- CIGS. Três indivíduos na Reserva Florestal Adolpho Ducke, três na RPPN e seis no CIGS foram selecionados para as observações. Estas ocorreram entre dezembro de 2012 e janeiro de 2013, com observações intercaladas entre a área de floresta contínua e área fragmentada. O estudo ocorreu no período de maior atividade dos visitantes florais, entre 7h00 e 12h00, totalizando, 30 horas para a floresta contínua e 30 horas para o fragmento urbano.

O número de flores abertas foi contado nos indivíduos usados para as observações, assim como o número de indivíduos com flores em um raio de cinco metros.

## Análise estatística

Para verificar se havia diferenças na frequência de visitas de *Monotagma vaginatum* entre a área de floresta contínua e floresta fragmentada, assim como no número de flores abertas por indivíduo e no número de indivíduos florados num raio de cinco metros, foi aplicado o teste Mann-Whitney usando um índice de significância de 5%. As análises foram feitas com o auxílio do programa estatístico Systat 12.

## Resultados

### Fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo

*Monotagma vaginatum*, *Monotagma densiflorum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* apresentam um único período de floração, coincidindo com o período chuvoso na região. Em *Calathea hopkinsii*, a floração ocorre durante todo o ano (figura 2). Quando as inflorescências estão secas, outras surgem no mesmo indivíduo, dando continuidade à floração.

O pico de floração de *Monotagma vaginatum* ocorre em novembro. *Monotagma densiflorum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* coincidem o período de pico, que acontece em fevereiro. *Calathea hopkinsii* possui dois picos de produção de flores, um em fevereiro e outro em novembro.

O pico de frutificação de *Monotagma vaginatum* ocorre em fevereiro, quando as demais espécies estão em floração. Em *Monotagma densiflorum* e *Ischnosiphon arouma*, a produção de frutos é maior em abril. Em *Ischnosiphon polyphyllus* o pico ocorre em maio. *Calathea hopkinsii*, espécie com floração contínua, apresenta dois picos de frutificação, um em fevereiro e outro em novembro.

As flores das espécies são hermafroditas, assimétricas e possuem três sépalas e três pétalas livres. O androceu é formado por um estame com uma teca fértil e três estaminódios - um cuculado, um caloso e um petalóide. O estame e estaminódios são adnatos à corola, formando um tubo floral. O gineceu é constituído por um ovário ínfero, um estilete com uma cavidade no ápice e um estigma.

O estilete é mantido sob pressão por um apêndice localizado no estaminódio cuculado. Este funciona como um gatilho, que quando é tocado, impulsiona o estilete para frente. Após este movimento irreversível, o estilete se curva ficando em direção oposta ao estaminódio caloso. Em algumas espécies de Marantaceae, no final da antese, o estilete curva-se espontaneamente sem o auxílio de nenhum vetor. Entretanto, nas cinco espécies em estudo, o estilete não dispara espontaneamente o mecanismo. No ápice do estilete há uma cavidade conhecida como depressão estilar, onde os grãos de pólen são depositados antes da antese, fenômeno conhecido como apresentação secundária de pólen .

*Monotagma vaginatum* apresenta uma inflorescência do tipo panícula por indivíduo. Esta se distancia, em média, 0,60 m do solo (figura 3). Cada inflorescência possui um conjunto de 125 brácteas em média de coloração verde. As brácteas envolvem quatro botões florais, mas na frutificação, apenas um fruto. O indivíduo pode produzir, em média, 500 flores, abrindo cerca de quatro flores por dia. A antese inicia-se às 7h00, estando todas as flores abertas às 8h00. A partir das 16h00, inicia-se o murchamento. A longevidade dura oito horas. O estigma já é receptivo no início da antese. As flores possuem coloração branca. O estilete e estaminódio cuculado apresentam coloração alaranjada (figura 4). O ápice do estaminódio petalóide emite odor suave e adocicado, emitido durante todo o período de antese. Há produção de néctar no início da antese, porém muito reduzida. Não acontece nova produção de néctar durante o dia. A quantidade média de néctar produzido na base do tubo floral é de 2 µl ( $\pm 0,50$ ), com porcentagem de açúcares de 19%.

*Monotagma densiflorum* apresenta uma inflorescência do tipo panícula por indivíduo. Ela está a aproximadamente 1 m do solo (figura 5). Cada inflorescência possui, em média, 56 brácteas de coloração rosa-avermelhada com ápice branco. Elas envolvem quatro botões florais e, na frutificação, podem envolver dois frutos. Os indivíduos podem produzir, em média, 224 flores, abrindo cerca de três flores por dia. A antese inicia-se às 11h30, mas as flores não abrem totalmente, ficando parcialmente abertas no ápice. A longevidade dura 24 horas. As flores possuem coloração branca com o ápice das pétalas rosa (figura 6). Elas não possuem estaminódio petalóide. Não foram detectadas áreas coradas com vermelho neutro, indicando, assim, ausência de glândulas

emissoras de odor. A produção de néctar ocorre por volta das 12h30, com volume de 10  $\mu\text{l}$  ( $\pm 0,82$ ) em média e porcentagem de açúcares de 38%. A partir das 16h00, o néctar torna-se escasso, não havendo reposição.

*Calathea hopkinsii* apresenta uma a três inflorescências do tipo espiciforme por indivíduo. Elas estão localizadas a 0,04 m do solo, possuindo uma altura de 0,12 m (figura 7). Cada inflorescência possui, em média, 12 brácteas esverdeadas em forma de pequenos copos (Costa *et al.* 2008). Também podem abrigar quatro botões florais. O indivíduo pode produzir em média 120 flores. Cada inflorescência abre uma a três flores por dia. A antese inicia-se por volta das 5h00 e finaliza-se às 17h00. Neste horário, o estilete das flores polinizadas encontra-se completamente oxidado (figura 8). As flores possuem coloração branca. O ápice do estaminódio petalóide exala odor suave e adocicado. Não foi possível quantificar o volume e concentração de açúcares no néctar, pois como as flores estão inseridas em brácteas em forma de “copos”, água do orvalho e chuva é armazenada na base destas estruturas, diluindo, assim, o néctar.

Indivíduos de *Ischnosiphon arouma* apresentam em média nove inflorescências racemosas terminais do tipo tirso, distanciadas a 1,3 m do solo (figura 9). Cada inflorescência possui em média nove brácteas. Estas brácteas protegem quatro botões, podendo abrir duas flores por dia, uma parecendo a imagem refletida da outra. As brácteas são coriáceas, possuindo, assim, uma limitação estrutural, podendo desenvolver somente um fruto. O indivíduo pode produzir, em média, 324 flores, abrindo por dia, quatro flores. As flores abrem às 6h00 e fecham às 16h00. No início da antese, o estigma encontra-se receptivo. As flores possuem coloração amarela e o ápice das pétalas e do estaminódio petalóide, coloração rosa (figura 10). O ápice deste estaminódio exala odor suave e doce. A produção de néctar acontece no início da antese. Em média, ocorre produção de 12  $\mu\text{l}$  ( $\pm 0,5$ ) de néctar com 23% de açúcares. Não há nova produção de néctar durante a antese.

Indivíduos de *Ischnosiphon polyphyllus* ocorrem em aglomerados, formando densas populações. As inflorescências são terminais do tipo tirso e se distanciam 2,1 m do solo. Cada inflorescência é constituída por dez brácteas coriáceas em média. Estas envolvem quatro botões florais, mas pela limitação estrutural, há formação de um fruto. Duas flores podem se abrir por dia



na mesma bráctea. Diariamente, por população, abrem-se em média doze flores. O início da antese ocorre às 6h00, estando o estigma já receptivo neste horário. O fim da antese ocorre por volta das 16h00. As flores possuem coloração branca (figura 11). As glândulas emissoras de odor estão concentradas no ápice do estaminódio petalóide. Às 6h30 há produção de 18  $\mu$ l ( $\pm$  2,1) de néctar com 35% de açúcares. Não há nova produção de néctar ao longo do dia.

Todas as espécies formaram frutos no tratamento de autopolinização manual, indicando a autocompatibilidade (tabela 1). *Monotagma vaginatum* e *Monotagma densiflorum* formaram frutos na auto-polinização espontânea. A formação de frutos em condições naturais foi baixa. *Monotagma vaginatum*, *Monotagma densiflorum* e *Ischnosiphon arouma* formaram frutos na polinização cruzada. Não foram feitos tratamentos de polinização cruzada em *C. hopkinsii* e *I. polyphyllus*, pois na área de estudo onde as espécies foram estudadas, os indivíduos ocorriam muito próximos, assumindo-se, assim, a falta da variabilidade genética entre eles.

Dependendo da orientação do ápice do estilete em relação à antera, alguns grãos podem ser depositados na cavidade estigmática antes da antese. A orientação da depressão estilar de *Monotagma vaginatum* e *Monotagma densiflorum* possibilita o contato dos grão de pólen com a cavidade estigmática antes da abertura floral (figura 12-13). Em *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*, este contato não ocorre (figura 14-17).

A razão pólen/ óvulo (P/O) foi baixa nas cinco espécies em estudo, indicando à autogamia facultativa (tabela 2). A viabilidade polínica potencial foi alta em todas as espécies, com 99% dos grãos viáveis em média.

Em geral, há uma baixa produção de frutos em espécies de Marantaceae. Em *Monotagma vaginatum* houve, em média, um sucesso na formação de frutos de 17% por indivíduo; *Monotagma densiflorum* 29%; *Calathea hopkinsii* 10%; *Ischnosiphon arouma* 13%; e, *Ischnosiphon polyphyllus* 11%.

### Visitantes florais e frequência dos polinizadores

Abelhas Euglossini foram os polinizadores efetivos de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. *Monotagma densiflorum* teve como polinizador efetivo uma espécie de beija-flor (tabela 3).

Com exceção de *Monotagma densiflorum*, que apresenta início da antese vespertina, as demais espécies estudadas apresentam uma concentração de visitas às flores entre 7h00 e 11h00. Em *Monotagma densiflorum*, a concentração de visitas ocorre entre 13h00 e 16h00. Após estes horários, a frequência reduz bastante e as flores já visitadas praticamente não recebem mais visitas.

*Monotagma vaginatum* foi a espécie que recebeu o maior espectro de visitantes florais. Sete espécies de Euglossini, dos gêneros *Euglossa* (figura 18-19), *Exaerete* e *Eulaema* foram consideradas polinizadoras. Entretanto, a frequência de visitas variou, sendo os polinizadores mais frequentes *Euglossa ignita* e *Euglossa piliventris* (tabela 3). Em 56 dias de observação, 12 não foram observados visitantes florais.

*Monotagma densiflorum* recebeu somente visitas de *Thalurania furcata* (figura 20). Ele é um visitante bastante frequente, aparecendo em todos os dias de observação. Ele começa visitar as flores as 11h30 quando ainda estão se abrindo. O beija-flor insere o bico no tubo floral e dispara o estilete na primeira visita. Ao sair das flores, o pólen fica aderido ao bico (figura 21). Ele retorna às flores diversas vezes, mesmo quando o estilete está desengatilhado. O beija-flor é um polinizador bastante eficiente, uma vez que das 53 flores marcadas após sua visita, 26 formaram frutos.

Observou-se que *Thalurania furcata* visitou com maior frequência indivíduos inseridos em densas populações de *Monotagma densiflorum*. Locais onde havia de um a três indivíduos de *M. densiflorum*, o polinizador não visitava as flores. Isto se refletiu no sucesso reprodutivo considerado como o número de frutos formados nos indivíduos. Na área da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA, onde os indivíduos encontravam-se em aglomerados de 16,8 em média (IC 12,3 – 21,3) indivíduos, o sucesso reprodutivo foi de 44% (IC 27,9 - 60,1). Já na RPPN Sítio Bons

Amigos, onde os indivíduos ocorriam em aglomerados de, em média, 2,4 (IC 1,8- 3,0) indivíduos, a formação de frutos foi de 4% (IC 0,6 - 7,4).

*Calathea hopkinsii* teve como polinizador efetivo *Euglossa chalybeata* (figura 22). Quando as flores eram visitadas e desencatilhadas, o estilete oxidava-se, ficando com uma coloração amarronzada. Quando as abelhas retornavam aos indivíduos já visitados, percebiam a coloração modificada das flores e não as visitavam mais. Em 28 dias de observação, 14 não foram observados visitantes florais.

Flores de *Ischnosiphon arouma* foram polinizadas por abelhas Euglossini dos gêneros *Euglossa* (figura 23) e *Eulaema*. Entretanto, os polinizadores mais frequentes foram *Euglossa chalybeata*, *Euglossa piliventris* e *Euglossa intersecta*. Em 45 dias de observação, 16 não foram observados visitantes florais.

*Ischnosiphon polyphyllus* foi polinizada por abelhas Euglossini dos gêneros *Euglossa*, *Eulaema* (figura 24) e *Exaerete* (figura 25). Contudo, os polinizadores presentes na maioria dos censos foram *Eulaema bombiformis* e *Eulaema meriana*. Elas foram abelhas bastante frequentes, entretanto a frequência variou de acordo com a floração das espécies do entorno. *Bellucia grossularioides* (L.) Triana., uma Melastomataceae localizada entre as populações de *I. polyphyllus*, tem como polinizadores frequentes *Eulaema bombiformis* e *Eulaema meriana*. Quando esta espécie estava no pico de floração, as flores eram muito visitadas por estas abelhas e, conseqüentemente, *I. polyphyllus* recebia também muitas visitas. As abelhas visitavam simultaneamente *B. grossularioides* e *I. polyphyllus*. Dos 30 dias de observação, quatro dias não foram observadas abelhas, período em que *Bellucia grossularioides* estava em frutificação.

*Phaetornis ruber* e *Phaetornis superciliosus* visitaram flores de *Monotagma vaginatum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Estes beija-flores são considerados pilhadores, pois, mesmo inserindo o bico no tubo floral, eles não conseguem disparar o “gatilho” impulsionando o estilete para frente. Em *I. polyphyllus*, os beija-flores foram muito frequentes das 6h00 às 13h00, limitando a quantidade de néctar disponível às abelhas. De 50 flores de *I. polyphyllus*, observadas logo após a visita de *Phaetornis superciliosus*, nenhuma tinha o estilete

liberado de sua posição inicial. Além dos beija-flores, espécies de borboletas também são consideradas pilhadoras, pois ao visitarem todas as espécies de Marantaceae em estudo, não conseguiram disparar o mecanismo floral (figura 26-31).

As *Euglossa* spp. apresentam o mesmo comportamento nas flores. Elas apoiavam suas pernas dianteiras no estaminódio petalóide e inseriam a glossa no tubo floral. Neste comportamento, elas conseguiam desengatilhar o estilete, mas, não necessariamente na primeira visita. Às vezes, elas visitavam duas a três vezes a mesma flor para desengatilhar o mecanismo. Após o desengatilhamento, elas saíam das flores, limpavam a glossa e transferiam o pólen para as corbículas. Muitas das flores já desengatilhadas não recebiam mais visitas. Possivelmente, o curvamento do estilete “sinalizava” às abelhas que as flores já haviam sido visitadas. *Ischnosiphon polyphyllus* foi a única espécie estudada, polinizada por abelha, em que *Euglossa* não foi considerada polinizadora, e sim, pilhadora. *Euglossa ignita* apresentou o mesmo comportamento descrito anteriormente às flores, mas ela não conseguiu desengatilhar o estilete em 47 flores analisadas logo após a visita da abelha.

Espécies de *Eulaema* e *Exaerete* também usam como plataforma de pouso o estaminódio petalóide. Ao inserirem a glossa no tubo floral, desengatilham o estilete, realizando, assim, a polinização. Assim como as espécies de *Euglossa*, elas não necessariamente conseguem desengatilhar o estilete na primeira visita. As abelhas visitam de duas a três vezes as mesmas flores para realizar a polinização.

Observou-se que o comportamento descrito das abelhas difere em relação ao tamanho corporal destas e das flores visitadas. *Eulaema pseudocingulata*, uma abelha de grande porte, ao visitar *Monotagma vaginatum*, flor de pequeno porte, envolve completamente a flor com suas pernas anteriores e posteriores e tenta, por diversas vezes, inserir a glossa no tubo floral. Como a flor é pequena, a abelha tem dificuldade de apoiar-se para coletar o néctar. Algumas vezes as flores são desengatilhadas com o movimento da abelha, mas, às vezes não.

### Variação espacial e temporal dos polinizadores

A maioria das espécies da tribo Euglossini, polinizadoras de *Monotagma vaginatum*, foram observadas visitando as flores em todas as áreas de estudo (figura 32). Em *Ischnosiphon arouma*, a maioria das espécies também visitaram todas as áreas (figura 33). Com isso, não houve variação espacial na composição dos polinizadores.

A maioria das espécies Euglossini foi observada visitando as flores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* durante todos os períodos de floração estudados. Assim, não houve variação temporal na composição dos polinizadores (tabela 4).

### Relação entre tamanho floral x tamanho do polinizador e tubo floral x glossa do polinizador

Comparando o tamanho floral das espécies de Marantaceae estudadas e a frequência dos polinizadores, a espécie com flor de maior tamanho recebeu visitas de abelhas de grande e médio porte, sendo que as abelhas de grande porte foram as mais frequentes. Já a espécie com flor de menor tamanho recebeu visitas de abelhas de pequeno, intermediário e médio porte, contudo, as abelhas de pequeno porte foram as mais frequentes (figura 34A).

Em relação ao tamanho da glossa, a espécie com tubo floral mais longo recebeu visitas de abelhas com glossa curta e longa, entretanto a frequência foi maior de abelhas com glossa longa. Já a espécie com tubo floral mais curto recebeu visitas de abelhas com glossa curta, média e longa, entretanto a frequência foi maior de abelhas com glossa curta (figura 34B).

### Frequência dos polinizadores em floresta contínua e fragmento urbano

A frequência de visitas de *Monotagma vaginatum* em floresta contínua foi de, em média, 0,9 (IC 0,5 - 1,2), já no fragmento urbano foi de, em média 12,7 (IC 4,9 - 20,5), ou seja, a frequência de visitas em áreas de floresta contínua foi menor comparada a um fragmento urbano, sendo assim, estatisticamente significativo ( $p= 0,002$ ). A composição dos polinizadores não variou entre a

floresta contínua e o fragmento, mas em um mesmo censo no fragmento, os indivíduos recebiam visitas de quatro espécies de *Euglossa*: *E. chalybeata*, *E. ignita*, *E. intersecta* e *E. piliventris*. As visitas eram frequentes durante todo o período do censo. Já na floresta contínua, *M. vaginatum*, na maioria das vezes, recebia visitas de uma espécie de *Euglossa* e o polinizador só aparecia uma vez durante o período de observação. Além disso, as abelhas não chegavam a visitar todas as flores do indivíduo.

O número de flores abertas por indivíduo e o número de indivíduos em floração de *Monotagma vaginatum* em um raio de cinco metros não diferiram significativamente ( $p= 0,56$  e  $p= 0,80$  respectivamente) entre a área de floresta contínua e o fragmento urbano.

## Discussão

### Fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo

*Monotagma vaginatum*, *Monotagma densiflorum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* apresentam um padrão de floração anual com apenas um pico de floração ao ano. Como as espécies florescem aproximadamente na mesma época, elas apresentam sincronia na floração. De acordo com Costa *et al.* (2008), a maioria das espécies de Marantaceae da Amazônia brasileira apresenta um período médio de floração de três meses, porém, nas espécies estudadas, a floração foi relativamente prolongada variando de quatro a sete meses. *Calathea hopkinsii* foi a única espécie que florou durante o ano inteiro, apresentando um padrão de floração contínuo (Newstrom *et al.* 1994), com dois picos de floração. Na Amazônia, este padrão de floração só foi observado em *Calathea propinqua* (Costa *et al.* 2008). Entretanto, na mata Atlântica, este padrão já foi observado em *Ischnosiphon gracilis* e *Stomanthe portiana* (Leite & Machado 2007). De acordo com Murcia (1995), a floração contínua propicia a manutenção de uma guilda de visitantes florais ao longo de todo o ano.

O pico de floração da maioria das espécies estudadas ocorre durante a estação chuvosa, principalmente entre os meses de março e junho. Segundo Costa *et al.* (2008), a floração das espécies ocorrentes na Amazônia ocorrem no início da estação chuvosa. Resultado semelhante foi

encontrado em estudos com espécies de Marantaceae no Panamá, Costa Rica e Brasil (Ackerman *et al.* 1982, Kennedy 1983, Teixeira 2005, Leite & Machado 2007, Melo 2008). Entretanto, espécies de Marantaceae também floram na época seca (Davis 1987, Locatelli *et al.* 2004, Leite & Machado 2007, Nolasco *et al.* 2013) Porém, a frutificação tem sido observada principalmente na estação chuvosa (Teixeira 2005, Leite & Machado 2007, Melo 2008), com alguns casos ocorrendo na estação seca (Kennedy 1978, Leite & Machado 2007, Nolasco *et al.* 2013).

Uma das desvantagens das espécies florescerem nesta época é que a frequência dos polinizadores às flores diminui, pois, além do néctar ficar diluído, as flores podem ficar danificadas com as chuvas.

*Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* apresentam flores zigomorfas, antese diurna, odor suave e área de pouso representada pelo estaminódio petalóide, características que as enquadram na síndrome de melitofilia, descrita por Faegri & Pijl (1979). Além disso, de acordo com a escala de porcentagem de açúcares no néctar definida por Baker (1975), as flores se enquadram nas polinizadas por abelhas solitárias (16% a 50%).

Já *Monotagma densiflorum* apresenta flores com início da antese vespertina, brácteas de coloração vermelha, ausência de odor e ausência de plataforma de pouso, podendo, assim, ser enquadrada na síndrome de ornitofilia. Esta síndrome parece ser um caráter derivado em Marantaceae, evoluído a partir da melitofilia (Ley & Classen-Bockhoff 2009). A porcentagem de açúcares no néctar de 38% não está no intervalo definido por Baker (1975) para flores polinizadas por beija-flores (13% a 30%), entretanto as características morfológicas florais e as observações dos visitantes florais em campo permitem enquadrá-la nesta síndrome.

As espécies estudadas produzem pouco néctar e, além disso, sem nova produção ao longo do dia. Como as espécies de Marantaceae só possuem uma única chance de serem polinizadas, seria um desperdício energético para a planta investir numa nova produção. O baixo volume de néctar produzido por flor pode induzir os polinizadores a se deslocarem entre indivíduos, induzindo um comportamento conhecido como “traplining” (Janzen 1971), onde as abelhas forrageiam em linhas

de captura, favorecendo a polinização cruzada (Ackerman *et al.* 1982). Entretanto, se os polinizadores forem generalistas, eles tendem a visitar flores de diversas espécies, aumentando a deposição de pólen interespecífico, além do fluxo de pólen ficar restrito aos indivíduos próximos (Barreto & Freitas 2007). Um fator que minimizaria este problema seria a produção extra de néctar, após a visita e disparo do mecanismo de polinização, pois desestimularia as abelhas a procurarem outras fontes de recurso, o que promoveria aumento de fidelidade pelos polinizadores, favorecendo a transferência de pólen entre indivíduos da mesma espécie (Barreto & Freitas 2007).

As espécies deste estudo são autocompatíveis. Essa é uma característica observada em muitas Marantaceae (Kennedy 1978, Kress & Beach 1994, Locatelli *et al.* 2004, Teixeira 2005, Melo 2008, Classen-Bockhoff & Heller 2008, Ley & Classen-Bockhoff 2013). East (1940) afirmou que a autocompatibilidade é uma regra na família. Entretanto, alguns estudos mostraram o contrário, em que a auto-incompatibilidade também ocorre. Como exemplo, estão os trabalhos de Schemske & Horvitz (1984) e Ramirez & Seres (1994) com espécies de *Calathea*.

Das cinco espécies estudadas, *Monotagma vaginatum* e *Monotagma densiflorum* formaram frutos por autopolinização espontânea, sendo assim, autógamas. Ley & Classen-Bockhoff (2013) encontraram, de 28 espécies de Marantaceae analisadas na África, somente duas autógamas. Segundo Kennedy (2000), a produção de frutos formados espontaneamente ocorre em 8% das espécies de Marantaceae. De acordo com Ley & Classen-Bockhoff (2013), o baixo número de espécies autógamas na família está associado a construção floral, com a apresentação secundária de pólen e o movimento do estilete que servem para evitar a autogamia através da hercogamia. Teixeira (2005), estudando seis espécies de Marantaceae na Mata Atlântica, sugere que a morfologia especializada das flores na família seria uma maneira de prevenir a autopolinização e não a autocompatibilidade genética. A autogamia seria uma estratégia das plantas de se adaptarem a ausência do polinizador e às condições ambientais desfavoráveis (Andersson 1986, Kennedy 1983, 2000). Segundo Kennedy (2000), a autogamia pode ser uma vantagem em habitats antropizados onde a densidade de plantas é baixa para atrair os polinizadores, comprometendo assim o sucesso reprodutivo das espécies.



A autopolinização espontânea pode ocorrer durante a transferência de grãos de pólen dentro do botão para depressão estilar, processo conhecido como apresentação secundária de pólen. Dependendo da orientação do ápice do estile em relação à antera, alguns grãos podem ser depositados no estigma antes da antese, os quais podem germinar, resultando na autopolinização (Kennedy 2000). Se o ápice do estilete estiver posicionado obliquamente em relação à antera, é possível que ocorra a autopolinização. Esta orientação foi observada em *M. vaginatum* e *M. densiflorum*, onde, antes da abertura do botão, alguns grãos de pólen já entram em contato com o estigma. Se o ápice do estilete estiver posicionado aproximadamente num ângulo reto em relação à antera, todos os grãos de pólen se direcionam para depressão estilar, não havendo, assim, deposição de grãos no estigma. Esta orientação foi observada em *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*, sendo característica de espécies alógamas (Kennedy 2000).

Espécies autógamas, que não depende de polinizadores, tendem a produzir mais frutos quando comparadas às espécies alógamas (Kennedy 2000, Ley & Classen-Bockhoff 2013). Entretanto, apesar de *Monotagma vaginatum* e *Monotagma densiflorum* serem autógamas, a taxa de frutos formados espontaneamente foi mais baixa comparada à polinização cruzada. Resultado semelhante foi encontrado em *Sarante klotzschiana* (Locatelli *et al.* 2004). Este resultado sugere que outros fatores podem ser cruciais para formação do fruto além do pólen. *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* não formaram frutos por autopolinização espontânea, necessitando, assim, de um vetor para transportar o grão de pólen. Mesmo sem os resultados dos tratamentos de polinização cruzada, sugere-se que estas espécies sejam xenógamas facultativas, pois elas são autocompatíveis.

As espécies desse estudo tiveram baixa razão pólen/óvulo, indicando autogamia facultativa, que segundo Cruden (1977), é uma estratégia associada a flores onde os polinizadores são escassos. Além disso, a baixa razão pólen/óvulo é característica de espécies que possuem apresentação secundária de pólen (Cruden 1977), que é o caso das espécies em estudo. Em *Monotagma vaginatum* e *Monotagma densiflorum*, os resultados concordam com os parâmetros de Cruden obtidos através dos testes de polinizações controladas, entretanto divergem em *Calathea hopkinsii*,

*Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*, que são xenógamas. Isto mostra a necessidade da realização de polinizações controladas no campo para predizer qual estratégia reprodutiva a planta possui.

De acordo com Cruden (2000), a baixa razão pólen/óvulo é um indicativo de um eficiente sistema de polinização, pois há uma alta probabilidade de um grão de pólen fecundar um óvulo. Um estudo com desenvolvimento de tubo polínico em *Ischnosiphon gracilis* e *Stomanthe porteana* (Leite 2002) aponta que um a dois grãos de pólen são suficientes para que haja fertilização, assim, a produção de muitos grãos de pólen seria um custo energético para a planta. Entretanto, Ley & Classen-Bockhoff (2013) sugerem que a baixa razão pólen/óvulo não é necessariamente um indicativo de um eficiente sistema de polinização, mas pode ser consequência de outros mecanismos específicos, como presença de somente metade de uma teca fértil, movimento explosivo do estilete e uma única chance da flor ser polinizada.

A baixa produção de pólen em Marantaceae pode ser compensada pela alta viabilidade dos grãos. Entretanto, mesmo com a alta viabilidade polínica nas espécies em estudo, a taxa de frutos formados foi baixa. O baixo número de frutos formados já é reportado em alguns estudos feitos com Marantaceae (Schemske & Horvitz 1984, 1988, Horvitz & Schemske 1988, Leite & Machado 2007, Melo 2008, Nolasco *et al.* 2013). Este reduzido sucesso na formação de frutos pode ser influenciado por diversos fatores como carga polínica (Ley & Classen-Bockhoff 2013), luz e nutrientes (capítulo 3). Nolasco *et al.* (2013), assumem que a baixa formação de frutos em *Calathea crocata* pode ser explicada pela deposição heteroespecífica de grãos de pólen no estigma, reduzindo as chances de fecundação e, conseqüentemente, produção de frutos, uma vez que o polinizador é generalista, visitando diversas espécies botânicas

#### Visitantes florais e frequência dos polinizadores

Observou-se que *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopikinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* tiveram como polinizadores efetivos abelhas pertencentes à tribo

Euglossini. Somente *Monotagma densiflorum* teve como polinizador efetivo um beija-flor, *Thalurania furcata*.

Abelhas Euglossini são conhecidas como os principais polinizadores de espécies de Marantaceae (Kennedy 1978). Cinco gêneros são reconhecidos para esta tribo, entretanto *Euglossa* e *Eulaema* são os mais citados na polinização de representantes da família (Kennedy 1978, 2000, Horvitz & Schemske 1984, Ackerman 1985, Locatteli *et al.* 2004, Teixeira 2005, Leite & Machado 2007, Barreto & Freitas 2007, Melo 2008, Ley & Classen-Bockhoff 2009). Segundo Barreto e Freitas (2007), as espécies polinizadas por abelhas Euglossini enquadram-se numa síndrome de polinização denominada euglossofilia, que inclui flores com coloração clara e tubos longos com néctar de difícil acesso. Essas abelhas apresentam um comportamento conhecido como “traplining” (Janzen 1971), onde a baixa produção de flores por dia e o reduzido volume de néctar induz as abelhas a visitarem várias populações, estabelecendo rotas de forrageamento à procura do recurso floral (Kennedy 1978, Dressler 1982), podendo percorrer longas distâncias de até 21 Km (Janzen 1971). As abelhas Euglossini foram consideradas polinizadoras das espécies em estudo por serem eficientes no disparo do estilete, passo essencial para a polinização (Kennedy 2000). Entretanto, a frequência das espécies de Euglossini variou entre as espécies. *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii* e *Ischnosiphon arouma* tiveram como polinizadores mais frequentes espécies de *Euglossa* e *Ischnosiphon polyphyllus*, espécies de *Eulaema*. Ou seja, espécies de Marantaceae, conhecidas por terem uma morfologia peculiar e serem especializadas em abelhas de uma mesma tribo, podem selecionar diferentes espécies de polinizadores que favoreçam o melhor serviço da polinização (Stebbins 1970).

*Calathea hopkinsii* foi polinizada unicamente por *Euglossa chalybeata*, possivelmente porque oferece uma fonte de recurso durante todo o ano para as abelhas, já que foi a única espécie com floração contínua. Espécies de *Calathea* são conhecidas por serem especializadas em espécies de *Euglossa* (Kennedy 1978, 2000). *Euglossa chalybeata* possui uma glossa mais curta comparada ao comprimento do tubo floral, entretanto ela consegue acessar o néctar, pois a pequena espessura do tubo e sua abertura em “V” reduz o comprimento efetivo do tubo floral durante a visita do

polinizador. Resultados semelhantes ocorrem em *Calathea cylindrica* quando visitada por *Eulaema nigrita* (Barreto & Freiras 2007).

*Monotagma densiflorum* teve como polinizador legítimo uma espécie de beija-flor. Vários estudos apontam beija-flores como polinizadores de Marantaceae (Davis 1987, Kennedy 2000, Locatelli *et al.* 2004, Leite & Machado 2007, Teixeira 2005). Geralmente estas espécies polinizadas por beija-flores, são também polinizadas por abelhas. Raros são os estudos que apontam aves como os únicos polinizadores legítimos de Marantaceae. Ley & Classen-Bockhoff (2009), estudando a polinização de várias espécies de Marantaceae na África e Nolasco *et al.* (2013), estudando a polinização de *Calathea crocata* na Mata Atlântica, citaram os primeiros registros de espécies polinizadas exclusivamente por beija-flores. As brácteas vermelhas, as flores parcialmente abertas e, principalmente, a ausência ou redução do estaminódio petalóide são fatores chave para polinização por aves (Kennedy 2000). As flores de Marantaceae são caracterizadas por possuírem estames modificados em estaminódios petalóides que possuem a função de atrair os visitantes florais (Andersson 1998) e servem de plataforma de pouso para as abelhas. A ausência destes estaminódios exclui as abelhas como polinizadores efetivos, pois impossibilita que elas pousem para coletar o néctar e conseqüentemente, realizem o disparo do estilete. Além disso, Ley & Classen-Bockhoff (2009) mencionam que a orientação das flores de Marantaceae na inflorescência também é um fator que seleciona as espécies polinizadoras, atribuindo a orientação vertical das flores à polinização por aves. Quando as flores estão orientadas verticalmente, facilita a inserção do bico nos tubos florais para coleta do néctar.

No presente estudo, observou-se que a densidade de indivíduos co-específicos em floração foi um fator que influenciou na atração dos beija-flores. Áreas com densas populações de *Monotagma densiflorum* receberam mais visitas de *Thalurania furcata* comparadas a áreas onde havia poucos indivíduos. Indivíduos muito esparsos poderiam não suprir o requerimento energético das aves (Ley & Classen-Bockhoff 2009). Esta diferença na atração de visitas refletiu no sucesso reprodutivo dos indivíduos. Mas, em relação as espécies de Marantaceae visitadas por abelhas, o número de indivíduos co-específicos florados não influenciou na atração de visitas (capítulo 3).

Manchas de indivíduos da mesma espécie não foi um fator que influenciou na frequência das abelhas às flores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Observou-se que um fator crucial na atração das abelhas foi a quantidade de outras espécies botânicas floradas no entorno. Maior densidade de flores heteroespecíficas tende a diminuir a taxa de visitas em flores não especializadas, pois aumenta a competição pela atração dos polinizadores (Rathcke 1983). Mas, em espécies com flores especializadas, a taxa de visitas tende a não ser afetada pela densidade de flores heteroespecíficas, por possuírem polinizadores fiéis e específicos (Fenster *et al.* 2004). Entretanto, neste estudo observou-se uma relação positiva entre a densidade heteroespecífica e a taxa de visitas, pois as flores de Marantaceae, mesmo sendo especializadas, são polinizadas por abelhas generalistas (capítulo 2). Como as abelhas não são fiéis, é mais vantajoso elas visitarem locais que ofereçam diversas fontes de recursos próximas, economizando, assim, energia no voo. Estudando *Calathea insignis*, Kennedy (1983) já citava que o percentual de flores polinizadas variava consideravelmente dependendo da localização da planta.

Observou-se que o beija-flor foi mais eficiente e constante em flores de *Monotagma densiflorum* comparado as abelhas polinizadoras de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Em espécies de Marantaceae na África, não foram encontradas vantagens específicas entre espécies polinizadas por aves e polinizadas por abelhas. A constância dos visitantes florais e o sucesso reprodutivo não diferiram entre as espécies (Ley & Classen-Bockhoff 2009). Mas as diferenças observadas no presente estudo podem ser atribuídas à diversidade de recursos florais que a floresta oferece. Como a floresta amazônica é mais diversa, oferece mais recursos para as abelhas Euglossini, diminuindo a constância delas às flores de uma determinada espécie e aumentando a deposição de pólen heteroespecífico em seus corpos. Talvez o beija-flor não seja tão generalista quanto as abelhas Euglossini, explicando a maior constância dele às flores.

*Phaetornis ruber* e *Phaetornis supracilius* são pilhadores de *Monotagma vaginatum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*, além de *Amazilia versicolor* em *I. polyphyllus*,

pois eles não conseguem disparar o mecanismo de polinização. *Phaetornis ruber* foi considerado polinizador de *Stromanthe porteana*, mas pilhador de *Ischnosiphon gracilis* (Leite & Machado 2007). A espécie foi também polinizadora de *Stromanthe tonckat* e *Hylaeanthus hexantha*, mas pilhador de *Calathea pernambucica* e *Calathea vilosa* (Teixeira 2005). Leite & Machado (2007) atribuem a diferença do comportamento de *Phaetornis ruber*, atuando como polinizador ou pilhador, à presença ou ausência do estaminódio petalóide. Já Teixeira (2005) atribui ao comprimento do tubo floral, onde beija-flores de bicos mais curtos conseguem desengatilhar o apêndice do estaminódio cuculado em flores de tubo floral mais curto, mas não conseguem nas de tubo longo. Todos os beija-flores são considerados pilhadores de *Monotagma vaginatum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* possivelmente por estas possuírem estaminódio petalóide, que pode mudar a direção da inserção do bico no tubo floral, não tocando no apêndice cuculado e, conseqüentemente, evitando o disparo do estilete. Mariposas diurnas também são consideradas pilhadoras, pois, por possuírem uma probóscide muito fina, não conseguiram disparar o mecanismo no estilete. É necessário um aparato bucal com espessura e firmeza capaz de exercer pressão no apêndice do estaminódio cuculado, desengatilhando, assim, o estilete. Além disso, se a probóscide é mais comprida que o tubo da corola, as mariposas podem pilhar facilmente sem desengatilhar ou polinizar as flores (Kennedy 2000).

#### Variação espacial e temporal dos polinizadores

Observou-se que a maioria dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* não variou espacialmente, ou seja, não diferiu entre as áreas. Herrera (1988, 1995a, 1995b) salienta que a variação espacial nos polinizadores pode ocorrer em pequenas escalas espaciais, podendo variar entre populações ou entre indivíduos de uma população. Esta variação pode ser explicada por fatores fenotípicos ou ambientais onde as plantas estão inseridas (Herrera 1995b). Horvitz & Schemske (1990), estudando a composição de polinizadores em indivíduos de *Calathea ovandensis*, distanciados por 80 metros, encontraram variação na identidade das espécies

polinizadoras. Entretanto, nas duas espécies de Marantaceae em estudo, localizadas em áreas distanciadas por, no mínimo, 10 quilômetros, a composição dos polinizadores não variou.

Com relação à variação temporal dos polinizadores, *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* foram visitadas por espécies de abelhas que não variaram entre os anos. A variação entre anos e/ou entre estações diluiria as pressões seletivas dos polinizadores às plantas, limitando assim a especialização (Gómez & Zamora 2006).

Algumas espécies de abelhas não foram observadas em todas as áreas ou em todos os períodos de floração. A ausência não significa evidencia de variação espacial e temporal na composição dos polinizadores. Isto pode ser explicado pela ausência do observador no dia que o polinizador visitou as flores. Aumentando a quantidade de observações ou realizando registros em todas as áreas ao mesmo tempo, possivelmente aumentariam as chances do registro acontecer.

Os estudos de interação planta polinizador tem sido muitas vezes realizados a nível populacional, o que pode ser inapropriado quando está se tentando entender o nível de especialização ecológica da espécie (Ollerton *et al.* 2007). Espécies que parecem ser especializadas ecologicamente num polinizador dentro de uma população, podem ser generalistas quando observadas entre populações.

A variabilidade espaço-temporal na composição dos visitantes florais pode ser um dos fatores que explique a existência dos sistemas de polinização generalistas (Waser *et al.* 1996). O princípio do polinizador efetivo, descrito por Stebbins (1970), assegura que a seleção pode favorecer traços das plantas que mantêm somente os visitantes que fornecem o melhor serviço da polinização. Contudo, se houver variação na composição dos polinizadores, impede a planta de se especializar em um determinado polinizador (Herrera 1988, 1995b).

Como não houve variação nos polinizadores numa pequena escala espaço-temporal, sugere-se um sistema de polinização especializado das plantas aos polinizadores. A morfologia floral das espécies de Marantaceae em estudo seleciona os polinizadores que melhor conseguem realizar o mecanismo de disparo do estilete.

De acordo com Olertton *et al.* (2007), a especialização pode ocorrer de três formas. A ecológica refere-se ao número de polinizadores efetivos com que uma planta interage, ou seja, a quantidade de espécies envolvidas na relação. Em um nível mais amplo, a especialização funcional refere-se a um grupo de polinizadores (por exemplo, aves ou abelhas) que realizam o mesmo serviço na planta. A especialização morfológica refere-se às adaptações exibidas por uma flor (por exemplo, simetria zigomorfas, recompensas especializadas, tempo específico da antese, etc) e muitas vezes está relacionada à especialização funcional.

Nas espécies em estudo, sugere-se um alto grau de especialização funcional, pois as espécies se especializam em um grupo de polinizadores que apresentam o mesmo comportamento nas flores. Já o grau especialização ecológica é baixa, pois, com exceção de *Calathea hopkinsii*, as espécies são visitadas por várias espécies de abelhas Euglossini. Segundo Ley e Classen-Bockhoff (2009), espécies de Marantaceae na América são menos especializadas ecologicamente comparadas as espécies na África devido a diversidade de espécies de abelhas Euglossini nos neotrópicos.

#### Relação entre tamanho floral x tamanho do polinizador e tubo floral x glossa do polinizador

Comparando o tamanho das flores e comprimento do tubo floral das espécies estudadas, *Ischnosiphon polyphyllus*, espécie com maior tamanho floral e tubo mais longo, recebeu visitas de abelhas de médio e grande porte, com glossa curta e longa, entretanto, as abelhas de grande porte com glossa longa foram as mais frequentes. Já *Monotagma vaginatum*, com menor tamanho floral e tubo mais curto, recebeu visitas de abelhas de pequeno, intermediário e médio porte, com glossa curta, média e longa, entretanto, as abelhas de pequeno porte com glossa curta foram as mais frequentes.

Várias pesquisas mostram uma relação entre o tamanho e comprimento do tubo floral com a guilda de polinizadores (Hentrich 2008, Anderson & Johnson 2009, Boberg 2014). Teixeira (2005), estudando a polinização de quatro espécies de Marantaceae, mostrou que espécies com comprimento de tubo floral semelhante partilhavam do mesmo grupo de polinizadores. Barreto e



Freitas (2007), estudando uma espécie de Marantaceae, também encontraram uma relação entre o comprimento do tubo da corola e a glossa das abelhas polinizadoras.

A compatibilidade morfológica entre as flores e os polinizadores promove a eficiência de abelhas Euglossini na polinização, pois favorece o transporte de pólen entre plantas e o contato da abelha com o estigma, minimizando a perda de pólen ao depositá-lo em um ponto específico na glossa (Kennedy 2000, Barreto & Freitas 2007). A adaptação morfológica é importante para aumentar a precisão na transferência da pequena carga polínica para o polinizador (Ley & Classen-Bockhoff 2009)

Abelhas Euglossini geralmente forrageiam muitas flores, incluindo as de tubo floral mais curto que o comprimento de sua glossa (Borrell 2005). Neste estudo, as abelhas de glossa longa raramente visitaram as espécies de Marantaceae de tubo floral curto. As espécies de glossa longa eram as que possuíam os maiores tamanhos corporais. Ao visitar as flores, elas não conseguiam se equilibrar na plataforma de pouso para coletar o néctar e raramente conseguiam desengatilhar o estilete realizando a polinização. A exclusão de abelhas maiores proporciona economia de recursos disponíveis para abelhas menores, promovendo a constância dessas, que possuem um tamanho compatível capaz de desengatilhar o estilete das flores, realizando, assim, a polinização.

Além disso, observou-se que a quantidade de néctar produzido também foi proporcional ao comprimento dos tubos florais. Flores maiores produziram mais néctar comparado às menores. Como as abelhas de grande porte possuem requerimentos energéticos maiores para manter a temperatura corporal durante o voo, é viável que visitem flores com maior disponibilidade de recursos. Com isso, a morfologia floral e a quantidade de recursos disponíveis foram fatores imprescindíveis na seleção do grupo de polinizadores.

Percebe-se neste estudo, através dos resultados na frequência de visitas dos polinizadores, que as espécies com flores maiores de tubo floral longo tendem a se especializar funcionalmente e morfológicamente em um grupo de polinizadores maiores, com glossas longas capazes de coletar o néctar. Já as espécies com flores menores de tubo floral curto tendem a se especializar

funcionalmente e morfológicamente em um grupo de polinizadores menores com glossa curta (Ollerton *et al.* 2007, Ley & Classen-Bockhoff 2009).

#### Frequência dos polinizadores em floresta contínua e fragmento urbano

A frequência dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* foi menor na floresta contínua comparado ao fragmento urbano. Diversos estudos mostram o efeito da fragmentação na polinização e conseqüentemente no sucesso reprodutivo das plantas (Winfree *et al.* 2009, Nayak & Davidar 2010, Suarez-Gonzalez & Good 2013). Estudando a dinâmica populacional de abelhas Euglossini na Amazônia, Powell & Powell (1987) mostraram que a taxa de visitas de abelhas declinou com o aumento da fragmentação, causando impacto na diversidade de abelhas e conseqüentemente das plantas que delas dependem delas para reprodução. A rota de forrageio das abelhas pode mudar dependendo do tipo do habitat, tamanho e conectividade entre áreas (Parra-Tabla *et al.* 2000).

Pesquisas apontam as conseqüências da fragmentação no sucesso reprodutivo das plantas, através da redução (Aizen & Feisinger 1994, Harris & Johnson 2004) ou aumento na quantidade de pólen depositados nos estigmas das flores (Maués *et al.* 2007). Além disso, a composição dos polinizadores efetivos pode mudar (Harris & Johnson 2004, Maués *et al.* 2007). Entretanto, Williams e Winfree (2013) apontam que a abundância e diversidade dos polinizadores não reduzem com a perda do habitat, mas que estes respondem às mudanças locais do habitat.

No presente estudo, não houve diferenças na composição dos polinizadores entre floresta contínua e fragmentada, entretanto a frequência mudou. Essas diferenças podem estar associadas às mudanças do habitat: habitats fragmentados tendem a receber mais luz e a diversidade de espécies floradas diminui. A frequência dos polinizadores pode responder à luminosidade presente na área (capítulo 3), e/ou ao tamanho do fragmento. Como as abelhas polinizadoras de *Monotagma vaginatum* são generalistas, tendem a procurar muitos recursos florais, voando a grandes distâncias. Se a floresta contínua oferece muitos recursos a um raio de longa distância, a constância das abelhas às flores é menor, pois a disponibilidade de recursos disponíveis para as abelhas são maiores.

Entretanto, se o fragmento onde indivíduos de Marantaceae estão inseridos é pequeno, as abelhas não têm tantas opções de recursos florais, tendendo a visitar com mais frequência as flores de *Monotagma vaginatum*.

Agradecimentos- Ao Sr. Célio Correia, Erika Portela, Junho e Eliete pelo auxílio no campo. Ao Dr. Márcio Oliveira (INPA) pela identificação das abelhas. Ao Dr. Mário Cohn-Haft (INPA) pela identificação dos beija-flores. A Thaysa Moura pela leitura e sugestões ao manuscrito. Ao Sr. Marco Mendonça (UFAM), Sr. Rubenildo da Silva (INPA), Comandante Edimundo Palaia (CIGS) e Marcos Antônio pelas autorizações concedidas para o desenvolvimento do estudo nas reservas. Ao apoio logístico fornecido pela Universidade Federal do Amazonas (UFAM) para execução do trabalho de campo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa.

### **Referências Bibliográficas**

- ACKERMAN, J.D., MESLER, M.R., LU, K.L. & MONTALVO, A.M. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? *Biotropica* 14: 241-248.
- AIZEN, M.A. & FEISINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- ANDERSSON, L. 1986. Revision of *Maranta* subgen. *Maranta* (Marntaceae). *Nordic Journal of Botany* 6: 729-756.
- ANDERSSON, L. 1998. Marantaceae. *In* The families and genera of vascular plants. Flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (K. Kubitzki, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p. 278-293.
- ANDERSON, B. & JOHNSON, S.D. 2009. Geographical covariation of flower depth in a guild of fly pollinated plants. *New Phytologist* 182: 533-540.

- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentration in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- BARRETO, A. & FREITAS, L. 2007. Atributos florais em um sistema de polinização especializado: *Calathea cylindrica* (Roscoe) K. Schum. (Marantaceae) e abelhas Euglossini. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 421-431.
- BAWA, K.S. & WEBB, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71: 736-751.
- BIESMEIJER, J.C., ROBERTS, S.P.M., REEMER, M., *et al.* 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-54.
- BOBERG, E., ALEXANDERSSON, R., JONSSON, M., MAAD, J., AGREN, J. & ANDERS NILSSON, L. 2014. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany* 113: 267-275.
- BORRELL, B.J. 2005. Long tongues and loose niches: evolution of Euglossine bees and their nectar flowers. *Biotropica* 37: 664-669.
- CASEY, T.M., MAY, M.L. & MORGAN, K.R. 1985. Flight energetics of euglossine bees in relation to morphology and wing stroke frequency. *Journal of Experimental Biology* 116: 271-289.
- COSTA, F.R.C, ESPINELLI, F.P. & FIGUEIREDO, F.O.G. 2008. Guia de marantáceas da Reserva Ducke e da Reserva Biológica do Uatumã. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- CLASSEN-BOCKHOFF, R. & HELLER, A., 2008. Style release experiments in four species of Marantaceae from the Golfo Dulce area, Costa Rica. *Stapfia* 88: 557-571.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 3: 32-46.
- CRUDEN, R.W., 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 143-165.

- DARRAULT, R.O., MEDEIROS, P.C.R., SOUZA, E.M.L., LOPES, A., MACHADO, I.C., SCHLINDWEIN, C. 2006. Abelhas Euglossini (Hymenoptera - Apidae) no centro de endemismo Pernambuco. *In* Diversidade biológica no centro de endemismo Pernambuco. (K.C. Pôrto, J.S. Almeida-Cortez, M. Tabarelli, eds.) MMA, Brasília, p. 238-253.
- DAVIS, M.A. 1987. The role of flower visitors in the explosive pollination of *Thalia geniculata* (Marantaceae), a Costa Rican marsh plant. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 114: 134-138.
- DRESSLER, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 373-394.
- EAST, E.M. 1940. The distribution of self-sterility in the flowering plants. *Proceedings American Philosophical Society* 82: 449-518.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York.
- FENSTER, C.B., ARMBRUSTER, W.S., WILSON, P., DUDASH, M.R. & THOMSON, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- GÓMEZ, J.M. & ZAMORA, R. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. *In* Plant-pollinator interactions – from specialization to generalization. (N.M. Waser, J. Ollerton eds.). The University of Chicago Press, Chicago, p.145-166.
- HARRIS, F.L. & JOHNSON, S.D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *Journal of Tropical Insect Science*, 24: 29-43.
- HERRERA, C.M. 1988. Variation in mutualism: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.
- HERRERA, C.M. 1995a. Floral Biology, Microclimate, and Pollination by Ectothermic Bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76: 218-228.

- HERRERA, C.M. 1995b. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.
- HERRERA, C.M., CASTELLANOS, M.C. & MEDRANO, M. 2006. Geographical context floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. *In Ecology and evolution of flowers*. (L.D. Harder, S.C. Barrett, eds.). Oxford University Press, Oxford, p.278-294.
- HENTRICH, H. 2008. The reproductive biology of euglossine-pollinated plants in the natural reserve Nouragues, French Guiana. Dissertation, Universität Ulm, Ulm.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71:1085-1097.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology* 69: 1741-1745.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- KENNEDY, H. 1978. Systematics 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 de Sal., Bijagua, Rattlesnake Plant). *In Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.). University of Chicago Press, Chicago, p.204-206.
- KENNEDY, H. 2000. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. *In Monocots: systematics and evolution* (K.L. Wilson & D.A. Morrison, eds.). Csiro, Melbourne, p. 335-344.
- KRESS, W. J. & BEACH, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems. *In La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. (L.A. Mcdade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p. 161-387.

- LEITE, A.V. & MACHADO, I.C. 2007. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinizadores de duas espécies simpátricas de Marantaceae em um fragmento de floresta atlântica, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 2: 221-231.
- LEITE, A.N.L. 2002. Biologia Floral e Sistema Reprodutivo de duas espécies de Marantaceae no Nordeste Brasileiro do Brasil: *Ischnosiphon gracilis* (Rudge) Koern. E *Stromanthe porteana* A. Gris. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco.
- LEY, A.C. & CLASSEN-BOCKHOFF, R. 2009. Pollination syndromes in African Marantaceae. *Annals of Botany* 104: 41-56.
- LEY, A.C. & CLASSEN-BOCKHOFF, R. 2012. Floral synorganization and its influence on mechanical isolation and autogamy in Marantaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168: 300-322.
- LEY, A.C. & CLASSEN-BOCKHOFF, R. 2013. Breeding system and fruit set in African Marantaceae. *Flora* 208: 32-537
- LOCATELLI, E., MACHADO, I.C. & MEDEIROS, P. 2004. *Sarantia klotzchiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 757-765.
- MAUÉS, M.M.; OLIVEIRA, P.E.A.M. & KANASHIRO, M. 2007. Reduced impact logging and its effects on the pollination of Amazonian plants. In *Annals of 9th International Pollination Symposium on Plant-Pollinator Relationships - Diversity in Action*. Iowa State University, Ames, Iowa. p. 50-51.
- MELO, L. N. T. 2008. Biologia floral e polinização de duas espécies de Marantaceae em duas florestas de terra-firma na Amazônia central. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- MURCIA, C. 1995. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. *In Forest patches in tropical landscapes*. (J. Shellas & R. Greenberg eds.). Island Press, London, p.19-36.
- NAYAK, K.G. & DAVIDAR, P. 2010. Pollinator limitation and the effect of breeding systems on plant reproduction in forest fragments. *Acta Oecologica* 36: 191-196.

- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland typical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- NOLASCO, E.C., COELHO, A. G. & MACHADO, C.G. 2013. First verified record of ornithophily in *Calathea* (Marantaceae). *Bioscience Journal* 29: 1328-1338.
- OLLERTON, J., WINFREE, R. & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- OLLERTON, J., KILLICK, A., LAMBORN, E., WATTS, S. & WHISTON, M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56: 1-12.
- PARRA-ABLA, V., VARGAS, M. F., MAGAÑA-RUEDA, S. & NAVARRO, J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* (Orchidaceae) in two contrasting patches: forest vs. agricultural field. *Biological Conservation* 94: 335-340.
- POTTS, S., BIESMEIJER, J., KREMEN, C., NEUMANN, P., SCHWEIGER, O. & KUNIN, W. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 25, n. 6, p. 345-353.
- POWELL, A. & POWELL, N.V. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular plant Systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- RAMÍREZ, N. & SERES, A. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 190:129-142.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination *In* *Pollination biology*. (L. Real ed.). Academic Press, New York, p. 305-329.
- RICKETTS, T.H., REGETZ, J., STEFFAN-DEWENTER, I., CUNNINGHAM, S.A., KREMEN, C., BOGDANSKI, A., GEMMILL-HERREN, B., GREENLEAF, S.S., KLEIN, A.M., MAYFIELD, M.M., MORANDIN, L.A., OCHIENG, A. & VIANA, B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11: 499-515.



- ROUBIK, D.W. & HANSON, P.E. 2004. Orchid bees of tropical America. Biology and field guide. Editorial InBio, San José, Costa Rica.
- SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225: 519-521.
- SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 1988: 1128-1137.
- SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution* 43: 461-465.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- SUAREZ-GONZALEZ, A. & GOOD, S.V. 2013. Pollen limitation and reduced reproductive success are associated with local genetic effects in *Prunus virginiana*, a widely distributed self-incompatible shrub. *Annals of Botany* 1: 1-11.
- TEIXEIRA, L.A.G. 2005. Mecanismos de polinização e sistema reprodutivo de espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco.
- VOGEL, S. 1990. The role of scent glands in pollination. Smithsonian Institution Libraries and the National Science Foundation, Washington.
- WASER, N.M, CHITTKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WILLIAMS, N.M. & WINFREE, R. 2013. Local habitat characteristics but not landscape urbanization drive pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biological Conservation* 160: 10-18.
- WINFREE, R., AGUILAR, R., VÁZQUEZ, D.P., LEBUHN, G. & AIZEN, M.A. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068-2076.
- ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. Beiheft zum Botanisches Zentralblatt 58: 308-318.

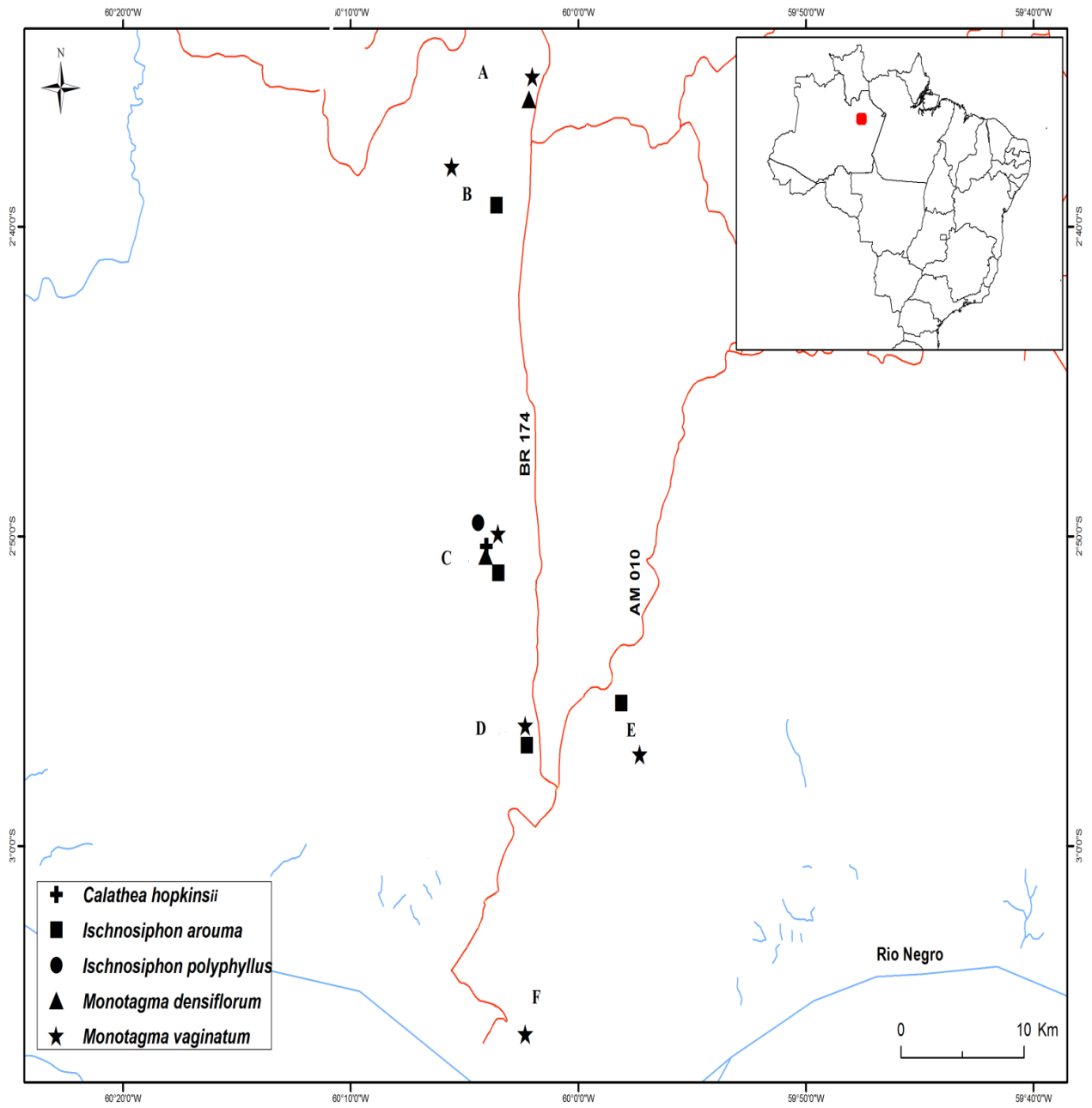


Figura 1

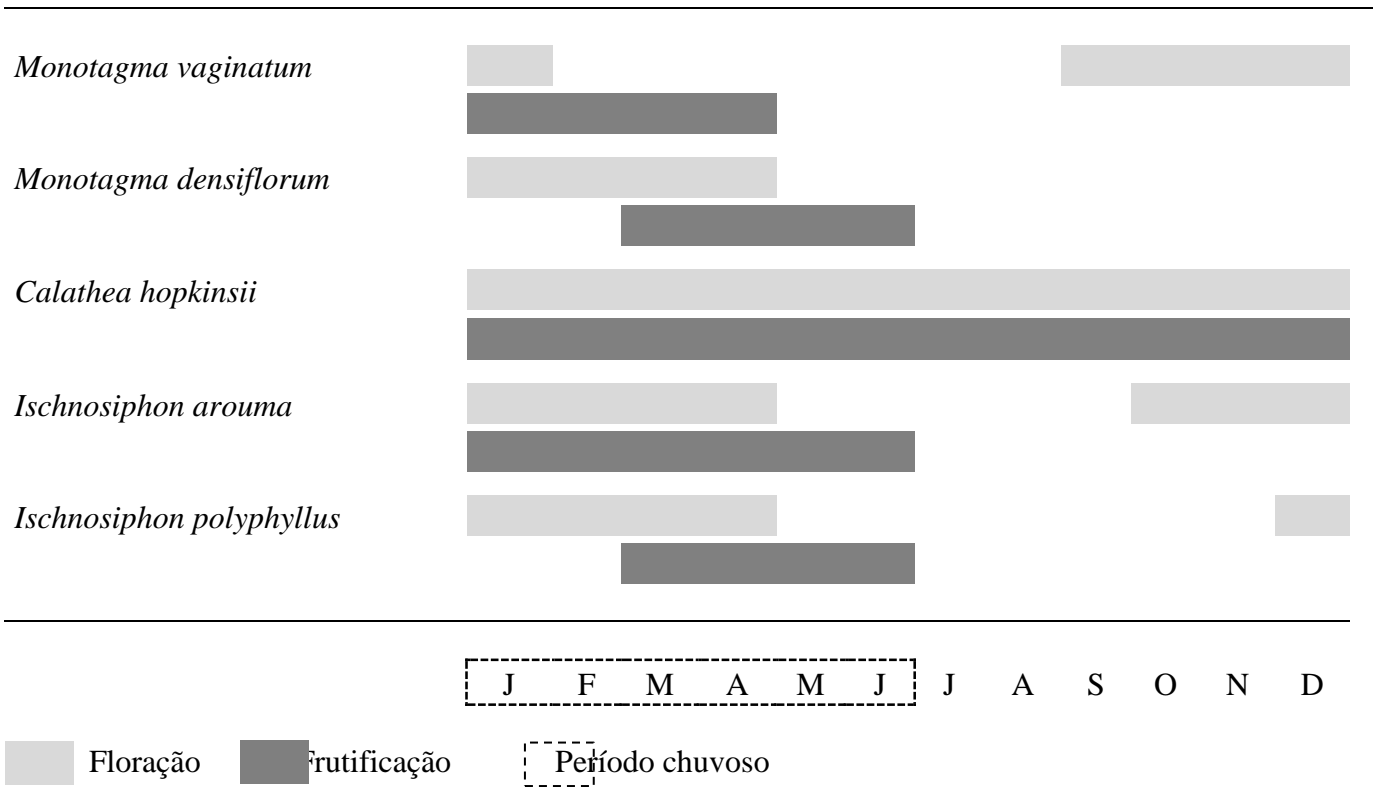


Figura 2



Figura 3. 11

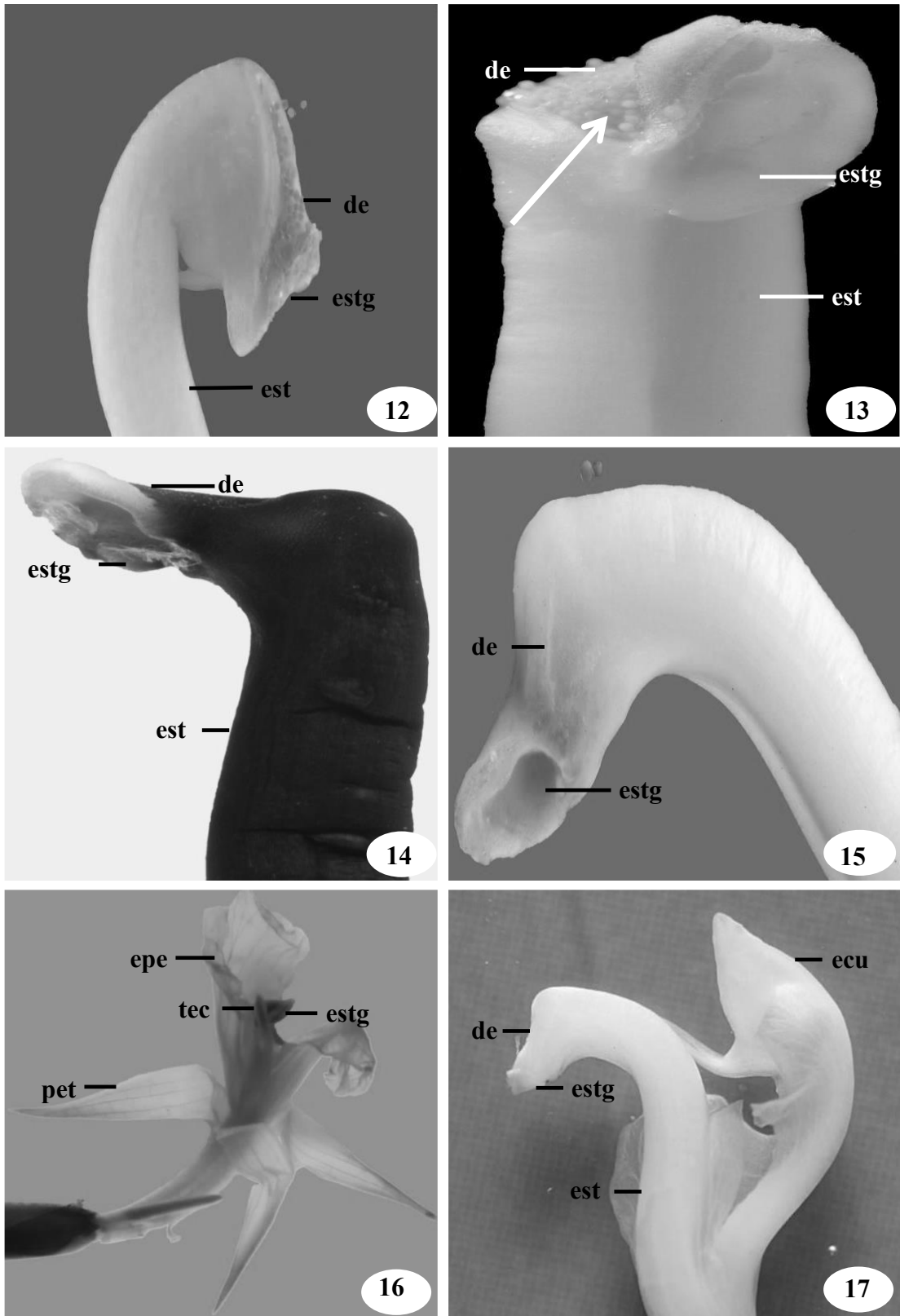


Figura 12-17





Figura 18-25





Figura 26-31

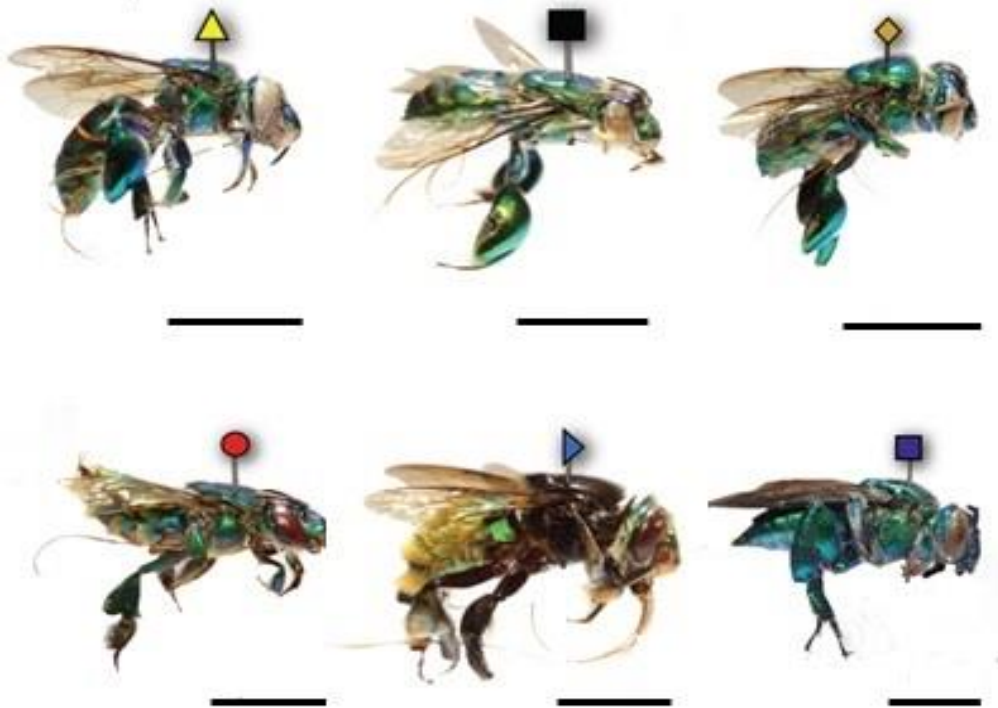
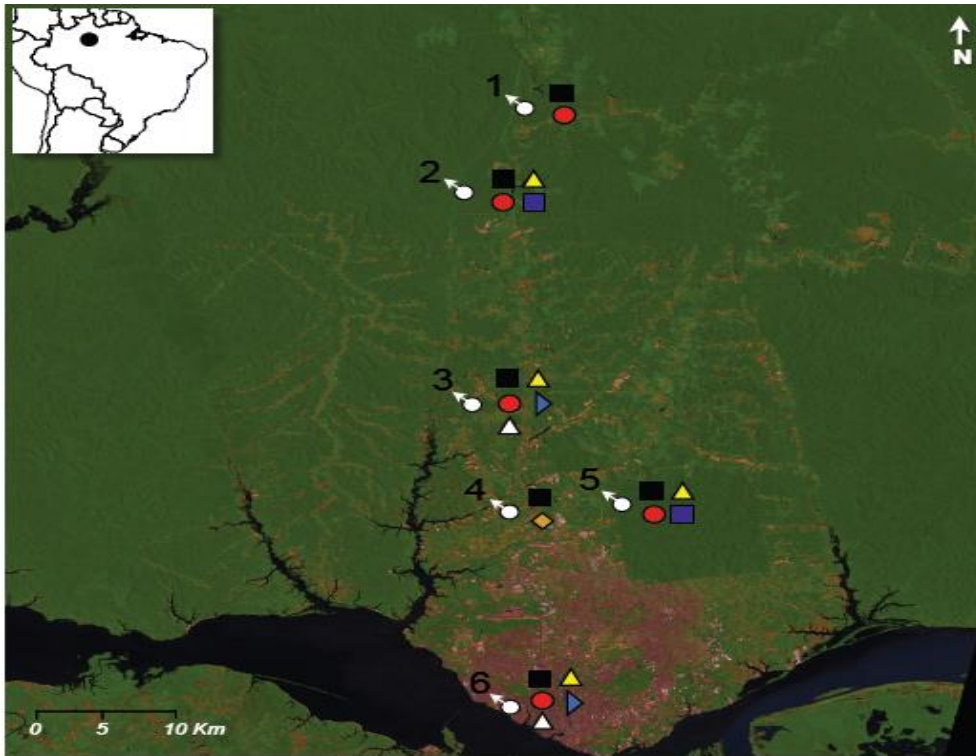


Figura 32



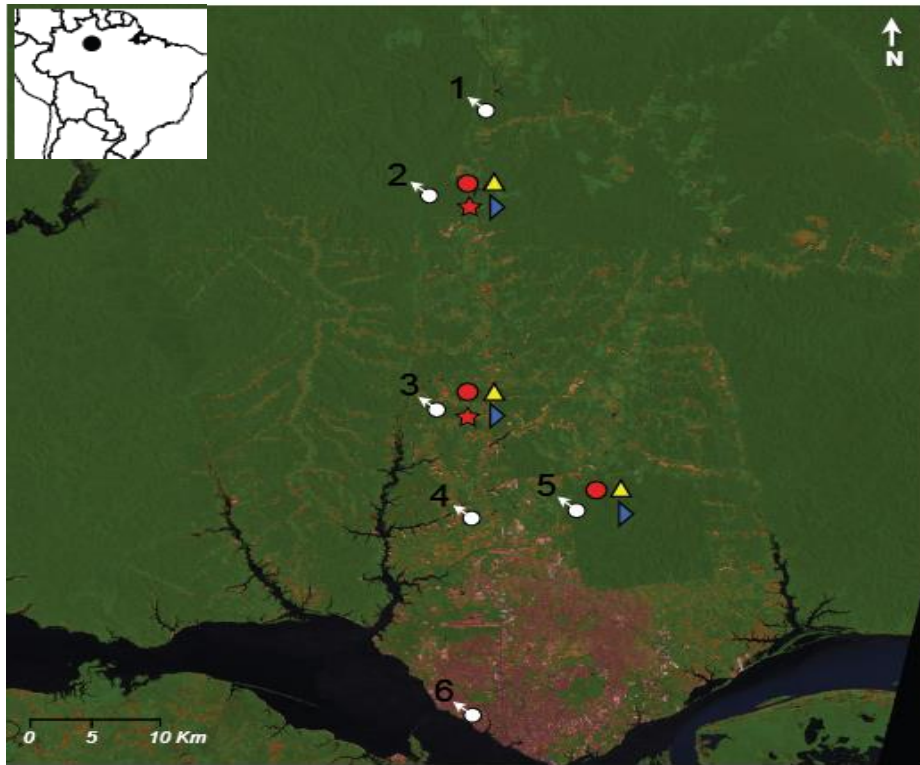


Figura 33



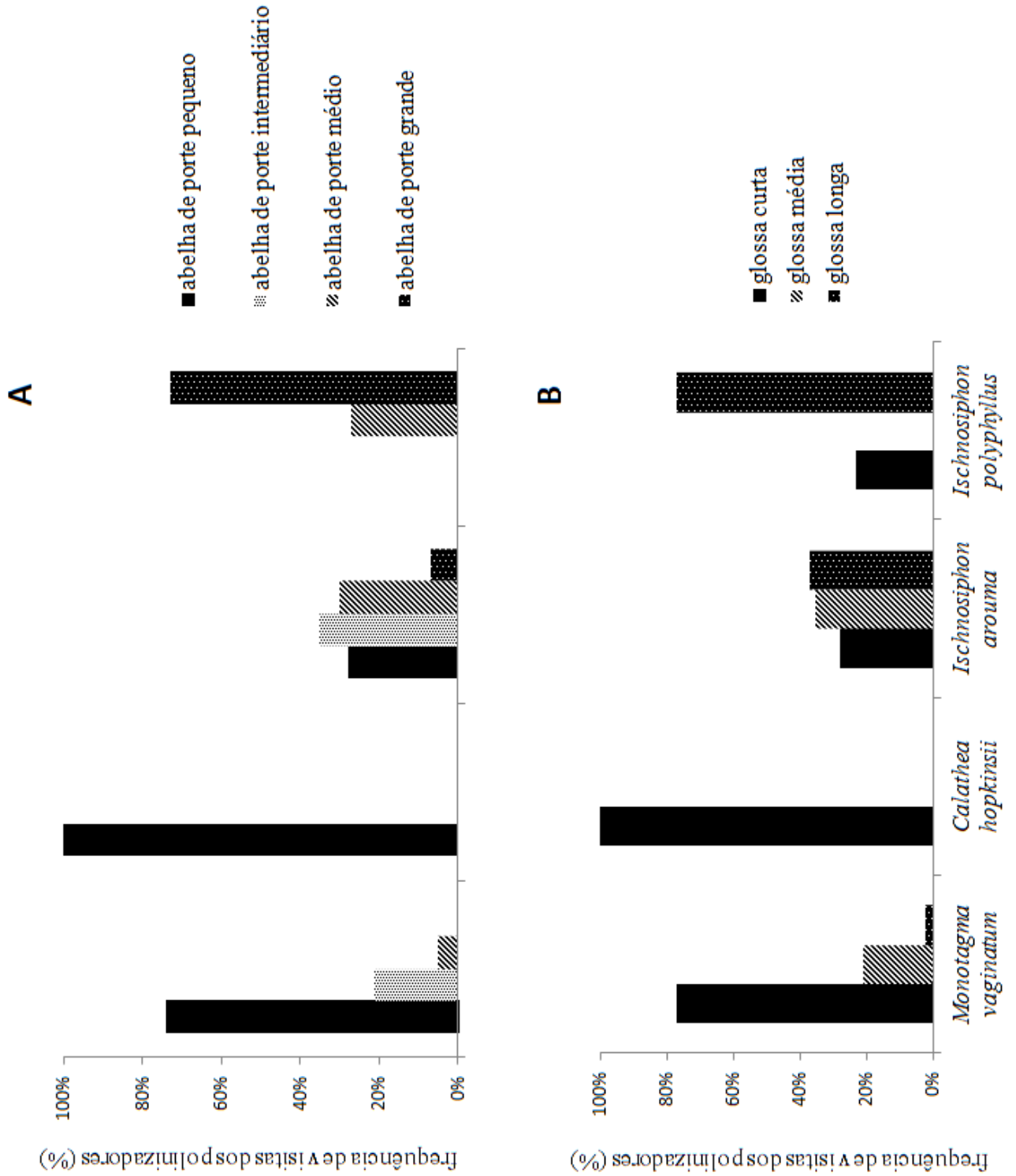


Figura 34

Figura 1. Áreas de estudo. Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (A); Fazenda Experimental da UFAM (B); RPPN Sítio Bons Amigos (C); Área de capoeira Km 5 da BR 174 (D);

Reserva Florestal Adolpho Ducke (E); Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (F). Manaus, AM, Brasil. Os símbolos correspondem as espécies de Marantaceae estudadas em cada área.

Figura 2. Período de floração e frutificação de cinco espécies de Marantaceae em Manaus, AM.

Figura 3-11. Inflorescência (3) e flor de de *Monotagma vaginatum* (4). Inflorescência (5) e flor de de *Monotagma densiflorum* (6). Inflorescência (7) e flor de de *Calathea hopkinsii* (8), notar o estile desengatilhado e oxidado após a visita do polinizador (seta). Inflorescência (9) e flor de de *Ischnosiphon arouma* (10). Flor de *Ischnosiphon polyphyllus*. (epe= estaminódio petalóide; ecu= estaminódio cuculado; eca= estaminódio caloso ; pet= pétala; est = estilete). Barras= 10 cm (5,9); 1 cm (3,4,6,7,8,10,11).

Figura 12-17. Detalhe da depressão estilar e cavidade estigmática de cinco espécies de Marantaceae. *Monotagma vaginatum* (12); *Monotagma densiflorum* (13), notar os grãos de pólen em contato com a cavidade estigmática ainda em botão (seta); *Calathea hopkinsii* (14); *Ischnosiphon arouma* (15,16); *Ischnosiphon polyphyllus* (17). (estg= estigma; de= depressão estilar; est= estilete; epe= estaminódio petalóide; ecu= estaminódio cuculado; te= teca; pet= pétala.

Figura 18-25. Polinizadores de Marantaceae. Abelhas Euglossini inserindo a glossa para coletar néctar (18-19). *Thalurania furcata* em flores de *Monotagma densiflorum* (20-21), notar pólen no bico (seta). *Euglossa chalybeaba* apoiando-se no estaminódio petalóide de *Calathea hopkinsii* para coletar néctar (22). *Euglossa* sp. em flor de *Ischnosiphon arouma* (23). *Eulaema* sp. (24) e *Exaerete smaragdina* visitando flores de *Ischnosiphon polyphyllus* (25). Barra=1cm

Figura 26-31. Pilhadores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Borboletas Hesperiidæ spp. inserindo a probóscide para coletar néctar (26,30); *Eurybia* sp.

pilhando as flores (27,29), *Phaetornis ruber* (28) e *Phaetornis superciliosus* (31) inserindo o bico no tubo floral. Barra= 1 cm

Figura 32. Composição dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* em seis áreas de estudo em Manaus, AM. Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W) (1); Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W) (2); RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W) (3); Área de capoeira Km 5 da BR 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W) (4); Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W) (5); Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W) (6).

▲ *Euglossa chalybeata*; ■ *Euglossa ignita*; ◆ *Euglossa orellana*; ● *Euglossa piliventris*;  
▶ *Euglossa intersecta*; ■ *Exaerete smaragdina*; △ *Eulaema pseudocingulata*. Barra= 1 cm.

Figura 33. Composição dos polinizadores de *Ischnosiphon arouma* em três áreas de estudo em Manaus, AM. Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W) (2); RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W) (3); Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W) (5).

▲ *Euglossa chalybeata*; ● *Euglossa piliventris*; ▶ *Euglossa intersecta*; ★ *Eulaema meriana*.  
Barra= 1 cm.

Figura 34. Frequência de visitas de abelhas Euglossini em espécies de Marantaceae. Frequência de visitas (%), desde a flor de menor tamanho, *Monotagma vaginatum*, até a flor de maior tamanho, *Ischnosiphon polyphyllus* (A). Frequência de visitas (%) desde a flor de tubo floral mais curto, *Monotagma vaginatum*, até flor de tubo floral mais longo, *Ischnosiphon polyphyllus* (B).

Tabela 1: Resultados de polinizações controladas em flores de Marantaceae realizadas em Manaus, AM. (n) número, (%) porcentagem de frutos formados nos tratamentos.

	<i>Monotagma</i>	<i>Monotagma</i>	<i>Calathea</i>	<i>Ischnosiphon</i>	<i>Ischnosiphon</i>
Tratamentos	<i>vaginatam</i>	<i>densiflorum</i>	<i>hopkinsii</i>	<i>arouma</i>	<i>polyphyllus</i>
	n flores /n frutos - % sucesso				
Controle	80/ 18 - 23	30/ 11 – 37	35/ 4 - 11	50/ 5 - 10	60/ 8 - 13
Espontânea	73/ 4 - 5	32/ 2 – 6	30/ 0 - 0	65/ 0 - 0	45/ 0 - 0
Manual	60/ 11 - 18	28/ 16 – 57	32/ 4 - 13	50/ 6 - 12	30/ 8 - 27
Cruzada	50/ 8 - 16	20/ 8 – 40	-	30/ 2 - 7	-

Tabela 2: Caracteres florais de cinco espécies de Marantaceae em Manaus, AM. (\*) estaminódio petaloide ausente.

Caracteres florais	<i>Monotagma vaginatum</i>	<i>Monotagma densiflorum</i>	<i>Calathea hopkinsii</i>	<i>Ischnosiphon arouma</i>	<i>Ischnosiphon polyphyllus</i>
Pétalas (mm)	6,9 ± 0,86	4,6 ± 0,77	11,2 ± 1,96	11,9 ± 1,03	13,8 ± 2,29
Estaminódio petaloide (mm)	6,8 ± 0,65	*	10,1 ± 0,89	11,4 ± 1,62	12,3 ± 1,49
Tubo floral (mm)	23,7 ± 2,77	15,2 ± 0,97	24,1 ± 3,68	31,7 ± 3,44	35,6 ± 3,05
Pólen/flor	204	337	139	161	175
Óvulo/flor	3	1	3	1	1
Razão P/O	68	337	46,7	161	175
Viabilidade polínica potencial	99,6	98,1	99,2	98,9	99,7

Tabela 3: Visitantes florais e frequência de visitas observadas em flores de cinco espécies de Marantaceae em Manaus, AM. Resultado da visita: PO= polinizador; PI= Pilhador. R= raro (0-5% da frequência das visitas); F= frequente (6-20% da frequência das visitas), MF= muito frequente (21-50% da frequência das visitas). Tamanho corporal do polinizador: \* Porte pequeno ( $> 13 \leq 15$  mm), \*\* Porte intermediário ( $> 15 \leq 18$  mm), \*\*\* Porte médio ( $> 18 \leq 21$  mm), \*\*\*\* Porte grande ( $> 21$  mm). Comprimento da glossa do polinizador: <sup>1</sup> glossa curta ( $> 12 \leq 16$  mm), <sup>2</sup> glossa média ( $> 16 \leq 20$  mm) e <sup>3</sup> glossa longa ( $> 20$  mm). hs= horas destinadas as observações dos polinizadores. (-) visitante não observado.

	<i>Monotagma</i>	<i>Monotagma</i>	<i>Calathea</i>	<i>Ischnosiphon</i>	<i>Ischnosiphon</i>
Visitantes florais	<i>vaginatum</i>	<i>densiflorum</i>	<i>hopkinsii</i>	<i>arouma</i>	<i>polyphyllus</i>
	285 hs	45 hs	140 hs	233 hs	148 hs
ABELHAS					
APIDAE					
<i>Euglossa chalybeata</i> Friese, 1925 * <sup>1</sup>	PO/ F	-	PO/ MF	PO/ MF	-
<i>Euglossa ignita</i> Smith, 1874 * <sup>1</sup>	PO/ MF	-	-	-	PI/ F
<i>Euglossa piliventris</i> Guérin, 1844 ** <sup>2</sup>	PO/ MF	-	-	PO/ MF	-
<i>Euglossa intersecta</i> Latreille, 1838 *** <sup>3</sup>	PO/ R	-	-	PO/ MF	PO/ R
<i>Euglossa orellana</i> Roubik, 2004 * <sup>1</sup>	PO/ R	-	-	-	-
<i>Exaerete smaragdina</i> Guérin, 1845 *** <sup>1</sup>	PO/ R	-	-	-	PO/ F
<i>Eulaema mocsaryi</i> Friese, 1899 **** <sup>1</sup>	-	-	-	-	PO/ F



---

<i>Eulaema pseudocingulata</i> Oliveira, 2006 *** <sup>1</sup>	PO/ R	-	-	-	-
<i>Eulaema bombiformis</i> Packard, 1869 **** <sup>3</sup>	-	-	-	-	PO/ MF
<i>Eulaema meriana</i> Olivier, 1789 **** <sup>3</sup>	-	-	-	PO/ F	PO/ MF
BEIJA-FLORES					
TROCHILIDAE					
<i>Amazilia versicolor</i> Vieillot, 1818	-	-	-	-	PI/ R
<i>Thalurania furcata</i> Gmelin, 1788	-	PO/ MF	-	-	
<i>Phaetornis ruber</i> Linné, 1758	PI/ R	-	-	PI/ R	PI/ F
<i>Phaetornis superciliosus</i> Linné, 1766	PI/ R	-	-	PI/ R	PI/ MF
BORBOLETAS					
HESPERIIDAE					
Sp.1	PI/ F	PI/ R	PI/ F	PI/ F	PI/ F
NYMPHALIDAE					
<i>Neruda aoede</i> Hübner, 1813	-	-	-	-	PI/ R
RIODINIDAE					
<i>Eurybia</i> sp.	PI/ R	-	PI/ R	-	-

---

Tabela 4: Composição dos polinizadores de quatro espécies de Marantaceae durante quatro períodos de floração, Manaus, AM. (N) observações não realizadas neste período.

	2010 a 2011	2011 a 2012	2012 a 2013	2013 a 2014
<i>Monotagma vaginatum</i>				
<i>Euglossa chalybeata</i>	x	x	x	N
<i>Euglossa ignita</i>	x	x	x	N
<i>Euglossa intersecta</i>		x	x	N
<i>Euglossa orellana</i>			x	N
<i>Euglossa piliventris</i>	x	x	x	N
<i>Eulaema pseudocingulata</i>			x	N
<i>Exaerete smaragdina</i>		x	x	N
<i>Calathea hopkinsii</i>				
<i>Euglossa chalybeata</i>	x	x	x	N
<i>Ischnosiphon arouma</i>				
<i>Euglossa chalybeata</i>	x	x	x	N
<i>Euglossa intersecta</i>	x	x	x	N
<i>Euglossa piliventris</i>	x	x	x	N
<i>Eulaema meriana</i>	x	x		N
<i>Ischnosiphon polyphyllus</i>				
<i>Euglossa intersecta</i>			x	x
<i>Eulaema bombiformis</i>	x	x	x	x
<i>Eulaema meriana</i>	x	x	x	x
<i>Eulaema mocsaryi</i>	x	x	x	
<i>Exaerete smaragdina</i>	x	x	x	x

## 2. 2 CAPÍTULO 2

---

Compartilhamento das Euglossini polinizadoras de cinco espécies de Marantaceae com outras fontes de recursos florais

(Capítulo de acordo com as normas da Acta Amazonica)

Compartilhamento das Euglossini polinizadoras de cinco espécies de Marantaceae com outras fontes de recursos florais

Liliane Noemia Torres de MELO<sup>1,2\*</sup>, Antonio Carlos WEBBER<sup>3</sup>

1. Parte da tese de doutorado da primeira autora.
2. Programa Integrado de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas. Manaus, AM, Brasil.\* lntmelo@gmail.com
3. Departamento de Biologia, Universidade Federal do Amazonas, Av. Gal. Rodrigo Octávio, 3000, Coroado I, 69077- 000. Manaus, AM, Brasil.

Compartilhamento das Euglossini polinizadoras de cinco espécies de Marantaceae com outras fontes de recursos florais

ABSTRACT - (Pollinators sharing of Five species of Marantaceae with other sources of floral resource). Studies have highlighted the relation between species of Marantaceae and their pollinators. Marantaceae flowers depend on a specific group of pollinators, Euglossini bees, but these bees use resources from different species of plants. On the other hand there are no investigations on how many and which species of plants the bees visit besides species of Marantaceae. In order to identify these possible interactions, analyses of pollen load attached to the body of Euglossini bees were conducted, as the bees were collected after their visits to flowers of *Monotagma vaginatum*, *Calathea densiflorum*, *Ischnosiphon arouma* and *Ischnosiphon polyphyllus*. The amount of 40 Euglossini bees was collected in six areas of Manaus. A total of 46 pollen types were found attached to the bees and pollen recognition allowed the identification of 20 botanical families. All bees were collected following their visit to the flowers, but pollen grains from Marantaceae were not found attached to their bodies. Analyses demonstrate that bees are not specialized in the collection of floral resources and the studied Marantaceae species are additional sources of nectar. However, the Marantaceae species are specialized to these bees and their behavior as pollinators is critical for the plant reproductive success. It is suggested that these pollinators are not efficient in transporting pollen, as pollen grains from the studied species were not found attached to their bodies. Therefore pollen limitation may be one of the reasons for the low incidence of fruits in species of the family.

Keyword: Marantaceae, Euglossini bee, pollen identification

RESUMO- (Compartilhamento das Euglossini polinizadoras de cinco espécies de Marantaceae com outras fontes de recursos florais). Estudos apontam uma relação unilateral entre as espécies de

Marantaceae e seus polinizadores. As flores de Marantaceae dependem de um grupo específico de polinizadores, as abelhas Euglossini, mas estas utilizam recursos de diferentes espécies de plantas. Entretanto, não há estudos que apontem quantas e quais espécies de plantas as abelhas visitam além das espécies de Marantaceae. Para identificar estas possíveis interações, foram feitas análises da carga polínica aderida ao corpo de abelhas Euglossini, durante as visitas às flores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea densiflorum*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Foram coletadas 40 abelhas Euglossini em seis áreas de estudo localizadas em Manaus. Foram encontrados 46 tipos polínicos aderidos às abelhas e o reconhecimento palinológico possibilitou a identificação de 20 famílias botânicas. Todas as abelhas foram coletadas durante as visita às flores, mas em nenhuma delas foram encontrados grãos de pólen de Marantaceae aderidos ao corpo. As análises comprovam que as abelhas são generalistas na coleta dos recursos florais, sendo as espécies em estudo, fontes adicionais de néctar. Mas, as espécies de Marantaceae se especializaram a estas abelhas e o comportamento e eficiência destas são imprescindíveis para o sucesso reprodutivo. Estes polinizadores aparentemente não eficientes no transporte do pólen, pois não foi encontrado grão de pólen das espécies estudadas aderido ao corpo deles. Contudo, o disparo do mecanismo em certa monta transfere pólen para o estigma. A limitação polínica pode, assim, ser uma das razões pela baixa formação de frutos em espécies na família.

Palavras-chave; Marantaceae, abelhas Euglossini, identificação polínica.

## Introdução

Os primeiros estudos de interações planta-polinizador enfatizavam um sistema altamente especializado (Jazen 1966, 1979). Entretanto, as pesquisas foram mostrando que as relações mutualísticas não ocorriam exclusivamente entre um polinizador e uma planta, e sim, entre um conjunto de relações complexas entre várias espécies (Waser e Ollerton 2006, Horvitz e Schemske 1984). Assim, as plantas normalmente receberiam a visita de mais de uma espécie animal e as espécies animais visitariam mais de uma espécie vegetal, sendo a generalização uma regra ao invés de uma exceção (Waser *et al.* 1996). Entretanto nestas interações, seria mais vantajoso para as plantas se especializarem nos polinizadores mais eficazes e abundantes garantindo, assim, um maior sucesso reprodutivo (Stebbins 1970).

Uma ferramenta que possibilita visualizar as interações das plantas e polinizadores é a identificação da carga polínica aderida ao corpo dos polinizadores. Os grãos de pólen são como uma impressão digital, ou seja, cada espécie tem seu grão de pólen com características próprias. Isso facilita a identificação do pólen coletado no corpo das abelhas por comparação com os grãos de pólen retirados das anteras (Silva *et al.* 2014). A análise de grãos de pólen retirados do corpo de abelhas fornece informações, através de evidências indiretas, de outras flores que elas visitam (Roubik e Moreno 1991; Silva *et al.* 2014). Estas informações dão embasamento aos estudos das relações mutualísticas existentes entre plantas e polinizadores, contribuindo, assim, para elaboração de planos de manejo e conservação (Silva 2009; Silva *et al.* 2012).

As abelhas são um importantíssimo grupo de polinizadores em regiões tropicais, que garantem o sucesso reprodutivo de muitas plantas. Além de interagirem com diferentes espécies que produzem recursos florais, elas exercem seu papel de polinizador, transferindo grãos de pólen a grandes distâncias, capazes de suportar a reprodução de plantas que estão espalhadas em pequenas populações (Jazen 1971; Rocha-Filho *et al.* 2012). As abelhas solitárias são o maior grupo de polinizadores existentes (Garófalo *et al.* 2012). As pertencentes à tribo Euglossini são conhecidas por exibirem uma rota de forrageamento chamada “traplining” (Jazen 1971). Elas percorrem

grandes distâncias, polinizando uma diversidade de plantas, contribuindo assim para manutenção das espécies em florestas tropicais (Dressler 1982)

Flores de Marantaceae são conhecidas por serem especializadas em abelhas Euglossini (Kennedy 1978, 1983; Janzen 1971). A família abrange 31 gêneros e cerca de 530 espécies, características de florestas tropicais úmidas. Dez gêneros ocorrem na Amazônia brasileira e 80% de todas as espécies descritas ocorrem na América tropical (Kennedy 2000, Costa *et al.* 2008). As espécies dessa família crescem principalmente em margens de rios e clareiras (Heywood 1978) e algumas requerem habitats úmidos e sombreados (Dahlgren *et al.* 1985). A estrutura floral de Marantaceae é única (Kennedy 2000). As flores apresentam um estilete que possui um movimento irreversível ao ser tocado pelo polinizador. Elas possuem um “gatilho” que é impulsionado para frente ao ser tocado e este mecanismo possibilita a transferência do pólen durante a visita do polinizador (Kennedy 1973, 2000; Arns *et al.* 2002).

Estudos apontam que existe uma relação unilateral entre as espécies de Marantaceae e seus polinizadores. As flores dependem de um grupo específico de polinizadores, as abelhas Euglossini, mas as abelhas utilizam recursos de diferentes espécies de plantas (Kennedy 1978, 2000). Mesmo com a diversidade de espécies de Marantaceae ocorrentes da Amazônia brasileira, não há estudos publicados com o intuito de investigar quantas e quais são as possíveis relações mutualísticas existentes entre os polinizadores de Marantaceae e outras espécies de plantas.

O presente estudo teve como objetivo saber quantas e, possivelmente, quais espécies de plantas as abelhas Euglossini visitam além das espécies de Marantaceae, utilizando como ferramenta a análise da carga polínica de abelhas coletadas durante as visitas às flores de quatro espécies de Marantaceae.



## Material e Métodos

### Local de estudo e material testemunho

A pesquisa de campo foi desenvolvida entre novembro de 2011 a março de 2014, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W); Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W); RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W); Área de Capoeira Km 5 da BR 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W); Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W); e Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W) (Figura I). As áreas estão localizadas em florestas tropicais de terra-firme, caracterizadas por grande diversidade de espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas.

O clima que prevalece na região é quente e úmido, temperatura média anual de 26 °C e precipitação média anual de aproximadamente 2400 mm. Há uma estação chuvosa entre novembro e junho (INMET).

A Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA está localizada em uma área composta de áreas de floresta contínua e uma área de campina. A Fazenda Experimental da UFAM; A RPPN Sítio Amigos; e, a Reserva Florestal Adolfo Ducke, são áreas de floresta contínua. A área de capoeira do Km 5 faz parte de um pequeno fragmento de floresta secundária, localizada nas proximidades da BR 174; e o CIGS está localizado em um fragmento urbano em Manaus.

Quatro espécies de Marantaceae foram selecionadas para o estudo: *Monotagma vaginatum* Hagberg; *Calathea hopkinsii* Forzza, *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Körn. e *Ischnosiphon polyphyllus* (Poep. & Endl.) Körn. O material testemunho foi depositado nos Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e da Universidade Federal do Amazonas (HUAM).

### Coleta das abelhas polinizadoras de Marantaceae e remoção dos grãos de pólen

Para identificar quantas espécies as abelhas polinizadoras de Marantaceae visitam, foi realizada uma análise dos grãos de pólen coletados no corpo delas.

Durante observações de campo, no período de novembro de 2011 a março de 2013, foram coletadas 40 abelhas Euglossini, pertencentes aos gêneros *Euglossa*, *Eulaema* e *Exaerete*, que visitaram as quatro espécies de Marantaceae (Tabela 1). As coletas foram realizadas durante a visita das abelhas às flores, somente daquelas que se sabiam que eram capazes de disparar o mecanismo de polinização. As abelhas foram coletadas com auxílio de puçá e frasco de vidro e armazenadas separadamente em tubos Falcon. Para matar as abelhas mais rapidamente, foi usado acetato de etila, evitando, assim, perdas polínicas.

Em seguida, as abelhas foram levadas ao laboratório e com o auxílio de pinça e estilete os grãos de pólen aderidos na parte dorsal e ventral do tórax e abdômen, corbículas e glossa das abelhas foram removidos e colocados em tubos Falcon com álcool 70%. Para evitar a perda de grãos de pólen, as abelhas também foram lavadas com álcool 70%.

#### Processamento dos grãos de pólen

Todo processamento químico e análise dos grãos de pólen foram realizados no Laboratório de Palinoecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (USP), sob a supervisão da Dra. Cláudia Inês da Silva, no Laboratório de Zootecnia da UFCE e no Laboratório de Botânica da Universidade Federal do Amazonas (UFAM).

Para realizar a acetólise dos grãos coletados pelas abelhas polinizadores, as amostras de pólen armazenados em tubos com álcool 70% foram centrifugadas e mantidas em tubos de ensaios contendo 5 ml de ácido acético por um período mínimo de 24 horas. Posteriormente foram submetidas ao processo de acetólise segundo Erdtman (1960).

Em 2014, mais dez abelhas foram coletadas visitando as flores nas espécies de Marantaceae estudadas. Esta coleta teve o intuito de visualizar grãos de pólen de Marantaceae aderidos ao corpo das abelhas. Em laboratório, passou-se gelatina glicerinada por todo corpo delas e confeccionou-se lâminas com material a fresco, seguindo o método descrito anteriormente de Wodehouse (1935).

Este procedimento foi realizado no intuito de encontrar e preservar a integridade dos grãos de pólen de Marantaceae aderidos ao corpo das abelhas.

Foram montadas três lâminas com grãos acetolisados e seis lâminas com grãos em material fresco. Ambas foram montadas com gelatina glicerinada de Kissler (1935) e vedadas com parafina.

#### Identificação polínica e análise dos dados

Os grãos de pólen já acetolisados foram fotografados e identificados através de consulta a especialista e com auxílio de bibliografia especializada (Roubik e Moreno 1991; Carreira *et al.* 1996; Colinvaux *et al.* 1999). Para as definições nomenclaturais, foi utilizado o conceito “tipo polínico”, caracterizando-o como entidade morfológica, abrangendo uma ou mais espécies como entidades taxonômicas (Joosten e De-Klerk 2002; De-Klerk e Joosten 2007).

Através dos grãos de pólen identificados em abelhas polinizadoras de Marantaceae, foi possível confeccionar um grafo mostrando a interação das abelhas com outras famílias botânicas. O conjunto de interações foi demonstrado através de grafos bipartidos de estrutura aninhada, gerados a partir do programa R, utilizando-se do pacote “bipartite”.

Além disso, através das identificações polínicas, foi possível confeccionar um cladograma mostrando o agrupamento das espécies de Euglossini em relação aos tipos florais visitados. O agrupamento, com base na similaridade dos tipos polínicos, foi demonstrado através da análise de cluster, utilizando o índice de Jaccard.

#### Processamento e descrição polínica dos grãos de Marantaceae

Como não havia descrição dos grãos de pólen das espécies de Marantaceae investigadas, foi necessário realizar o processamento desses grãos e uma descrição de suas características (Apêndice).

Em campo, foram coletados 50 botões florais de cada espécie de Marantaceae em estudo, fixados em álcool 70% e levados para o laboratório. No laboratório, foram testados diferentes protocolos no intuito de encontrar o processo mais adequado à visualização dos grãos de pólen.

Primeiramente, os grãos de pólen destes botões foram submetidos ao processo de acetólise, segundo o método descrito por Erdtman (1960). Como os grãos de pólen são frágeis, o tempo de exposição dos grãos ao ácido sulfúrico foi reduzido de quatro minutos para dois minutos.

Devido à fragilidade da parede dos grãos em meio ácido, foi testado outro procedimento, o da acetólise láctica, seguindo o método de Raynal e Raynal (1971), que consiste em diminuir a acidez e acrescentar ácido láctico em diferentes proporções. Os detalhes do processo estão descritos a seguir:

1. As anteras foram colocadas sobre uma lâmina e adicionada uma gota da mistura de “ACLAC” fraca (10 ml de ácido sulfúrico+50 ml de anidrido acético+40 ml de ácido láctico) ou forte (10 ml de ácido sulfúrico+30 ml de anidrido acético+60 ml de ácido láctico). Em seguida, as anteras foram abertas com estiletos esterilizados.
2. A lâmina foi aquecida até a temperatura de 50 °C, controlando a acetólise periodicamente ao microscópio.
3. Foi acrescentada uma gota de álcool etílico a 95%, limpando o halo de resíduos formado.
4. Depois os grãos de pólen foram reidratados com água quente (40-50 °C).
5. Após esse processo, as lâminas foram montadas com gelatina glicerizada e seladas com parafina.

Esta técnica foi originalmente desenvolvida para o tratamento de grãos de pólen frágeis (Musaceae, Cannaceae, Lauraceae, Marantaceae, e certas espécies de Zingiberaceae) que não resistem à acetólise tradicional.

Em último caso, para evitar perda de detalhes dos os grãos de pólen, o conteúdo polínico também foi submetido ao processo de montagem a fresco seguindo o método descrito por Wodehouse (1935):

1. O material polínífero (anteras) foi colocado sobre uma lâmina, dissecado e adicionado uma gota de álcool etílico.
2. Em seguida, limpou-se com algodão o halo de resíduos acumulado.
3. A lâmina foi aquecida até a completa evaporação do álcool. Depois um pedaço de gelatina glicerinada corada com safranina foi colocado sobre a lâmina.
4. Em seguida, a preparação foi aquecida novamente até a fusão da gelatina.
5. Por fim, a lâmina foi coberta com uma lamínula e selada com parafina.

Grãos de pólen das cinco espécies de Marantaceae também foram submetidos a análise de Microscopia de Varredura (MEV), entretanto devido a fragilidade polínica, os grãos foram danificados, impossibilitando a captura das imagens.

## Resultados

### Espectro polínico coletado nas abelhas polinizadoras de Marantaceae

Nas 40 abelhas da tribo Euglossini coletadas visitando as flores de quatro espécies de Marantaceae, foram encontrados 46 tipos polínicos aderidos a seus corpos. O reconhecimento dos grãos de pólen possibilitou a identificação de 20 famílias botânicas, além de oitos tipos indeterminados (Tabela 2).

No grafo foi possível visualizar as possíveis interações existentes entre as abelhas polinizadoras de Marantaceae e outras espécies que estas visitam e, possivelmente polinizam (Figura II). Observou-se através do grafo que *Euglossa piliventris* foi a espécie de abelha mais generalista, pois mais tipos polínicos foram encontrados em seu corpo. Em contrapartida, *Henriettea* tipo e *Solanum* tipo foram as plantas mais generalistas, uma vez que os grãos de pólen destas espécies foram os tipos mais encontrados nos corpos das abelhas Euglossini coletadas (Figura III-IV).

A análise de cluster, mostrando o agrupamento das espécies de Euglossini a partir da similaridade dos tipos polínicos presentes no corpo das abelhas coletadas, mostrou que as espécies

de *Euglossa* formam um grupo de similaridade da coleta do recurso polínico e as espécies de *Eulaema* e *Exaerete* formam um segundo grupo (Figura IX).

Todas as abelhas foram coletadas durante as visita as flores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus*. Surpreendentemente, em nenhuma delas foram encontrados grãos de pólen dessas espécies aderidos a seus corpos. Além destas 40, a carga polínica de mais dez abelhas Euglossini, coletadas em 2014, foi analisada a fresco. Entretanto, não foram encontrados grãos de pólen de Marantaceae. Somente um grão de pólen de uma espécie da ordem Zingiberales foi encontrado aderido ao corpo de *Euglossa piliventris* e um, em *Eulaema bombiformis*.

## Discussão

As análises dos grãos de pólen aderidos ao corpo dos polinizadores das espécies estudadas revelaram a presença de 46 tipos polínicos, pertencentes a pelo menos 20 famílias. Estudos apontam que a interação mutualística entre as espécies de Marantaceae e seus polinizadores é unilateral, pois as espécies tendem a se especializar em um determinado polinizador, enquanto este tende a buscar recursos alimentares em outras espécies (Kennedy (1978, 2000). Abelhas Euglossini já foram registradas na América Tropical forrageando 51 famílias botânicas a procura de néctar (Roubik e Hanson 2004 *apud* Borrel 2005). Entretanto, este é o primeiro estudo que evidencia, através da identificação polínica, quantos tipos botânicos, em média, as abelhas polinizadoras de Marantaceae visitam. Os resultados demonstram o quanto as abelhas são generalistas, procurando diversas fontes de pólen e/ou néctar.

As espécies de Marantaceae dependem das abelhas Euglossini para sua reprodução, tendendo a se especializar nas abelhas com tamanho corporal e glossa compatíveis com o tamanho floral no intuito de otimizar o transporte de pólen (capítulo 1). Mas, as abelhas não dependem unicamente das espécies aqui analisadas para sua sobrevivência. Diante da variedade de recursos florais que as abelhas coletam, as espécies de Marantaceae neste estudo oferecem mais

uma fonte de néctar para as mesmas. Leite e Machado (2007) afirmam que *Ischnosiphon gracilis* e *Stromanthe porteana* (Marantaceae) mantêm uma guilda de visitantes florais ao longo de todo o ano e representam uma importante fonte de recursos a animais visitantes em períodos de floração reduzida na comunidade.

As abelhas Euglossini são capazes de coletar vários recursos como néctar, pólen, resina e aromas (Darrault *et al.* 2006). Além disso, possuem grande capacidade de aprendizado e de memória, traçando rotas de forrageamento chamadas “traplining” (Janzen 1971; Ackerman *et al.* 1982). Elas dependem dos recursos retirados das flores para a sua alimentação e são capazes de explorar uma grande variedade de tipos florais para coletar néctar (principal fonte de carboidrato) e pólen (fonte de proteína e sais minerais) (Silva *et al.* 2014). Elas podem visitar diversas espécies, pois possuem línguas longas capazes de coletar o recurso em flores de tubo floral longo (Borrell 2005) e possuem uma capacidade de vibrar seu corpo retirando o pólen em flores que possuem anteras poricidas (Dressler 1982).

No presente estudo é possível visualizar a diversidade de espécies visitadas pelas abelhas Euglossini. Os resultados mostram que as abelhas visitam uma variedade de tipos florais, desde flores que possuem tubo floral longo e que armazenam néctar da base floral (exemplos: *Isertia* sp., *Faramea* sp., *Palicourea* sp., entre outras), a flores não tubulosas que só oferecem pólen como recompensa (exemplos: *Henriettea* sp., *Swartzia* sp., *Solanum* sp., entre outras). Estas abelhas, com seu amplo raio de voo, são capazes de manter a reprodução de plantas dispersas na floresta tropical com baixa densidade populacional (Dressler 1982). As abelhas solitárias, como as da tribo Euglossini, são importantes polinizadores que tem um papel preponderante na polinização no ecossistema amazônico (Maués *et al.* 2012).

*Euglossa piliventris* foi a espécie que visitou um maior número de plantas, pois foi encontrado uma diversidade maior de tipos polínicos aderidos ao corpo das abelhas dessa espécie. Comparando o tamanho corporal das espécies de abelhas coletadas, *Euglossa piliventris* é a única que possui tamanho intermediário (17 mm de comprimento) e glossa média (19 mm de

comprimento) (comunicação pessoal Márcio Oliveira). Possivelmente, o tamanho do corpo e da glossa favoreçam estas abelhas na visita a um número maior de plantas a procura de pólen e néctar, promovendo, assim, a polinização. A compatibilidade morfológica entre as flores e as abelhas Euglossini favorece a maior eficiência das abelhas na polinização (Barreto e Freitas 2007).

Em relação às plantas, *Henriettea* sp. (Melastomataceae) e *Solanum* sp. (Solanaceae) foram as espécies mais visitadas pelas espécies de Euglossini coletadas, pois, através da identificação polínica, encontrou-se mais pólen destes tipos no corpo das abelhas. Flores destas famílias possuem anteras poricidas que necessitam de polinizadores eficientes na polinização por vibração (buzz-pollination) realizada pelas abelhas Euglossini é um método eficaz para extração de pólen nessas plantas (Buchmann 1983). A coleta de pólen por vibração já é descrita em espécies de Melastomataceae e Solanaceae (Buchmann e Hurley 1978; Bezerra e Machado 2003), sendo importantes fontes de pólen para as espécies de Euglossini (Arriaga e Hernández 1998; Viana *et al.* 2002). As fêmeas de Euglossini exibem certa consistência na coleta do pólen, particularmente nas que possuem anteras poricidas (Rocha-Filho *et al.* 2012), pois o grão de pólen tem uma alta quantidade de proteínas que é importante para o desenvolvimento larval das abelhas (Roulston *et al.* 2000). Além de Melastomataceae e Solanaceae, espécies de Fabaceae e Myrtaceae são importantes fontes de pólen para as abelhas Euglossini (Rocha-Filho *et al.* 2012), como encontrado no presente estudo.

Por mais generalistas que sejam as abelhas Euglossini, a análise de cluster mostrou que as espécies de abelhas tendem a selecionar os tipos florais na busca por recursos. Através da identificação polínica, observou-se a formação de dois grupos: as espécies de *Euglossa* possuem maior similaridade na coleta do recurso floral, formando um primeiro grupo; as espécies de *Eulaema* e *Exaerete*, um segundo grupo. Estudos mencionam a relação entre a guilda de polinizadores e o tamanho floral (Hentrich 2008). Como as espécies de *Euglossa* possuem um tamanho corporal aproximadamente semelhante e menor em relação as espécies de *Eulaema*, possivelmente, tendem a partilhar dos mesmos recursos florais devido a compatibilidade



morfológica. Em relação ao segundo grupo, as espécies de *Eulaema* e *Exaerete* apresentaram similaridade na coleta de recurso por, possivelmente, *Exaerete smaragdina* ser cleptoparasita de *Eulaema bombiformis* e *Eulaema meriana*. As abelhas da tribo Euglossini possuem espécies em gêneros que coletam pólen, *Euglossa*, *Eulaema* e *Eufriesea*, e espécies em gêneros que são parasitas, *Exaerete* e *Aglae* (Michener 2000). Elas são cleptoparasitas de outras abelhas Euglossini e dependem destas para construção de células e ovoposição (Michener 1990). Garófalo e Rozen (2001) descreveram o comportamento parasita de *Exaerete smaragdina* em ninhos de *Eulaema nigrita*.

Diante da diversidade de tipos polínicos aderidos ao corpo (glossa, tórax e abdômen) das abelhas Euglossini, esperava-se encontrar grãos de pólen das espécies em estudo, uma vez que as abelhas foram coletadas logo nas visitas às flores de Marantaceae, mas o resultado foi contrário ao esperado. De acordo com Kennedy (1978), a reprodução das espécies de Marantaceae é associada a participação de polinizadores capazes de impulsionar o estilete, desengatilhando-o. No momento que o estilete é desengatilhado, o estigma entra em contato com o pólen depositado no corpo do polinizador e, simultaneamente, deposita seu próprio pólen no mesmo lugar para posterior transferência (Kennedy 1983). Segundo Ley e Classen-Bockhoff (2013), a transferência do pólen via mecanismo explosivo de polinização pode ser interpretado como uma adaptação à baixa taxa de visitas do polinizador. O comportamento dos polinizadores e a precisa deposição dos grãos de pólen é muito importante para o sucesso reprodutivo das espécies (Kennedy 1978, 2000; Ley e Classen-Bockhoff 2013). Marantaceae, assim como, aproximadamente, 25 famílias botânicas, possuem apresentação secundária de pólen onde os grãos são transferidos da antera para outras partes da flor. Plantas com este tipo de apresentação possuem uma vantagem seletiva devido a precisa localização do pólen, facilitando o acesso do polinizador (Yeo 1993; Howell *et al.* 1993). Nas espécies de Marantaceae, a apresentação secundária de pólen está associada à eficiência do mecanismo de polinização, onde o pouco pólen produzido, depositado na depressão estilar, é transferido para o corpo do polinizador durante a visita (Kennedy 2000). Vários trabalhos mencionam que no

momento em que o estilete é liberado de sua posição inicial, todos os grãos de pólen são transferidos para o corpo do polinizador (a língua ou o bico) (Kennedy 2000; Locatelli *et al.* 2004; Teixeira 2005; Leite e Machado 2007). Entretanto, não foram estudos publicados com a análise polínica para observar se realmente os grãos de pólen depositados no corpo do inseto (glossa, tórax e abdomen e glossa) eram de espécies de Marantaceae.

Como no presente estudo não foram encontrados grãos de pólen de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* aderidos às 50 abelhas coletadas, os resultados sugerem que as abelhas não são eficientes no transporte do pólen. Esta ineficiência pode ser devido ao tamanho dos grãos. As espécies em estudo possuem grãos com tamanho que variou de 85,60  $\mu\text{m}$  a 142,85  $\mu\text{m}$ , sendo considerados grande a muito grande (Apêndice). Grãos de pólen com estes tamanhos são raros em angiospermas (Roubik e Moreno 1991). Fêmeas de muitas espécies não são hábeis em transportar estes tipos de grãos, necessitando de escopas adaptadas para poder transportá-los. Estudos com espécies de Onagraceae e Malvaceae apontam abelhas com escopas adaptadas para coleta de pólen (Gimenes 1991; Schlindwein *et al.* 2009). Mas, as abelhas Euglossini, polinizadoras de Marantaceae, não possuem escopas, e sim, corbículas.

Grãos de pólen grandes apresentam óleos na superfície que auxiliam sua adesão aos pêlos das abelhas (Roberts e Vallespir 1978). Além disso, em espécies de Marantaceae, há produção de uma substância chamada “pollenkitt” que favorece a aderência do pólen ao corpo do polinizador (Dobson 1989). Com isso, o esperado seria que fossem encontrados grãos aderidos ao corpo dos polinizadores. Pensou-se, a princípio, que no processo de identificação da carga polínica oriunda do corpo das abelhas, a ausência de grãos de pólen de Marantaceae seria devido ao método aplicado no processamento químico dos grãos. Roubik e Moreno (1991) mencionam que os grãos de Marantaceae são muito sensíveis ao processo da acetólise. Por isso, resolveu-se fazer o procedimento a fresco, identificando os grãos das abelhas sem nenhum tratamento químico. Mesmo assim, o resultado se manteve, e não foi possível encontrar grãos de pólen das espécies em estudo

aderido às abelhas. Incógnitas existem sobre essa ausência de pólen, sugerindo, assim, a necessidade de mais análises da carga polínica em polinizadores de Marantaceae. Pesquisas podem elucidar se realmente as abelhas não são eficientes no transporte de pólen em espécies da família, influenciando assim, no sucesso reprodutivo.

Os resultados mostram que as abelhas Euglossini carregam muitos grãos de pólen em seu corpo oriundos de várias espécies. No momento do desencatilhamento das flores de Marantaceae, muitos grãos de outras espécies, já presentes no corpo das abelhas, são depositados no estigma. É notável perceber se uma flor de Marantaceae foi polinizada ou não em uma população, através do desencatilhamento do estilete (Kennedy 2000) porém, muitos grãos de pólen depositados na área estigmática podem ser oriundos de outras espécies. Com isso, o desencatilhamento não necessariamente garante a polinização. Ley e Classen-Bockhoff (2013) discutem que o mecanismo complexo de polinização e a pequena carga polínica são estratégias que garantem a eficiência na transferência de pólen entre as flores, garantindo o sucesso reprodutivo das espécies. Entretanto, as observações em estudos de campo que indicam a baixa produção de frutos formados naturalmente em Marantaceae contradizem esta idéia. Este resultado pode ser explicado pelo comportamento generalista das abelhas, havendo deposição heteroespecífica de pólen no estigma. Assim, a limitação polínica pode ser uma das razões da baixa formação de frutos em espécies de Marantaceae (Ley e Classen-Bockhoff 2013), assim como a limitação de recursos (capítulo 3).

AGRADECIMENTOS: Ao Sr. Célio Correia pela ajuda de campo e coleta das abelhas. Ao Dr. Márcio Oliveira (INPA) pela identificação das abelhas. A Dra. Cláudia Inês da Silva (USP) pelo auxílio no processamento químico e identificações dos grãos de pólen. A Marcos Gonçalves pelo auxílio nas identificações polínicas. Ao apoio logístico fornecido pela Universidade Federal do Amazonas (UFAM) para execução do trabalho de campo. A Fundação de Apoio Institucional Rio Solimões (Unisol) pelo auxílio financeiro e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa.

## Bibliografia Citada

- Ackerman, J.D.; Mesler, M.R.; Lu, K.L.; Montalvo, A.M. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? *Biotropica*, 14: 241-248.
- Arriaga, E.R.; Hernández, E.M. 1998. "Resources foraged by *Euglossa atrovoneta* (Apidae: Euglossinae) at Union Juárez, Chiapas, Mexico. A palynological study of larval feeding," *Apidologie*, 29: 347-359.
- Arns, K.Y.; Mayo, S.J.; Alves, M.V. 2002. Morfologia de Marantaceae ocorrente no estado de Pernambuco, Brasil. *Iheringia*, 57: 3-20.
- Barreto, A.A.; Freitas, L. 2007. Atributos florais em um sistema de polinização especializado: *Calathea cylindrica* (Roscoe) K. Schum. (Marantaceae) e abelhas Euglossini. *Revista Brasileira de Botânica*, 30: 421-431.
- Bezerra, E.L.S.; Machado, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de mata Atlântica, Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica*, 17: 247-257.
- Borrell, B.J. 2005. Long tongues and loose niches: evolution of Euglossine bees and their nectar flowers. *Biotropica*, 37: 664-669.
- Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In: Jones, C.E.; Little, R.J. (Ed.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand & Reinhold, New York. p. 73-113.
- Buchmann, S.L.; Hurley, J.P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *Journal of Theoretical Biology*, 72: 639-657.
- Carreira, L.M.M.; Silva, M.F.; Lopes, J.R.C.; Nascimento, L.A.S. 1996. *Catálogo de Pólen das Leguminosas da Amazônia Brasileira*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 1996, 137p.
- Colinvaux, P.A.; Oliveira, P.E.; Moreno, J.E. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas*. Harwood Academic Press, New York, 1999, 322p.

- Costa, F.R.C, Espinelli, F.P. ; Figueiredo, F.O.G. 2008. *Guia de marantáceas da Reserva Ducke e da Reserva Biológica do Uatumã*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2008, 154p.
- Dahlgren, R.M.; Clifford, H.T.; Yeo, P.F. 1985. *The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin, 1985, 520p.
- Darrault, R.O.; Medeiros, P.C.R.; Souza, E.M.L.; Lopes, A.; Machado, I.C.; Schlindwein, C. 2006. Abelhas Euglossini (Hymenoptera - Apidae) no centro de endemismo Pernambuco. In: Pôrto, K.C., Almeida-Cortez, J.S.; Tabarelli, M. (Ed.). *Diversidade biológica no centro de endemismo Pernambuco*. MMA, Brasília, p. 238-253.
- De Klerk, P.; Joosten, H. 2007. The difference between pollen types and plant taxa: a plea for clarity and scientific freedom. *Eiszeitalt Ggew Quat Sci J*, 56: 162-171.
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 373-394.
- Dobson, H.E.M. 1989. Pollenkitt in plant reproduction. In: Bock, J.H.; Linhart, Y.B. (Ed). *The evolutionary ecology of plants*. Westview Press, Colorado, p.227-246.
- Erdtman, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy-Angiosperms*. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 1952, 539p.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54: 561-564.
- Garófalo, C.A; Rozen, J. G. 2001. Parasitic Behavior of *Exaerete smaragdina* with Descriptions of Its Mature Oocyte and Larval Instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *American Museum Of Natural History*, 3349: 1-26.
- Garófalo, C. A; Martins, C. F; Aguar, C. M; Del Lama, M. A; Alves-Dos-Santos, I. 2012. As abelhas solitárias e perspectivas para seu uso na polinização do Brasil. In: Imperatriz-Fonseca, V.L. et. al (Org.). *Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a*

*biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.183-202.

- Gimenes, M. 1991. Some morphological adaptations in bees (Hymenoptera, Apoidea) for collecting pollen from *Ludwigia elegans* (Onagraceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 35: 413-422.
- Hentrich, H. 2008. *The reproductive biology of euglossine-pollinated plants in the natural reserve nouragues, French Guiana*. Dissertation, Universität Ulm, Ulm, 177p.
- Hesse, M.; Halbritter, H.; Zetter, R.; Weber, M.; Buchner, R.; Frosch-Radivo, A.; Ulrich, S. 2009. *Pollen terminology. An illustrated handbook*. SpringerWein, New York, 2009, 264 p.
- Heywood, V.H. 1978. *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, Oxford, 1978, 336p.
- Horvitz, C.C.; Schemske, D.W. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a Neotropical herb. *Ecology*, 65: 1369-1378.
- 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. "Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants," *Science*, 171: 203-205.
- 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 de Sal., Bijagua, Rattlesnake Plant). In: Janzen, D.H. (Ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago, p. 204-206.
- Kennedy, H. 2000. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In: Wilson, K.L.; Morrison, D.A. (Ed.). *Monocots: systematics and evolution*. Csiro, Melbourne, p.335-344.
- Kisser, J. 1935. *Bemerkungen zum Einschluss in glycerin gelatine*. *Z. Wiss. Mikr*, 1935, 51p.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.

- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171: 203-205.
- Janzen, D.H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 13-51.
- Joosten, H.; De Klerk, P. 2002. What's in a name? Some thoughts on pollen classification, identification, and nomenclature in Quaternary Palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122: 29-45.
- Leite, A.V.; Machado, I.C. 2007. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinizadores de duas espécies simpátricas de Marantaceae em um fragmento de floresta atlântica, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 2: 221-231.
- Locatelli, E.; Machado, I.C.; Medeiros, P. 2004. *Saranthe klotzchiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. *Revista Brasileira de Botânica*, 27: 757-765.
- Ley, A.C.; Classen-Bockhoff, R. 2013. Breeding system and fruit set in African Marantaceae. *Flora*, 208: 532-537.
- Maués, M.M.; Varassin, I.G.; Freitas, L.; Mahado, I.C.M.; Oliveira, P.E. 2012. A importância dos polinizadores nos biomas brasileiros, conhecimento atual e perspectivas futuras para conservação. In Imperatriz-Fonseca, V.L. et. al (Org). *Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.49-66.
- Michener, C.D. 1990. Classification of the Apidae (Hymenoptera). *University of Kansas Science Bulletin*, 54: 75-164.
- Michener, C.D. 2000. *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, London, 2000, 913p.
- Punt, W.; Hoen, P. P.; Blackmore, S.; Nilsson, S.; Le Thomas, A. 2007. *Glossary of pollen and spore terminology*: Review of Palaeobotany and Palynology. 143: 1-81.
- Raynal, A.; Raynal, J. 1971. Une technique de préparation des grains de pollen fragilis. *Adansonia*, 11: 77-79.

- Roberts, R.B.; Vallespir, S.R. 1978. Specialization of hairs bearing pollen and oil on legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Annals of Entomological Society of America*, 71: 619-627.
- Schindwein, C.; Pick, R.A.; Martins, C.F. 2009. Evaluation of oligolecty in the Brazilian bee *Ptilothrix plumata* (Hymenoptera, Apidae, Emphorini). *Apidologie*, 40: 106-116.
- Rocha-Filho, L.C.; Krug, C.; Silva, C. I.; Garófalo, C.A. 2012. Floral Resources Used by Euglossini Bees (Hymenoptera: Apidae) in Coastal Ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche*, 212: 1-13.
- Roubik, D.W.; Moreno, J.E. 1991. *Pollen and Spores of BarroColorado Island*, Missouri Botanical Garden, New York, NY, US, 1991, 268 p.
- Roulston, T.H.; Cane, J.H.; Buchmann, S.L. 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, 70: 617-627.
- Silva, C.I. 2009. *Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por Xylocopa spp. e interações com plantas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro*. Tese de Doutorado, Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 283p.
- Silva, C.I.; Silva, C. M; Santos, F. A. R.; Bauermann, S. G. 2012. O uso da palinologia como ferramenta em estudos sobre ecologia e conservação de polinizadores no Brasil. In Imperatriz-Fonseca, V.L. et. al (Org). *Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.369-383.
- Silva, C.I.; Aleixo, K.P.; Nunes-Silva, B.; Freitas, B.M.; Imperatriz-Fonseca, V.L. 2014. *Guia Ilustrado de Abelhas Polinizadoras no Brasil*. Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014, 54p.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 307-326.



- Teixeira, L.A.G. 2005. *Mecanismos de polinização e sistema reprodutivo de espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 119p.
- Viana, B. F.; Kleinert, A. M. P.; Neves, E.L. 2002. “Comunidade de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) das dunas litorâneas do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil”. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46: 539-545.
- Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M.; Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.
- Wodehouse, R.P. 1935. *Pollen grains, their structure, identification and significance in science and medicine*. McGraw-Hill-Book Company, London, 1935.
- Yeo, P.F. 1993. Secondary pollen presentation: form, function and evolution. *Plant Systematics and Evolution*, 6:1-268.

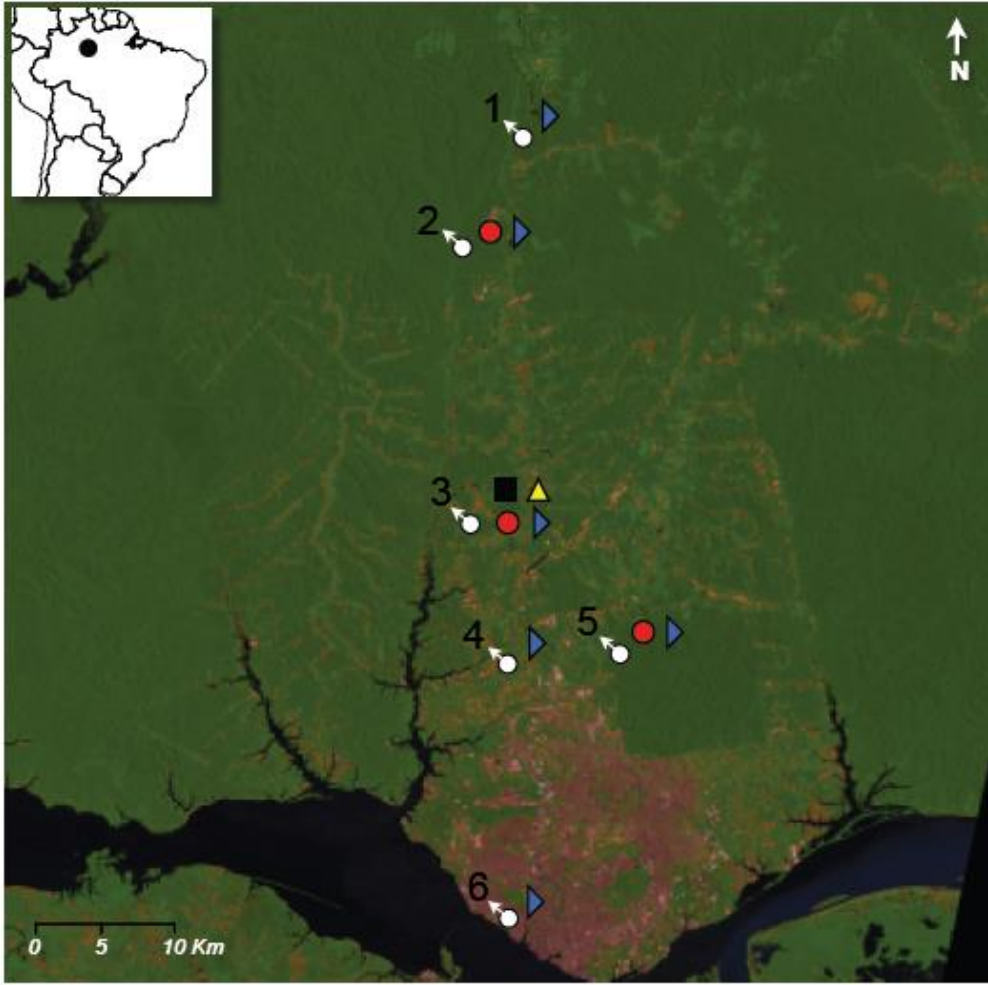


Figura I

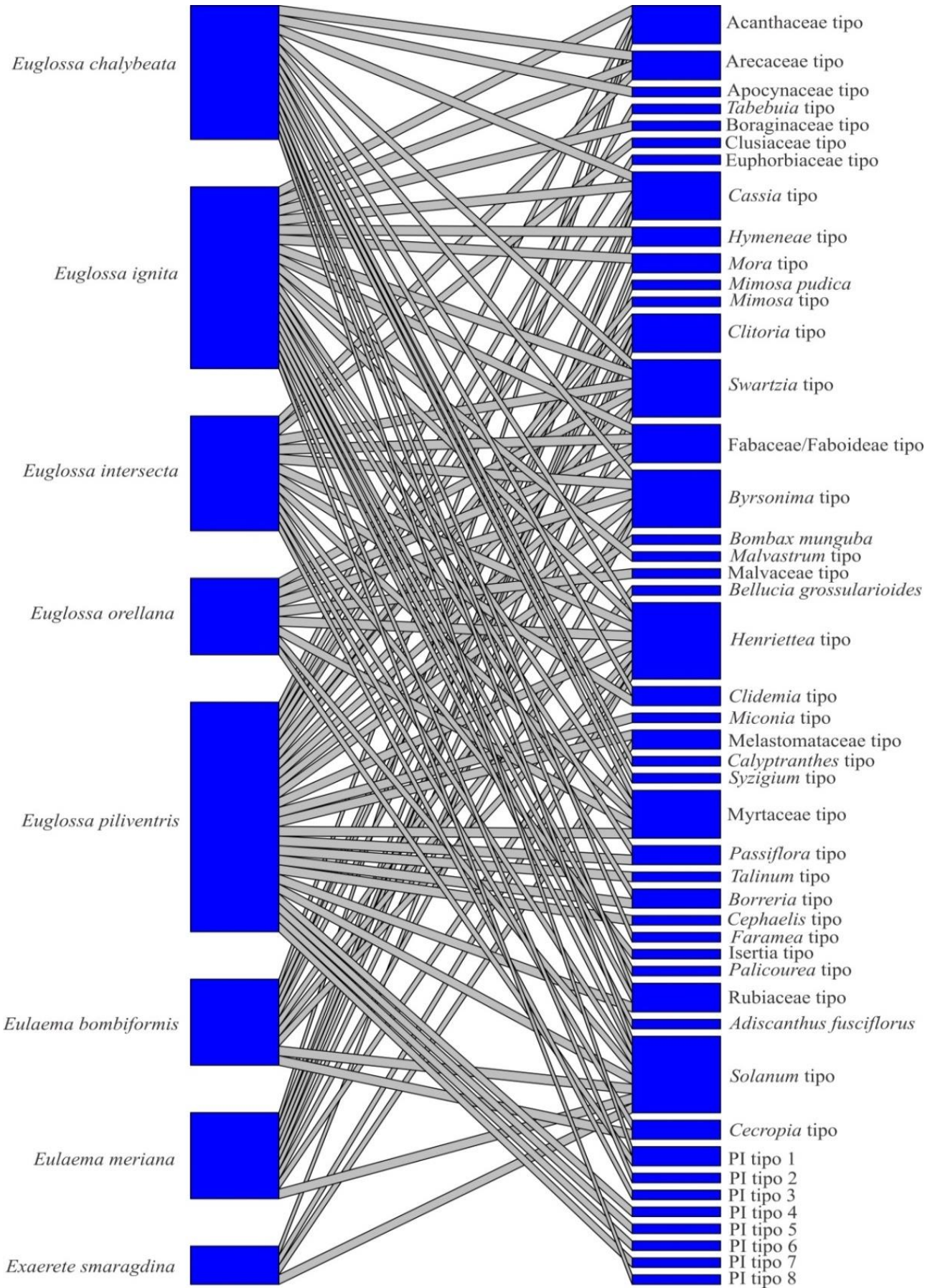


Figura II



Figura III-VIII

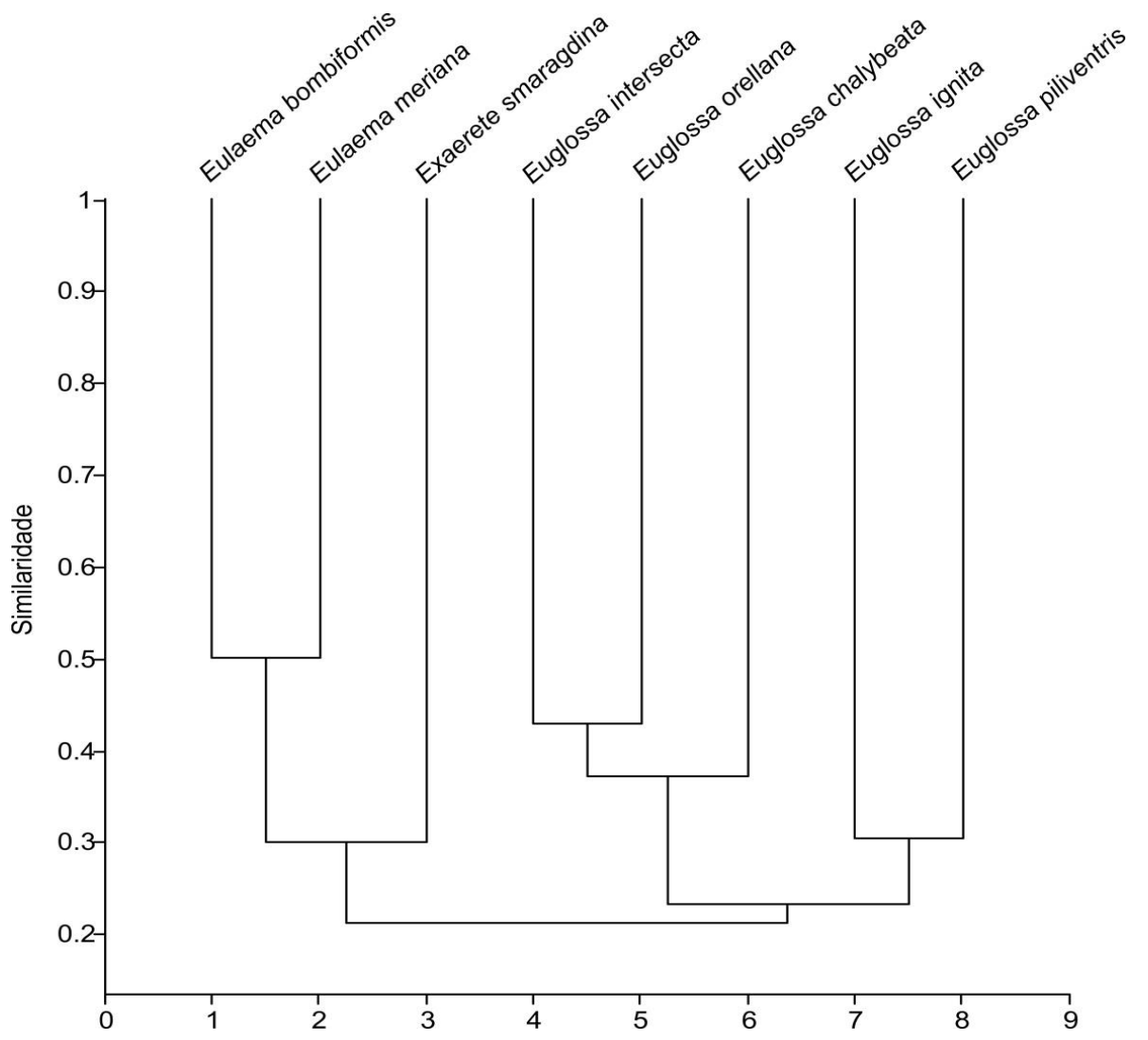


Figura IX



Figura I. Áreas de estudo- 1. Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W); 2. Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W); 3. RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W); 4. Área de capoeira Km 5 da BR 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W); 5. Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W); 6. Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W) Manaus, AM, Brasil. Os símbolos correspondem as espécies de Marantaceae onde as abelhas foram coletadas.

▶ *Monotagma vaginatum*, ■ *Calathea hopkinsii*, ● *Ischnosiphon arouma*, ▲ *Ischnosiphon polyphyllus*.

Figura II. Grafo bipartido representando o conjunto de interações entre abelhas Euglossini e tipos polínicos relacionados às abelhas presentes na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; Fazenda Experimental da UFAM; RPPN Sítio Bons Amigos; Área de capoeira Km 5 da BR 174; Reserva Florestal Adolpho Ducke e Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil.

Figura III-VIII. Fotomicrografias em microscopia óptica (MO) dos tipos polínicos mais encontrados no corpo das abelhas polinizadoras de espécies de Marantaceae. *Henriettea* tipo (Melastomataceae) (III); *Solanum* tipo (Solanaceae) (IV); *Swartzia* tipo (Fabaceae/ Faboideae) (V); Myrtaceae tipo (VI); *Byrsonima* tipo (Malpighiaceae) (VII); *Cassia* tipo (Fabaceae/ Caesalpinioideae) (VIII).

Figura IX. Análise de cluster mostrando o agrupamento entre espécies de Euglossini a partir da similaridade (Jacard) dos tipos polínicos presentes no corpo das abelhas coletadas na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; Fazenda Experimental da UFAM; RPPN Sítio Bons Amigos; Área de capoeira Km 5 da BR 174; Reserva Florestal Adolpho Ducke e Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil.

Tabela I. Números de abelhas polinizadoras de espécies de Marantaceae coletas por área entre 2011 a 2014. I- Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA; II- Fazenda Experimental da UFAM; III- RPPN Sítio Bons Amigos; IV- Área de capoeira Km 5 da BR 174; V- Reserva Florestal Adolpho Ducke; VI- Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS. Manaus, AM, Brasil.

Área de coleta	Espécie de Marantaceae	<i>Euglossa chalybeata</i>	<i>Euglossa ignita</i>	<i>Euglossa intersecta</i>	<i>Euglossa orellana</i>	<i>Euglossa piliventris</i>	<i>Eulaema bombiformis</i>	<i>Eulaema meriana</i>	<i>Exaerete smaragdina</i>
2011-2013									
I	<i>Monotagma vaginatum</i>		1			1			
II	<i>Monotagma vaginatum</i>		1			3			1
II	<i>Ischnosiphon arouma</i>	1		3					
III	<i>Monotagma vaginatum</i>			1					
III	<i>Calathea hopkinsii</i>	1							
III	<i>Ischnosiphon arouma</i>	1							
III	<i>Ischnosiphon polyphyllus</i>		1	1			3	3	
IV	<i>Monotagma vaginatum</i>		1		1				
V	<i>Monotagma vaginatum</i>	1	1			1			1
V	<i>Ischnosiphon arouma</i>	1		1		2			
VI	<i>Monotagma vaginatum</i>	2	4			2			
2014									
III	<i>Ischnosiphon arouma</i>					3			
III	<i>Ischnosiphon polyphyllus</i>						3	1	
IV	<i>Monotagma vaginatum</i>		1						
VI	<i>Monotagma vaginatum</i>	2							







Continuação Tabela II

Família/ Tipos polínicos	1		2				3					4	5				6			
	Ig	Pi	Ch	Ig	In	Pi	Sm	Ch	Ig	In	Bo	Me	Or	Ch	In	Pi	Sm	Ch	Ig	Pi
<i>Miconia</i> tipo						x					x									
Tipo						x											x			
MYRTACEAE																				
<i>Calyptranthes</i> tipo										x										
<i>Syzigium</i> tipo										x										
Tipo	x	x	x			x		x	x				x	x	x	x		x	x	x
PASSIFLORACEAE																				
<i>Passiflora</i> tipo	x					x														
PORTULACACEAE																				
<i>Talinum</i> tipo						x														
RUBIACEAE																				
<i>Borreria</i> tipo						x										x				x
<i>Cephaelis</i> tipo						x														
<i>Faramea</i> tipo																				x
<i>Isertia</i> tipo										x										
<i>Palicourea</i> tipo																				x
Tipo															x		x			x
RUTACEAE																				
<i>Adiscanthus fusciflorus</i>										x										
SOLANACEAE																				
<i>Solanum</i> tipo	x		x				x	x	x		x	x	x		x	x			x	x

Continuação Tabela II

Família/ Tipos polínicos	1		2				3					4	5				6					
	Ig	Pi	Ch	Ig	In	Pi	Sm	Ch	Ig	In	Bo	Me	Or	Ch	In	Pi	Sm	Ch	Ig	Pi		
<b>URTICACEAE</b>																						
<i>Cecropia</i> tipo																						
										x	x											
<b>PÓLEN INDETERMINADO</b>																						
Tipo 1												x								x	x	
Tipo 2																				x		
Tipo 3															x							
Tipo 4																x						
Tipo 5																	x					
Tipo 6						x																
Tipo 7							x															
Tipo 8								x														

## Apêndice

### Método para descrição polínica dos grãos de Marantaceae

Os grãos de pólen foram avaliados morfometricamente com auxílio de uma ocular micrométrica, fotografados em microscópio óptico (Zeiss) com aumento de 1000x (imersão) e mensurados de acordo com Erdtman (1952).

Em cada espécie de Marantaceae, foram realizadas 25 medições para o maior diâmetro obtido dos grãos. Foram efetuadas 10 medições da espessura da exina. Quando possível, foram feitas distinções entre nexina e sexina e mensuração das mesmas. A partir das medidas dos grãos de pólen, foram calculadas: média aritmética ( $\bar{x}$ ), o desvio padrão da média ( $s_x$ ), desvio padrão da amostra ( $s$ ), coeficiente de variação (CV%) e intervalo de confiança (IC%). A terminologia polínica adotada está de acordo com o glossário Punt *et al.* (2007) e Hess *et al.* (2009).

### Descrição polínica

No geral, os grãos de pólen de Marantaceae apresentaram-se em mônades esferoidais, com tamanho grande a muito grande, apolar-assimétricos, com exina espessa variando de 5,2 a 14,75  $\mu\text{m}$ . Textura da exina varia de ondulada, psilada ou aparentemente reticulada (Tabela I, Figura 1).

*Monotagma vaginatum* Hagberg - Grãos de pólen de tamanho grande (85,60  $\mu\text{m}$ ). Parede espessa apresentando, visivelmente, uma camada interna menor (3,0  $\mu\text{m}$ ) e uma externa maior (7,3  $\mu\text{m}$ ). Textura da exina aparentemente reticulada, inaperturado. (Figura IA-B).

*Calathea hopkinsii* Forzza - Grãos de pólen de tamanho muito grande (142,85  $\mu\text{m}$ ), Parede espessa (14,75  $\mu\text{m}$ ). Exina aparentemente psilada, inaperturado. (Figura IE-F).

*Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Koern. - Grãos de pólen de tamanho muito grande (116,80  $\mu\text{m}$ ). Parede espessa apresentando, visivelmente, uma camada interna maior (4,55  $\mu\text{m}$ ) e uma externa menor (2,4  $\mu\text{m}$ ). Exina ondulada, inaperturado. (Figura IG-I).

*Ischnosiphon polyphyllus* (Poep. & Endl.) Koern.-Grãos de pólen de tamanho muito grande (121,25  $\mu\text{m}$ ),parede espessa apresentando visivelmente uma camada interna maior (5,2  $\mu\text{m}$ ) e uma externa menor(2,4  $\mu\text{m}$ ).Exina psilada, inaperturado.(Figura IJ-M).

Tabela I: Medidas dos grãos de pólen de quatro espécies de Marantaceae, visitadas pelas abelhas Euglossini em Manaus, AM. Diâmetro total (D), faixa de variação (FV), média (X), erro padrão da média (Sx), desvio padrão da amostra (S), coeficiente de variação (CV%) e intervalo de confiança 95% (IC), n=25. Medidas da parede interna (CI), camada externa (CE) e exina, n=10.

Espécies de	D (µm)					Parede (µm)		
	FV	X ± Sx	S	CV%	IC (95%)	CI – Nexina	CE - Sexina	Exina
<i>Monotagma vaginatum</i>	(72-96)	85,60± 1,40	7,02	8,20	(82,27-88,50)	3,0	7,3	10,3
<i>Calathea hopkinsii</i>	(129-168)	142,85± 1,97	9,87	6,91	(138,78-146,92)	-	-	14,75
<i>Ischnosiphon arouma</i>	(100-134)	116,80± 2,05	10,24	8,77	(112,57-121,03)	4,55	2,4	6,95
<i>Ischnosiphon polyphyllus</i>	(105-140)	121,25± 1,51	7,23	5,96	(118,27-124,23)	5,2	2,4	7,6

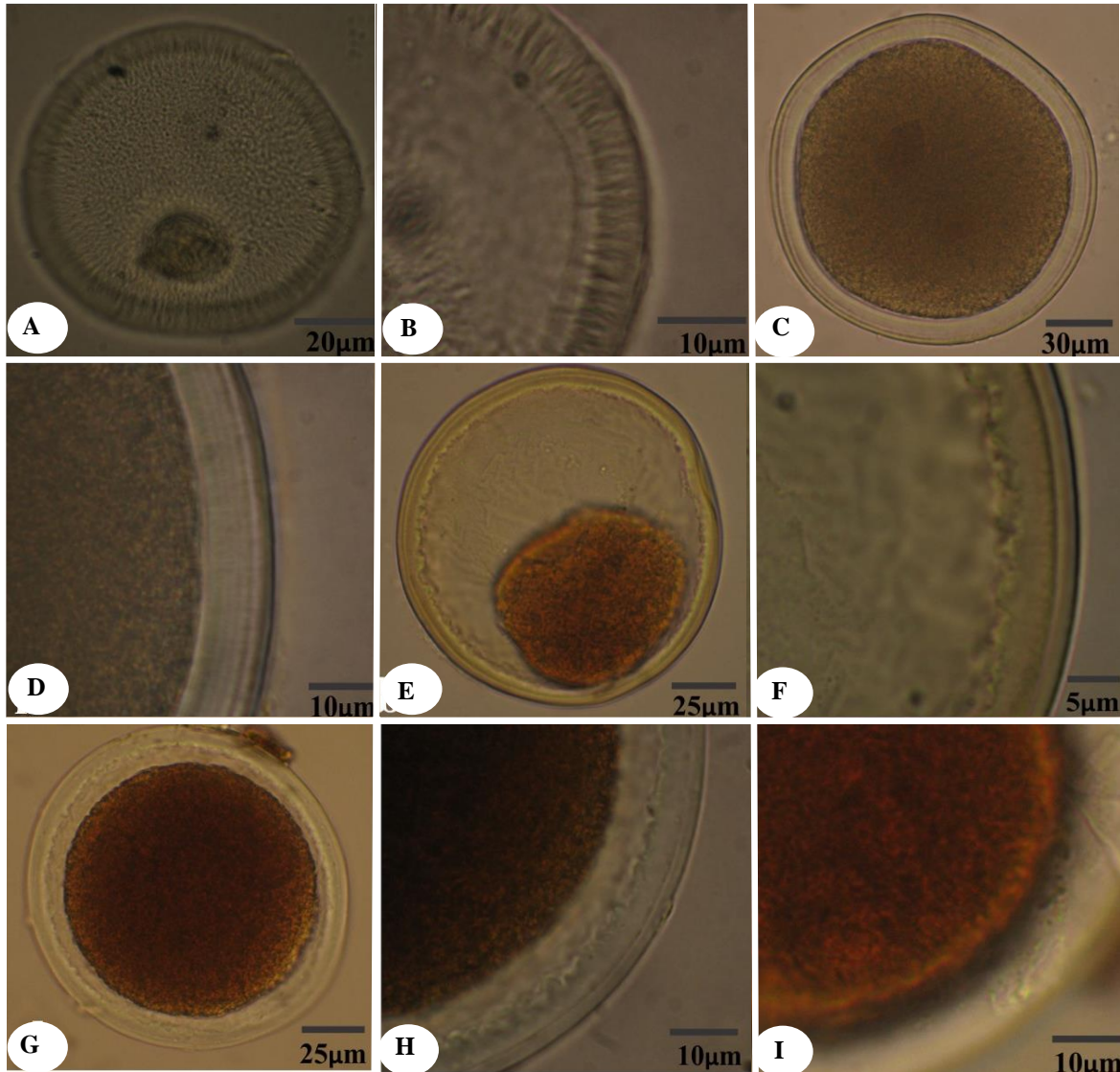


Figura I. Fotomicrografias em microscopia óptica (MO) dos grãos de pólen de Marantaceae. *Monotagma vaginatum*: grão com o conteúdo interno muito reduzido (A) e detalhes da divisão em intina e exina na parede do grão (B). *Calathea hopkinsii*: grão com o conteúdo interno total (C) e detalhes da parede intina e exina distintas (D). *Ischnosiphon arouma*: grão com o conteúdo reduzido evidenciando a textura da exina (E) e detalhes da parede com intina e exina (F). *Ischnosiphon polyphyllus*: grão com o conteúdo interno (G); detalhes da divisão em intina e exina na parede do grão (G-H) e textura da exina (I).

### 2. 3 CAPÍTULO 3

---

Quais fatores influenciam o sucesso reprodutivo e a atração de polinizadores em duas espécies de Marantaceae na Amazônia Central?

(Capítulo de acordo com as normas da Revista Brasileira de Botânica)



**Quais fatores influenciam o sucesso reprodutivo e a atração de polinizadores em duas espécies de Marantaceae na Amazônia Central?**

LILIANE NOEMIA TORRES DE MELO<sup>1,2</sup>, ANTONIO CARLOS WEBBER<sup>3</sup>

Título resumido: Fatores que influenciam o sucesso reprodutivo e a atração de polinizadores em espécies de Marantaceae

1. Parte da tese de doutorado da primeira autora.
2. Programa Integrado de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, Brasil. Intmelo@gmail.com
3. Departamento de Biologia, Universidade Federal do Amazonas, Av. Gal. Rodrigo Octávio, 3000, Coroado I, 69077- 000. Manaus, AM, Brasil.

**ABSTRACT** – (Which factors influence the reproductive success and pollinators attraction in two species of Marantaceae in Central Amazon?). Reproductive success in angiosperm depends on pollen and resources available in the environment. Pollination usually limits fruit production and several factors such as number of flowers in bloom for co-specific individuals and luminosity, contribute to the attraction of pollinators thus influencing fruit formation. Species of Marantaceae, in general, produce few fruits and have a unique pollination mechanism in which the flowers have a single chance of being pollinated. Therefore, the study aimed to investigate which factors influence the reproductive success (number of fruits) and attraction of pollinators (frequency of visits) for *Monotagma vaginatum* and *Ischnosiphon arouma* in six areas in Manaus. Several field observations were conducted, between 7h00 and 12h00, in which it was registered the number of pollinator visits, density of co-specific plants, number of flowers in bloom on the individual and luminosity. Frequency of pollinator visits and luminosity were not relevant variables to influence fruit formation. The relation between density of co-specific plants and reproductive success was relevant. Soil nutrients possibly are resources that contribute for the production and development of plants as well as formation of fruits. Regarding the attraction of pollinators it was expected that the number of *Monotagma vaginatum* and *Ischnosiphon arouma* individuals and flowers in bloom on these individuals were factors of attraction for pollinators, however the relation was not significant. Luminosity alone was a variable of influence on the frequency of visits. Extrinsic factors to the plant are responsible for the attraction of pollinators. Frequency is not a fundamental factor for reproductive success, because for Marantaceae species the efficiency of pollinators is important factor to the transfer of pollen during the first visit to flowers. When the flowers are visited and tripped, they no longer have the chance of being pollinated. Furthermore, soil nutrients are important resources for fruit production for the studied species.

**Keywords:** Marantaceae, pollinators attraction, reproductive success, resources.

**RESUMO-** (Quais fatores influenciam o sucesso reprodutivo e a atração de polinizadores em duas espécies de Marantaceae na Amazônia Central?). O sucesso reprodutivo das angiospermas depende da disponibilidade polínica e dos recursos disponíveis no ambiente. A polinização geralmente limita a produção de frutos e vários fatores como número de flores abertas em indivíduos co-específicos e a luminosidade contribuem para atração dos polinizadores, influenciando da taxa de formação de frutos. Espécies de Marantaceae, em geral, produzem poucos frutos e possuem um mecanismo de polinização único, onde as flores possuem uma única chance de serem polinizadas. Com isso, o estudo teve como objetivos saber quais são os fatores que influenciam no sucesso reprodutivo (o número de frutos formados) e na atração dos polinizadores (frequência de visitas) de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* em seis áreas de estudo em Manaus. Para atingir os objetivos, foram feitas observações de campo, entre 7h00 e 12h00, registrando-se o número de visitas dos polinizadores, a densidade de plantas co-específicas, o número de flores abertas no indivíduo e a luminosidade. A frequência de visitas dos polinizadores e a luminosidade não foram variáveis significativas que influenciaram na formação de frutos. A relação entre densidade de plantas co-específicas e sucesso reprodutivo foi significativa. Possivelmente, os nutrientes do solo são recursos que contribuem para produção e crescimento das plantas, assim como para produção de frutos. Em relação a atração dos polinizadores, esperava-se que o número de indivíduos de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* e de flores abertas nestes indivíduos fossem fatores que atraíssem os polinizadores, entretanto a relação não foi significativa. Somente a luminosidade foi uma variável que influenciou na frequência de visitas. Fatores extrínsecos à planta são responsáveis pela atração do polinizador. A frequência desses não é um fator crucial para o sucesso reprodutivo, pois em espécies de Marantaceae o importante é a eficiência do polinizador na transferência de pólen na primeira visita as flores. Quando elas são visitadas e desencatilhadas, não possuem mais chances de

serem polinizadas. Além disso, os nutrientes do solo são, possivelmente, constitui um fator importante para a formação dos frutos nas espécies em estudo.

Palavras-chave: Marantaceae, atração dos polinizadores, sucesso reprodutivo, recursos.

## **Introdução**

Cerca de 87,5% das angiospermas dependem dos animais para realizar a polinização, garantindo, assim, seu sucesso reprodutivo (Ollerton *et al.* 2011). Os polinizadores exercem um importante papel ecológico, indispensável na manutenção das espécies de angiospermas. Sem polinizadores, muitas espécies não se reproduziriam nem produziram sementes (Imperatriz-Fonseca *et al.* 2012) .

Entretanto, a eficiência e frequência destes polinizadores variam, influenciando, assim, no sucesso reprodutivo das plantas. O comportamento os polinizadores depende das características intrínsecas à planta, como o tamanho das flores (Caruso 2000, Thompson 2001, Herrera *et al.* 2006), o número de flores abertas ao dia (Sánchez-Lafuente *et al.* 2005) e o volume de néctar disponível (Mitchell 1993), assim como das características extrínsecas à planta, como luminosidade (Herrera 1995, 1997), temperatura (Martínez del Rio & Búrquez 1986, Murcia 1990) e densidade de plantas inseridas no ambiente (Bosh & Waser 1999, 2001, Zhao *et al.* 2007, Mitchell *et al.* 2004). A luminosidade e temperatura, por exemplo, influenciam a frequência de forrageio das abelhas ao longo do dia, causando, assim, diferenças na taxa de visitas dos polinizadores às flores (Kilkenny & Galloway 2008, Polatto *et al.* 2014).

A composição dos polinizadores, assim como a porcentagem de flores visitadas ou polinizadas pode variar dependendo da localização da planta no ambiente (Kennedy 1983, Kunin 1997). Esta variação pode causar diferenças no sucesso reprodutivo entre indivíduos ou

populações de uma espécie (Bosch & Waser 1999, 2001, Kirchner *et al.* 2005, Zhao *et al.* 2007)

O sucesso reprodutivo das plantas depende, além do papel dos polinizadores na transferência do grão de pólen, dos recursos disponíveis no ambiente, como luz (Niesebaum 1993, Montgomery & Chazdon 2002) e nutrientes do solo (Terborgh & Mathews 1999, Montgomery & Chazdon 2002, Ne'eman *et al.* 2006, Palmiotto *et al.* 2004).

Luz é um fator que tem efeito direto no sucesso reprodutivo, como um efeito indireto, mediada pela atração dos polinizadores. Plantas expostas ao sol, muitas vezes, produzem mais frutos se comparada às plantas localizadas na sombra (Kilkenny & Galloway 2007). A formação de frutos pode responder às mudanças do ambiente e isto é particularmente importante em florestas tropicais onde a luminosidade varia em curtos períodos de tempo, como resultado da queda de árvores e abertura de clareiras (Le Corff 1993).

Os nutrientes do solo também podem influenciar, direta ou indiretamente, no sucesso reprodutivo das plantas. Eles são importantes para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Shi *et al.* 2010), sendo responsáveis pelo padrão de distribuição e densidade das espécies na comunidade (John *et al.* 2007). Este padrão de distribuição pode afetar a atração dos polinizadores, influenciando na produção inicial de frutos (Waites & Ågren 2004, Kolb 2005, Ward & Johnson 2005, Ågren 2008). Além disso, os nutrientes podem afetar também a produção de recompensas florais, como o néctar ou quantidade de flores no indivíduo, contribuindo de forma indireta na atratividade floral e, conseqüentemente, na formação de frutos (Campbell & Halama 1993).

São vários os fatores que podem influenciar direta ou indiretamente a polinização e conseqüentemente o sucesso reprodutivo das angiospermas. Mas são poucos os trabalhos que procuram saber quais são estes fatores, principalmente na Amazônia.

As espécies selecionadas para o estudo pertencem às Marantaceae, uma família diversa de distribuição pantropical, com 31 gêneros, dez destes ocorrendo na Amazônia brasileira (Anderson 1998, Costa *et al.* 2008). As flores de representantes da família possuem uma morfologia peculiar, necessitando de polinizadores eficientes no transporte do pólen (Kennedy 1978). Além disso, a formação de frutos, em geral, é baixa nas espécies da família (Ley & Classen-Bockhoff 2013).

Com isso, a questão primordial deste estudo foi saber quais são os possíveis fatores que influenciam no sucesso reprodutivo de duas espécies de Marantaceae que ocorrem na Amazônia Central. Como o sucesso da frutificação está frequentemente associado à polinização, o estudo também visou responder quais fatores influenciam na atração dos polinizadores aos indivíduos destas duas espécies.

## **Material e Métodos**

### Área de estudo e delineamento amostral

O estudo foi realizado no período de novembro de 2010 a março de 2013, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA ( 02° 35' 17" S, 60° 02' 02" W); Fazenda Experimental da UFAM (02° 39' 31" S, 60° 03' 59" W); RPPN Sítio Bons Amigos (02° 50' 33" S, 60° 04' 04" W); Área de capoeira Km 5 da Br 174 (02° 56' 11" S, 60° 02' 32" W); Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55' 40" S, 59° 58' 11" W); e, Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (03° 06' 07" S, 60° 02' 31" W). A média anual de temperatura é de 26 °C, com pluviosidade variando de 1900 a 2400 mm e uma estação chuvosa entre novembro e junho (Marques-Filho *et al.* 1981).

As espécies de Marantaceae escolhidas para pesquisa foram *Monotagma vaginatum* Hagberg e *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Körn., pois foram as que possuíam uma maior quantidade de indivíduos distribuídos nas áreas em estudos. *Monotagma vaginatum* é uma

herbácea com inflorescências a uma distância de 60 centímetros do solo. A inflorescência possui um conjunto de, em média, 125 brácteas. Cada bráctea abriga quatro botões florais e um fruto na época da frutificação. Os indivíduos são encontrados em floresta de terra firme sobre solo arenoso. *Ischnosiphon arouma* é um sub-arbusto com inflorescências a 130 centímetros de distância do solo. Em média, o indivíduo apresenta nove inflorescências com nove brácteas cada. Cada bráctea abriga também quatro botões florais e um fruto na época da frutificação. Os indivíduos são encontrados em floresta de terra firme, ao longo de todo o gradiente topográfico, entretanto estão mais concentrados nos baixios, próximos a igarapés, sobre solo arenoargilo.

Em *Monotagma vaginatum*, 52 indivíduos foram selecionados para o estudo, e em *Ischnosiphon arouma*, 42 indivíduos. As áreas onde estes indivíduos foram estudados encontram-se indicadas na figura 1. Os indivíduos foram selecionados em locais sob variadas condições de luminosidade (borda/ interior da floresta) e densidade populacional (poucos/ muitos indivíduos da mesma espécie).

Na Fazenda Experimental da UFAM e na Reserva Florestal Adolpho Ducke, os indivíduos utilizados foram selecionados nas trilhas permanentes pertencentes à grade do PPBio (detalhes podem ser acessados na página <http://ppbio.inpa.gov.br/sitios>). Na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA, os indivíduos foram selecionados em trilhas distanciadas, aproximadamente, 50 metros da BR-174. Na RPPN Sítio Bons Amigos, na área de capoeira do Km 5 e no Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS, as observações foram conduzidas em um conjunto de trilhas já existentes nas áreas. Todos os indivíduos escolhidos estavam distanciados, por, no mínimo, 20 metros. Procurou-se alternar, semanalmente, as observações entre as áreas de estudo para evitar as possíveis variações fenológicas ocorridas durante o período total analisado.

### Variáveis analisadas

Para saber quais fatores poderiam influenciar o sucesso na produção de frutos das duas espécies, três variáveis foram analisadas: número de visitas dos polinizadores, a densidade de plantas (medida indireta dos recursos disponíveis no local) e a luminosidade.

Um indivíduo focal era escolhido para observação das visitas dos polinizadores. Cada indivíduo observado no dia era considerado como um censo. Este era realizado no período de maior atividade dos polinizadores, entre 7h00 às 12h00, todos conduzidos em dias ensolarados. O número de visitas foi considerado como o número de vezes que os polinizadores visitaram a planta durante o censo (Herrera 1995). Considerou-se como polinizador aquele que conseguia disparar o mecanismo de polinização da flor.

A densidade de plantas coespecíficas foi considerada como o número de indivíduos da mesma espécie (*Monotagma vaginatum* ou *Ischnosiphon arouma*) localizados próximos a um indivíduo focal. Este indivíduo focal era o mesmo usado no censo. Com auxílio de uma fita métrica, delimitou-se um raio de cinco metros em relação indivíduo focal e contou-se o número de indivíduos em floração localizados neste raio.

A luminosidade foi medida com auxílio de sensores de intensidade luminosa (HOBO H8, Onset Computer Corporation) acoplado a um data logger, programado no dia e horário de realização do censo. Estes sensores eram posicionados ao lado de cada indivíduo usado no censo. Todos os sensores foram calibrados para evitar possíveis variações nos dados em função dos aparelhos. Para cada censo, foi calculada uma média dos valores de intensidade luminosa capturados no período de programação do sensor.

Para calcular a porcentagem de frutos formados em cada indivíduo, contou-se o número de brácteas na inflorescência de todo o indivíduo utilizado no censo e o número de frutos formados no período da frutificação. Quando o fruto já havia sido disperso, a cicatriz deixada pelo mesmo era contabilizada como um fruto formado.



Para saber quais fatores poderiam influenciar a atração dos polinizadores, ou seja, o número de visitas a indivíduos de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*, três variáveis foram analisadas: o número de flores abertas no indivíduo usado no dia de realização do censo, a densidade de plantas co-específicas e a luminosidade.

#### Análise dos dados

Um fluxograma foi construído no intuito de elucidar as possíveis relações existentes entre as variáveis analisadas (figura 2). Todas as relações, representadas através de números no fluxograma, foram avaliadas através do teste de correlação de Spearman. Em alguns casos, foram realizadas transformações logarítmicas nos valores para uma melhor visualização dos dados apresentados nos gráficos. Nos gráficos em que as relações entre duas variáveis foram significativas, usou-se a função smoothing LOWESS. Esta função algorítmica analisa séries temporais sem prejudicar a forma ou monotonicidade. O único padrão a ser ajustado é a tensão, que variou de 0 a 1.

As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do Systat 12. O nível de significância utilizado em todos os testes foi de 0,05.

### **Resultados**

#### Relação 1- Número de visitas dos polinizadores x porcentagem de frutos formados

A relação entre o número de visitas dos polinizadores e a porcentagem de formação de frutos formados em *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* não foi significativa ( $p=0,448$ ,  $p=0,808$  respectivamente). Com isso, a quantidade de visitas dos polinizadores não foi o fator crucial para o sucesso reprodutivo (tabela 1, figura 3A-B).

#### Relação 2- Densidade de plantas co-específicas x porcentagem de frutos formados

A relação entre a densidade de plantas coespecíficas e o sucesso na formação de frutos foi significativa (*M. vaginatum*  $p= 0,007$ ; *I. arouma*  $p= 0,000$ ), ou seja, plantas em locais com maior número de indivíduos co-específicos em um raio de cinco metros apresentaram maior número de frutos formados comparada a plantas em locais onde não havia indivíduos co-específicos (tabela 1, figura 3C-D).

#### Relação 3- Luminosidade x densidade de plantas co-específicas

Já que a relação entre densidade de indivíduos co-específicos e sucesso reprodutivo foi significativa, procurou-se saber o que poderia estar influenciando um maior número de indivíduos em uma área. Luminosidade e nutrientes do solo são recursos que contribuem para a riqueza de espécies. No intuito de saber se a luminosidade seria um fator associado ao maior número de indivíduos em uma área, foi feita uma análise entre esta variável e densidade de plantas co-específicas, entretanto a relação não foi significativa (*M. vaginatum*  $p= 0,085$ ; *I. arouma*  $p= 0,412$ ).

#### Relação 4- Luminosidade x porcentagem de frutos formados

Embora a luminosidade não tenha sido um recurso associado ao número de indivíduos de Marantaceae na área, ela pode ser um recurso que influencia diretamente o número de frutos formados nos indivíduos. Por isso, uma análise entre luminosidade e porcentagem de frutos formados foi avaliada. Mas, esta relação não foi significativa em *M. vaginatum* ( $p= 0,088$ ) e *I. arouma* ( $p= 0,045$ ) (tabela 1, figura 3E-F).

#### Relação 5- Número de flores abertas x Número de visitas dos polinizadores

A relação entre o número de flores abertas no indivíduo e o número de visitas dos polinizadores não foi significativa (*M. vaginatum*  $p= 0,507$ ; *I. arouma*  $p= 0,079$ ). Ou seja, a

quantidade de flores abertas diariamente no indivíduo não é um fator que atrai o polinizador, aumentando o número de visitas (tabela 1, figura 4A-B).

#### Relação 6- Densidade de plantas co-específicas x Número de visitas dos polinizadores

A relação entre a densidade de plantas co-específicas e o número de visitas dos polinizadores não foi significativa (*M. vaginatum*  $p= 0,221$ ; *I. arouma*  $p= 0,276$ ). (tabela 1, figura 4C-D).

Este resultado mostra que a atração dos polinizadores independe da densidade de plantas co-específicas floradas no local.

#### Relação 7- Luminosidade x Número de visitas do polinizador

A relação entre luminosidade e o número de visitas foi significativa (*M. vaginatum*  $p= 0,000$ ; *I. arouma*  $p= 0,000$ ). Plantas, em locais ou dias mais iluminados, receberam mais visitas dos polinizadores comparado a locais ou dias menos iluminados (tabela 1, figura 4E-F).

## **Discussão**

### Fatores que influenciam no sucesso reprodutivo

A frequência de visitas dos polinizadores não influenciou no sucesso reprodutivo de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*. A frequência, previsibilidade e comportamento dos polinizadores influenciam na quantidade e/ ou qualidade do pólen depositado nas flores e a disponibilidade polínica é um dos fatores que compromete o sucesso reprodutivo das angiospermas. As múltiplas visitas em uma flor aumentam o transporte de pólen, eficiência de fertilizações e a produção de sementes (Ne'eman *et al.* 2006, Aizen & Harder 2007, Brookes & Jesson 2008, Shi *et al.* 2010, Castro *et al.* 2013).

Entretanto, em Marantaceae o modo de polinização é único. A eficiência dos polinizadores não está associada a frequência de visitas às flores (Teixeira 2005). O sucesso

reprodutivo depende de polinizadores eficientes no desencatilhamento do estilete, com a transferência dos grãos de pólen para o corpo do polinizador. A deposição precisa de pólen no corpo do polinizador é um fator crucial para reprodução das espécies, pois só há uma chance destas flores serem polinizadas, uma vez que o desencatilhamento, com transferência de pólen, é um evento único e irreversível (Kennedy 1978, 2000). Se na primeira visita o polinizador consegue disparar o mecanismo de polinização de todas as flores abertas no indivíduo, não é mais necessário que ele visite novamente as flores. Com isso, não é a quantidade de visitas que influencia no sucesso reprodutivo, e sim, a eficiência o comportamento do polinizador na primeira visita. A limitação polínica é um dos fatores que pode explicar a baixa produção de frutos em espécies de Marantaceae (Ley & Classen-Bockhoff 2013), mas não atribuída a baixa frequência de visitas e sim a ineficiência no transporte de pólen pelas abelhas.

A relação entre densidade de indivíduos da mesma espécie e número de frutos formados foi testada porque é uma medida indireta da quantidade de recursos disponíveis numa área. Parte-se do princípio de que quanto mais recursos possui o local, maior alocação disponível para o crescimento dos indivíduos e produção de flores e frutos. Alguns estudos apontam uma relação positiva entre o número de fruto formados e a densidade populacional (Leimu & Syrjänen 2002, Agren 2008). Entretanto, Bruna *et al.* (2004) mostraram que o sucesso reprodutivo de *Heliconia acuminata*, espécie que ocorre na Amazônia, não teve relação com a densidade de flores em um local. Os autores sugeriram que a ausência do efeito da densidade local na reprodução poderia ser um fenômeno geral nas florestas da Amazônia Central. Entretanto, o presente estudo mostrou a relação entre densidade e frutificação, onde os indivíduos de *Monotagma vaginatum* ou *Ischnosiphon arouma* que se encontravam sozinhos, possuíam menos frutos comparados aos inseridos em aglomerados da mesma espécie.

Os recursos disponíveis no ambiente, como luz, água e nutrientes, contribuem para o desenvolvimento e maturação dos frutos, influenciando diretamente no sucesso reprodutivo (Corbet 1998 *apud* Bruna *et al.* 2004, Brookes *et al.* 2008, Shi 2010). Mas, podem também influenciar indiretamente, através da formação e crescimento de novas plântulas e produção de flores. Quanto maior o número de plantas co-específicas numa área e de flores abertas no indivíduo, maior atração e constância dos polinizadores, maior o sucesso reprodutivo (Kunin 1997, Bosch & Waser 1999, Knight 2003). Entretanto, nem sempre há uma correlação positiva entre o número de plantas co-específicas e o sucesso reprodutivo (Kirchner *et al.* 2005, Elliott & Irwin 2009). Neste estudo, o número de indivíduos de Marantaceae em uma área e a quantidade de flores abertas no indivíduo não foram fatores que contribuíram para atração dos polinizadores e a frequência destes não influenciou no sucesso reprodutivo de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*. Com isso, os recursos disponíveis no ambiente, possivelmente, são fatores que contribuem diretamente para produção de frutos nas espécies estudadas. Horvitz & Schemske (1988) e Schemske & Horvitz (1988) inferiram a baixa formação de frutos maduros e produção de sementes em *Calathea ovandensis* (Marantaceae) à falta de luz e/ou nutrientes.

Estudos apontam que o sucesso reprodutivo de espécies auto-compatíveis dependem mais dos fatores extrínsecos do que o serviço do polinizador (Mustajarvi *et al.* 2001). Entretanto, mesmo que as espécies em estudos sejam auto-compatíveis (capítulo 1), a visita e comportamento do polinizador as flores das espécies estudadas é indispensável para o desencatilhamento do estilete e transporte do pólen.

*Monotagma vaginatum* é uma espécie que pode formar frutos sem que haja necessidade do polinizador, pois a transferência do pólen para o estigma pode acontecer ainda no botão (capítulo 1). Entretanto, a formação de frutos foi baixa, quando o contrário era o

esperado. Este resultado reforça o quanto os recursos disponíveis no ambiente (luz e/ou nutrientes) são importantes para a formação dos frutos.

Luz é um dos recursos que pode contribuir tanto para produção de frutos como para crescimento de novos indivíduos (Niesebaum 1993, Kilkenny & Galloway 2008). Plantas que crescem expostas ao sol muitas vezes produzem mais flores e frutos comparadas as que crescem na sombra (Kilkenny & Galloway 2008, Nolasco *et al.* 2013). Entretanto, os resultados não mostraram uma relação significativa entre luz e produção de frutos como também entre luz e densidade de indivíduos co-específicos numa área. O número de frutos formados e o número de indivíduos numa área não diferiram em locais mais ou menos iluminados.

Além de luz, os nutrientes do solo são recursos que contribuem direta e indiretamente para o sucesso reprodutivo das espécies (Montalvo & Ackerman 1987, Palmiotto *et al.* 2004, Ne'eman *et al.* 2006). Como a luz não foi um recurso correlacionado à densidade de plantas co-específicas e ao sucesso reprodutivo das espécies em estudo, os nutrientes do solo podem ser o fator que contribui para o crescimento de indivíduos e para produção de frutos.

#### Fatores que influenciam na atração dos polinizadores

A quantidade de flores abertas diariamente no indivíduo e o número de indivíduos em floração de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* na população não influenciaram na composição e frequência dos polinizadores às flores. Indivíduos com muitas ou poucas flores abertas, sozinhos ou em aglomerados não influenciaram no espectro de polinizadores, assim como na atração deles as flores.

A densidade populacional e o número de flores abertas em uma população, assim como o local onde a planta está inserida, são fatores que influenciam a taxa de visitas do polinizador. A grande produção de flores pode ser uma estratégia que garante a atração de

grande número de polinizadores (Thompson 2001, Jurgens *et al.* 2009). De acordo com Kennedy (2000), o número de flores por inflorescência, a densidade de indivíduos da população e o habitat são fatores que podem determinar quantos polinizadores podem visitar uma determinada espécie de Marantaceae. Espécies de *Calathea* (Marantaceae) geralmente recebem visitas de poucos polinizadores e a ocorrência de dois ou mais polinizadores visitando a mesma espécie está quase sempre correlacionada com a densidade populacional da planta (Kennedy 1978). Kennedy (1983) mostrou que o percentual de flores polinizadas variava dependendo da localização da planta na população. Locatteli *et al.* (2004), estudando *Saranthe klotzschina* (Marantaceae) sugeriram que a grande quantidade de flores abertas em indivíduos aglomerados era um dos fatores responsáveis pela atração de um grande espectro de visitantes florais. Em *Thalia geniculata*, outra Marantaceae, houve uma relação entre o número de plantas co-específicas em um local e o número de flores visitadas e desencantadas pelo polinizador (Davis 1987). Segundo o autor, os polinizadores preferiam forragear em áreas onde havia maior densidade populacional porque gastavam menos energia se movimentando entre as flores.

A densidade populacional pode ter um efeito positivo na atração do polinizador, aumentando a taxa de visitas (Kunin 1997, Bosch & Waser 1999, Thompson 2001, Mustajarvi *et al.* 2001, Ward & Johnson 2005). Entretanto, este efeito nem sempre é positivo, pois alguns estudos não encontraram nenhum efeito (Bosch & Waser 2001, Kirchner *et al.* 2005, Makino *et al.* 2007, Elliott & Irwin 2009, Jacquemyn & Brys 2010, Lázaro *et al.* 2013) ou até mesmo efeito negativo (Moeller 2004, Zhao *et al.* 2007). Teixeira (2005), estudando três espécies de Marantaceae, encontrou resultado semelhante ao apresentado no presente estudo. O número de flores abertas no indivíduo não influenciou na frequência de visitas dos polinizadores de *Calathea pernambucica*, *Helyante hexantha* e *Stromanthe tonckat*.

Como a quantidade de néctar oferecida por *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* é pequena e não há nova produção durante a antese, pode ser um fator que desestimule as abelhas visitarem com frequência as flores. A floresta amazônica oferece uma grande diversidade de recursos florais e como os polinizadores são generalistas, tendem a visitar diversas fontes de recursos. Quanto mais próximas estas fontes estão das flores das espécies de Marantaceae, maiores podem ser as chances delas serem visitadas, independente da quantidade de flores abertas no indivíduo. Assim, um fator importante na atração dos polinizadores às flores, possivelmente, é a proximidade e quantidade dos recursos florais ofertados no entorno (capítulo 1).

Outro fator que influenciou na atração dos polinizadores às flores foi a luminosidade. A frequência dos polinizadores em flores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* foi maior em locais mais iluminados. Kennedy (1983), estudando *Calathea insignis*, observou que as plantas localizadas em bordas ou clareiras recebiam mais visitas comparadas as localizadas no interior da floresta, a poucos metros da borda. Este resultado, possivelmente, estava associado a luminosidade ou ao entorno na floresta. A luz e temperatura aumentam ou diminuem a capacidade de voo das abelhas, principalmente das solitárias, exemplo das abelhas Euglossini, pois elas possuem baixa capacidade regulatória (Morato & Campos 2000).

As abelhas respondem melhor a capacidade de voo em dias mais quentes com temperaturas mais elevadas, preferindo forragear nestes períodos (Herrera 1995, Alonso 2004, Kilkenny & Galloway 2008). Com isso, a luz pode influenciar a taxa de visitação dos polinizadores. Mas, a atividade dos polinizadores depende de uma combinação de fatores, não só abióticos, mas da quantidade de recursos florais ofertados, assim como das necessidades energética requeridas por cada espécie polinizadora, que depende do seu tamanho corporal e de seu comportamento (Polatto *et al.* 2014).



Neste estudo, as análises estatísticas apontam que os fatores extrínsecos à planta são responsáveis pela atração dos polinizadores as flores. A luminosidade e, possivelmente, as espécies em floração no entorno, garantem maior atração dos polinizadores. Entretanto, não é a frequência dos polinizadores que garantirá o maior sucesso reprodutivo das espécies, e sim, o comportamento destes nas flores, através da eficiência no transporte de pólen, pois flores de Marantaceae possuem uma única chance de serem polinizadas. Além disso, sugere-se que os nutrientes do solo são recursos importantes para o desenvolvimento e maturação dos frutos, contribuindo, assim, para o sucesso reprodutivo das espécies. Entretanto, experimentos com disponibilidade de nutrientes são necessários para conclusões mais precisas sobre os fatores que influenciam na formação de frutos das espécies.

Agradecimentos- Ao Sr. Célio Correia e Erika Portela pela ajuda de campo. Ao Dr. Thierry Gasnier pelo auxílio e discussões estatísticas. A Thaysa Moura pela leitura e sugestões ao manuscrito. Ao Sr. Marco Mendonça (UFAM), Sr. Rubenildo da Silva (INPA), Comandante Edimundo Palaia (CIGS) e Marcos Antônio pelas autorizações concedidas para o desenvolvimento do estudo nas reservas. Ao apoio logístico fornecido pela Universidade Federal do Amazonas (UFAM) para execução do trabalho de campo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa.

### **Referências Bibliográficas**

- ÅGREN, J., EHRLÉN, J. & SOLBRECK, C. 2008. Spatio-temporal variation in fruit production and seed predation in a perennial herb influenced by habitat quality and population size. *Journal of Ecology* 96: 334-345.
- AIZEN, M.A. & HARDER, L.D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.

- ALONSO, C. 2004. Early blooming's challenges: extended flowering season, diverse pollinator assemblage and the reproductive success of gynodioecious *Daphne laureola*. *Annals of Botany* 93:61-66.
- ANDERSSON, L. 1998. Marantaceae. *In* The families and genera of vascular plants. Flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (K. Kubitzki, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p.278-293.
- BOSCH, M. & WASER, N.M. 1999. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 86:871-879.
- BOSCH, M. & WASER, N.M. 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. *Oecologia* 126:76-83.
- BROOKES, R.H & JESSON, L.K. 2008. A test of simultaneous resource and pollen limitation in *Stylidium armeria*. *New Phytologist* 179:557-565.
- BRUNA, E.M., KRESS, W.J., MARQUES, F. & SILVA, O.F. 2004. *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica* 34: 467-471.
- CAMPBELL, D.R. & HALAMA, K.J. 1993. Resource and Pollen Limitations to Lifetime Seed Production in a Natural Plant Population. *Ecology* 74:1043-1051.
- CARUSO, C.M. 2000. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 54:1546-1557.
- CASTRO, S., LOUREIRO, J., FERRERO, V., SILVEIRA, P. & NAVARRO, L. 2013. So many visitors and so few pollinators: variation in insect frequency and effectiveness governs the reproductive success of an endemic milkwort. *Plant Ecology* 214:1233-1245.

- COSTA, F.R.C, ESPINELLI, F.P. & FIGUEIREDO, F.O.G. 2008. Guia de marantáceas da Reserva Ducke e da Reserva Biológica do Uatumã. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- DAVIS, M.A. 1987. The role of flower visitors in the explosive pollination of *Thalia geniculata* (Marantaceae), a Costa Rican marsh plant. Bulletin of Torrey Botanical Club 114: 134-138.
- ELLIOTT, S.E. & IRWIN, R.E. 2009. Effects of flowering plant density on pollinator visitation, pollen receipt, and seed production in *delphinium barbeyi* (ranunculaceae). American Journal of Botany 96: 912-919.
- HERRERA, C.M. 1995. Floral Biology, Microclimate, and Pollination by Ectothermic Bees in an early-blooming herb. Ecology 76: 218-228.
- HERRERA, C.M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to forest floor irradiance mosaic. Oikos 78:601-611.
- HERRERA, C.M., CASTELLANOS, M.C. & MEDRANO, M. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In Ecology and evolution of flowers (L.D. Harder & S.C. Barrett, eds.). Oxford University Press, Oxford, p.278-294.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. Ecology 69: 1741-1745.
- IMPERATRIZ-FONCESA, V.L.; CANHOS, D.A.L.; ALVES, D.A. & SARAIVA, A.M. 2012. Polinizadores e Polinização – um Tema Global. In Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais. (V.L. Imperatriz-Fonseca *et. al*, org.). Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.25-45.

- JACQUEMYN, H. & BRYN, R. 2010. Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food-deceptive orchid: a five-year study. *Plant Biology* 12: 145-153.
- JOHN, R., DALLING, J.W., HARMS, K.E., YAVITT, J.B., STALLARD, R.F., MIRABELLO, M., HUBBELL, S.P., VALENCIA, R., NAVARRETE, H., VALLEJO, M. *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS* 104: 864-869.
- JÜRGENS, A., BOSCH, S.R., WEBBER, A.C., WITT, T., FRAME, D. & GOTTSBERGER, G. 2009. Pollination biology of *Eulophia alta* (Orchidaceae) in Amazonia: effects of pollinator composition on reproductive success in different populations. *Annals of Botany* 104: 897-912.
- 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 de Sal., Bijagua, Rattlesnake Plant). *In Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.). University of Chicago Press, Chicago, p.204-206.
- KENNEDY, H. 2000. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. *In Monocots: systematics and evolution* (K.L.Wilson & D.A. Morrison, eds.). Csiro, Melbourne, p. 335-344.
- KILKENNY ,F.F. & GALLOWAY, L.F. 2008. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia* 155: 247-255.
- KIRCHNER, F., LUIJTEN, S.H., IMBERT, E., RIBA, M., MAYOL, M., GONZÁLEZMARTINEZ, S.C., MIGNOT, A. & COLAS, B. 2005. Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111:130-142.

- KNIGHT, T.M. 2003. Floral density, pollen limitation, and reproductive success in *Trillium grandiflorum*. *Oecologia* 442: 557-563.
- KOLB, A. 2005. Reduced reproductive success and offspring survival in fragmented populations of the forest herb *Phyteuma spicatum*. *Journal of Ecology* 93: 1226-1237.
- KUNIN, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- LAZÁRO, A., JAKOBSSON, A. & TOTLAND, Ø. 2013. How do pollinator visitation rate and seed set relate to species' floral traits and community context? *Oecologia* 173: 881-893.
- LE CORFF, J. 1993. Effects of light and nutrient availability on chasmogamy and cleistogamy in an understory tropical herb, *Calathea micans* (Marantaceae). *American Journal of Botany* 80:1392-1399.
- LEIMUN, R. & SYRJÄNEN, K. 2002. Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae). *Oikos* 98: 229-238.
- LOCATELLI, E., MACHADO, I.C. & MEDEIROS, P. 2004. *Saranthe klotzchiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 757-765.
- LEY, A.C.; CLASSEN-BOCKHOFF, R. 2013. Breeding system and fruit set in African Marantaceae. *Flora* 208: 532-537.
- MAKINO, T.T., OHASHI, K. & SAKAI, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology* 21: 87-95.

- MARTÍNEZ DEL RIO, C. & BÚRQUEZ, A. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica* 18:28-31.
- MITCHELL, R.J. 1993. Adaptive significance of *Ipomopsis* aggregate nectar production: observation and experiment in the field. *Evolution* 47: 25-35.
- MITCHELL, R.J., KARRON, J.D., HOLMQUIST, K.G. & BELL, J. M. 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology* 18: 116-124.
- MOELLER, D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3289-301.
- MONTALVO, A.M. & ACKERMAN, M.D. 1987. Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). *Biotropica* 19:24-31.
- MONTGOMERY, R. & CHAZDON, R. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- MORATO, E.F. & L.A. DE O. CAMPOS. 2000. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. *Revista brasileira de Zoologia*. 17: 429-444.
- MURCIA, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 62:1278-1287.
- MUSTAJÄRVI, K., SIIKAMÄKI, P., RYTKÖNEN, S. & LAMMI, A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80-87.
- NE'EMAN, G., NE'EMAN, R. & ELLISON, A.M. 2006. Limits to reproductive success of *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae). *American Journal of Botany* 93: 1660-1666.
- NIESENBAUM, R.A. 1993. Light or pollen - seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81: 315-324.

- NOLASCO, E.C., COELHO, A. G. & MACHADO, C.G. 2013. First verified record of ornithophily in *Calathea* (Marantaceae). *Bioscience Journal* 29: 1328-1338.
- OLLERTON, J.; WINFREE, R. & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- PALMIOTTO, P. A., S. J. DAVIES, K. A. VOGT, M. S. ASHTON, D. J. VOGT & ASHTON, P. S. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Ecology* 92: 609-623.
- POLATTO, L.P., CHAUD-NETTO, J. & ALVES-JUNIOR, V.V. 2014. Influence of Abiotic Factors and Floral Resource Availability on Daily Foraging Activity of Bees. *Journal Insect Behavior* 1: 1-20
- SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M., GUITIÁN, J., MEDRANO, M., HERRERA, C.M., REY, P.J. & CERDÁ, X. 2005. Plant traits, environmental factors, and pollinator visitation in winterflowering *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 96:845-852.
- SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 1988: 1128-1137.
- SHI, X., WANG, J.-C., ZHANG, D.Y. GASKIN, J. & PAN, B.R. 2010. Pollen source and resource limitation to fruit production in the rare species *Eremosparton songoricum* (Fabaceae). *Nordic Journal of Botany* 28: 1-7.
- TEIXEIRA, L.A.G. 2005. Mecanismos de polinização e sistema reprodutivo de espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco.
- TERBORGH, J., & MATHEWS, J. 1999. Partitioning of the understorey light environment by two Amazonian treelets. *Journal Tropical Ecology* 15: 751-763.

- THOMPSON, J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394.
- WAITES, A.R. & ÅGREN J. 2004. Pollinator visitation, stigmatic pollen loads and among-population variation in seed set in *Lythrum salicaria*. *Journal of Ecology* 92: 512-526.
- WARD, M. & JOHNSON, S.D. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos* 108: 253-262.
- ZHAO, Z., HE, Y., WANG, M. & DU, G. 2007. Variation of flower size and reproductive traits in self-incompatible *Thollius ranunculoides* (Ranunculaceae) among local habitats at Alpine Meadow. *Plant Ecology* 193: 241-251.



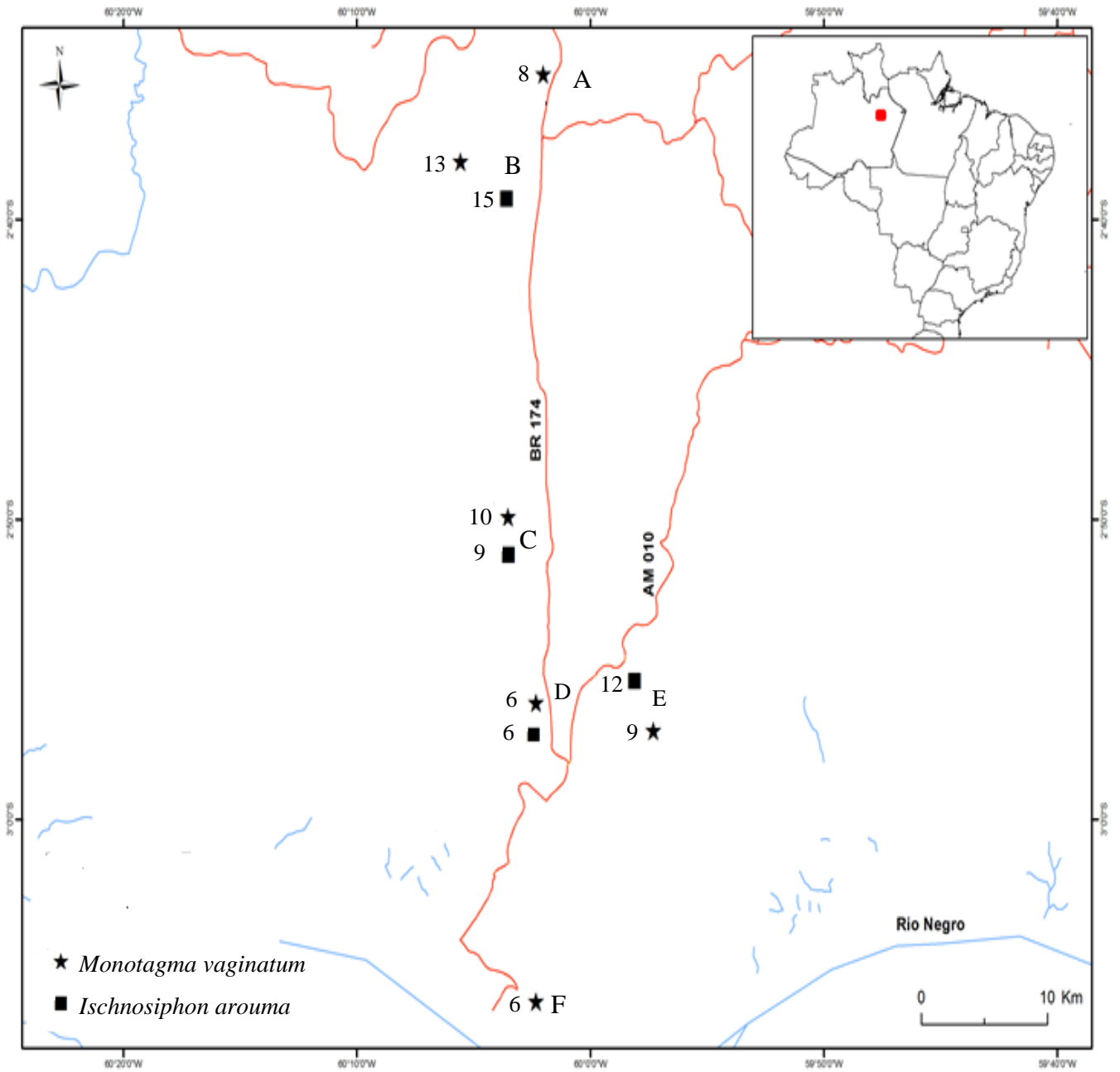


Figura 1

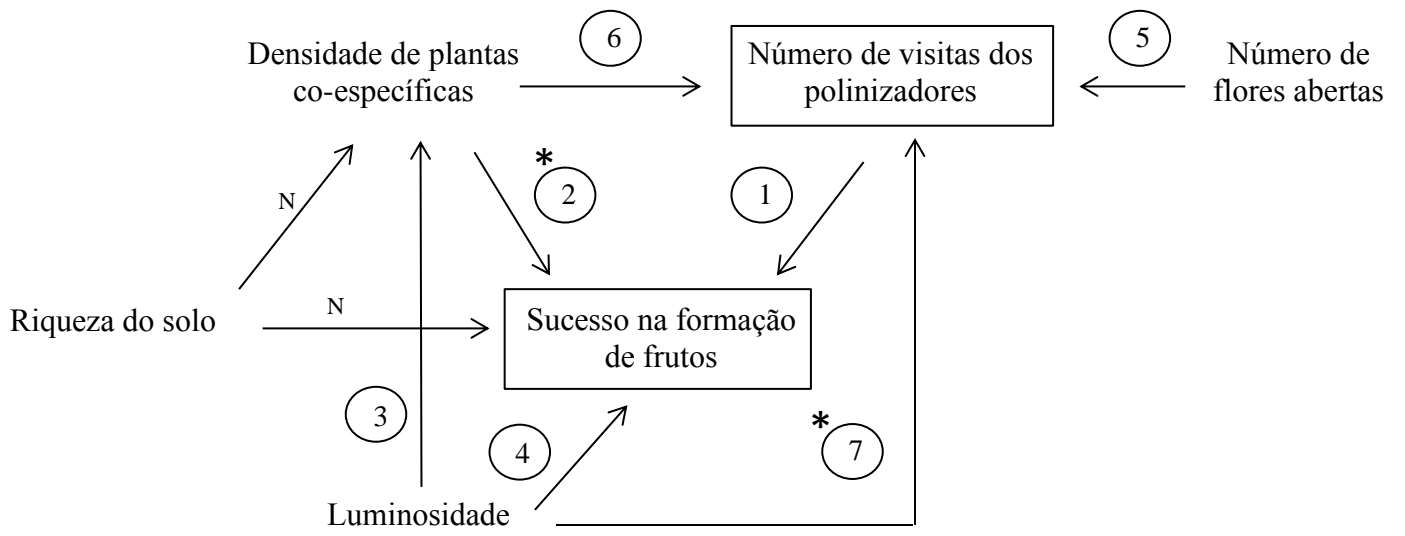


Figura 2

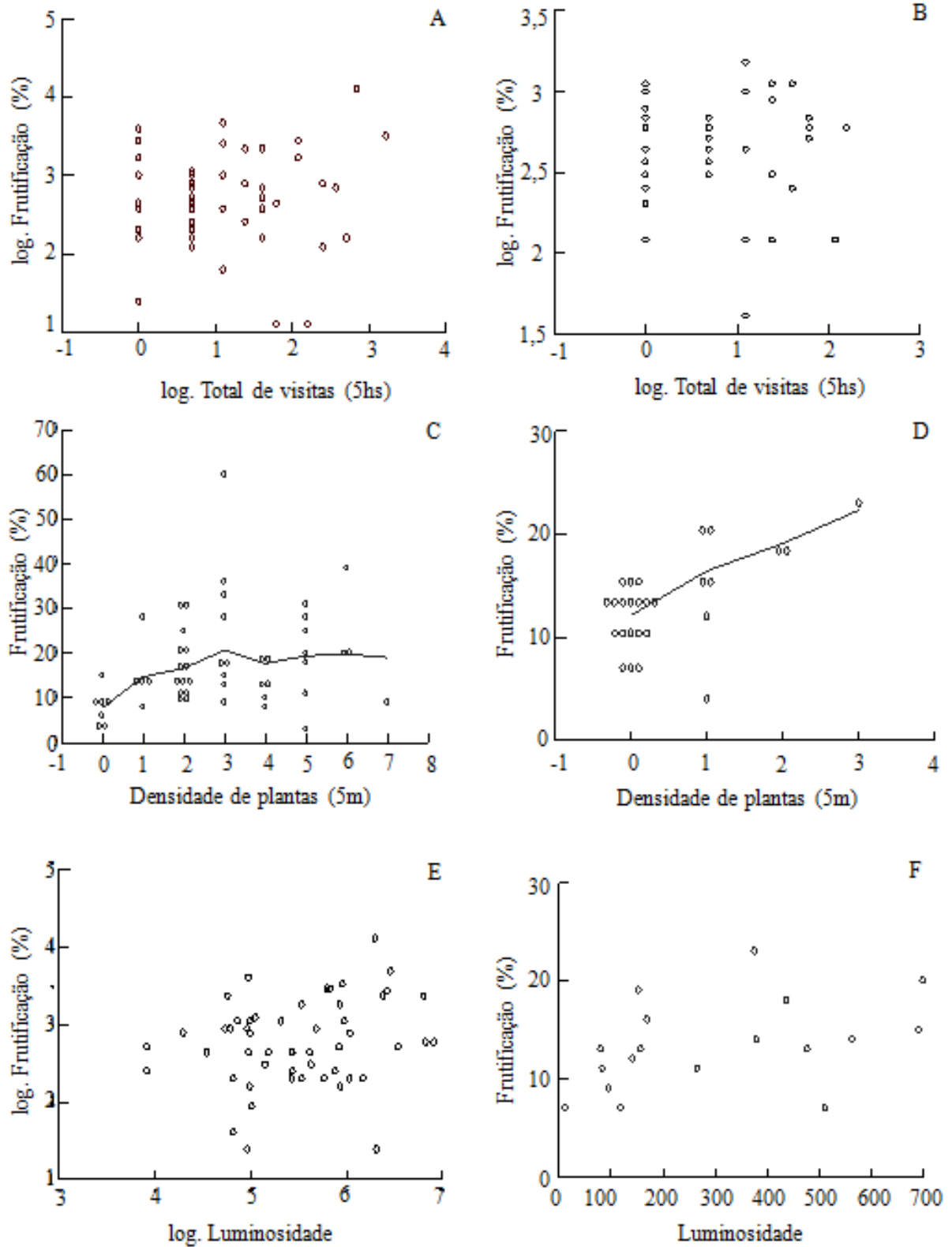


Figura 3

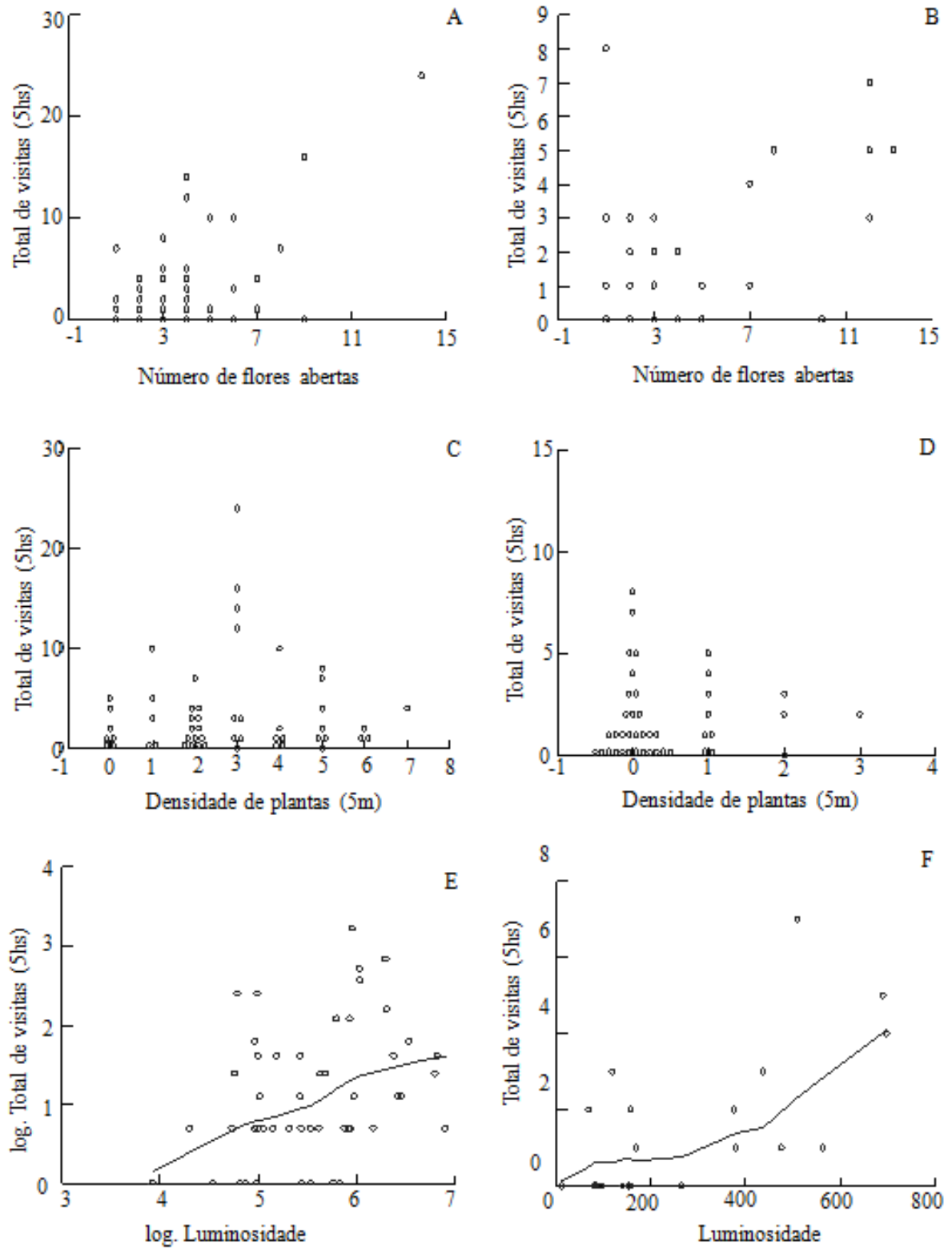


Figura 4

Figura 1. Áreas de estudo: Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA (A); Fazenda Experimental da UFAM (B); RPPN Sítio Bons Amigos (C); Área de capoeira Km 5 da BR 174 (D); Reserva Florestal Adolpho Ducke (E); Centro de Instrução de Guerra na Selva- CIGS (F). Manaus, AM, Brasil. Os símbolos correspondem as espécies de Marantaceae e os números , a quantidade de censos feitos em cada área.

Figura 2. Fluxograma mostrando as relações existentes entre as variáveis analisadas. As setas indicam as possíveis variáveis que influenciam o sucesso na formação de frutos e no número de visitas dos polinizadores às flores de duas espécies de Marantaceae. (N) relação não testada. (\*) Relações significativas.

Figura 3. Análise entre possíveis variáveis que influenciam no sucesso reprodutivo de duas espécies de Marantaceae. Relações entre o número de visitas dos polinizadores e o número de frutos formados (%) em *Monotagma vaginatum* (A) e *Ischnosiphon arouma* (B). Relação entre a densidade de plantas co-específicas a cinco metros e o número de frutos formados (%) em *Monotagma vaginatum* (C) e *Ischnosiphon arouma* (D). Relação entre a luminosidade e o número de frutos formados (%) em *Monotagma vaginatum* (E) e *Ischnosiphon arouma* (F). A linha nos gráficos representa a tendência da relação nas análises que foram significativas, utilizando a função smoothing LOWESS.

Figura 4. Análise entre possíveis variáveis que influenciam na atração dos polinizadores em duas espécies de Marantaceae. Relações entre o número de flores abertas e o número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* (A) e *Ischnosiphon arouma* (B). Relação entre a densidade de plantas co-específicas a cinco metros e o número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* (C) e *Ischnosiphon arouma* (D). Relação entre a

luminosidade e o número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* (E) e *Ischnosiphon arouma* (F). A linha nos gráficos representa a tendência da relação nas análises que foram significativas, utilizando a função smoothing LOWESS.

Tabela 1. Análise das variáveis que possivelmente influenciam na formação de frutos e no número de visitas dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*. Todas as análises foram feitas pelo teste de correlação de Spearman. O nível de significância é de 0,05. Relação entre o número de visitas dos polinizadores e a porcentagem de frutos formados (1). Relação entre a densidade de plantas co-específicas e a porcentagem de frutos formados (2). Relação entre a luminosidade e a densidade de plantas co-específicas (3). Relação entre a luminosidade e a porcentagem de frutos formados (4). Relação entre o número de flores abertas e o número de visitas dos polinizadores (5). Relação entre a densidade de plantas co-específicas e o número de visitas dos polinizadores (6). Relação entre a luminosidade e o número de visitas do polinizador (7).

Relações	<i>Monotagma vaginatum</i>		<i>Ischnosiphon arouma</i>			
		p	Z	p	Z	
1	Não	0,448	0,749	Não	0,808	0,243
2	Sim	0,007	2,699	Sim	0,000	4,190
3	Não	0,085	1,725	Não	0,412	0,820
4	Não	0,088	1,512	Não	0,045	3,544
5	Não	0,507	0,663	Não	0,079	1,755
6	Não	0,221	1,223	Não	0,276	1,090
7	Sim	0,000	3,918	Sim	0,000	4,153

### 3. CONCLUSÕES

- As espécies estudadas possuem pico de floração na época chuvosa, exceto *Calathea hopkinsii* que floresce o ano inteiro com dois picos de floração.
- Das cinco espécies estudadas, *Monotagma densiflorum* foi a única que teve como polinizador legítimo uma espécie de beija-flor.
- Não ocorreu variação espacial na composição dos polinizadores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma* nas populações em estudo.
- Não ocorreu variação temporal na composição dos polinizadores de *Monotagma vaginatum*, *Calathea hopkinsii*, *Ischnosiphon arouma* e *Ischnosiphon polyphyllus* nas populações em estudo.
- Abelhas Euglossini de grande porte com glossa longa foram as mais frequentes em *Ischnosiphon polyphyllus*, espécie de maior tamanho floral e tubo mais longo entre as espécies em estudo.
- Abelhas Euglossini de pequeno porte com glossa curta foram as mais frequentes em *Monotagma vaginatum*, espécie de menor tamanho floral e tubo mais curto entre as espécies em estudo.
- As abelhas polinizadoras das espécies em estudo são generalistas na coleta dos recursos florais, tendo sido reconhecidos 46 tipos polínicos aderidos ao corpo das mesmas.
- Houve relação entre a densidade de plantas co-específicas e o sucesso reprodutivo de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*.
- A quantidade de flores abertas diariamente no indivíduo e o número de indivíduos co-específicos florados na população não influenciaram na composição e frequência dos polinizadores às flores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*.



- A luminosidade influenciou na atração dos polinizadores às flores de *Monotagma vaginatum* e *Ischnosiphon arouma*.

#### 4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERMAN, J.D.; MESLER, M.R.; LU, K.L.; MONTALVO, A.M. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? **Biotropica**, v.14, p. 241-248, 1982.

ANDERSSON, L. Revision of *Maranta* subgen. *Maranta* (Marantaceae). **Nordic Journal of Botany**, v.6, p. 729-756, 1982.

ANDERSSON, L. Marantaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **The families and genera of vascular plants. Flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)**. Berlin: Springer-Verlag, 1998, p. 278-293.

ARNS, K.Y.; MAYO, S.J.; ALVES, M.V. Morfologia de Marantaceae ocorrente no estado de Pernambuco, Brasil. **Iheringia**, v.57, p. 3-20, 2002.

BARRETO, A.; FREITAS, L. Atributos florais em um sistema de polinização especializado: *Calathea cylindrica* (Roscoe) K. Schum. (Marantaceae) e abelhas Euglossini. **Revista Brasileira de Botânica**, v.30, p. 421-431, 2007.

BOSCH, M.; WASER, N.M. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). **American Journal of Botany**, v.86, p. 871-879, 1999.

CLASSEN-BOCKHOFF, R.; PISCHTSCHAN, E. The explosive style in Marantaceae – Preliminary results from anatomic studies. In: SPAT, H-CH.; SPERL, G. (Eds.). **Plant Biomechanics**. New York: Thieme-Verlag, 2000, p.515-521.

CLASSEN-BOCKHOFF, R.; HELLER, A. Style release experiments in four species of Marantaceae from the Golfo Dulce area, Costa Rica. **Stapfia**, v.88, p. 557-571, 2008.

COSTA, F.R.C.; ESPINELLI, F.P. ; FIGUEIREDO, F.O.G. **Guia de marantáceas da Reserva Ducke e da Reserva Biológica do Uatumã**. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2008.

DAHLGREN, R.M.; CLIFFORD, H.T.; YEO, P.F. **The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy.** Berlin: Springer-Verlag, 1985.

DAVIS, M.A. The role of flower visitors in the explosive pollination of *Thalia geniculata* (Marantaceae), a Costa Rican marsh plant. **Bulletin of Torrey Botanical Club**, v.114, p. 134-138, 1987.

EAST, E.M. The distribution of self-sterility in the flowering plants. **Proceedings American Philosophical Society**, v.82, p. 449-518, 1940.

ENDRESS, P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.** Cambridge: Cambridge University Press, 1994.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology.** New York: Pergamon Press, 1979.

GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. In: WASER, N.M.; OLLERTON, J. (Eds.). **Plant-pollinator interactions – from specialization to generalization.** Chicago: The University of Chicago Press, 2006, p.145-166.

HERRERA, C.M. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. **Ecology**, v.76, p. 1516-1524, 1995.

HERRERA, C.M.; CASTELLANOS, M.C.; MEDRANO, M. Geographical contexto floral evolution: towards in improved research programme in floral diversification. In: HARDER, L.D.; BARRETT, S.C. (Eds.). **Ecology and evolution of flowers.** Oxford: Oxford University Press, 2006, p.278-294.

HEYWOOD, V.H. **Flowering plants of the world.** Oxford: Oxford University Press, 1978.

HORVITZ, C.C.; SCHEMSKE, D.W. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. **Ecology**, v.71, p. 1085-1097, 1990.

JANZEN, D.H. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, v.171, p. 203-205, 1971.

KENNEDY, H. Notes on Central American Marantaceae I. New species and records from Panamá and Costa Rica. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.60, p. 413-426, 1973.

KENNEDY, H. Unusual floral morphology in a high altitude *Calathea* (Marantaceae). **Brenesia**, v.12, p.1-9, 1977.

KENNEDY, H. Systematic and pollination of the “closed-flowered” species of *Calathea* (Marantaceae). **University of California Publication in Botany**, v.71, p. 1-90, 1978.

KENNEDY, H. *Calathea insignis*. (Hoja Negra, Hoja de Sal, Bijagua, Rattlesnake Plant). In: JANZEN, D.H. (Ed.). **Costa Rican Natural History**. Chicago: University of Chicago Press, 1983, p.204-206.

KENNEDY, H. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In: WILSON, K.L.; MORRISON, D.A. (Eds.). **Monocots: systematics and evolution**. Melbourne: Csiro, 2000, p. 335-344.

KILKENNY, F.F.; GALLOWAY, L.F. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. **Oecologia**, v. 155, p. 247-255, 2008.

KRESS, W.J.; BEACH, J.H. Flowering plant reproductive systems. In: MCDADE, L.A; *et.al.* (Eds.). **La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press, 1994, p. 161-387.

LADD, P.G. Pollen presenters in the flowering plants – form and function. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.115, p. 165-195, 1994.

LEITE, A.V.; MACHADO, I.C. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinizadores de duas espécies simpátricas de Marantaceae em um fragmento de floresta atlântica, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.2, p. 221-231, 2007.

LOCATELLI, E.; MACHADO, I.C.; MEDEIROS, P. *Saranthe klotzchiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, p. 757-765, 2004.

LEY, A.C.; CLASSEN-BOCKHOFF, R. Pollination syndromes in African Marantaceae. **Annals of Botany**, v.104, p. 41-56, 2009.

LEY, A.C.; CLASSEN-BOCKHOFF, R. Breeding system and fruit set in African Marantaceae. **Flora**, v.208, p. 32-537, 2013.

MELO, L. N. T. **Biologia floral e polinização de duas espécies de Marantaceae em duas florestas de terra-firma na Amazônia central**. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2008, Dissertação (Mestrado em Botânica).

MITCHELL, R.J. Adaptative significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: observation and experiment in the field. **Evolution**, v.47, p. 25-35, 1993.

MUSTAJÄRVI, K. *et al.* Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. **Journal of Ecology**, v.89, p. 80-87, 2001.

NIESENBAUM, R.A. Light or pollen - seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. **Journal of Ecology**, v.81, p. 315-324, 1993.

NOLASCO, E.C.; COELHO, A. G.; MACHADO, C.G. First verified record of ornithophily in *Calathea* (Marantaceae). **Bioscience Journal**, v.29, p. 1328-1338, 2013.

OLLERTON, J.; JOHNSON, S.D.; HINGSTON, A.B. Geographical variation in diversity and specificity of pollination systems. In: WASER, N. M; OLLERTON, J. (Eds.). **Plant-pollinator interactions – from specialization to generalization**. Chicago: The University of Chicago Press, 2006, p. 283-308.

PRANCE, G.A. The pollination of Amazonian plants. In: PRANCE, G.T.; LOVEJOY, T.E. (Eds.). **Key Environments: Amazonia**. New York: Pergamon Press, 1985, 166-191.

RAMÍREZ, N.; SERES, A. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. **Plant Systematics and Evolution**, v.190, p. 129-142, 1994.

SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. *et. al.* Plant traits, environmental factors, and pollinator visitation in winterflowering *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). **Annals of Botany**, v.96, p. 845-852, 2005.

SCHEMSKE, D.W.; HORVITZ, C.C. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. **Science**, v.225, p. 519-521, 1984.

SCHEMSKE, D.W.; HORVITZ, C.C. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. **Ecology**, v.1988, p. 1128-1137, 1988.

SCHEMSKE, D.W.; HORVITZ, C.C. Temporal variation in selection on a floral character. **Evolution**, v.43, p. 461-465, 1989.

SERES, A.; RAMÍREZ, N. Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de un bosque nublado venezolano. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.82, p. 61-81, 1995.

STEBBINS, G.L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.1, p. 307-326, 1970.

TEIXEIRA, L.A.G. **Mecanismos de polinização e sistema reprodutivo de espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco, Nordeste do Brasil**. Pernambuco: Universidade Federal de Pernambuco, 2005, Tese (Doutorado em Biologia Vegetal).

THOMPSON, H. Systematics and pollination of the “closed-flowered” species of *Calathea* (Marantaceae). **University of California Publications in Botany**, v.71, p. 1-90, 1978.

THOMPSON, J.D. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in generalist pollination system? **Oecologia**, v.126, p. 386-394, 2001.

VOGEL, S.; WESTERKAMP, C. Pollination: an integrating factor of biocenoses. In: SEITZ, A.; LOESCHKE, V. (Eds.). **Species Conservation: A Population-Biological Approach**. Basel, Switzerland: Birkhäuser Verlag, 1991.

WARD, M.; JOHNSON, S.D. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). **Oikos**, v.108, p. 253-262, 2005.

WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V. *et. al.* Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, v.77, p.1043-1060, 1996.

YEO, P.F. Secondary pollen presentation: form, function and evolution. **Plant Systematics and Evolution**, v. 6, p. 1-268, 1993.

**ANEXOS**



## NORMAS REVISTA BRASILEIRA DE BOTÂNICA

A *Revista Brasileira de Botânica* (RBB), periódico editado pela Sociedade Botânica de São Paulo (SBSP), publica artigos originais de pesquisa completos e notas científicas em Ciências Vegetais, em Português, Espanhol ou Inglês, sendo recomendado este último.

Os manuscritos completos (incluindo figuras e tabelas), **em quatro cópias**, devem ser enviados ao Editor Responsável da Revista Brasileira de Botânica, Caixa Postal 57088, 04089-972 São Paulo, SP, Brasil, acompanhados do “formulário para submissão de trabalhos” encontrado no site: [www.botanicasp.org.br](http://www.botanicasp.org.br). Recomenda-se a consulta das instruções constantes nesse endereço eletrônico. A aceitação inicial dos trabalhos depende de decisão do Corpo Editorial. Os artigos são avaliados por um editor de área e por, pelo menos, dois das respectivas áreas de especialidade. Os artigos devem conter as informações estritamente necessárias para a sua compreensão. Artigos que excedam 15 páginas impressas (cerca de 30 páginas digitadas, incluindo figuras e tabelas), poderão ser publicados, a critério do Corpo Editorial. **Fotografias coloridas** poderão ser publicadas, a critério do Corpo Editorial, **devendo o(s) autor(es) cobrir os custos de publicação** das mesmas. As notas científicas deverão apresentar contribuição científica ou metodológica original e não poderão exceder 10 páginas digitadas, incluindo até 3 ilustrações (figuras ou tabelas). Notas científicas seguirão as mesmas normas de publicação dos artigos completos. Artigos de revisão podem ser publicados, **a convite do corpo editorial**. Serão fornecidas, gratuitamente, 20 separatas dos trabalhos nos quais pelo menos um dos autores seja sócio quite da SBSP. Para os demais casos, as separatas poderão ser solicitadas por ocasião da aceitação do trabalho e fornecidas ao preço de custo.

### Instruções aos autores

Preparar todo o manuscrito com numeração seqüencial das páginas incluindo tabelas e ilustrações utilizando: Word for Windows versão 6.0 ou superior; papel A4, todas as margens com 2 cm; fonte Times New Roman, tamanho 12 e espaçamento duplo.

Deixar apenas um espaço entre as palavras e não hifenizá-las. Usar tabulação (tecla Tab) apenas no início de parágrafos. Não usar negrito ou sublinhado. Usar itálico apenas para nomes científicos, palavras e expressões em latim ou em outra língua, descrições ou diagnoses de táxons novos e nomes e números de coletores.

### Formato do manuscrito

**Primeira página** - Título: conciso e informativo (em negrito e apenas com as iniciais maiúsculas); nome completo do(s) autor(es) (em maiúsculas); filiação e endereço completo como nota de rodapé, indicando autor para correspondência e respectivo e-mail; título resumido. Auxílios, bolsas recebidas e números de processos, quando for o caso, devem ser referidos no item Agradecimentos.

**Segunda página** - ABSTRACT (incluir título do trabalho em inglês), Key words (até 5, em inglês, ordenadas alfabeticamente), RESUMO (incluir título do trabalho em português), Palavras-chave (até 5, em português, ordenadas alfabeticamente). O Abstract e o Resumo devem conter no máximo 250 palavras.

**Texto** - Iniciar em nova página colocando seqüencialmente: **Introdução, Material e métodos, Resultados / Discussão**, Agradecimentos e **Referências bibliográficas**.

Citar cada figura e tabela no texto em ORDEM NUMÉRICA CRESCENTE.

Colocar as citações bibliográficas de acordo com os exemplos: Smith (1960) / (Smith 1960); Smith (1960, 1973); Smith (1960a, b); Smith & Gomez (1979) / (Smith & Gomez 1979); Smith *et al.* (1990) / (Smith *et al.* 1990); (Smith 1989, Liu & Barros 1993, Araujo *et al.* 1996, Sanches 1997).

Em trabalhos taxonômicos, detalhar as citações de material botânico, incluindo ordenadamente: local e data de coleta, nome e número do coletor e sigla do herbário, conforme os modelos a seguir: BRASIL. MATO GROSSO: Xavantina, s.d., *H.S. Irwin s.n.* (HB3689). SÃO PAULO: Amparo, 23-XII-1942, *J.R. Kuhlmann & E.R. Menezes 290* (SP); Matão, ao longo da BR 156, 8-VI-1961, *G. Eiten et al. 2215* (SP, US).

Os nomes de autores de táxons devem ser abreviados seguindo Brummit & Powell (1992), colocando espaços após cada ponto, como ex.: *Brassica nigra* (L.) W. D. J. Koch. O(s) nome(s) do(s) autor(es) em nível de espécie ou abaixo deve(m) ser citado(s) no Título, Resumo, Abstract e na primeira vez que aparece(m) no texto ou em Tabela. Abreviaturas de obras em trabalhos taxonômicos devem seguir o BPH.

Citar referências a resultados não publicados ou trabalhos submetidos da seguinte forma: (S.E. Sanchez, dados não publicados)

Citar números e unidades da seguinte forma:

- Escrever números até nove por extenso, a menos que sejam seguidos de unidades ou indiquem numeração de figuras ou tabelas.
- Utilizar, para número decimal, vírgula nos artigos em português ou espanhol (10,5 m) ou ponto nos artigos escritos em inglês (10.5 m).
- Separar as unidades dos valores por um espaço (exceto para porcentagens ou para graus, minutos e segundos de coordenadas geográficas); utilizar abreviações sempre que possível.
- Utilizar, para unidades compostas, exponenciação e não barras (Ex.: mg dia<sup>-1</sup> ao invés de mg/dia, µmol min<sup>-1</sup> ao invés de µmol/min).

**Não inserir espaços** para mudar de linha, caso a unidade não caiba na mesma linha.

**Não inserir figuras no arquivo do texto.**

**Referências bibliográficas** - Indicar ao lado da referência, a lápis, a(s) página(s) onde a mesma foi citada.

Adotar o formato apresentado nos seguintes exemplos:

ZAR, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed., Prentice Hall, Upper Saddle River.

YEN, A.C. & OLMSTEAD, R.G. 2000. Phylogenetic analysis of *Carex* (Cyperaceae): generic and subgeneric relationships based on chloroplast DNA. *In* Monocots: Systematics and evolution (K.L. Wilson & D.A. Morrison, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood, p.602-609.

BENTHAM, G. 1862. Leguminosae. Dalbergiae. *In* Flora brasiliensis (C.F.P. Martius & A.G. Eichler, eds.). F. Fleischer, Lipsiae, v.15, pars 1, p.1-349. DÖBEREINER, J. 1998. Função da fixação de nitrogênio em plantas não leguminosas e sua importância no ecossistema brasileiro. *In* Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros (S. Watanabe, coord.). Aciesp, São Paulo, v.3, p.1-6.

FARRAR, J.F., POLLOCK, C.J. & GALLAGHER, J.A. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science* 154:1-11.

PUNT, W., BLACKMORE, S., NILSSON, S. & LE THOMAS, A. 1999. Glossary of pollen and spore terminology. <http://www.biol.ruu.nl/~palaeo/glossary/glos-int.htm> (acesso em 10/04/2003).

Citar dissertações ou teses **somente em caráter excepcional**, quando as informações nelas contidas forem imprescindíveis para o entendimento do trabalho e quando não estiverem publicadas na forma de artigos científicos. Nesse caso, utilizar o seguinte formato:

SANO, P.T. 1999. Revisão de *Actinocephalus* (Koern.) Sano - Eriocaulaceae. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

**Não citar resumos de congressos.**

#### **Tabelas**

Usar os recursos de criação e formatação de tabela do Word for Windows. Evitar abreviações (exceto para unidades).

Colocar cada tabela em página separada e o título na parte superior conforme exemplo:

Tabela 1. Produção de flavonóides totais e fenóis totais (% de massa seca) em folhas de *Pyrostegia venusta*.

Não inserir linhas verticais; usar linhas horizontais apenas para destacar o cabeçalho e para fechar a tabela.

#### **Figuras**

Submeter **um conjunto de figuras originais** em preto e branco e **três cópias** com alta resolução.

Enviar ilustrações em pranchas (fotos ou desenhos, gráficos, mapas, esquemas) no **tamanho máximo de 23,0 × 17,5 cm**, incluindo-se, aí, o espaço necessário para a legenda. Não serão aceitas figuras que ultrapassem o tamanho estabelecido ou que apresentem qualidade gráfica ruim. Figuras digitalizadas podem ser enviadas, desde que possuam nitidez e que sejam impressas em papel fotográfico ou “glossy paper”. **Figuras em meio digital devem vir em formato .tif com, pelo menos, 600 dpi de resolução e NUNCA devem ser coladas no MS Word ou no Power Point.**

Gráficos ou outras figuras que possam ser publicados em uma única coluna (8,5 cm) serão reduzidos; atentar, portanto, para o tamanho de números ou letras, para que continuem visíveis após a redução. Tipo e tamanho da fonte, tanto na legenda quanto no gráfico, deverão ser os mesmos utilizados no texto. Gráficos e figuras confeccionados em planilhas eletrônicas **devem vir acompanhados do arquivo com a planilha original.**

Colocar cada prancha em página separada e o conjunto de legendas das figuras, seqüencialmente, em outra(s) página(s). Nos trabalhos em Português ou Espanhol, devem ser enviadas duas legendas para cada figura e tabela, uma na língua original do artigo e outra em Inglês.

Utilizar escala de barras para indicar tamanho. A escala, sempre que possível, deve vir à esquerda da figura; o canto inferior direito deve ser reservado para O(S) NÚMERO(S) DA(S) FIGURA(S). Letras devem ser utilizadas somente para legenda interna.

Detalhes para a elaboração do manuscrito são encontrados nas últimas páginas de cada fascículo. Sempre que houver dúvida consulte o fascículo mais recente da RBB.

O trabalho somente receberá data definitiva de aceite após aprovação pelo Corpo

Editorial, tanto em relação ao mérito científico quanto ao formato gráfico. A versão final do trabalho, aceita para publicação, deverá ser enviada em uma via impressa e em disquete, devidamente identificados.



## INSTRUÇÕES AOS AUTORES

ISSN 0044-5967 *versão*  
*impressa*

Como parte do processo de submissão, os autores devem verificar a conformidade da submissão em relação a todos os itens listados a seguir. Submissões que não estejam de acordo com as normas são devolvidas aos autores.

1. O tamanho máximo de um arquivo individual deve ser 2 MB.
2. O manuscrito deve ser acompanhado de uma carta de submissão indicando que: a) os dados contidos no trabalho são originais e precisos; b) que todos os autores participaram do trabalho de forma substancial e estão preparados para assumir responsabilidade pública pelo seu conteúdo; c) a contribuição apresentada à Revista não foi previamente publicada e nem está em processo de publicação, no todo ou em parte em outro veículo de divulgação. A carta de submissão deve ser carregada no sistema da Acta Amazonica como "documento suplementar".
3. Os manuscritos são aceitos em português, espanhol e inglês, mas encorajam-se contribuições em inglês. A veracidade das informações contidas numa submissão é de responsabilidade exclusiva dos autores.
4. A extensão máxima para artigos e revisões é de 30 páginas (ou 7500 palavras, excluindo a folha de rosto), dez páginas (2500 palavras) para Notas Científicas e cinco páginas para outros tipos de contribuições.
5. Os manuscritos formatados conforme as Instruções aos Autores são enviados aos editores associados para pré-avaliação. Neste primeiro julgamento são levados em consideração a relevância científica, a inteligibilidade do manuscrito e o escopo no contexto amazônico. Nesta fase, contribuições fora do escopo da Revista ou de pouca relevância científica são rejeitadas. Manuscritos aprovados na pré-avaliação são enviados para revisores (pelo menos dois), especialistas de instituições diferentes daquelas dos autores, para uma análise mais detalhada.
6. Uma contribuição pode ser considerada para publicação, se tiver recebido pelo menos dois pareceres favoráveis no processo de avaliação. A aprovação dos manuscritos está fundamentada no conteúdo científico e na sua apresentação conforme as Normas da Revista.
7. Os manuscritos que necessitam correções são encaminhados aos autores para revisão. A versão corrigida deve ser encaminhada ao Editor, via sistema da Revista, no prazo de DUAS semanas. Uma carta de encaminhamento deve ser também carregada no sistema da Revista, detalhando as correções efetuadas. Nessa carta, recomendações não incorporadas ao manuscrito devem ser explicadas. Todo o processo de avaliação pode ser acompanhado no endereço, <http://mc04.manuscriptcentral.com/aa-scielo>.
8. Seguir estas instruções para preparar e carregar o manuscrito:
  - a. Folha de rosto (Title page): Esta página deve conter o título, nomes (com último sobrenome em maiúscula), endereços institucionais completos e endereços eletrônicos dos autores. Os nomes das instituições não devem ser abreviados. Usar um asterisco (\*) para indicar o autor correspondente.  
**Carregar este arquivo selecionando a opção: "Title page"**
  - b. Corpo do manuscrito (main document). O corpo do manuscrito deve ser organizado da seguinte forma: Título, Resumo, Palavras-Chave, Introdução, Material e Métodos, Resultados, Discussão, Agradecimentos, Bibliografia Citada, Legendas de figuras e Tabelas. Para submissões em português ou espanhol incluir: título, resumo e palavras-chave em inglês.  
**Carregar este arquivo como "Main document"**
  - c. Figuras. São limitadas a sete em artigos. Cada figura deve ser carregada em arquivo separado e estar em formato gráfico (JPG ou TIFF). Deve ser em alta qualidade e com resolução de 300 dpi. Para ilustrações em bitmap, utilizar 600 dpi.

**Carregar cada um destes arquivos como "Figure".**

d. Tabelas. São permitidas até cinco tabelas por artigo. Utilizar espaço simples e a função "tabela" para digitar a tabela. As tabelas podem ser carregadas como arquivos separados OU inseridas no corpo do manuscrito (main document) após as legendas das figuras.

9. As Notas Científicas são redigidas separando os tópicos (i.e. Introdução, Material e Métodos, Resultados, Discussão) em parágrafos, mas sem incluir os títulos das seções. Notas Científicas, como no caso do artigo, também devem conter: Título, Nomes e endereços institucionais e eletrônicos dos autores, Resumo, Palavras-Chave e os tópicos do artigo completo incluindo título em inglês, abstract e keywords. São permitidas até três figuras e duas tabelas. Carregar as diferentes partes do manuscrito como descrito no Item 8.

10. Nomes dos autores e endereço institucional completo, incluindo endereço eletrônico DEVEM ser cadastrados no sistema da Revista no ato da submissão.

11. **IMPORTANTE:** Os manuscritos não formatados conforme as Normas da Revista NÃO são aceitos para publicação.

**FORMATO E ESTILO**

12. Os manuscritos devem ser preparados usando editor de texto (e.g. doc ou docx), utilizando fonte "Times New Roman", tamanho 12 pt, espaçamento duplo, com margens de 3 cm. As páginas e as linhas devem ser numeradas de forma contínua. Para tabelas ver Item 8d.

13. Título. Justificado à esquerda, com a primeira letra maiúscula. O título deve ser conciso evitando-se o uso de nomes científicos.

14. Resumo. Deve conter até 250 palavras (150 palavras no caso de Notas Científicas), deve conter de forma sucinta, o objetivo, a metodologia, os resultados e as conclusões enfatizando aspectos importantes do estudo. O resumo deve ser autossuficiente para a sua compreensão. Os nomes científicos das espécies e demais termos em latim devem ser escritos em itálico. Siglas devem ser evitadas nesta seção; porém, se necessárias, o significado deve ser incluído. Não utilizar referências bibliográficas no resumo.

15. Palavras-chave. Devem ser em número de três a cinco. Cada palavra-chave pode conter dois ou mais termos. Porém, não devem ser repetidas palavras utilizadas no título.

16. Introdução. Enfatizar o propósito do trabalho e fornecer, de forma sucinta, o estado do conhecimento sobre o tema em estudo. Especificar claramente os objetivos ou hipóteses a serem testados. Esta seção não deve exceder de 35 linhas. Não incluir resultados ou conclusões e não utilizar subtítulos na Introdução.

17. Material e Métodos. Esta seção deve ser organizada cronologicamente e explicar os procedimentos realizados, de tal modo que outros pesquisadores possam repetir o estudo. O procedimento estatístico utilizado deve ser descrito nesta seção. O tipo de análise estatística aplicada aos dados deve ser descrita. Procedimentos-padrão devem ser apenas referenciados. As unidades de medidas e as suas abreviações devem seguir o Sistema Internacional e, quando necessário, deve constar uma lista com as abreviaturas utilizadas. Equipamento específico utilizado no estudo deve ser descrito (modelo, fabricante, cidade e país de fabricação, entre parênteses). Por exemplo: "A fotossíntese foi determinada usando um sistema portátil de trocas gasosas (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)". Material testemunho (amostra para referência futura) deve ser depositado em uma ou mais coleções científicas e informado no manuscrito. NÃO utilizar sub-subtítulos nesta seção. Utilizar negrito, porém não itálico ou letras maiúsculas para os subtítulos.

18. Aspectos éticos e legais. Para estudos que exigem autorizações especiais (e.g. Comitê de Ética/Comissão Nacional de Ética em Pesquisa - CONEP, IBAMA, CNTBio, INCRA/FUNAI, EIA/RIMA, outros) informar o número do protocolo e a data de aprovação. É responsabilidade dos autores o cumprimento da legislação específica relacionada a estes aspectos.

19. Resultados. Os resultados devem apresentar os dados obtidos com o mínimo julgamento pessoal. Não repetir no texto toda a informação contida em tabelas e figuras. Algarismos devem estar separados de unidades. Por exemplo, 60 °C e NÃO 60° C, exceto para percentagem (e.g., 5% e

NÃO 5 %). Utilizar unidades e símbolos do Sistema Internacional e simbologia exponencial. Por exemplo,  $\text{cmol kg}^{-1}$  em vez de  $\text{meq}/100\text{g}$ . Não apresentar a mesma informação (dados) em tabelas e figuras simultaneamente. Não utilizar sub-títulos nesta seção.

20. Discussão. A discussão deve ter como alvo os resultados obtidos. Evitar mera especulação. Entretanto, hipóteses bem fundamentadas podem ser incorporadas. Apenas referências relevantes devem ser incluídas. As conclusões devem conter uma interpretação sucinta dos resultados e uma mensagem final que destaque as implicações científicas do trabalho. As conclusões podem ser apresentadas como um tópico separado ou incluídas no final da seção Discussão.

21. Agradecimentos devem ser breves e concisos. **Incluir agência(s)** de fomento. NÃO abreviar nomes de instituições.

22. Bibliografia Citada. Pelo menos 70% das referências devem ser artigos de periódicos científicos. As referências devem ser preferencialmente dos últimos 10 anos, evitando-se exceder 40 citações. Esta seção deve ser organizada em ordem alfabética e deve incluir apenas citações mencionadas no manuscrito. Para referências com mais de dez autores, relacionar os seis primeiros seguido de *et al.* Nesta seção, o título do periódico NÃO deve ser abreviado. Observar os exemplos abaixo:

**a) Artigos de periódicos:**

Walker, I. 2009. Omnivory and resource - sharing in nutrient - deficient Rio Negro waters: Stabilization of biodiversity? *Acta Amazonica*, 39: 617-626.

Alvarenga, L.D.P.; Lisboa, R.C.L. 2009. Contribuição para o conhecimento da taxonomia, ecologia e fitogeografia de briófitas da Amazônia Oriental. *Acta Amazonica*, 39: 495-504.

**b) Dissertações e teses:**

Ribeiro, M.C.L.B. 1983. *As migrações dos jaraquis (Pisces: Prochilodontidae) no rio Negro, Amazonas, Brasil.* Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 192p.

**c) Livros:**

Steel, R.G.D.; Torrie, J.H. 1980. *Principles and procedures of statistics: a biometrical approach.* 2da ed. McGraw-Hill, New York, 1980, 633p.

**d) Capítulos de livros:**

Absy, M.L. 1993. Mudanças da vegetação e clima da Amazônia durante o Quaternário. In: Ferreira, E.J.G.; Santos, G.M.; Leão, E.L.M.; Oliveira, L.A. (Ed.). *Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia.* v.2. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, p.3-10.

**e) Citação de fonte eletrônica:**

CPTEC, 1999. Climanalise, 14: 1-2 ([www.cptec.inpe.br/products/climanalise](http://www.cptec.inpe.br/products/climanalise)). Acesso em 19/05/1999.

**f) Citações com mais de dez autores:**

Tseng, Y.-H.; Kokkotou, E.; Schulz, T.J.; Huang, T.L.; Winnay, J.N.; Taniguchi, C.M.; *et al.* 2008. New role of bone morphogenetic protein 7 in brown adipogenesis and energy expenditure. *Nature*, 454:1000-1004.

23. Citações de referências no texto. As referências devem seguir ordem cronológica. Para duas ou mais referências do mesmo ano citar conforme a ordem alfabética. Exemplos:

**a) Um autor:**

Pereira (1995) ou (Pereira 1995).

**b) Dois autores:**

Oliveira e Souza (2003) ou (Oliveira e Souza 2003).

**c) Três ou mais autores:**

Rezende *et al.* (2002) ou (Rezende *et al.* 2002).

**d) Citações de anos diferentes (ordem cronológica):**

Silva (1991), Castro (1998) e Alves (2010) ou (Silva 1991; Castro 1998; Alves 2010).

**e) Citações no mesmo ano (ordem alfabética):**

Ferreira *et al.* (2001) e Fonseca *et al.* (2001); ou (Ferreira *et al.* 2001; Fonseca *et al.* 2001).

## **FIGURAS**

24. Fotografias, desenhos e gráficos devem ser de alta resolução, em preto e branco com alto contraste, numerados sequencialmente em algarismos arábicos. NÃO usar tonalidades de cinza em gráficos de dispersão (linhas ou símbolos) ou gráficos de barra. Em gráfico de dispersão usar símbolos abertos ou sólidos (círculos, quadrados, triângulos, ou losangos) e linhas em preto (contínuas, pontilhadas ou tracejadas). Para gráfico de barra, usar barras pretas, bordas pretas, barras listradas ou pontilhadas. Na borda da área de plotagem utilizar uma linha contínua e fina, porém NÃO usar uma linha de borda na área do gráfico. Em figuras compostas cada uma das imagens individuais deve ser identificada com uma letra maiúscula posicionada no canto superior direito, dentro da área de plotagem.

25. Evitar legendas desnecessárias na área de plotagem. Nos títulos dos eixos ou na área de plotagem NÃO usar letras muito pequenas (< tamanho 10 pt). Nos eixos usar marcas de escala internas. NÃO usar linhas de grade horizontais ou verticais, exceto em mapas ou ilustrações similares. O significado das siglas utilizadas deve ser descrito na legenda da figura. Cada eixo do gráfico deve ter o seu título e a unidade. Evitar muitas subdivisões nos eixos (cinco a seis seriam suficientes). Em mapas incluir escala e pelo menos um ponto cardeal.

26. As figuras devem ser elaboradas de forma compatível com as dimensões da Revista, ou seja, largura de uma coluna (8 cm) ou de uma página 17 cm e permitir espaço para a legenda. As ilustrações podem ser redimensionadas durante o processo de produção para adequação ao espaço da Revista. Na figura, quando for o caso, a escala deve ser indicada por uma barra (horizontal) e, se necessário, referenciadas na legenda da figura. Por exemplo, barra = 1 mm.

27. Citação de figuras no texto. As figuras devem ser citadas com letra inicial maiúscula, na forma direta ou indireta (entre parêntesis). Por exemplo: Figura 1 ou (Figura 1). Na legenda, a figura deve ser numerada seguida de ponto antes do título. Por exemplo: "Figura 1. Análise...". Definir na legenda o significado de símbolos e siglas usados. Figuras devem ser autoexplicativas.

28. Figuras de outras autorias. Para figuras de outras autorias ou publicadas anteriormente, os autores devem informar explicitamente no manuscrito que a permissão para reprodução foi concedida. Carregar no sistema da Revista (não para revisão), como documento suplementar, o comprovante outorgado pelo detentor dos direitos autorais.

29. Adicionalmente às figuras inseridas no sistema em formato TIFF ou JPG, os gráficos preparados usando Excel ou SigmaPlot podem ser carregados como arquivos suplementares (selecione a opção Not for review).

30. Ilustrações coloridas. Fotografias e outras ilustrações devem ser preferencialmente em preto e branco. Ilustrações coloridas são aceitas, mas o custo de impressão é por conta dos autores. Sem custo para os autores, podem ser usadas ilustrações em preto e branco na versão impressa e coloridas na versão eletrônica. Nesse caso, isso deve ser informado na legenda da figura. Por exemplo, adicionando a sentença: "Esta figura é colorida na versão eletrônica". Esta última informação é para os leitores da versão impressa.

31. Os autores podem ser convidados a enviar uma fotografia colorida, para ilustrar a capa da Revista. Nesse caso, não há custos para os autores.

## **TABELAS**

32. As tabelas devem ser organizadas e numeradas sequencialmente com algarismos arábicos. A numeração e o título (legenda) devem estar em posição superior à tabela. A tabela pode ter notas de rodapé. O significado das siglas e dos símbolos utilizados na tabela (cabeçalhos, etc.) devem ser descritos no título. Usar linhas horizontais acima e abaixo da tabela e para separar o cabeçalho do corpo da tabela. Não usar linhas verticais.

33. As tabelas devem ser elaboradas em editor de texto (e.g. doc ou docx) e não devem ser inseridas no texto como imagem (e.g. no formato JPG).

34. A citação das tabelas no texto pode ser na forma direta ou indireta (entre parêntesis), por

extenso, com a letra inicial maiúscula. Por exemplo: Tabela 1 ou (Tabela 1). Na legenda, a tabela deve ser numerada seguida de ponto antes do título: Por exemplo: "Tabela 1. Análise...". Tabelas devem ser autoexplicativas.

### **INFORMAÇÕES ADICIONAIS**

1. A Acta Amazonica pode efetuar alterações de formatação e correções gramaticais no manuscrito para ajustá-lo ao padrão editorial e linguístico. As provas finais são enviadas aos autores para a verificação. Nesta fase, apenas os erros tipográficos e ortográficos podem ser corrigidos. Nessa etapa, **NENHUMA** alteração de conteúdo pode ser feita no manuscrito. Se isso for necessário o manuscrito deve retornar ao processo de avaliação.

2. A Acta Amazonica não cobra taxas para publicação. Informações adicionais podem ser obtidas por e-mail [acta@inpa.gov.br](mailto:acta@inpa.gov.br). Para informações sobre um determinado manuscrito, deve-se fornecer o número de submissão.

3. As assinaturas da Acta Amazonica podem ser pagas com cheque ou vale postal. Para o exterior, a assinatura institucional custa US\$ 100,00 e a assinatura individual US\$ 75,00. Para contato: [acta@inpa.gov.br](mailto:acta@inpa.gov.br). Tel.: (55 92) 3643-3643 ou fax: (55 92) 3643-3029.