

PRIMEIRO REGISTRO DE ORNITOFILIA CONFIRMADO EM *Calathea* (Marantaceae)

FIRST VERIFIED RECORD OF ORNITHOPHILY IN *Calathea* (Marantaceae)

Erica Csekö NOLASCO^{1,4}; Aline Goes COELHO^{2,4}; Caio Graco MACHADO^{3,4}

1. Bacharel em Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS, Feira de Santana, BA, Brasil.

ecnolasco@gmail.com; 2. Doutoranda em Botânica - UEFS, Feira de Santana, BA, Brasil.;

3. Professor, Doutor, UEFS, Feira de Santana, BA, Brasil; 4. Laboratório de Ornitologia - UEFS, Feira de Santana, BA, Brasil.

RESUMO: O presente estudo investigou a fenologia de floração, a biologia floral e os visitantes florais de *Calathea acrocata*. Os dados foram coletados no sub-bosque de um fragmento de Mata Atlântica no município de Igrapiúna, Bahia. Expedições mensais ocorreram de julho de 2009 a agosto de 2011. Mensalmente foram registrados dados da fenologia de floração de *C. crocata*. Foram obtidos dados de morfometria floral, de volume e concentração de néctar, além de registrado os atributos florais de *C. crocata*. As espécies de beija-flores visitantes florais foram registradas durante observações indivíduo-focal em plantas floridas, da aurora ao crepúsculo, determinando a frequência e o comportamento de forrageio. Testes de polinização natural e autopolinização foram realizados, além da eficiência na liberação do estilete. A floração desta espécie é anual e tem duração intermediária, possuindo correlação negativa com a temperatura. *Calathea acrocata* é uma espécie ornitófila; suas flores são tubulosas, com corola amarela, com comprimento médio de 24,3mm e abertura de 2,6mm. O néctar tem concentração média de 21% de açúcares, com volume médio produzido de 9,4µl. As flores foram visitadas legitimamente por quatro espécies de beija-flores, com frequência de 0,69 visitas por inflorescência/hora, sendo *Phaethornis ruber* eficiente no disparo do gatilho. O principal vetor de pólen de *C. crocata* foi *Phaethornis ruber*. *Calathea crocata* é uma espécie alógama e não se autopoliniza espontaneamente: somente houve produção de frutos no teste de polinização natural. Características mais pontuais, como a redução do gatilho, presentes nessa espécie, podem ser um indício da evolução da melitofilia para a ornitofilia, já observada na família Marantaceae, porém ainda pouco evidenciada no gênero.

PALAVRAS-CHAVE: *Calathea crocata*. Biologia floral. Mata Atlântica. *Phaethornis ruber*. Trochilidae.

INTRODUÇÃO

A família Marantaceae R. Br. é composta por 31 gêneros e 550 espécies, com 80% destas ocorrendo na América tropical, principalmente em florestas úmidas (ANDERSSON, 1998). No Brasil foram identificadas 130 espécies e 11 gêneros (BRAGA, 2005), ocorrendo principalmente nas matas úmidas litorâneas e serranas da Mata Atlântica, além da floresta amazônica, do pantanal mato-grossense e dos brejos de altitude nordestinos (SALES et al., 1997 apud YOSHIDA-ARNS et al., 2002). Na Mata Atlântica do litoral sul e central do estado da Bahia foram registradas 21 espécies de Marantaceae (THOMAS; AMORIM, 2005), das quais *Calathea* é o gênero mais representativo.

As marantáceas são caracterizadas pela presença de estaminódios extremamente modificados, que possuem a função de atrair os visitantes florais (ANDERSSON, 1998), e pela apresentação secundária explosiva do pólen (KENNEDY, 2000). Esta apresentação ocorre através da deposição do pólen na depressão estilar antes da abertura da flor (LEITE; MACHADO, 2007). As flores também são dotadas de um mecanismo de gatilho onde o estilete é mantido sob pressão pelo apêndice do estaminódio

cuculado/gatilho; uma visita legítima dispara o gatilho, curvando o estilete (KENNEDY, 2000). Neste momento, o pólen de outra planta é retido no estigma, enquanto o pólen da planta visitada é impregnado no visitante, havendo uma única chance de polinização natural, pois o mecanismo é irreversível (CLAËN-BOCKHOFF, 1991; KENNEDY, 2000).

Em Marantaceae, abelhas (Euglossine) e beija-flores (Troquilidae) têm sido relatados como visitantes florais legítimos. No gênero *Calathea*, alguns estudos têm reportado que as abelhas são seus principais visitantes (BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008), havendo também registros de visitas de beija-flores (KRESS; BEACH, 1994; TEIXEIRA, 2005; ROCCA-DE-ANDRADE, 2006; PIACENTINI; VARASSIN, 2007); porém estas aves não foram consideradas como potenciais polinizadores de espécies deste gênero. Borboletas (Lepidoptera) visitantes foram registradas como pilhadoras em *C. taeniosa* Joriss. (MELO, 2008), assim como em outras espécies da família (TEIXEIRA, 2005; BARRETO; FREITAS, 2007; COSTA et al., 2008).

Estudos envolvendo a interação entre plantas e seus visitantes florais são importantes para a compreensão do processo evolutivo e avaliação

das estratégias de conservação, pois a polinização é um fator determinante para o sucesso reprodutivo vegetal (WASER, 2006). Em Marantaceae, a relevância destes estudos está relacionada com o complexo aparato reprodutivo presente nas flores. Entretanto, o conhecimento sobre a biologia floral e polinização da família ainda é incipiente, enfocando apenas algumas espécies no nordeste brasileiro (LOCATELLI et al., 2004; TEIXEIRA, 2005; LEITE; MACHADO, 2007), na região sudeste (FREITAS, 2007) e na Amazônia (BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008). Apesar destes estudos relatarem o período de floração das espécies estudadas, não abordam quaisquer variáveis ambientais que possam estar envolvidas em sua fenologia.

A baixa representatividade da autopolinização na família Marantaceae (KENNEDY, 2000) torna os visitantes florais essenciais para a polinização cruzada e, conseqüentemente, para a sua variabilidade genética. São pouco conhecidas tanto as relações ecológicas entre planta e visitantes florais nesta família, como informações sobre aspectos reprodutivos e da fenologia de floração de *C. crocata*. Nesse contexto, o presente estudo investigou a fenologia de floração, a biologia floral, os visitantes florais e a capacidade de autopolinização de *C. crocata* em um fragmento de Mata Atlântica na Bahia, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Calathea crocata é uma erva de caule rizomatoso dotada de flores hermafroditas. Seus indivíduos ocorrem em pequenos grupos próximos às clareiras e à beira de córregos. A sua folhagem é organizada em rosetas, cada qual emitindo uma única haste reprodutiva, onde apenas uma inflorescência é produzida. A inflorescência, muitas vezes denominadas inflorescência (ANDERSSON, 1998), possui localização terminal e apresenta, na maioria das vezes, uma bráctea de cor amarelo-ouro rosado a laranja vivo em sua base (PETERSEN, 1890); este conjunto é composto por brácteas da mesma coloração e possui forma de tirsoglomeruliforme.

Área de estudo – O presente estudo foi desenvolvido em um fragmento florestal de 180 ha conhecido como Trilha do Guigó ou Vila 5 (13°47'5,11"S 39°10'32,27"W), localizado na Reserva Ecológica Michelin (REM), município de Igrapiúna – Bahia, Brasil, no domínio da Mata Atlântica.

Igrapiúna contém 20% da sua mata original (SOS MATA ATLÂNTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS, 2009) e faz parte de uma região que apresenta tipos climáticos úmidos a subúmidos, com temperaturas médias anuais variando de 21°C a 25°C; as chuvas são abundantes e se distribuem durante o ano com médias anuais superiores a 1.750mm, sendo o período de março a junho o de maior pluviosidade (ROCHA, 2007). A umidade relativa varia de 80 a 90% devido à proximidade do litoral (ROCHA, 2007).

O relevo é formado por mares de morros arredondados com encostas suaves e topos convexos, nos quais ocorrem principalmente Florestas Ombrófilas (AB'SABER, 1966). A REM é banhada pelo rio Cachoeira Grande (SANTOS, 2007).

Fenologia de floração – Os dados deste estudo foram coletados mensalmente, durante expedições de sete dias na REM, entre julho de 2009 e agosto de 2011. A fenologia de floração de *C. crocata* foi estudada mensalmente através do registro de ausência e presença de indivíduos floridos ao longo de um transecto de 4,5km; para estimar a intensidade de floração, foram registrados os números de botões e flores de uma amostra aleatória de até 20 inflorescências, sendo identificadas as fenofases prefloração (botões) e floração (flores abertas); cada uma das inflorescências pertencia a uma touceira diferente, consideradas, deste modo, como indivíduos distintos. O padrão fenológico de floração foi classificado segundo Newstrom et al. (1994).

Os dados climatológicos foram coletados durante todos os meses deste estudo; os registros de precipitação e temperatura foram provenientes da estação meteorológica da REM, enquanto os de fotoperíodo foram calculados através do programa Photoperiod Calculator (LAMMI, 2005). Estes dados foram correlacionados com a prefloração e floração de *C. crocata*, utilizando a correlação de Spearman com uso do software Statistica (STATSOFT, 2004).

Biologia floral – O horário de antese e o tempo em que a flor permaneceu aberta foram registrados desde a antese até a senescência em 17 flores de 14 inflorescências. O volume e a concentração de néctar foram mensurados com auxílio de microseringa graduada e refratômetro de bolso. Para estes procedimentos, 10 flores foram previamente ensacadas e as medidas foram tomadas até no máximo duas horas após a abertura da flor. O comprimento e a abertura da corola foram

registrados com auxílio de paquímetro em 13 e 10 flores respectivamente.

Visitantes florais – As observações sobre os visitantes florais foram registradas no período de julho de 2009 a outubro de 2010, totalizando 193 horas de esforço amostral. Dados sobre as espécies de beija-flores visitantes, horários e frequência de visitas, o comportamento de forrageio e as interações agonísticas foram registrados a partir de observações indivíduo-focal (ALTMANN, 1974), se estendendo do nascer ao por do sol.

Foram consideradas interações agonísticas as manifestações agressivas, como perseguições ou bicadas, sendo desconsideradas vocalizações (MACHADO, 2009). Como visita se considerou cada investida do visitante à flor, sendo legítimas aquelas onde o bico era introduzido pela abertura da corola.

Com uso de armadilha *Ruschi Net Trap* (RUSCHI, 2009), foram capturados indivíduos de beija-flores, dos quais foram obtidas medidas de comprimento de bico, sendo libertos em seguida.

A identificação dos visitantes florais foi feita com auxílio de guia de campo (SIGRIST, 2009), seguindo a classificação do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2011).

Para verificar a eficiência do disparo do gatilho pelos visitantes florais, 17 botões em pré-antese foram marcados e ensacados, sendo checado visualmente se os gatilhos não haviam sido disparados previamente. No momento da antese, as flores foram desensacadas, expostas aos visitantes e foram monitoradas até o momento em que eram visitadas; imediatamente após a visita, era verificado se o gatilho havia sido disparado. Caso não houvesse visitas até o final da observação focal, um espécime taxidermizado de *Phaethornis ruber* (LESSON; DELATTRE, 1839), da coleção de Aves do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (DAMZFS), era utilizado, posicionando-o e pressionando-o contra flor, em sua abertura, como uma visita, para verificar o disparo manual do gatilho.

Autopolinização – Para verificar a capacidade de autopolinização espontânea de *C. crocata*, oito inflorescências contendo somente botões foram ensacadas com objetivo de evitar qualquer contato com visitantes florais. As inflorescências foram mantidas ensacadas até a senescência da haste floral. Como a distribuição das touceiras não era do tipo agregada e havia poucos indivíduos disponíveis para os testes de polinização; cada inflorescência foi considerada sendo de um único indivíduo.

Para o Controle (polinização natural), outras oito inflorescências foram marcadas e permaneceram acessíveis a qualquer visitante, sendo ensacadas após a queda da haste floral, a fim de evitar a perda de sementes. Após a senescência da haste floral as inflorescências foram recolhidas para contagem das sementes.

RESULTADOS

Fenologia de floração – *Calathea crocata* possui floração anual com duração intermediária (sensu NEWSTROM et al., 1994). Seu período de floração foi de julho a outubro, com pico variando entre agosto (2009 e 2011) e outubro (2010) (Figura 1). A prefloração e a floração obtiveram correlação negativa significativa com a temperatura média do mês ($r_s = -0,68$ e $P < 0,05$; $r_s = -0,63$ e $P < 0,05$ respectivamente); a prefloração e a floração correlacionaram-se negativamente e não significativamente com o fotoperíodo ($r_s = -0,41$ e $P < 0,05$; $r_s = -0,26$ e $P < 0,05$, respectivamente) e não se correlacionaram com a pluviosidade ($r_s = -0,11$; $P < 0,5$ e $r_s = -0,22$; $P > 0,5$, respectivamente).

Biologia floral – As brácteas cor de laranja são dispostas em espiral (Figura 2A) e abrigam em suas axilas quatro cúmulas bifloras. Cada cúmula é composta de duas flores assimétricas posicionadas como reflexos uma da outra (Figura 2B). As pétalas amarelo-ouro (FLORA BRASILIENSIS, 1895) (Figura 2C), os elementos androécios e o estilete são fundidos parcialmente, formando um tubo floral branco expandido na base, onde o néctar é armazenado.

O androceu é formado por um estame monotecado e três estaminódios: estaminódio externo rudimentar, estaminódio caloso petalóide e conspicuo, também de coloração amarelo ouro, e estaminódio cuculado (Figura 2D). Este último possui forma de capuz no ápice, recobrendo a depressão estilar, além de um apêndice lateral em sua base que serve como gatilho para a apresentação secundária do pólen, não sendo observado o apêndice em forma de dedo junto ao ápice do estaminódio (Figura 2E); o pólen se apresenta em uma massa (“pollenkit”).

O gineceu é composto de um ovário trilocado com todos os lóculos férteis, característica taxonômica do gênero, de um estilete dotado de uma depressão triangular no dorso posicionado perpendicularmente ao estigma e de estigma em forma de funil, no ápice do estilete (Figura 2E).

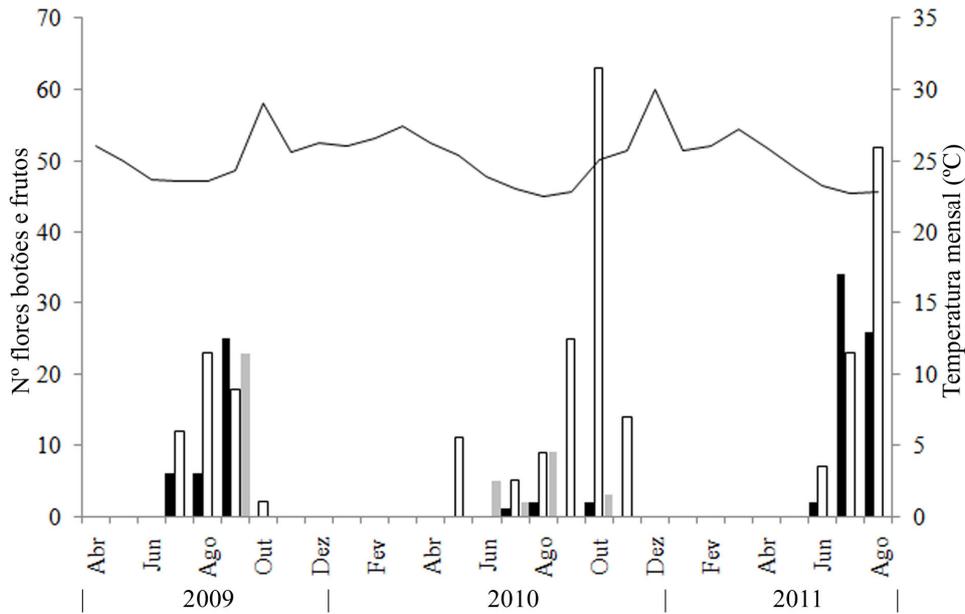


Figura 1. Número total de flores □, botões ■ e frutos ■ de *Calathea crocata* Morren e Joriss (Marantaceae) em um fragmento de Mata Atlântica em Igrapiúna, Bahia, e dados climáticos mensais no período de abril de 2009 a agosto de 2011.

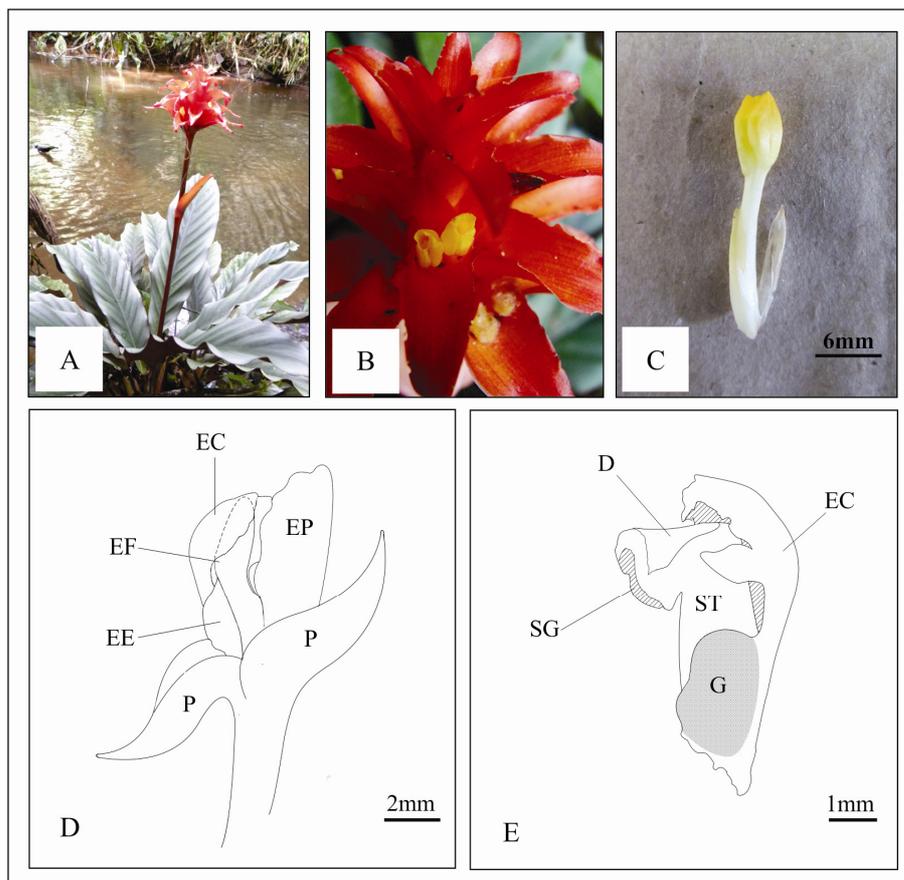


Figura 2. *Calathea crocata* Morren & Joriss (Marantaceae) em um fragmento de Mata Atlântica em Igrapiúna, Bahia. A. Hábito; B. Inflorescência; C. Flor isolada; D. Esquema da flor – EC: estaminódio cuculado, EE: estaminódio externo, EF: estame fértil, EP: estaminódio petalóide, P: pétala; E. Esquema do sistema de gatilho – EC: estaminódio cuculado, D: depressão estilar, G: gatilho, SG: estigma, ST: estilete.

As flores de *C. crocata* são inodoras e seus verticilos se encontram parcialmente fundidos formando um tubo com comprimento médio de $24,3 \pm 1,0$ mm e abertura da corola de $2,6 \text{ mm} \pm 0,9$ mm. O néctar teve concentração de $21 \pm 4,6\%$ de açúcares, variando de 11% a 26,5%, e as flores produziram um volume $9,4 \pm 2,0$ μ l.

A antese de *C. crocata* ocorreu entre 3:30h e 5:30h da manhã e suas flores podem permanecer abertas e vigorosas por até dois dias. Quando havia visitas, a senescência era antecipada, ocorrendo no mesmo dia da visita. No momento da abertura, assim como antes das visitas, a flor se encontrava engatilhada, com o estilete tensionado para trás pelo apêndice do estaminódio cuculado (gatilho); a abertura da única teca fértil se encontrava inserida embaixo do capuz do estaminódio cuculado, o qual protegia a massa de pólen depositado por esta na depressão estilar. O pólen podia ser encontrado nesta posição mesmo em botões em pré-antese. Com a visita, o estilete era liberado e, de forma irreversível, se curvava, restringindo a superfície estigmática à parte interna do tubo floral. Essa apresentação explosiva do pólen expunha a depressão estilar, depositando o pólen no visitante.

Visitantes florais – Durante este estudo, as flores de *C. crocata* foram visitadas por quatro espécies de beija-flores: *Phaethornis ruber* (LINNAEUS, 1758), *Phaethornis pretrei* (LESSON; DELATTRE, 1839), *Thalurania glaucopis* (GMELIN, 1788) e *Hylocharis cyanus* (VIEILLOT, 1818) e, esporadicamente por uma espécie de borboleta (Lepidoptera sp1.), registrada apenas em 2009. Os beija-flores realizaram um total de 133 visitas: *Phaethornis ruber* foi o visitante mais frequente (62%), seguido de *T. glaucopis* (29%), *H. cyanus* (8%) e *P. pretrei* (1%). De modo geral, a frequência de visitas foi baixa (0,69 visitas por inflorescência/hora), sendo que a maioria das visitas (87%) ocorreu pela manhã, das quais 63% entre 7:00h e 9:30h.

Foram tomadas medidas de bicos de 39 beija-flores capturados na área e o comprimento médio de bico foi de $20,19 \pm 1,27$ mm em *Thalurania glaucopis* (N=8), de $22,60 \pm 1,29$ mm em *Phaethornis ruber* (N=27), de $32,28 \pm 1,50$ mm em *P. pretrei* (N=2) e de 17,50 mm em *Hylocharis cyanus* (apenas um indivíduo desta espécie foi capturado).

Phaethornis ruber foi eficiente em disparar o gatilho, tanto nas suas visitas naturais como quando se utilizou um indivíduo taxidermizado, nas visitas simuladas. No entanto, nas visitas naturais, eram necessárias, no mínimo, duas investidas das aves para o desengatilhamento, enquanto nos testes manuais, simulados, apenas uma visita uma era

suficiente. Em todos os casos, após o disparo do gatilho, o pólen era depositado no bico do animal.

Capacidade de autopolinização – O teste de autopolinização não produziu frutos em nenhuma das amostras. Entretanto, em todas as amostras do controle houve formação de frutos, sendo contabilizadas 10 ($\pm 3,4$) sementes em média, o que equivaleu a três frutos por inflorescência - os frutos de *C. crocata* são do tipo cápsula, possuindo cada uma três sementes ariladas.

DISCUSSÃO

Fenologia de floração – A maioria das plantas ornitófilas da Mata Atlântica floresce anualmente, sobretudo na estação chuvosa (LOPES, 2002; MACHADO; SEMIR, 2006). No sub-bosque de matas úmidas este padrão anual é comum nas marantáceas, sendo também o período médio de floração de três meses reportado em diversas espécies (COSTA et al., 2008), havendo algumas variações, como *Ischnosiphon gracilis* (Rudge) Körn. que floresce continuamente ao longo do ano, com pico na estação seca (LEITE; MACHADO, 2007).

Entre as espécies de *Calathea*, há uma tendência à floração anual, apesar do período de floração variar de dois (KENNEDY, 1973; SCHEMSKE; HORVITZ, 1988) a 12 meses (BARRETO; FREITAS, 2007). *Calathea crocata* apresenta este padrão anual de floração, porém com uma duração prolongada em relação à média, florescendo fora dos meses de alta pluviosidade.

A floração de *C. crocata* não está correlacionada com a pluviosidade e este fato provavelmente é decorrente do tipo de ambiente em que ocorre, próximo a cursos d'água, onde há disponibilidade hídrica ao longo de todo o ano. Corroborando esta ideia, o mesmo padrão fenológico foi observado em *C. lutea* (Aubl.) Schult., espécie comum em áreas encharcadas ou em beira de rios (STILES, 1978a).

Apenas dois estudos prévios demonstraram haver relação da floração de *C. crocata* às variáveis ambientais, porém ambos foram desenvolvidos em estufa e indicaram que o aumento da luminosidade, da temperatura e da concentração de gás carbônico foi capaz de elevar o número de plantas floridas, porém não antecipou a floração (HUYLENBROECK; DEBERGH, 1989; PIETERS et al., 1989). Os resultados de correlação entre a temperatura ambiente e a floração, obtidos no presente estudo, corroboramos estudos anteriores, porém apenas o fotoperíodo, em relação às demais variáveis, apresentou correlação com a floração.

Apesar dessa correlação não ter sido significativa, ela pode ser um indício da influência dessa variável ambiental na fenologia de floração de *C. crocata*.

Biologia floral - Em espécies do gênero *Calathea* é comum a antese matutina e a duração de um dia ou menos das flores (ACKERMAN et al., 1982; SCHEMSKE; HORVITZ, 1988; SERES; RAMIREZ, 1995; TEIXEIRA, 2005; BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008), padrão também observado na família Marantaceae (LOCATELLI et al., 2004; LEITE; MACHADO, 2007; MELO, 2008). Apesar disso, em *C. crocata*, na ausência de visitantes florais, ocorre o prolongamento do tempo em que a flor permanece aberta, proporcionando o aumento da probabilidade de ocorrerem visitas e, portanto, de polinização (SERES; RAMIREZ, 1995).

As inflorescências de *C. crocata* apresentam padrão de coloração conspícuo e contrastante, comuns em plantas ornitófilas (FAEGRI; PIJL, 1980) e encontradas somente em outras duas espécies do gênero (*C. schunkei* Kennedy e *C. timothei* H. Kenn.) (KENNEDY, 1982), com as quais compartilha outras características florais. Colorações características da síndrome da ornitofilia, cores conspícuas e escarlates (FAEGRI; PIJL, 1980), foram relatadas em outras espécies de marantáceas (LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009), porém ainda carecem de estudos sobre seus visitantes florais e polinização relacionados às aves.

A evolução floral das angiospermas muitas vezes modificou o androceu, transferindo para os estaminódios a função de atrair visitantes (WALKER-LARSEN; HARDER, 2000). Em marantáceas, as pétalas foram destituídas desse papel, sendo os estaminódios conspícuos e elaborados (LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009). A função atrativa em *C. crocata* é compartilhada pelas pétalas e pelo estaminódio caloso que, contrastando com a coloração vívida das brácteas, atraem os visitantes florais, sinalizando a fonte de recursos (néctar). A posição deste estaminódio na flor, voltado para o gatilho, ainda posiciona o visitante para uma maior eficiência na deposição do pólen, o que é característico da família (WALKER-LARSEN; HARDER, 2000).

O estaminódio cuculado também possui uma função diferenciada, pois constitui o sistema de gatilho que segura, através do apêndice lateral, o estilete sob tensão (ANDERSSON, 1998). Em geral, o apêndice em marantáceas se apresenta como uma projeção em forma de dedo perto do ápice do estaminódio (KENNEDY, 1978), o que ocorre também em *C. cylindrica* (BARRETO; FREITAS, 2007) e *C. taeniosa* (MELO, 2008), porém essa

estrutura é rudimentar ou não está presente em *C. crocata*; desta forma, o papel de gatilho é realizado pela projeção basal arredondada e calosa que se projeta à frente do estilete. Tal modificação morfológica pode ser mais um passo evolutivo em direção à ornitofilia.

Esta especialização em *C. crocata* é sustentada não somente pelas características já conhecidas da síndrome da ornitofilia, mas também pela redução do estaminódio externo, como também ocorre em algumas espécies de marantáceas ornitófilas africanas (LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009), e pela forma triangular da depressão estilar semelhante à de *C. timothei*, tipicamente ornitófila (KENNEDY, 2000).

A média de concentração de açúcares encontrada no néctar de flores ornitófilas varia de 15 a 30% (FAEGRI; PIJL, 1980; MACHADO; ROCCA, 2010) e os valores encontrados no néctar de *C. crocata* (21±4,6% de açúcares) estão dentro deste padrão. Valores semelhantes também foram registrados no néctar de espécies ornitófilas de Marantaceae (LEITE; MACHADO, 2007; LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009; LOCATELLI et al., 2004), mas não no gênero *Calathea*, que apresenta em média 30% de concentração de açúcares no néctar (TEIXEIRA, 2005; BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008) e é principalmente visitado por abelhas (LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009).

A maioria das espécies de marantáceas é reportada como melitófila (ANDERSSON, 1998; TEIXEIRA, 2005), assim como muitas espécies de *Calathea* (SERES; RAMIREZ, 1995; KENNEDY, 1997; TEIXEIRA, 2005; BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008). No entanto, as características florais de *C. crocata*, como a coloração, estrutura do estaminódio externo, comprimento da corola, ausência de odor e concentração de néctar, acrescidas a similaridade do tubo floral com o tamanho do bico dos beija-flores – ambos com média de 24 mm, a caracterizam como espécie ornitófila.

Também tem sido relatado que os principais polinizadores das calatéas são as abelhas da tribo Euglossine (KENNEDY, 1978), que requerem volumes de néctar comparáveis aos produzidos pelas flores utilizadas por beija-flores na Mata Atlântica (LOPES, 2002; ROCCA-DE-ANDRADE, 2006; BARRETO; FREITAS, 2007). O volume de néctar obtido em *C. crocata*, neste estudo, está dentro dos valores reportados em outras espécies de Marantaceae, que variam de 2,2µl a 12,7µl (TEIXEIRA, 2005; BARRETO; FREITAS, 2007). Dessa forma, o volume de néctar não é uma característica que restringe os visitantes florais às

flores de espécies de *Calathea*, tampouco em outras marantáceas. No entanto, os valores de produção de néctar obtidos no presente estudo, em *C. crocata*, são semelhantes aos das marantáceas ornitófilas da África (LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009), sustentando a ornitofilia na espécie.

Como em outras famílias botânicas, a síndrome da ornitofilia também parece ser um caráter derivado em Marantaceae, evoluindo a partir da melitofilia (LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2011). Algumas espécies apresentam características intermediárias entre as duas síndromes, como *Saranthe klotzschiana* (Koer.) Eichl. (LOCATELLI et al., 2004) e *Stromanthe porteanana* A. Gris. (LEITE; MACHADO, 2007), sendo utilizadas tanto por abelhas quanto por beija-flores. Visitas esporádicas de beija-flores foram relatadas em espécies brasileiras do gênero *Calathea* (ROCCA-DE-ANDRADE, 2006; PIACENTINI; VARASSIN, 2007), porém *C. crocata* é a primeira espécie que possui exclusivamente beija-flores como visitantes legítimos, demonstrando a tendência evolutiva da ornitologia dentro do gênero *Calathea*.

Visitantes florais e o mecanismo explosivo de polinização – Abelhas são os visitantes mais frequentes da família Marantaceae (KENNEDY, 1978), porém no presente estudo somente foram observadas visitas de uma espécie de borboleta e quatro espécies de beija-flores. Lepidópteros foram considerados polinizadores de algumas espécies de Marantaceae (LOCATELLI et al., 2004; TEIXEIRA, 2005), porém, na maioria das vezes, atuam como pilhadores, sendo incapazes de acionar o mecanismo de gatilho (TEIXEIRA, 2005; LEY; CLAßEN-BOCKHOFF, 2009). Esse padrão é observado em todas as espécies de *Calathea* que foram visitadas por esses insetos (SCHEMSKE; HORVITZ, 1984; BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008). A eficiência no disparo do gatilho de *C. crocata* não foi verificada com lepidópteros e a ineficiência relatada no gênero (ver SCHEMSKE; HORVITZ, 1984; BARRETO; FREITAS, 2007; MELO, 2008) e as raras visitas permitem classificar *Lepidoptera* sp1. como pilhadora.

Beija-flores são os principais visitantes de marantáceas, sendo *Phaethornis ruber* reportado como o visitante mais frequente e polinizador de algumas espécies da família (LOCATELLI et al., 2004; TEIXEIRA, 2005). Em *C. crocata* os troquilídeos foram eficientes na liberação do gatilho, passo essencial para a polinização cruzada em Marantaceae. O acionamento desse mecanismo possibilita o contato e a transferência do pólen para outros indivíduos (KENNEDY, 2000), o que torna estas aves potenciais polinizadores da espécie.

Phaethornis ruber foi o visitante mais frequente, realizando sempre visitas legítimas, sendo, portanto, o principal vetor de pólen e potencial polinizador de *C. crocata*.

A baixa frequência de visitas e a ausência de interações agonísticas permitem classificar o modo de forrageio dos beija-flores como trapliner de baixa recompensa, também corroborado pela distribuição não agregada dos indivíduos de *C. crocata* e o comprimento de tamanho médio de sua corola (FEINSINGER; COLWELL, 1978). Esta estratégia de forrageamento favorece a dispersão de pólen entre indivíduos, aumentando a diversidade genética das populações (OHASHI; THOMSON, 2009). Desta forma, os dados aqui disponibilizados são os primeiros registros detalhados de aves como visitantes de uma espécie de *Calathea*.

Capacidade de autopolinização – A autoincompatibilidade é comum nas espécies de Marantaceae (KENNEDY, 2000); apesar disto, a autogamia tem sido comumente reportada em *Calathea* (MELO, 2008). *Calathea crocata* apresenta o posicionamento da depressão estilar típica de espécies autoincompatíveis, perpendicular em relação ao estigma. Nessa posição todos os grãos de pólen são direcionados para a depressão, dificultando a deposição no estigma (KENNEDY, 2000). Os experimentos de autopolinização não produziram frutos, corroborando o padrão encontrado em Marantaceae e sugere que *C. crocata* seja uma espécie autoincompatível. Assim, a ausência de autopolinização espontânea em *C. crocata* torna o modo de forrageio de seus visitantes florais relevante para esta espécie, o que demonstra a sua dependência de visitantes florais que elevem as chances de polinização cruzada.

Em contraste com a ausência de frutos no tratamento autogâmico, a polinização natural originou frutos, resultado da ação de polinizadores. Dessa forma, mesmo que *C. crocata* seja autocompatível, o posicionamento dos órgãos reprodutivos demonstra que é necessária visita de beija-flores para a formação de frutos.

A quantidade de frutos produzidos foi bastante reduzida, similar ao reportado sobre *C. ovandensis* (SCHEMSKE; HORVITZ, 1988), *Ischnosiphon gracilis* e *Stromanthe porteanana* (LEITE; MACHADO, 2007). Esta baixa produção pode ser decorrente da competição por polinizadores (STILES, 1978b) que, ao forragearem em várias espécies de plantas, afetam o sucesso reprodutivo de cada uma das espécies que visitam devido à mistura de grãos de pólen. A deposição heteroespecífica de grãos de pólen reduzem as chances de fecundação, refletindo na produção de frutos. Deste modo, como

Phaethornis ruber, principal visitante de *Calathea crocata*, forrageia em flores de muitas espécies de plantas (ABREU; VIEIRA, 2004), é possível que transporte grande variedade de tipos polínicos, resultando em uma baixa produção de frutos em *C. crocata*.

A reprodução vegetativa é bastante comum em Marantaceae (COSTA et al., 2008), havendo registros no gênero *Calathea* (BARRETO; FREITAS, 2007). Huylenbroeck e Debergh (1989) apresentam evidências desta estratégia reprodutiva em *C. crocata*, porém este aspecto não foi estudado detalhadamente até o momento. Apesar da alogamia ter sido observada nesta espécie, é possível que este não seja o seu principal modo reprodutivo, já que a

produção de frutos é reduzida. Logo, a reprodução vegetativa parece ter um papel importante na reprodução em *C. crocata*, podendo ser evidenciada em estudos mais direcionados para esse aspecto.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Reserva Ecológica Michelin / Bahia, ao Laboratório de Ornitologia / UEFS e ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana pelo financiamento e infraestrutura cedida, à CAPES (bolsa de doutorado de A. G. C.) e ao Sr. Jodilson Junior, pelas ilustrações.

ABSTRACT: The study goals were to investigate the flowering phenology, the floral biology, and the floral visitors of *Calathea crocata*. The data was collected in an understory fragment of Atlantic Forest at Igrapiúna city, state of Bahia. Field expeditions were conducted by month from July 2009 to August 2011. Every month flowering phenology data was documented. Besides floral morphometry, volume and concentration of nectar data, the floral attributes of *C. crocata* were collected. Hummingbird species that visited the plant was registered by focal observations in breeding plants from sunrise to sunrise, establishing the frequency and forage behavior. Natural pollination and self-pollination tests were conducted, in addition to trigger efficiency. The breeding season is annual, and has intermediate duration, being negatively correlated with the temperature. *Calathea crocata* is an ornithophilous species; its flowers are tubular, with yellow corollas of 24,3mm of length average, and 2,6mm of aperture average. The nectar has a sugar's concentration average of 21%, and a volume's average production of 9,4 µl. The flowers were visited legitimately by four hummingbird species. The visits frequency was 0,69 visits per inflorescence/hour, all of them were able to release the trigger. *Phaethornis ruber* was the mainly pollen vector of *C. crocata*. *Calathea crocata* is an allogamous species, and is not capable of spontaneous self-pollination: just the natural pollination test produced fruits. More specific features, as the trigger reduction, visible in this species, can be an evolutionary evidence from melitophily to ornithophily already seen in Marantaceae family, but not too noted on the genre.

KEYWORDS: *Calathea crocata*. Floral biology. Atlantic Rain Forest. *Phaethornis ruber*. Trochilidae.

REFERÊNCIAS

- ABREU, C. R. M.; VIEIRA, M. F. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. **Lundiana**, Belo Horizonte v. 5, n. 2, p. 129-134, 2004.
- AB'SABER, A. N. O domínio dos mares de morros no Brasil. **Geomorfologia**, São Paulo, n. 2, p. 9, 1966.
- 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, n. 4, p. 241-248, 1982.
- ALTMANN, S. A. Observational study of behavior sampling methods. **Behavior**, Leidnen, v. 49, p. 229-265, 1974.
- ANDERSSON, L. Marantaceae. In: KLAUS KUBITZKI (Ed.) **The families and genera of vascular plants, flowering plants, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)**. Berlin: Springer-Verlag, v. 4, p. 278-293, 1998.
- BARRETO, A. A.; FREITAS, L. Atributos florais em um sistema de polinização especializado: *Calathea cylindrica* (Roscoe) K. Schum. (Marantaceae) e abelhas Euglossini. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 421-431, 2007.

Primeiro registro...

NOLASCO, E. C.; COELHO, A. G.; MACHADO, C. G.

BRAGA, J. M. A. Marantaceae - novidades taxonômicas e nomenclaturais III: tipificações, sinonímias e uma nova combinação em *Calathea*. **Acta Botânica Brasilica**, Feira de Santana, v. 19, n. 4, p. 763–768, 2005.

CENTRO NORDESTINO DE INFORMAÇÕES SOBRE PLANTAS. **Checklist de plantas do nordeste**. 2009. Disponível em: cniip.org.br. Acesso em: 6. abril. 2009.

CLAßEN-BOCKHOFF, R. Investigations on the construction of the pollination apparatus of *Thalia geniculata*. **Botanica Acta**, New York, v. 104, p. 183-193, 1991.

COMITÊ BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS. **Lista primária de aves do Brasil**. 10ed. jan. 2011. Disponível em cbro.org.br. Acesso em: 14. mar. 2012.

COSTA, F. R. C.; ESPINELLI, F.P.; FIGUEIREDO, F.O.G. **Guide to the Marantaceae of the Reserva Ducke and Rebio Uatumã**. Manaus: INPA, 2008. 154p.

FAEGRI, K; PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Oxford: Pergamon Press, 1980. 244 p.

FEINSINGER, P.; COLWELL, R.K. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, McLean, v. 18, p. 779-795, 1978.

HUYLENBROECK, J.M.V.; DEBERGH, P.C. Year-round production of flowering *Calathea crocata*: influence of light and carbon dioxide. **Hortscience**, Alexandria, v. 28, n. 9, p. 897-898, 1989.

KENNEDY, H. Systematics and pollination of the "closed-flowered" species of *Calathea* (Marantaceae). **University of California Publications in Botany**, California, v. 71, p. 1-90. 1978. Disponível em: books.google.com.br. Acesso em: 20. Dez. 2011.

KENNEDY, H. Notes on Central American Marantaceae I. New Species and Records From Panamá and Costa Rica. **Annals of Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 60, n. 2, p. 413-426, 1973.

KENNEDY, H. A new red-bracted species of *Calathea* (marantaceae) from Peru. **Brittonia**, New York, v. 34, n. 1, p. 18-21, 1982.

KENNEDY, H. New species of *Calathea* (Marantaceae) endemic to Costa Rica. **Canadian Journal of Botany**, Guelph, v.75, p. 1356-1362, 1997.

KENNEDY, H. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In: KAREN L. WILSON; Morrison, D. A. (Eds.). **Monocots: Systematics and Evolution**. Melbourne: CSIRO, p. 335-344.2000.

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

LAMMI, J. **On line photoperiod calculator**. Version 1.94. 2008. Disponível em: sci.fi/~benefon/sol.html. Acesso em: 15. dez. 2011.

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**, São Paulo, v. 30, n. 2, p. 421-431, 2007.

LEY, A. C.; CLAßEN-BOCKHOFF, R. Pollination syndromes in African Marantaceae. **Annals of Botany**, Oxford, v. 104, n. 1, p. 41-56, 2009.

LEY, A.C.; CLAßEN-BOCKHOFF, R. Evolution in African Marantaceae - Evidence from Phylogenetic , Ecological and Morphological Studies. **Systematic Botany**, Laramie, v. 36, n. 2, p. 277-290, 2011.

Primeiro registro...

NOLASCO, E. C.; COELHO, A. G.; MACHADO, C. G.

LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C.; MEDEIROS, P. *Saranthe klotzschiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 757-765, 2004.

LOPES, Ariadna Valentina de Freitas. **Polinização por beija-flores em remanescente da Mata Atlântica pernambucana, nordeste do Brasil**, 2002.139f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Curso de Pós Graduação em Biologia vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MACHADO, C. G.; SEMIR, J. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 1, p.161-172, 2006.

MACHADO, C. G. Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Zoologia**, Curitiba, v. 26, n. 2, p. 255-265, 2009.

MACHADO, C. G.; ROCCA, M. A. Protocolos para o estudo de polinização por aves. In: ACCORDI, I.; STRAUBE, F.C.; VON MATTER, S. (Org.). **Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento**. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010. p. 471-490.

MELO, Liliane Noêmia Torres. **Biologia floral e polinização de duas espécies de Marantaceae em duas florestas de terra-firma na Amazônia central**. 2008. 99fl. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Curso de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, Universidade Federal de Manaus, Manaus.

NEWSTROM, L.E.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G.A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest tree at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, Zurich, v. 26, n. 2, p. 141 – 159, 1994.

OHASHI, K.; THOMSON, J. D. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, n. 9, p. 1365-1378, 2009.

PETERSEN, O. G. Marantaceae. In: CARL FRIEDRICH PHILIPP VON MARTIUS; EICHLER, A. W.; URBAN, I. **Flora Brasiliensis**, Vol. III, Part. III, Fasc. 107, Col. 107. 1890. Disponível em: florabrasiliensis.cria.org.br. Acesso em: 9 Dez 2011.

PIACENTINI, V. D. Q.; VARASSIN, I. G. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazilian **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 23, n. 6, p. 663-671, 2007.

PIETERS, B.; LEMEURE, R; DEBERGH, P; BOESMAN, G. Control of flowering in *Calathea crocata* in multilayer cells. **Acta Horticulturae**, Leuven, v. 246, p. 113-120,1989.

ROCCA-DE-ANDRADE, Márcia Alexandra. 2006. **Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical**. 2006. 122 fl. Tese (Doutorado em Biologia vegetal) – Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

ROCHA, L. Mata Atlântica e o Baixo Sul. In: FERNANDO FISCHER (Org.) **Baixo Sul da Bahia: uma proposta de desenvolvimento territorial**. Salvador: CIAGS/UFBA, 2007. p. 81-85.

RUSCHI, P. A new humming bird trap. **Boletim do Museu Mello Leitão**, Santa Teresa, v. 25, p. 67-75, 2009.
SANTOS, M. E. P. Recursos Hídricos do Baixo Sul. In: **Baixo Sul da Bahia: uma proposta de desenvolvimento territorial**. FISCHER, F. (Org). Salvador: CIAGS/UFBA, 2007. p. 85-92.

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

Primeiro registro...

NOLASCO, E. C.; COELHO, A. G.; MACHADO, C. G.

SCHEMSKE, D. W.; HORVITZ, C. C. Plant-Animal Interactions and Fruit Production in a Neotropical Herb: a path analysis. **Ecology**, New York, v. 69, n. 4, p. 1128-1137, 1988.

SERES, A.; RAMIREZ, N. Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de un bosque nublado venezolano. **Annals of Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 82, n. 1, p. 61-81, 1995.

SIGRIST, T. **Avifauna Brasileira**. São Paulo: Avis brasilis, 2009. 492p.

SOS MATA ATLÂNTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2005-2008: relatório parcial**. 2009. Disponível em: mapas.sosma.org.br. Acesso em: 9.Nov, 2009.

STATSOFT, Inc. **STATISTICA (data analysis software system)**. Version 7. 2004. www.statsoft.com.

STILES, F. G. Temporal Organization of Flowering Among the Hummingbird Foodplants of a Tropical Wet Forest. **Biotropica**, Zurich, v. 10, n. 3, p. 194-210, 1978a.

STILES, F. G. Ecological and Evolutionary Implications of Bird Pollination. **American Zoologist**, McLean, v. 18, n. 4, p. 715-727, 1978b.

TEXEIRA, L. A. G. **Mecanismo de polinização e sistema reprodutivo de espécies de Marantaceae da Estação Ecológica do Tapacurá**. Pernambuco, Nordeste do Brasil. 2005. 123f. Tese (Doutorado em Botânica) – Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

THOMAS, W. W.; AMORIM, A. M. 2005. **Northeastern Atlantic Coastal Forest Project: checklist**. 2005. Disponível em: nybg.org/bsci/res/bahia/Study-si.html. Acesso em: 29 Ago 2009.

YOSHIDA-ARNS, K. N.; MAYO, S.; ALVES, M. V. O gênero *Maranta* L. (Marantaceae) no estado de Pernambuco, nordeste do Brasil. **Insula**, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, n. 31, p. 39-57, 2002.

WALKER-LARSEN, J.; HARDER, L. D. The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention. **American Journal of Botany**, St. Louis, v. 87, n. 10, p. 1367-1384, 2000.

WASER, N. M. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. In: NICHOLAS M. W.; OLLERTON, J (Eds.). **Plant-pollinator interactions – from specialization to generalization**. 2006. Chicago: The University of Chicago Press, 2006. p. 3-17.