UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS

DISTRIBUIÇÃO E DISPONIBILIDADE DE RECURSOS FLORAIS E ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO NA INTERAÇÃO ENTRE BEIJA-FLORES E *PALICOUREA RIGIDA* (RUBIACEAE)

DANIELLE GARCIA JUSTINO

2009

DANIELLE GARCIA JUSTINO

DISTRIBUIÇÃO E DISPONIBILIDADE DE RECURSOS FLORAIS E ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO NA INTERAÇÃO ENTRE BEIJA-FLORES E *PALICOUREA RIGIDA* (RUBIACEAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

ORIENTAÇÃO

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Uberlândia

Outubro - 2009

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

J96d Justino, Danielle Garcia, 1986-
Distribuição e disponibilidade de recursos florais e estratégias de forrageamento na interação entre beija-flores e *Palicourea rígida* (Rubiaceae) / Danielle Garcia Justino. - 2009.
60 f. : il.
Orientador: Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira.
Dissertação (mestrrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.
1.Plantas - Reprodução - Teses. 2. Polinização - Teses. I. Oliveira, Paulo Eugênio Alves Macedo de. II.Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 581.162.3

Elaborado pelo Sistema de Bibliotecas da UFU / Setor de Catalogação e Classificação

DANIELLE GARCIA JUSTINO

DISTRIBUIÇÃO E DISPONIBILIDADE DE RECURSOS FLORAIS E ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO NA INTERAÇÃO ENTRE BEIJA-FLORES E *PALICOUREA RIGIDA* (RUBIACEAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em _____ de _____ de 2009.

_____

Profª. Drª. Silvana Buzato USP

_____

Prof. Dr. Kleber Del Claro UFU

_____

Prof. Dr. Celine de Melo (Suplente) UFU

_____

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira
UFU
(Orientador)

Uberlândia
Outubro – 2009

Dedico este trabalho aos meus pais, que me apoiaram e auxiliaram em todas as minhas escolhas, com paciência e incentivo incessante durante todos os momentos de dificuldade, e que foram fundamentais para a conclusão deste estudo.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer em primeiro lugar e de forma especial ao meu orientador, Paulo Eugênio de Oliveira, por ter me auxiliado de forma extensiva e paciente em todas as etapas do estudo, e pela compreensão e apoio incondicionais durante as dificuldades enfrentadas durante o desenvolvimento do trabalho. Agradeço pelo empenho que sempre teve em me encaminhar, orientar e encontrar as melhores soluções para os problemas que eventualmente surgiam, e principalmente por ter me mostrado a importância da pesquisa científica e da responsabilidade que implica o papel do pesquisador na construção do saber científico.

Agradeço aos colegas de laboratório, Pietro, Felipe, Adriana e Diana, por me ajudarem nas análises de laboratório e análises estatísticas, identificações taxonômicas, e interpretação dos dados. Ao Pietro gostaria de fazer um agradecimento especial, pelo empenho que teve em me ajudar a identificar, localizar e marcar as plantas com que trabalhei, pela paciência com que me ensinou a observar e fotografar os beija-flores visitantes, e pelos conselhos e sugestões que sempre me ajudaram nas correções e complementações do trabalho escrito. Agradeço pela amizade, pelo empenho e paciência sem os quais não seria possível concluir este trabalho.

Agradeço também à Universidade Federal de Uberlândia, ao Caça e Pesca e ao PESCAN pela infra-estrutura que permitiu a realização deste trabalho. À Maria Angélica por sua dedicação, auxiliando em todas as questões administrativas sempre com muita delicadeza e paciência.

Agradeço muito a minha família que me incentivou, que possibilitou toda a ajuda financeira e psicológica para que eu conseguisse realizar o trabalho de campo e que teve muita paciência durante as crises pelos quais muitas vezes tive que passar durante o trabalho para que este estudo pudesse ser concluído. Ao meu pai que me auxiliou ostensivamente nos trabalhos de campo, me ajudando a marcar as plantas, me acompanhando quando eu precisava ir sozinha ao campo, possibilitando todos os meios para que eu conseguisse finalizar esta dissertação. À minha mãe, e minha irmã, pela compreensão nos momentos difíceis e constante incentivo para que continuasse com minha pesquisa e meus estudos, e ao meu namorado agradeço muito pelo incentivo que sempre me deu e pela ajuda na interpretação dos dados e nas análises estatísticas, me ensinando a trabalhar nos softwares de estatística e dando sempre muito apóio ao meu trabalho. A todos da minha família o meu muito obrigado pelo carinho, pela paciência e pelo incentivo que me deram forças para prosseguir e conseguir chegar ao final deste estudo.

Agradeço também aos meus colegas da pós-graduação, pela amizade, cumplicidade, pela companhia nos trabalhos de campo, e pelas sugestões ao longo de toda a elaboração do trabalho, que foram muito importantes para que eu chegasse até o final de mais essa etapa.

E agradeço a Deus, pois a Ele devo tudo o que vivi e todas as minhas conquistas, e sem o Qual eu jamais conseguiria alcançar o final de mais uma etapa em minha vida.

Enfim, agradeço a todos que possibilitaram a conclusão deste trabalho e me ajudam a avançar mais um passo em minha vida profissional.

SUMÁRIO

Resumo xi
Abstract xii
Introdução Geral..... 01
Capítulo I. Oferta de recursos florais e polinização de *Palicourea rigida*..... 04
Introdução..... 04
Material e Métodos..... 05
1. Áreas e espécie estudadas..... 05
2. Coleta de dados e mapeamento da oferta de recursos..... 07
Resultados..... 09
Discussão..... 15
Capítulo II. Comportamento de forrageamento dos beija-flores e sua interferência no sucesso reprodutivo da *Palicourea rigida*..... 22
Introdução..... 22
Material e Métodos..... 23
1. Áreas e espécie estudadas..... 23
2. Coleta de dados..... 25
Estratégia de Forrageamento dos Beija-flores..... 25
Manipulação experimental da oferta de recursos energéticos..... 26
Resultados 27
Discussão..... 34
Conclusão..... 40
Referências Bibliográficas..... 41

ÍNDICE DE TABELAS E FIGURAS

TABELA 1 – Valores das médias e desvios padrões de botões, flores, frutos, oferta calórica e néctar dos indivíduos de *Palicourea rigida* floridos na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.....11

TABELA 2- Espécies de beija-flores observadas visitando *Palicourea rigida* na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG, com suas respectivas estratégias de forrageamento, nº de registros realizados, e médias ± desvio padrão do nº de flores visitadas e do tempo de visitação em cada flor.....29

TABELA 3- Espécies de beija-flores observadas visitando *Palicourea rigida* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO, com suas respectivas estratégias de forrageamento, nº de registros realizados, e médias ± desvio padrão do nº de flores visitadas e do tempo de visitação em cada flor.....29

FIGURA 1 - Quantidade total de flores de *P. rigida* em antese por dia de amostragem em 1 ha, na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO. As datas contidas no eixo das abscissas são referentes ao ano de 2008.....11

FIGURA 2 – Distribuição de flores, botões, frutos, indivíduos e oferta calórica de *Palicourea rigida* da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (a) Distribuição semanal do número de flores ao longo do período de floração; (b) Distribuição do número de botões, flores totais e frutos; (c) Distribuição da oferta calórica quinzenal ao longo do período de floração; e (d) Distribuição do número de indivíduos.....12

FIGURA 3 – Distribuição de flores, botões, frutos, indivíduos e oferta calórica de Palicourea rigida do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO. (a) Distribuição do número de flores produzido durante os três dias do estudo; (b) Distribuição do número de botões e frutos; (c) Distribuição da oferta calórica; e (d) Distribuição do número de indivíduos.....12

Figura 4 – Mapas de distribuição do número de flores diários produzidos por indivíduos de *Palicourea rigida* ao longo do período de floração na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG em 2008. (a) 17/11; (b) 19/11; (c) 21/11; (d) 24/11; (e) 26/11; (f) 28/11; (g) 01/12; (h) 03/12; (i) 05/12; (j) 08/12; (l) 10/12; (m) 12/12; (n) 15/12; (o) 17/12; (p) 19/12; (q) 22/12; (r) 24/12; e (s) 26/12.....13

FIGURA 5 - Mapas de distribuição do número de (a) indivíduos, (b) altura, (c) botões, (d) flores totais, (e) frutos e oferta calórica quinzenal ((f) 19/11/2008; (g) 03/12/2008; (h) 17/12/2008) de *Palicourea rigida* ao longo do período de floração na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG..... 14

FIGURA 6 - Mapas de distribuição do número de (a) indivíduos, (b) altura, (c) botões, (d) frutos, flores (produzidas nos dias (e)11/11/2008, (f) 12/11/2008 e (g) 13/11/2008) e (h) oferta calórica

de *Palicourea rigida* ao longo do período de floração no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.....14

FIGURA 7 – Relação entre o número de botões e frutos produzidos na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO e relação entre o número total de flores *Palicourea rigida* produzidas de 17/11/2008 a 26/12/2008 e o número de frutos da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (a) Relação entre o número de botões e frutos produzidos no CCPIU; (b) Relação entre o número de botões e frutos produzidos no PESCAN; e (c) e relação entre o número total de flores e o número de frutos do CCPIU..... 16

FIGURA 8 – Relação entre o número de botões e frutos produzidos por plantas que produziram poucos botões e flores (abaixo de 1550 botões), e plantas que produziram muitos botões e flores (acima de 1550 botões) na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.....16

FIGURA 9 - Variações nas taxas de frutificação entre plantas que produziram muitos botões (acima de 1550 botões) e plantas que produziram poucos botões (abaixo de 1550 botões). (a) variação das taxas de frutificação da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney); e (b) variação das taxas de frutificação do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste t de student).....17

FIGURA 10 - (a) variação do número de tubos polínicos em crescimento entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais (teste de Mann-Whitney), e (b) variação do número de tubos polínicos interrompidos entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais, da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney).....17

FIGURA 11 - (a) variação do número de tubos polínicos em crescimento entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais (ANOVA), e (b) variação do número de tubos polínicos interrompidos entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais, do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (ANOVA)..... 17

FIGURA 12 - Pistilos mostrando crescimento de tubos polínicos e tubos polínicos com o crescimento interrompido pelo mecanismo de auto-incompatibilidade em flores de *P. rigida*. (a) pistilos polinizados por beija-flores não-territoriais (b) e pistilos polinizados por beija-flores territoriais..... 18

FIGURA 13- Espécies de beija-flores visitando flores de *Palicourea rigida*. (a) *Eupetomena macroura*; (b) *Eupetomena macroura* defendendo território; (c) *Colibri serrirostris*; (d) *Colibri serrirostris* defendendo território; (e) *Amazilia fimbriata*; (f) *Amazilia fimbriata* defendendo território; (g) Fêmea de *Calliphlox amethystina*; (h) ataque ativo de uma *Amazilia fimbriata* territorial contra uma *Amazilia fimbriata* não-territorial..... 30

FIGURA 14- Variações nos tempos de visitas às flores entre espécie de beija-flores territoriais e não territoriais. (a) Análise de Variância das médias do tempo de visita dos beija-flores não territoriais e territoriais da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney); (b) Análise de Variância das médias do tempo de visita dos beija-flores não territoriais e territoriais do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste de Mann-Whitney)..... 31

FIGURA 15- Variações nos números de flores visitadas por espécies de beija-flores territoriais e não territoriais. (a) Análise de Variância das médias dos números de flores visitadas por beija-flores não territoriais e territoriais da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney); (b) Análise de Variância das médias dos números de flores visitadas por beija-flores não territoriais e territoriais do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste de Mann-Whitney).....31

FIGURA 16- Variações da quantidade de flores por mancha que determinam a defesa de território. (a) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste t de student); (b) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste t de student)..... 31

FIGURA 17- Variações da quantidade de flores por mancha que determinam a defesa de territórios por espécies. (a) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território por espécies na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (ANOVA); (b) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território por espécies do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (ANOVA)..... 33

FIGURA 18- Variações da quantidade de flores entre os tratamentos (remoção de flores, controle, e adição de flores) que determinam a defesa de territórios por espécies na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (ANOVA)..... 33

FIGURA 19- Variações da quantidade de néctar consumido entre os tratamentos (remoção de néctar, controle, e adição de néctar) que determinam a defesa de territórios por espécies na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste t de student)..... 33

FIGURA 20 – Variações dos tempos de visita às flores entre os tratamentos (controle, remoção de néctar, e adição de néctar) na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Kruskal-Wallis)..... 33

FIGURA 21- Variações (a) da quantidade de flores (teste de Kruskal-Wallis) e (b) do número de visitas não-territoriais que influenciam o tipo de comportamento agonístico exibido pelos beija-flores territoriais (teste de Kruskal-Wallis), registrados durante as observações focais realizadas na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (Vocal= vocalização; Sent= sentinela)..... 35

FIGURA 22- Variações (a) da quantidade de flores (teste de Kruskal-Wallis) e (b) do número de visitas não-territoriais que influenciam o tipo de comportamento agonístico exibido pelos beija-flores territoriais (teste de Kruskal-Wallis), registrados durante as manipulações do número de flores realizadas na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (Vocal= vocalização; Sent= sentinela)..... 35

FIGURA 23- Variações (a) da quantidade de flores (ANOVA) e (b) do número de visitas não-territoriais que influenciam o tipo de comportamento agonístico exibido pelos beija-flores territoriais do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste de Kruskal-Wallis). (Vocal= vocalização; Sent= sentinela)..... 35

FIGURA 24- Relação entre o número de visitas realizadas por beija-flores não-territoriais e o número de flores oferecidas por manchas de *Palicourea rigida*. (a) relação entre o número de visitas não-territoriais e o número de flores registradas durante as observações focais realizadas na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG; (b) relação entre o número de visitas não-territoriais e o número de flores registradas durante as manipulações do número de flores realizadas no CCPIU; (c) relação entre o número de visitas não-territoriais e o número de flores registradas durante as observações focais realizadas no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO..... 36

RESUMO

Alguns mecanismos de polinização constituem interações mutualísticas, onde a planta oferece néctar e pólen e o polinizador faz o transporte dos grãos de pólen. Os beija-flores são os polinizadores mais especializados dentre as aves e seus vôos têm elevado gasto energético, o que os leva a desenvolver estratégias de forrageamento para conseguir altos ganhos energéticos ao menor custo possível. Essas estratégias são definidas por características morfofisiológicas dos beija-flores e pela quantidade e distribuição dos recursos oferecidos pelas plantas. Mudanças na oferta ou padrão de distribuição dos recursos florais podem afetar os beija-flores e o tipo de estratégia de forrageamento utilizada. Alguns estudos apontam que essas estratégias interferem no fluxo de pólen, e que o comportamento territorial seria um fator de redução deste fluxo. O objetivo do trabalho foi observar a distribuição espacial e temporal dos recursos florais oferecidos por uma população de *Palicourea rigida* (Rubiaceae) e sua relação com as estratégias de forrageamento apresentadas pelos beija-flores visitantes, avaliando se estas estratégias interferem no sucesso reprodutivo de *P. rigida*. O estudo de campo foi realizado na RPPN do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG (CCPIU) e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO (PESCAN), de novembro de 2008 a fevereiro de 2009. A distribuição dos indivíduos e recursos florais das populações de *P. rigida* foi mapeada por meio da marcação dos indivíduos ao longo de transects de 100 metros, incluindo todas as plantas numa distância de até 5 metros de cada lado do transect. Foi contabilizado o número total de botões por planta e os transects foram percorridos periodicamente para registro do número de flores em diferentes momentos da floração. Medidas do volume e concentração de néctar foram utilizados para estimar a oferta energética média por flor. Mapas com isolíneas de densidade de plantas e recursos florais foram gerados utilizando o programa SURFFER. Foram calculados índices de dispersão para determinar os padrões de distribuição dos recursos. Foi feita a contagem de tubos polínicos em crescimento e interrompidos para flores que foram polinizadas por beija-flores territoriais e não-territoriais. As observações das estratégias de forrageamento foram feitas em manchas com diferentes quantidades de recursos encontradas ao longo do transect, em 20 seções no CCPIU e em 6 seções no PESCAN. Outras 20 seções de observação foram realizadas no CCPIU, com manipulação da quantidade de recursos, para verificar se variações nestas quantidades geram modificações das estratégias de forrageamento adotadas. Os padrões de distribuição espacial apontaram para diferenças apenas numa escala maior e ausência de manchas menores bem definidas. Não houve variações destes padrões ao longo do tempo. Diferenças nas taxas de frutificação entre plantas que produziram muitos e poucos botões, e o maior número de tubos polínicos em crescimento nas flores polinizadas por beija-flores não-territoriais indicou que a atividade territorial pode, efetivamente, reduzir o fluxo de pólen cruzado. Mas esta estratégia não é limitante para produção de frutos, visto que existe uma relação direta entre a quantidade de botões e frutos produzidos. *Eupetomena macroura* e *Amazilia fimbriata* foram as principais espécies com comportamentos territoriais. O número médio de flores que manteve a atividade territorial foi de 45,48 ± 19,68 flores/mancha no CCPIU e de 46,8 ± 15,9 flores/mancha no PESCAN. Mas esses valores variaram conforme a espécie, sendo que para *E. macroura* o valor de manutenção de território foi de 58,36 ± 6,78 flores/mancha no CCPIU e 59,35 ± 12,02 flores/mancha no PESCAN, enquanto para *A. fimbriata* esse valor foi 32,89 ± 5,61 flores/mancha no CCPIU e de 37,19 ± 5,77 flores/mancha no PESCAN. A manipulação de recursos modificou as espécies territoriais utilizando as manchas e as estratégias de forrageamento utilizadas, mas essa modificação só foi constatada na redução de recursos. O aumento na oferta de recursos parece ter aumentado a complexidade do comportamento territorial pelo aumento das invasões de beija-flores não-territoriais. Desta maneira, uma mancha com muitas flores apresenta maior número de invasões de indivíduos não-territoriais, que podem minimizar os efeitos negativos do territorialismo ao fluxo de pólen cruzado.

Palavras Chave: distribuição de recursos, beija-flores, territorialismo, comportamento animal, fluxo de pólen, *Palicourea rigida.*

ABSTRACT

Some pollination mechanisms represent mutualistics interactions, in which the plants offer nectar and pollen and the pollinators carry the pollen grains. The hummingbirds are the more specialized pollinators among the birds, and their high energetic cost to fly, force them to develop feeding strategies to obtain the highest energetic gains with the lowest costs. These strategies are defined by hummingbird morphophysiological features and by the amount and distribution of floral resources offered by the plants. Changes in resource offer or distribution pattern can modify bird behaviour and feeding strategy. Some studies show which these strategies interfere on the pollen flow, and that territorial feeding behavior could be a factor decreasing this flow. The aim of this work was analyze the spatial and temporal distribution of floral resources offered by *Palicourea rigida* (Rubiaceae) populations and their relation with the feeding strategies presented by hummingbird visitors, evaluating also if these strategies would interfere in the reproductive success of *P. rigida*. The field work was carried out in the RPPN of the Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG (CCPIU) and in the Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO (PESCAN), from November of 2008 to February of 2009. The distribution of the plants and floral resources in the *P. rigida* populations was surveyed using ten 100m long transects along which all plants as far as 5m from each side were mapped. Nectar volume and sugar content measurements by using micropippetes and hand refractometer were used to estimate mean energy offer per flower. Maps of the populations with isolines for density of plants and floral resources were organized using the SURFFER program. The dispersion index was used to determine floral resources distribution and fruit set patterns. Pollen tube growth was evaluated by fluorescency microscopy in pistils from flowers exposed to pollination by territorial and non-territorial hummingbirds. Observations of feeding strategies were carried out along transects, both in the CCPIU and PESCAN populations, in patches with different floral resource offer. Further observations were done in the CCPIU, by manipulating the amount of floral resources in patches and verifying if these variations would change hummingbird feeding strategy. The spatial distribution of floral seems to be associated with larger scale plant distribution and no finer well defined patches could be observed. There was no variation of these general patterns through time. Differences in the fruit set rate between plants that produced high e low buds, and the larger number of pollen tubes growing in the flowers that were pollinated by non-territorial hummingbirds indicated that the territorial activity reduces effective pollination. However, territorial feeding strategy was not a limitation for fruit production, since there was a strong correlation between the number of flower buds and fruit-set. *Eupetomena macroura* and *Amazilia fimbriata* were the main species of territorial hummingbirds. The mean number of flowers that supported territorial activity was 45,48 ± 19,68 flowers/patch in the CCPIU, and 46,8 ± 15,9 flowers/patch in the PESCAN. Nonetheless, these values varied according to specie, since for *E. macroura* the value that supported territorial behavior was 58,36 ± 6,78 flowers/patch in the CCPIU and 59,35 ± 12,02 flowers/patch in the PESCAN, while to *A. fimbriata* these value was 32,89 ± 5,61 flowers/patch in the CCPIU and 37,19 ± 5,77 flowers/patch in the PESCAN. The floral resource manipulation modified the territorial hummingbird species and feeding strategies, but these modifications were noticed only when resources decreased. Increase in flower number or reward per patch seems to have made territorial behavior more complex since they led to the rise of the number invasions by non-territorial hummingbirds. These two factors are related, so a patch with a lot of flowers exhibited a larger number of non-territorial invasions, which could minimize the negative effects caused by the territorialism on cross pollen flow.

Keywords: floral resources, hummingbirds, territorialism, feeding behavior, pollen flow, *Palicourea rigida*.

INTRODUÇÃO GERAL

A polinização apresenta mecanismos de interação que constituem exemplos de coevolução mutualística. A planta oferece recursos como pólen e néctar para os animais que atuam como seus polinizadores e estes, por sua vez, transportam os grãos de pólen de um indivíduo a outro, possibilitando a fecundação cruzada e aumentando a eficiência reprodutiva daquela espécie vegetal (Stebbins 1970; Feinsinger 1983; Bawa 1990; Engel e Irwin 2003; Taura e Laroca 2004; Fenster *et al.* 2004). As aves têm papel importante neste processo de polinização, funcionando como links móveis entre indivíduos e populações de plantas, tanto na dispersão de propágulos como na polinização (Sekercioglu, 2006).

Algumas características florais como coloração, forma e tamanho parecem representar atrativos para tipos de polinizadores específicos. Estas características são conhecidas como síndromes de polinização (Faergri e Van Der Pijl, 1980; Endress, 1994; Fenster *et al.* 2004). A ornitofilia é a síndrome de polinização associada com atração de aves nectarívoras. As principais características desta síndrome são o formato tubular da flor, com coloração forte variando do vermelho ao amarelo, ausência de odor, néctar abundante e diluído, geralmente em posições pendentes, câmaras nectaríferas separadas dos estigmas e anteras, ovário protegido e antese diurna (Baker 1975; Pyke e Waser, 1981; Faergri e Van Der Pijl, 1980; Stiles, 1981; Endress, 1994; Wilson *et al.* 2004). A visão de especificidade na interação planta-polinizador, apesar de muito difundida, não considera que plantas e mesmo os polinizadores possam assumir muitas vezes, um caráter generalista. Ou seja, a atração de polinizadores e a eficiência de fluxo de pólen não se limitam ao polinizador que seria esperado pela síndrome, e muitas vezes as características florais que determinam a síndrome são apenas expressões de fenótipos regionais daquela espécie ou gênero (Waser *et al*., 1996).

Dentre as interações aves-flores, os beija-flores (Trochilidae) são o grupo mais representativo numérica e ecologicamente na região Neotropical, desempenhando importante papel no sistema reprodutivo de uma grande variedade de angiospermas (Stiles, 1981; Sazima *et al.* 1996; Buzato *et al.* 2000; Vasconcelos e Lombardi 2001; Mendonça e Anjos, 2003). Os beija-flores são aves nectarívoras, de corpo pequeno, bico longo e fino. São restritos ao continente americano e 83 espécies ocorrem no Brasil, sendo que destas 36 já foram registradas no Cerrado (Macedo, 2002). Apresentam um vôo ágil do tipo pairado, tornando possível que estas aves possam adejar em frente às flores pendentes que visitam. Este tipo de vôo apresenta um alto gasto energético, o que leva estes animais a desenvolverem estratégias de forrageamento que lhes possibilite conseguir um elevado volume energético ao menor custo possível de energia (Feinsinger e Chaplin 1975; Sazima *et al.* 1996; Sick, 1997; Altshuler *et al.* 2004). Com base nestas estratégias, é possível dividir os beija-flores em quatro tipos: territorialistas, “trapliners”, generalistas, parasitas de territórios

(Feinsinger e Chaplin, 1975; Feinsinger e Colwell, 1978; Sazima *et al.*, 1996; Mendonça e Anjos, 2005; Ohashi e Thomson, 2009). Os territorialistas defendem um território restrito com elevada quantidade de recursos florais, mas que demanda também um alto gasto energético na defesa. Os "trapliners" realizam rotas de forrageamento em espécies definidas que oferecem elevada quantidade de néctar, mas que se encontram em manchas distantes, obrigando o beija-flor a voar grandes distâncias até encontrar o recurso. Os generalistas são aqueles que se alimentam de uma grande variedade de recursos sobrepostos, podendo adequar sua dieta ao que se encontra disponível no ambiente. Os parasitas de territórios são os beija-flores que costumam forragear em manchas defendidas por beija-flores territoriais, e visitam flores que se encontram em zonas do território que não são muito visitadas pelo beija-flor residente, ou que são mais dificilmente visualizadas por este. (Feinsinger e Chaplin 1975; Feinsinger e Colwell, 1978; Sazima *et al.* 1996; Mendonça e Anjos 2005; Ohashi e Thomson, 2009).

Pertencentes a família Trochilidae, os beija-flores subdividem-se em duas sub-famílias, Phaethornithinae e Trochilinae. Os Phaethornithinae possuem o bico curvado e longo, e comumente apresentam uma estratégia de forrageamento "traplining" (Buzato *et al.*, 2000). Os Trochilinae apresentam ampla variação de tipos de bicos e estratégias de forrageamento, podendo utilizar recursos mais sobrepostos (Stiles e Freeman 1993; Newstrom *et al.* 1994).

As estratégias de forrageamento estão relacionadas com as características morfofisiológicas dos beija-flores e também com as estratégias reprodutivas das plantas visitadas por eles. Espécies de plantas que produzem poucas flores induzem uma estratégia "traplining" de seus beija-flores visitantes, e espécies que produzem muitas flores são atrativas para beija-flores territorialistas (Feinsinger 1978; Snow e Snow, 1980; Franceschinelli e Kesseli, 1999; Franceschinelli e Bawa, 2000; Mendonça e Anjos 2005). Alguns autores, como Feinsinger (1978), apontam que o territorialismo dos polinizadores pode restringir seus vôos a poucas plantas, diminuindo com isso o fluxo de pólen e o sucesso reprodutivo das plantas visitadas. Entretanto, Franceschinelli e Bawa (2000) mostram em seu estudo que nem sempre as visitas de beija-flores com estratégias "traplining" aumentam o fluxo de pólen e que os polinizadores territorialistas nem sempre diminuem esse fluxo. Para esclarecer melhor estas questões, estudos mais detalhados sobre a influência das estratégias de forrageamento dos beija-flores nos sistemas reprodutivos das plantas são necessários. A investigação destas estratégias de interação entre beija-flores e plantas do Cerrado também ajudam a compreender a diversidade das interações animal-planta no Bioma, colaborando para a investigação das estruturas de comunidades das savanas neotropicais e permitindo a elaboração de estratégias de conservação para este Bioma (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2009).

Palicourea rigida H. B. & K. é uma espécie adequada para a realização deste tipo de estudo, pois é uma planta característica do Cerrado, muito abundante e com distribuição agregada em manchas, que são de fácil localização e identificação, tipicamente ornitófilas (a maior parte de suas polinizações é realizada por beija-flores), e auto-incompatíveis, ou seja, só formam frutos através de fecundação cruzada, exigindo polinização eficiente (Faergri e Van Der Pijl, 1980; Ribeiro e Walter, 1998; Machado *et al.*, 2009).

Neste sentido, o presente trabalho tem como objetivos: (i) observar a distribuição espacial e temporal dos recursos oferecidos por uma população de *Palicourea rigida*; (ii) verificar se a distribuição dos recursos florais explica as estratégias de forrageamento do beija-flores visitantes, e testar a hipótese de que existe um padrão que determina essas estratégias apresentadas; (iii) testar a hipótese de que os beija-flores não-territoriais polinizam com maior eficiência as flores de *Palicourea rigida* no Cerrado.

Este trabalho está estruturado em dois capítulos e contando com uma conclusão geral ao final. O primeiro capítulo trata da distribuição da oferta de recursos das populações de *Palicourea rigida* estudadas, e da interferência das estratégias de forrageamento dos polinizadores no sucesso reprodutivo desta espécie. O segundo capítulo está relacionado com a variação no tipo de estratégia de forrageamento apresentada pelos beija-flores de acordo com a variação no padrão de distribuição dos recursos florais. Os capítulos estão elaborados seguindo as normas de formatação da Biotropica, e as referências bibliográficas encontram-se agrupadas ao final, após a conclusão.

I. Oferta de recursos florais e polinização de *Palicourea rigida*

INTRODUÇÃO

A polinização apresenta mecanismos de interação harmônicos determinados por coevolução mutualística. Estes mecanismos são representados pela oferta de recursos da planta, como pólen e néctar, para os animais que atuam como seus polinizadores. Estes polinizadores por sua vez transportam os grãos de pólen entre os indivíduos da população, possibilitando a fecundação cruzada e aumentando a eficiência reprodutiva da espécie vegetal. (Stebbins 1970; Feinsinger 1983; Bawa 1990; Engel e Irwin 2003; Taura e Laroca 2004; Fenster *et al.* 2004).

Algumas características florais, como coloração, tamanho e forma, conhecidas como síndromes de polinização, parecem representar atrativos para tipos de polinizadores específicos. (Faergri e Van Der Pijl, 1980; Endress, 1994; Fenster *et al.* 2004). Mas esta especificidade das síndromes na interação planta-polinizador, apesar de muito difundida, não considera que plantas e mesmo os polinizadores podem assumir muitas vezes, um caráter generalista (Waser *et al*., 1996).

A ornitofilia é a síndrome de polinização associada com atração de aves nectarívoras. As principais características desta síndrome são o formato tubular da flor, com coloração forte variando do vermelho ao amarelo, ausência de odor, néctar abundante e diluído, geralmente em posições pendentes, câmaras nectaríferas separadas dos estigmas e anteras, ovário protegido e antese diurna (Baker 1975; Pyke e Waser, 1981; Faergri e Van Der Pijl, 1980; Stiles 1981; Endress 1994; Wilson *et al.* 2004).

Dentre as interações aves-flores, os beija-flores (Trochilidae) são o grupo mais representativo numérica e ecologicamente na região Neotropical, desempenhando importante papel no sistema reprodutivo de uma grande variedade de angiospermas (Stiles, 1981; Sazima *et al.* 1996; Buzato *et al.* 2000; Vasconcelos e Lombardi 2001; Mendonça e Anjos, 2003). As estratégias de forrageamento estão relacionadas com as características morfofisiológicas dos beija-flores e também com os padrões de distribuição de recursos florais das plantas visitadas por eles. Espécies de plantas que produzem poucas flores, ou flores pouco grupadas parecem induzir uma estratégia "traplining" de seus beija-flores visitantes, e espécies que produzem muitas flores, ou grandes grupamentos florais são atrativas para beija-flores territorialistas (Feinsinger 1978; Snow & Snow, 1980; Franceschinelli e Kesseli, 1999; Franceschinelli e Bawa, 2000; Mendonça e Anjos, 2005). Alguns autores, como Feinsinger (1978), apontam que o territorialismo dos polinizadores pode restringir seus vôos entre diferentes indivíduos, diminuindo com isso o fluxo de pólen e o sucesso reprodutivo das plantas visitadas. Entretanto, Franceschinelli e Bawa (2000) mostram em seu estudo que nem sempre as visitas de beija-flores com estratégias "traplining" aumentam o fluxo de pólen e que os polinizadores territorialistas nem sempre diminuem esse fluxo. Para esclarecer melhor estas

questões, estudos mais detalhados sobre a influência das estratégias de forrageamento dos beija-flores nos sistemas reprodutivos das plantas são necessários. A investigação destas estratégias de interação entre beija-flores e plantas do Cerrado também ajudam a compreender a diversidade das interações animal-planta no Bioma, colaborando para a investigação das estruturas de comunidades das savanas neotropicais e permitindo a elaboração de estratégias de conservação para este Bioma (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2009).

Palicourea rigida H. B. & K. é uma espécie adequada para a realização deste tipo de estudo, pois é uma planta característica do Cerrado, muito abundante e com distribuição agregada em manchas, que são de fácil localização e identificação, tipicamente ornitófilas (a maior parte de suas polinizações é realizada por beija-flores), e auto-incompatíveis, ou seja, só formam frutos através de fecundação cruzada, exigindo polinização eficiente (Faergri e Van Der Pijl, 1980; Ribeiro e Walter, 1998; Machado *et al.*, 2009).

Com isso o presente estudo tem como objetivos: (i) observar a distribuição espacial e temporal dos recursos oferecidos por populações de *Palicourea rigida*; (ii) verificar se existiram padrões de distribuição dos recursos florais que poderiam influenciar no comportamento de forrageamento dos beija-flores; (iii) testar a hipótese de que os beija-flores não-territoriais polinizam com maior eficiência as flores de *Palicourea rigida* no Cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Áreas e espécie estudadas

O estudo foi desenvolvido com duas populações de *Palicourea rigida* distantes cerca de 200km uma da outra, na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia-MG (CCPIU) e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas-GO (PESCAN). A Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) está situada a 8 km oeste do perímetro urbano de Uberlândia, MG (18° 60´S e 48° 18´W), na Região do Triângulo Mineiro. A reserva possui 127 ha onde predomina a vegetação de Cerrado sentido restrito (Lima *et al.*, 1989). O clima da região é tropical chuvoso apresentando duas estações bem definidas: uma seca (abril a setembro) e outra chuvosa (outubro a março). A temperatura média varia entre 22° e 35°C ao longo do ano e os índices pluviométricos anuais correspondem a cerca de 1550 mm (Nimer e Brandão, 1989).

O Parque Estadual da Serra de Caldas Novas localiza-se na região sudeste do Estado de Goiás, a 180 km de Goiânia, abrangendo os municípios de Caldas Novas e Rio Quente (17° 43’ 56" S a 17° 50’ 55,7" S e 48° 40’0" a 48° 42’ 57,6" O). O Parque possui uma área de 12.500 ha (Galinkin, 2002). A vegetação da Serra de Caldas Novas é típica do bioma Cerrado, com

predominância de Cerrado sentido restrito principalmente no topo da serra, ocorrendo, em geral, sobre vários tipos de Latossolos. Nas encostas encontra-se um mosaico de fitofisionomias que se estendem desde Cerradão, Cerrado sentido restrito, Campo Sujo e Campo Limpo, Campo Rupestre, Veredas e Matas de Galeria (Magnago *et al.* 1983). O clima da região possui duas estações bem definidas: uma seca e mais fria que vai de maio a setembro, e uma estação quente e chuvosa que ocorre durante os meses de outubro a março, correspondendo ao clima tropical chuvoso. A temperatura anual média oscila em torno de 20° a 25° C, e a pluviosidade média anual é de cerca de 1500 mm (Almeida e Sarmento, 1998).

Palicourea rigida H. B. K., são arbustos sempre-verdes com floração concentrada entre setembro e março e frutificação entre novembro e abril. As folhas são grandes, coriáceas e muito características, se inserindo de modo oposto cruzado nos ramos escleromorfos. As flores são pentâmeras, de coloração amarelo-avermelhada, e se encontram em inflorescências cimosas pedunculadas (Machado *et al*., 2009). Apresenta um conjunto de características florais que correspondem à síndrome da ornitofilia (*sensu* Faergri e Van Der Pijl, 1980) e a espécie apresenta heterostilia do tipo distílica, ou seja, tamanho e forma dos estigmas e anteras diferem entre os dois tipos morfológicos apresentados por esta espécie (Machado *et al*., 2009). O néctar é produzido por um disco nectarífero, que mesmo após a abscisão da corola permanece secretando néctar (Machado *et al*., 2009).

O CCPIU possui uma população de *Palicourea rigida* com densidade estimada de 182,61indivíduos/ha e o PESCAN apresenta uma densidade populacional estimada em 119 indivíduos/ha (Machado *et al*., 2009). A floração no CCPIU em geral inicia-se em novembro enquanto a floração do PESCAN normalmente começa em setembro. A população local de ambas as áreas apresenta isopletia, ou seja, apresenta as duas variações morfológicas florais, longistilas e brevistilas, na razão 1:1 (Machado *et al*., 2009).

Os beija-flores são os principais polinizadores, apesar de que ocasionalmente abelhas e borboletas possam visitar as flores de *P. rigida* (Machado *et al.*, 2009). A defesa de uma área pelo animal polinizador com o intuito de ser este o único a utilizar o recurso oferecido é definida como territorialismo (Temeles *et al.*, 2005). Para os dois locais de estudo, foram considerados beija-flores com comportamento territorial: aqueles indivíduos que gastavam grande parte do tempo sentados em torno das manchas de *P. rigida* floridas; que ocasionalmente voavam sobre estas manchas, patrulhando as vizinhanças do recurso defendido; e que na presença de intrusos realizavam vocalizações estridentes e em último caso ataques e perseguições ao intruso (Feinsinger e Colwell, 1978; Kodric-Brown e Brown, 1978). Estes comportamentos territoriais foram detalhados nas observações e as razões que determinaram a ocorrência de cada uma destas interações agonísticas ou conjunto delas foram examinadas. Foram considerados não-territoriais aqueles beija-flores que

visitavam as manchas e rapidamente as abandonavam, sem apresentar nenhum dos comportamentos descritos acima.

2. Coleta de dados e mapeamento da oferta de recursos

Foram delimitados em cada uma das duas áreas, 10 transects de 100 metros cada, paralelos entre si. No CCPIU cada transect apresentava 20 metros de distância entre si, e no PESCAN, os transects encontravam-se a 10 metros de distância. Previamente ao início do estudo, todos os indivíduos de *Palicourea rigida*, com distância máxima de 5m de cada lado dos transects, foram marcados com um código numérico. Posteriormente foram mensuradas: a posição do indivíduo ao longo do transect, a sua distância deste (ambos medidos em centímetros), o lado do transect em que se encontrava, e a sua altura total.

O estudo foi realizado nos meses de novembro e dezembro de 2008. No CCPIU os dados foram coletados durante seis semanas, entre a segunda quinzena de novembro até o final de dezembro. No PESCAN, o estudo ocorreu nos dias 11, 12 e 13 de novembro. No primeiro dia de coleta, para ambas as áreas, todas as inflorescências foram fotografadas em seus três planos tridimensionais, o que possibilitou a posterior contagem do número de botões presentes em cada uma das inflorescências. Essa contagem foi realizada por enquadramento de cada uma das partes das fotografias e contagem direta dos botões presentes em cada quadro.

Durante o período do estudo no CCPIU, foram realizadas semanalmente três coletas de dados referentes às ofertas de recursos florais oferecidas por *Palicourea rigida*, totalizando 18 dias de coleta. Estes recursos foram quantificados, por meio da contagem direta do número de flores em antese presentes naquele dia, em cada uma das inflorescências dos indivíduos marcados ao longo do transect. Quinzenalmente, foram realizadas, em duas flores de cada indivíduo, a quantificação do valor calórico oferecido na forma de néctar pela flor. A quantidade de açúcar foi calculada por meio das medidas de volume de néctar, feitas por microcapilares graduados, e da concentração de açúcar no néctar que foi medida com o auxílio de um refratômetro de mão (modelo Eclipse, Bellingham & Stanley Ltd). A multiplicação dos valores de volume do néctar e concentração de açúcar determinaram a quantidade de açúcar presente no néctar, em microgramas. Esses valores foram encontrados por meio da tabela de conversão dos valores em brix (% volume de soluto/volume da solução, Kearns e Inouye, 1993). A conversão foi feita usando a relação onde 1mg açúcar equivale a quatro calorias (Dafni, 1992). A extração do néctar foi realizada sempre no final da manhã, por volta de 11:00h. A medida do néctar acumulado foi feita em flores ensacadas com organza no dia anterior a antese. Esse isolamento garantiu que nenhum polinizador entrasse em contato com o néctar produzido pela flor desde sua antese até o momento da coleta. Essa quantidade de calorias oferecidas por flor permitiu que fossem realizadas estimativas do volume calórico total apresentado

como recompensa aos polinizadores, pelos indivíduos de *P. rigida* (valor calórico diponibilizado por flor multiplicada pela quantidade de flores apresentadas por cada indivíduo).

No PESCAN foram feitas as contagens de flores por indivíduo durante os três dias de coleta. No segundo dia de coleta também foi feita a estimativa da quantificação do volume calórico oferecido por flor, por meio da medida de volume e concentração de néctar de duas flores de cada indivíduo. Essa coleta foi feita por volta das 11:00h, em flores previamente ensacadas com organza. A quantidade de calorias oferecidas por flor também foi convertida em volume calórico total por indivíduos, através da multiplicação do valor calórico disponibilizado por flor pela quantidade de flores apresentadas por cada indivíduo.

Com o auxílio do programa SURFER® versão 8.0 da Golden Software Inc. foram gerados mapas da localização dos indivíduos de cada uma das áreas estudadas. Por meio deste software também foram delimitadas isolíneas para a altura de cada um dos indivíduos marcados, e isolíneas da densidade espacial dos botões, das flores em cada um dos dias de coleta, do total de flores contabilizado ao longo de todo período de estudo, e da oferta calórica estimada. As isolíneas são geradas por agrupamentos das grandes e pequenas densidades dos recursos analisados, criando picos em locais mais densos. Com isso, foram plotados mapas seqüenciais que permitiram visualizar a distribuição de alguns dos parâmetros analisados na população e avaliar se existiram mudanças temporais na oferta de flores, ao longo do período de floração.

Para compreender melhor os padrões de distribuição de indivíduos, flores, botões e oferta calórica oferecidos pela planta, as duas áreas de estudo foram divididas em sub-plots de 10X10m, 25X10m, 50X10m, 100X10m, 100X20m, 100X50m e 100X100m, e para cada um deles foi calculado o Índice de Dispersão (Greig-Smith, 1983) para cada um dos parâmetros de distribuição analisados: ID= $S^2/\overline{X}$, onde ID é o índice de dispersão; S^2 é a variância da amostra; $\overline{X}$ representa a média aritmética da amostra.

Para avaliar a eficiência reprodutiva dos indivíduos de *P. rigida* foi feita para as duas áreas de estudo, durante a primeira quinzena de fevereiro, a contagem dos frutos formados. Essa contagem também foi realizada por meio de registro fotográfico dos três planos tridimensionais e contagem direta do número de frutos presentes em cada um dos quadros em que a imagem foi dividida. Com esses valores também foram traçadas isolíneas de densidade de frutos com o SURFER®, com a criação do mapa de distribuição deste recurso. Esse padrão de distribuição também foi avaliado através da análise do Índice de Dispersão (Greig-Smith, 1983). Adicionalmente, foram calculadas as taxas de frutificação (conversões dos botões em frutos) para cada um dos indivíduos da população, e a regressão linear para indicar qual a relação existente entre botões *versus* frutos e flores totais *versus* frutos.

Para estimar a eficiência reprodutiva da polinização foram ensacadas com organza 90 flores em pré-antese no CCPIU e 30 flores em pré-antese no PESCAN. Estas flores foram desensacadas após a antese floral e após a visita de um beija-flor polinizador a flor era novamente ensacada com organza e coletada após oito horas do horário da visitação. No CCPIU, 30 flores foram visitadas por beija-flores não-territoriais, outras 30 flores foram visitadas por beija-flores territoriais e as 30 flores restantes não foram desensacadas para que não sofressem polinização, funcionando como controle. No PESCAN, 10 flores foram visitadas por beija-flores não-territoriais, 10 flores foram visitadas por beija-flores territoriais e 10 flores não foram desensacadas, funcionando como controle. Os pistilos do CCPIU foram coletados uma vez por semana, ao longo das seis semanas de estudo, e os pistilos coletados do PESCAN foram coletados nos dois últimos dias de estudo. Todos estes pistilos foram fixados em álcool 70°. Posteriormente foi feita a quantificação do número de tubos polínicos em crescimento, e do número de tubos com o crescimento interrompido pelo mecanismo de auto-incompatibilidade. O crescimento dos tubos polínicos foi visualizado por meio da técnica de microscopia de fluorescência (Martin, 1959). Foram realizadas análises que compararam as médias dos números de tubos em crescimento e o número de tubos interrompidos para determinar se houve diferenças entre estes parâmetros. Os testes realizados foram paramétricos para os dados que apresentavam normalidade e homocedasticidade, e não paramétricos para os que não apresentavam estas condições.

RESULTADOS

Foram amostrados 317 indivíduos de *P. rigida* no CCPIU e destes 272 floriram durante o estudo. No PESCAN foram amostradas 104 plantas, sendo que destas 101 apresentaram floração. A média de altura de todos os indivíduos amostrados no CCPIU, floridos ou não, foi de 0,72 ± 0,27 metros, e para os indivíduos estudados no PESCAN a média foi de 1,3 ± 0,46 metros. A média de flores diárias para o CCPIU, considerando-se apenas indivíduos floridos, foi de 15,25 ± 16,74 flores/planta/dia e do PESCAN foi 34,27 ± 23,76 flores/planta/dia. A taxa de frutificação dos indivíduos que floriram no CCPIU foi de 39,62% com 261,14 frutos/planta. O PESCAN apresentou uma taxa de frutificação superior com 44,42% de frutos formados e 572,53 ± 372,68 frutos/planta. A oferta calórica por planta, que também só foi calculada para as plantas floridas, foi de 13,68 ± 15,82 cal/planta para o CCPIU e 32,34 ± 21,97 cal/planta para o PESCAN. A oferta calórica total para a área amostrada foi de 4,7 Kcal/ha para o CCPIU no pico da oferta de recursos e de 3,3 Kcal/ha para o PESCAN durante o período de estudo. A Tabela 1 apresenta os dados gerais do número de botões, flores, frutos, oferta calórica e produção de néctar das plantas amostradas nas

áreas de estudo, e a Figura 1 indica o número total de flores nas áreas de estudo (1ha) para cada dia de coleta.

A distribuição das plantas em ambas as áreas apresentou um padrão, que se repetiu para as distribuições de altura e da floração (número de flores, botões, frutos e oferta calórica) durante todo o período de estudo. As distribuições no CCPIU mostraram um pico de variância/média correspondente à subdivisão de 0,5 ha, indicando que o número de plantas, e os demais parâmetros foram maiores na primeira metade da área (Figura 2, 4 e 5). Já as distribuições do PESCAN apresentam pico de variância/média correspondente à subdivisão de 0,25 ha, indicando que a densidade, e o restante dos parâmetros de distribuição da floração eram maiores no primeiro e no último quarto da área (Figura 3 e 6). Esses parâmetros apresentam um segundo pico de variância média correspondente a 0,025 ha (um quarto de transect) mostrando que existem grupamentos menores de plantas e oferta de recursos florais. O quarto e o sexto transect, por exemplo, apresentavam menores valores no primeiro quarto do transect, enquanto o nono e o décimo transect apresentam menores valores no último quarto do transect (Figura 3 e 6).

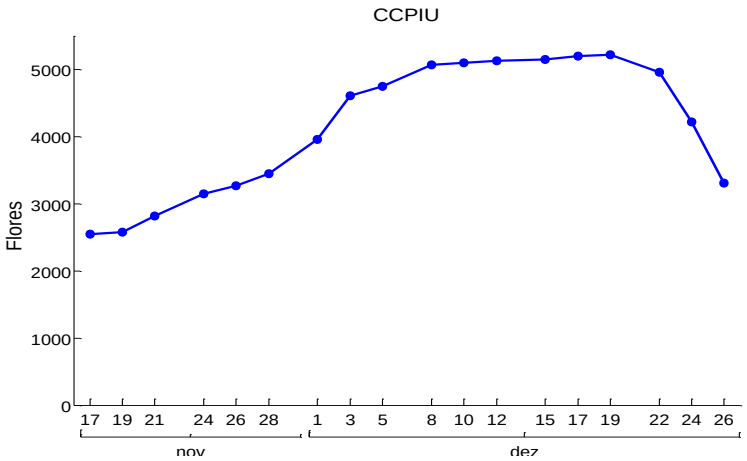
As variações temporais de floração no CCPIU foram apenas numéricas, seguindo o mesmo padrão da variação espacial de flores ao longo de todo o período amostrado (Figura 1). O pico da floração ocorreu entre os dias 10 de dezembro e o 22 de dezembro de 2008 (Figura 2). As variações temporais do PESCAN e seu pico de floração não puderam ser determinados devido ao período de amostragem nesta área ter sido de apenas 3 dias.

A relação entre a quantidade de botões produzida pelas plantas e o número de frutos formados foi altamente significativa para o CCPIU ($F_{1,315}$= 12105,14; r^2= 0,975; $p < 0,001$; Figura 7) e para o PESCAN ($F_{1,102}$= 2828,23; r^2= 0,965; $p < 0,001$; Figura 7). Isto indica que a produção de frutos é quase totalmente explicada pelo número de botões produzidos. Já a relação feita entre quantidade de flores totais contabilizadas no CCPIU e o número de frutos produzidos foi significativa, mas com uma dispersão dos pontos maior do que na análise dos botões ($F_{1,315}$= 2541,37; r^2= 0,89; $p < 0,001$; Figura 7). Essa maior dispersão é provavelmente em conseqüência deste dado não corresponder a todas as flores produzidas, mas a um somatório do amostrado em cada dia de observação.

Quando a relação botões vs. frutos é realizada com os dados de plantas que produziram muitos botões (acima de 1550 botões) e poucos botões (abaixo de 1550 botões) separadamente, percebe-se que a dispersão dos pontos praticamente não difere entre as duas análises. No CCPIU a relação das plantas que produziram poucos botões foi: $F_{1,241}$= 6122,84; r^2= 0,962; $p < 0,001$, com equação da reta y= 0,3952x + 1,5698; e a relação de plantas que produziram muitos botões foi: $F_{1,27}$= 223,77; r^2= 0,892; $p < 0,001$, com equação da reta y= 0,377x – 0,9138 (Figura 8). A relação de plantas com poucos botões para o PESCAN foi: $F_{1,66}$= 999,72; r^2= 0,938; $p < 0,001$, com

TABELA 1 – Valores das médias e desvios padrões de botões, flores, frutos, oferta calórica e néctar dos indivíduos de *Palicourea rigida* floridos na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.

	CCPIU		PESCAN	
	N	($\overline{X}$ ± DP)	N	($\overline{X}$ ± DP)
Botões/planta	272	662.92 ± 619.56	101	1378.91 ± 1014.70
Flores/planta/dia	272	15.25 ± 16.75	101	34.27 ± 23.76
Flores Totais/planta	272	273.54 ± 279.29	101	102.59 ± 70.31
Frutos/planta	272	261.14 ± 241.65	101	572.53 ± 372.68
Oferta calórica (cal.)/flor	1632	0.90 ± 0.12	606	0.95 ± 0.14
Oferta calórica (cal.)/planta	816	13.68 ± 15.82	303	32.34 ± 21.97
Volume de néctar (µl)/flor	1632	10.61 ± 1.60	606	10.99 ± 1.81
Concentração de néctar (%)/flor	1632	21.94 ± 1.33	606	21.48 ± 2.63



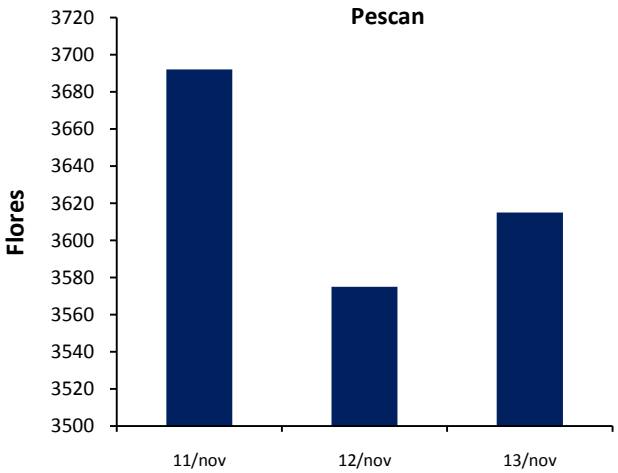


FIGURA 1 - Quantidade total de flores de *P. rigida* em antese por dia de amostragem em 1 ha, na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO. As datas contidas no eixo das abscissas são referentes ao ano de 2008.

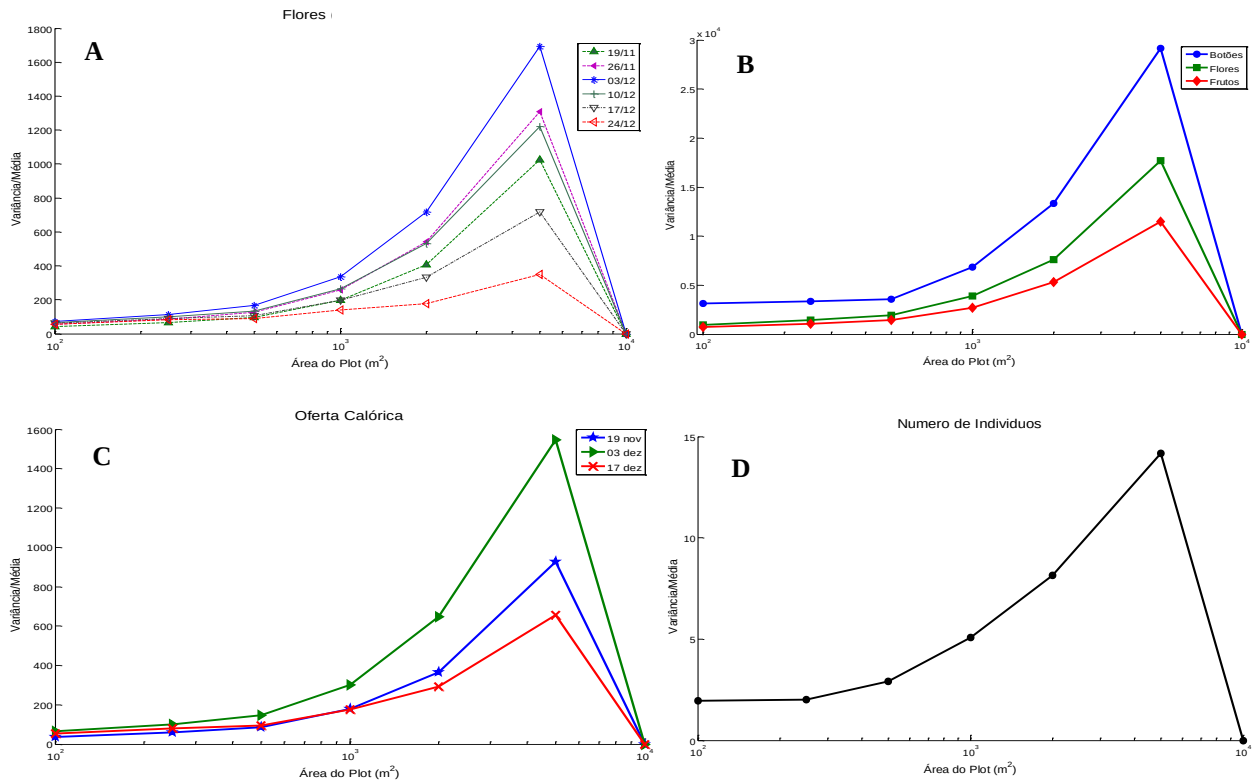


FIGURA 2 – Distribuição de flores, botões, frutos, indivíduos e oferta calórica de *Palicourea rigida* da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG, indicada pela variância/média do número de recursos e de indivíduos. (a) Distribuição semanal do número de flores ao longo do período de floração; (b) Distribuição do número de botões, flores totais e frutos; (c) Distribuição da oferta calórica quinzenal ao longo do período de floração; e (d) Distribuição do número de indivíduos.

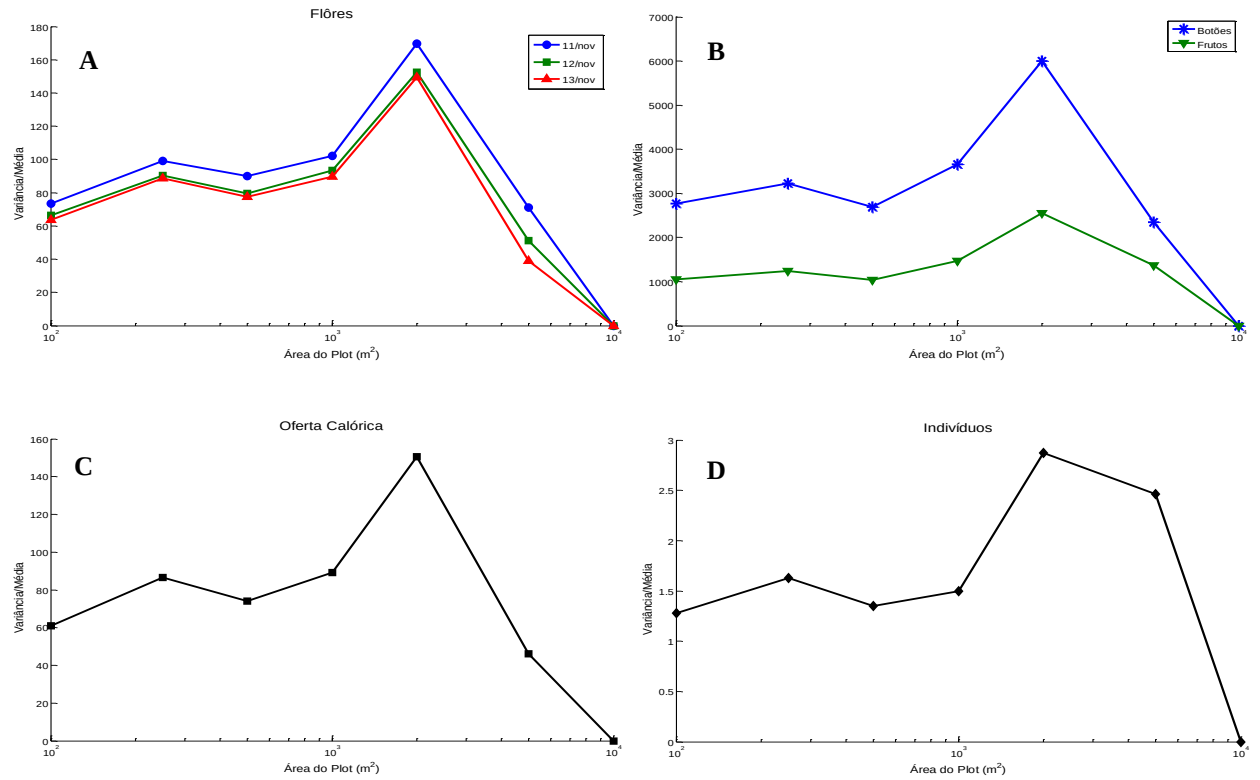


FIGURA 3 – Distribuição de flores, botões, frutos, indivíduos e oferta calórica de *Palicourea rigida* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO, indicada pela variância/média do número de recursos e de indivíduos. (a) Distribuição do número de flores produzido durante os três dias do estudo; (b) Distribuição do número de botões e frutos; (c) Distribuição da oferta calórica; e (d) Distribuição do número de indivíduos.

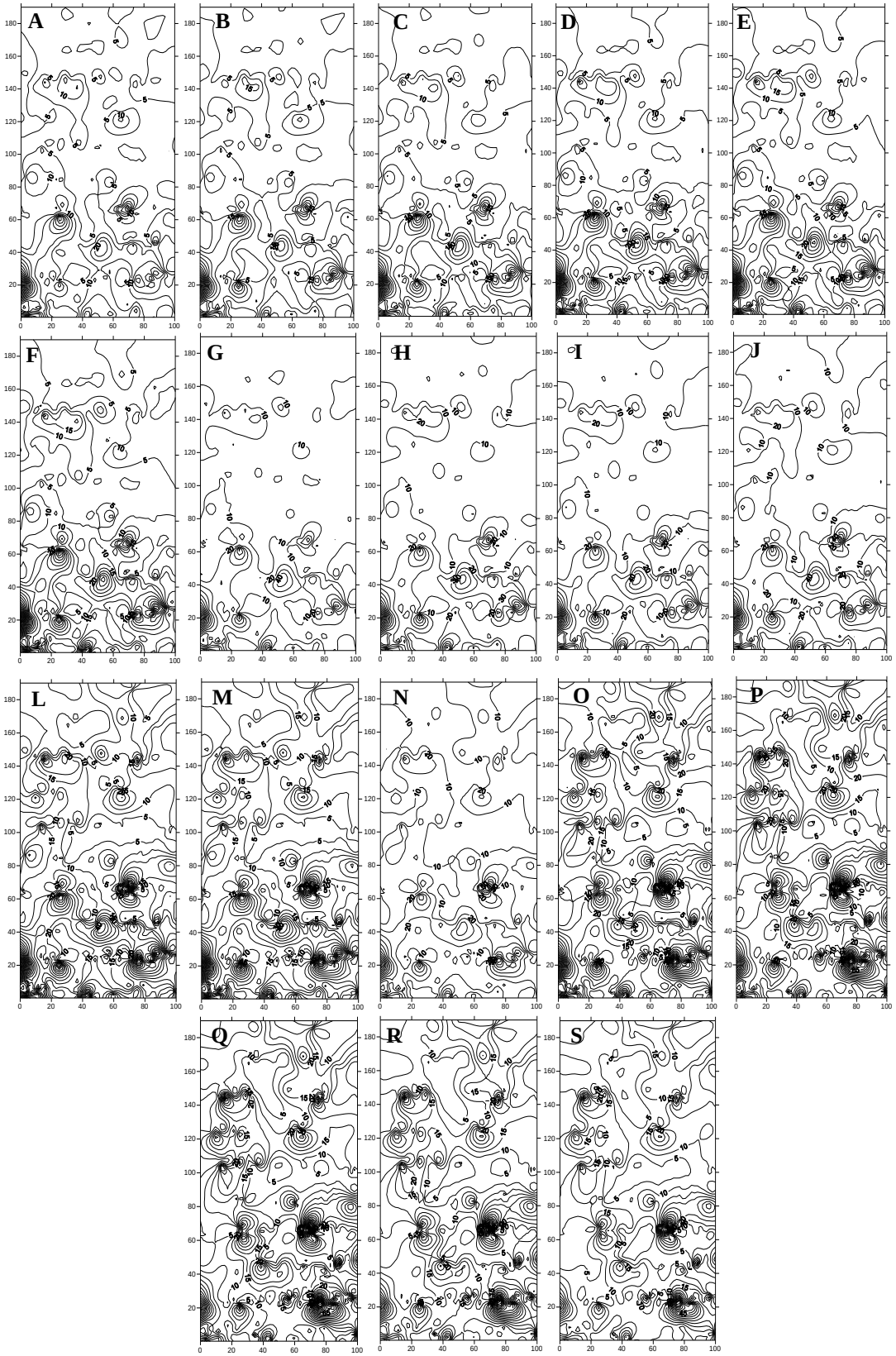


Figura 4 – Mapas de distribuição do número de flores diários produzidos por indivíduos de *Palicourea rigida* ao longo do período de floração na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG em 2008. (a) 17/11; (b) 19/11; (c) 21/11; (d) 24/11; (e) 26/11; (f) 28/11; (g) 01/12; (h) 03/12; (i) 05/12; (j) 08/12; (l) 10/12; (m) 12/12; (n) 15/12; (o) 17/12; (p) 19/12; (q) 22/12; (r) 24/12; e (s) 26/12.

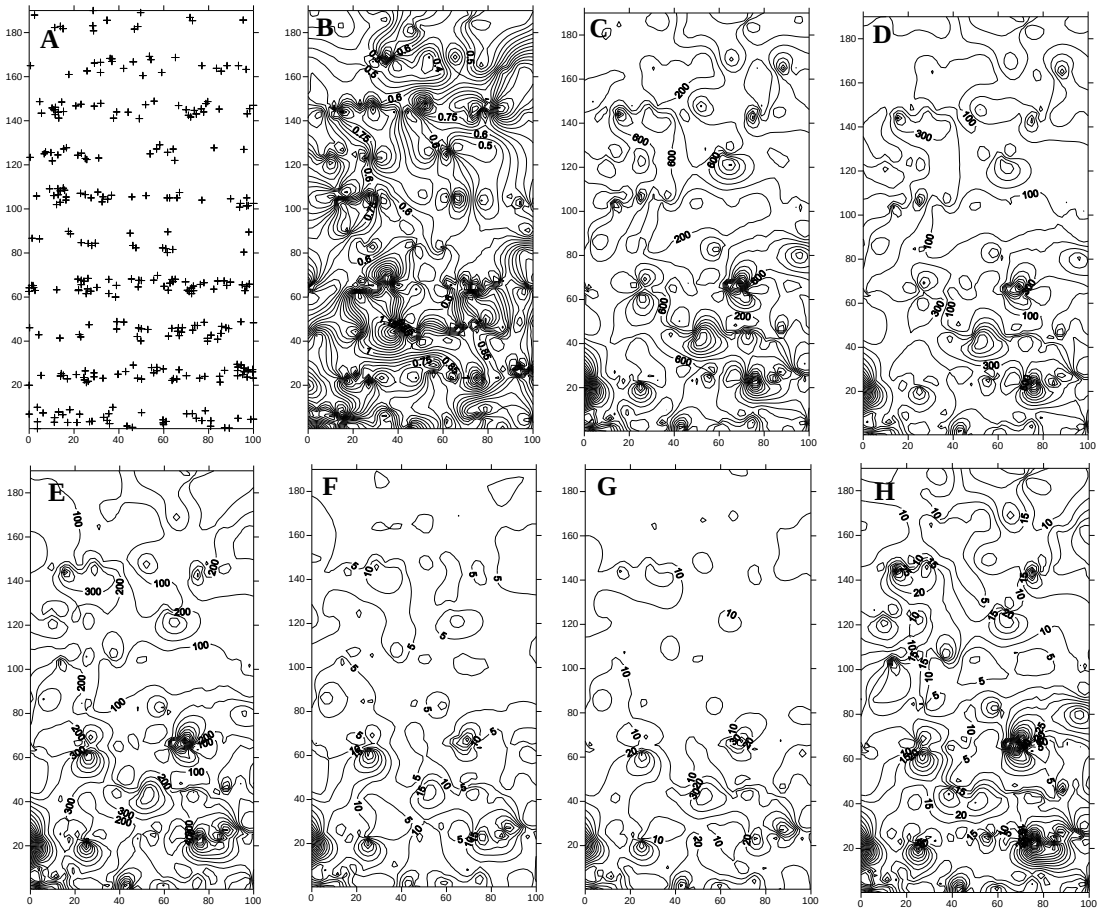


FIGURA 5 - Mapas de distribuição do número de (a) indivíduos, (b) altura, (c) botões, (d) flores totais, (e) frutos e oferta calórica quinzenal ((f) 19/11/2008; (g) 03/12/2008; (h) 17/12/2008) de *Palicourea rigida* ao longo do período de floração na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG.

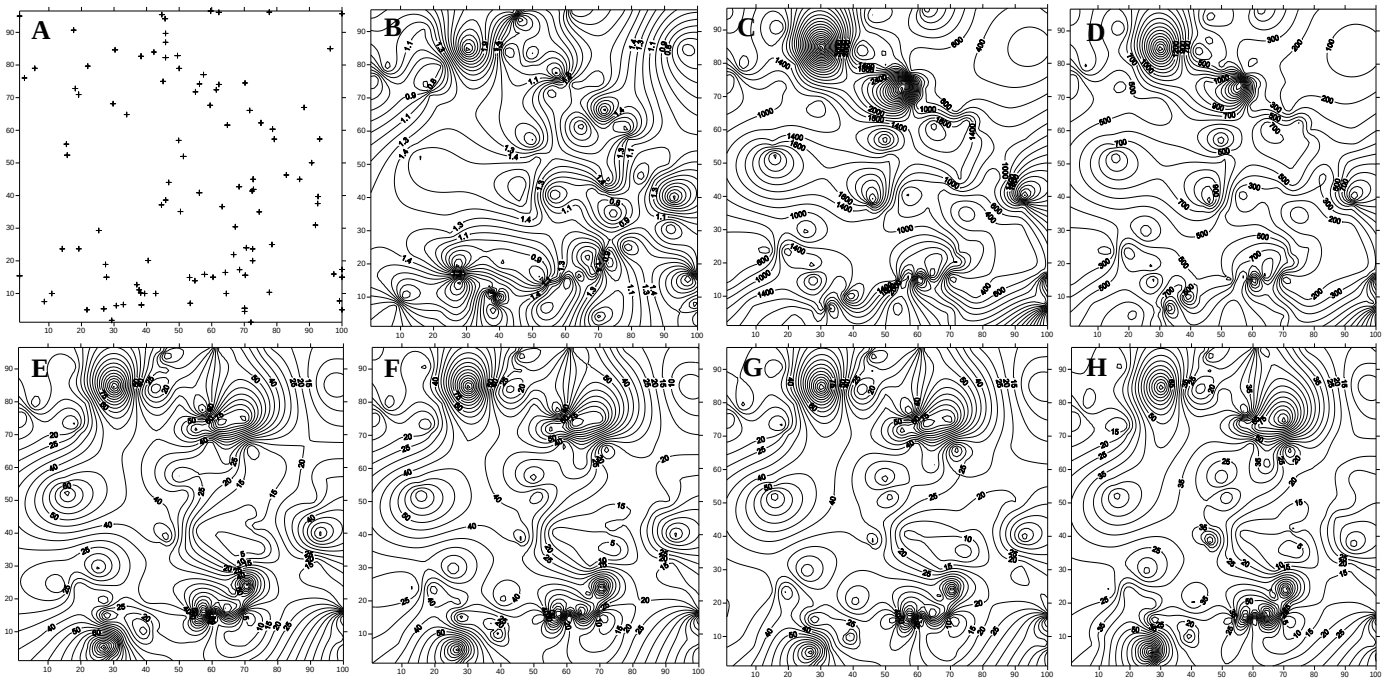


FIGURA 6 - Mapas de distribuição do número de (a) indivíduos, (b) altura, (c) botões, (d) frutos, flores (produzidas nos dias (e)11/11/2008, (f) 12/11/2008 e (g) 13/11/2008) e (h) oferta calórica de *Palicourea rigida* ao longo do período de floração no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.

equação da reta y= 0,4468x – 0,5213; e a relação de plantas que produziram muitos botões foi: $F_{1,30}$= 463,29; r^2= 0,939; p < 0,001, com equação da reta y= 0,3817x + 3,6554 (Figura 8). As retas de regressão entre plantas com muitos botões e poucos também não apresentam grandes variações em sua inclinação o que parece indicar que a polinização não é um agente limitante à produção de frutos.

Contudo, ao comparar as médias das taxas de frutificação por planta entre os indivíduos que produziram poucos botões e muitos botões, percebe-se que existe uma diferença significativa, tanto no CCPIU (U= 2427,00; n_1= 29 e n_2= 243; p = 0,006; Figura 9) como no PESCAN (t= -4,44; gl=98; p<0,001; Figura 9). O que indica que a quantidade de botões produzidos pela planta influencia posteriormente a sua taxa de frutificação.

O número de tubos polínicos em crescimento nos pistilos das flores polinizadas por beija-flores não-territoriais foi maior do que nas flores polinizadas por beija-flores territoriais, tanto no CCPIU (U= 737,5; n_1 e n_2= 30; p<0,001; Figura 10 e 12) como no PESCAN ($F_{1,18}$= 31,906; p < 0,001; Figura 11 e 12).

Já o número de tubos polínicos interrompidos por ação da auto-incompatibilidade, foi significativamente maior para as flores polinizadas por beija-flores territoriais apenas no PESCAN ($F_{2,27}$= 48,616; p< 0,001; Figura 11 e 12). No CCPIU, os dados apresentam uma tendência a apresentar maior número de tubos interrompidos nas flores polinizadas por beija-flores territoriais, entretanto a análise não foi significativa para esta área (U= 366,00; n_1 e n_2= 30; p= 0,209; Figura 10). As espécies de beija-flores mais freqüentes nas áreas foram *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788) e *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788) (Veja lista de espécies completa e estratégias de forrageamento nas Tabelas 2 e 3 e Figura 13, do capítulo 2).

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados neste trabalho se aproximam daqueles encontrados por Machado *et al*. (2009), visto que o CCPIU apresentou uma densidade de indivíduos de *Palicourea rigida* superior à encontrada no PESCAN. No entanto, as médias de altura, botões, flores diárias, frutos e oferta calórica por planta no PESCAN foi muito maior que a encontrada no CCPIU. Este resultado aponta que parece existir uma compensação entre a densidade e o tamanho dos indivíduos nas populações destas duas áreas, ou seja, uma menor densidade compensada por indivíduos maiores e com maior produção de flores por indivíduo. Isto pode ser decorrente das diferentes histórias de conservação destas duas áreas, uma vez que o PESCAN corresponde a um parque estadual com longos anos de conservação das comunidades vegetais, enquanto o CCPIU corresponde a uma RPPN relativamente recente. Apresenta histórico de cortes rasos ocorridos há 29 anos atrás

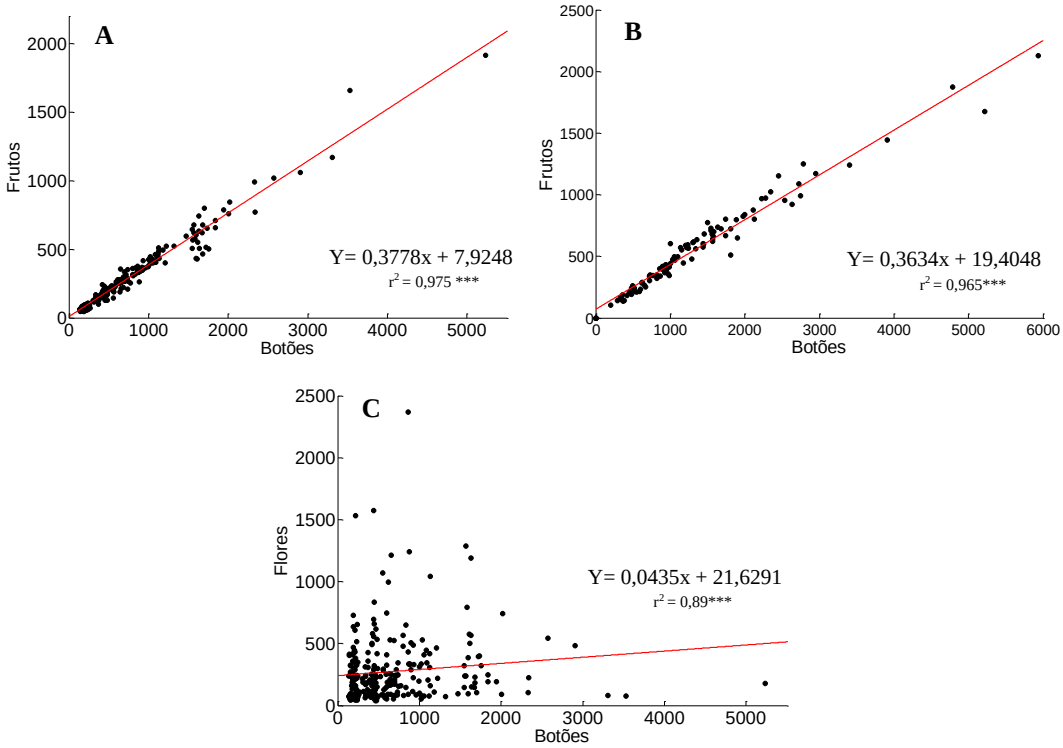


FIGURA 7 – Relação entre o número de botões e frutos produzidos na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO e relação entre o número total de flores *Palicourea rigida* produzidas de 17/11/2008 a 26/12/2008 e o número de frutos da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (a) Relação entre o número de botões e frutos produzidos no CCPIU; (b) Relação entre o número de botões e frutos produzidos no PESCAN; e (c) e relação entre o número total de flores e o número de frutos do CCPIU.

*** $p < 0,001$

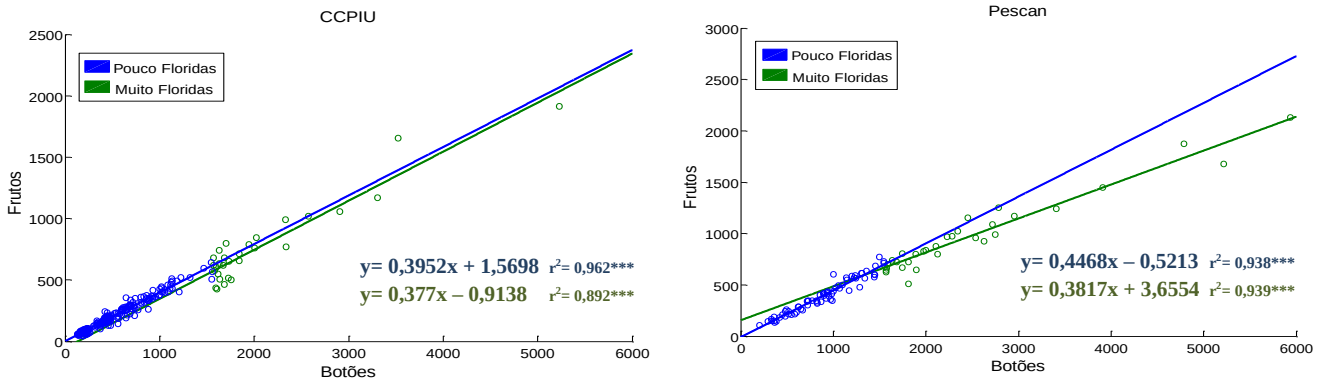


FIGURA 8 – Relação entre o número de botões e frutos produzidos por plantas que produziram poucos botões e flores (abaixo de 1550 botões), e plantas que produziram muitos botões e flores (acima de 1550 botões) na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.

*** $p < 0,001$

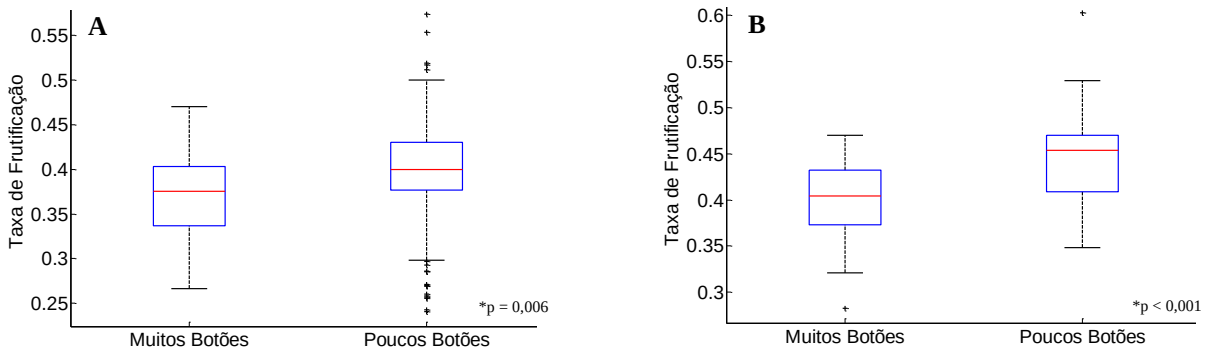


FIGURA 9 - Variações nas taxas de frutificação entre plantas que produziram muitos botões (acima de 1550 botões) e plantas que produziram poucos botões (abaixo de 1550 botões). (a) variação das taxas de frutificação da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney); e (b) variação das taxas de frutificação do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste t de student).

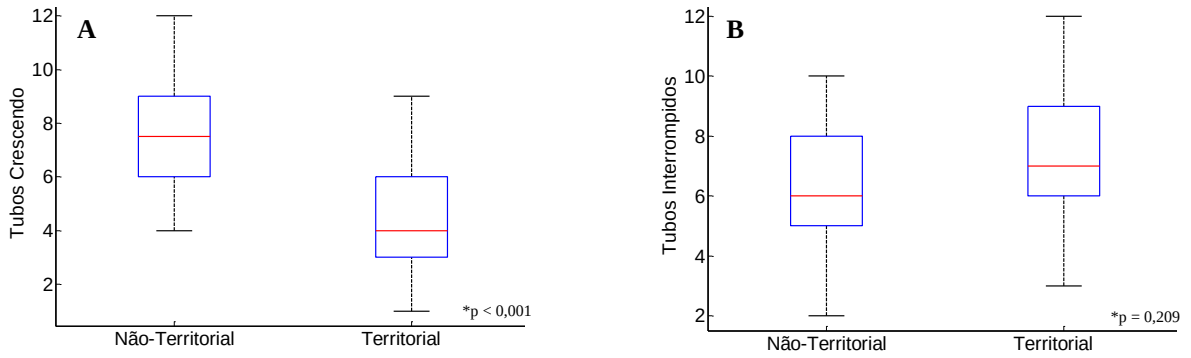


FIGURA 10 - (a) variação do número de tubos polínicos em crescimento entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais (teste de Mann-Whitney), e (b) variação do número de tubos polínicos interrompidos entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais, da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney).

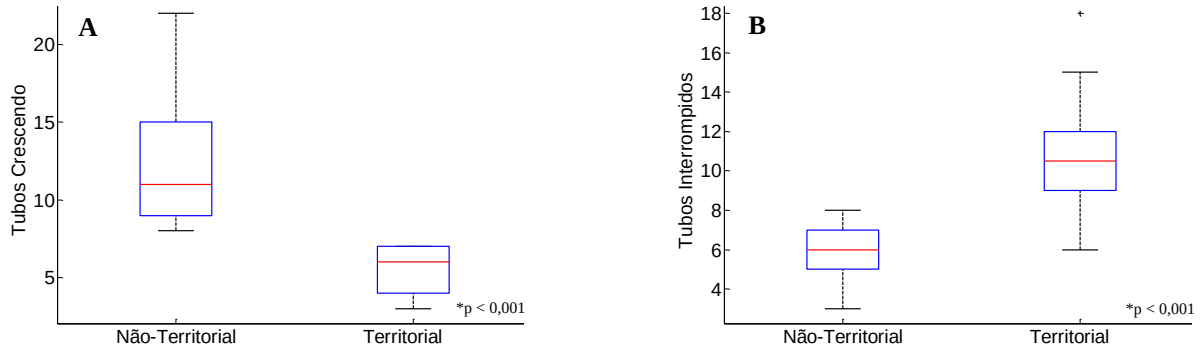


FIGURA 11 - (a) variação do número de tubos polínicos em crescimento entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais (ANOVA), e (b) variação do número de tubos polínicos interrompidos entre flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais, do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (ANOVA).

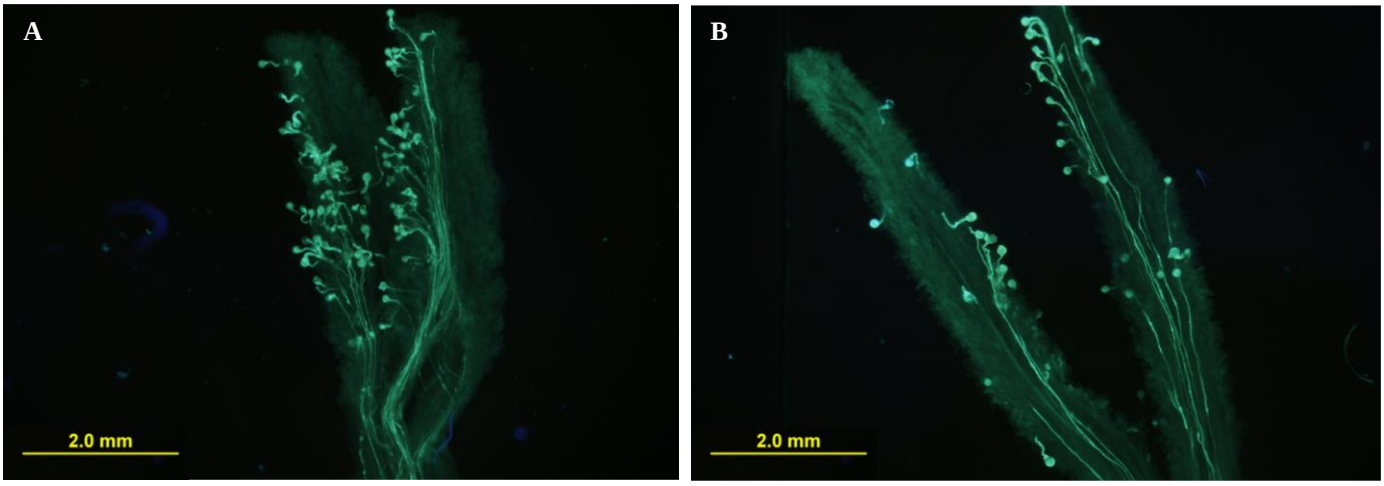


FIGURA 12 - Pistilos mostrando crescimento de tubos polínicos e tubos polínicos com o crescimento interrompido pelo mecanismo de auto-incompatibilidade em flores de *P. rigida*. (a) pistilos polinizados por beija-flores não-territoriais (b) e pistilos polinizados por beija-flores territoriais.

(Appolinário, 1995), e eventos constantes de fogo que colaboram para a redução do tamanho dos indivíduos e do número de botões, flores e frutos produzidos. Em estudo anterior com as populações de *P. rigida* das áreas estudadas, não foram encontradas diferenças reprodutivas ou mesmo diferenças na distribuição dos morfos que pudesse afetar seu processo reprodutivo (Machado *et al.*, 2009). Portanto a conclusão que se têm é que a densidade de indivíduos do PESCAN não é decorrente de um menor sucesso reprodutivo, mas sim de um padrão distinto de distribuição espacial da população.

A concentração de açúcar e o volume de néctar foram semelhantes aos valores encontrados para outras assembléias de flores polinizadas por beija-flores nos neotrópicos (Feinsinger, 1978; Sazima *et al.*, 1996; Araújo e Sazima, 2003; Mendonça e Anjos, 2006; Ornelas *et al.*, 2007). O valor energético do néctar também corresponde aos valores encontrados para outras áreas de cerrado (Arruda *et al.*, 2007), apesar de que esse valor foi sempre aquém do necessário para manter as necessidades energéticas de um beija-flor (13 a 15 Kcal, *sensu* Wolf *et al*. 1976).

A distribuição dos indivíduos, da altura e da floração, mostra que não houve variações temporais nos picos de antese de flores ao longo do período de floração no CCPIU. As subestruturas populacionais que determinam estes padrões de grupamento de indivíduos e de floração se alteram com a variação na densidade de plantas (Franceschinelli e Kesseli, 1999) e com a mudança nas taxas de fecundação cruzada entre os indivíduos e entre as subpopulações (Franceschinelli e Bawa, 2000). Portanto, não variam aleatoriamente com o tempo, ao longo do período de floração, o que aponta que possivelmente a defesa territorial estabelecida por beija-flores após o início da floração, só se alteram com o aumento ou declínio do número de flores (Mendonça e Anjos, 2006) determinado pela fenologia da planta ao longo do período de floração, e não por

flutuações temporais da produção de flores entre os indivíduos da população. Isto indica que a floração das populações de *P. rigida* das áreas estudadas apresenta sincronia reprodutiva e que mudanças temporais não devem funcionar como um fator de imprevisibilidade, induzindo mudanças no comportamento de forrageamento dos beija flores.

A distribuição espacial dos indivíduos explica as variações na oferta de recursos florais entre as duas metades da área estudada no CCPIU e entre quartos da área amostrada no PESCAN. Essa distribuição espacial pode ser influenciada por sutis variações nas condições edáficas, ambientais, ou até mesmo na história da dispersão de plantas nas áreas de estudo. Essa distribuição pode ter influência nos padrões de floração apresentados pela população de plantas, que acabam influenciando e determinando os padrões de forrageamento dos polinizadores, com conseqüências para a estrutura genética da população (Linhart, 1973; Feinsinger, 1978; Ohashi e Thomson, 2009). Isto porque os tipos de distribuição dos recursos florais e energéticos interferem e determinam se o padrão de forrageamento territorial é energeticamente compensatório (Gass *et al.*, 1976). No PESCAN, em virtude da existência de grupamentos menores de indivíduos e de oferta de recursos florais, foi ainda mais evidente estas variações nos padrões de forrageamento, com defesas de territórios ainda mais delimitadas e agressivas. Isso acontece porque quando há uma floração massiva, principalmente entre indivíduos próximos, como acontece com *P. rigida*, resulta em uma ampla oferta de néctar em um espaço reduzido e com isso favorece o estabelecimento de territórios alimentares (Sazima *et al.*, 1996).

A eficiência do display para polinizadores varia de acordo com o número de flores (Araki *et al.*, 2007). Pequenas e esparsas manchas de plantas não são tão atrativas para polinizadores (Kunin, 1993). Já as altas densidades florais operam como um eficiente display para atração de polinizadores, apresentando uma relação positiva entre frutificação e a potencial quantidade de pólen transferida (Brody e Mitchell, 1997; Murren, 2002), o que influencia diretamente na fecundidade das plantas (Harder e Barret, 1995). Mas a concentração de recursos florais e o forrageamento territorial numa espécie estritamente auto-incompatível poderiam levar a depressão de endogamia nas taxas de frutificação (Waser e Price, 1983).

Mas a quantidade de botões produzida pelas plantas explica bem a quantidade de frutos formados em ambas às áreas de estudo. Ou seja, o número de frutos formados não apresentou nenhum desvio do número esperado em relação à quantidade de botões produzidos. Isto evidencia que as atividades territoriais de beija-flores registradas nos locais de estudo não interferiram marcadamente na produção de frutos. Esta proposição é reforçada também pelas regressões feitas entre plantas que produziram muitos botões e poucos botões. A dispersão dos pontos e a inclinação da reta entre essas plantas foi praticamente a mesma, ou seja, a relação entre botões e frutos não apresentou grande variação entre plantas que produziram muitas flores e plantas que produziram

poucas flores. Este dado implica que o serviço de polinização é satisfatório tanto para plantas com poucos botões e flores, como para plantas com muitos botões e flores. Isto é, o comportamento territorial não torna a polinização em plantas muito floridas limitante para a frutificação.

No entanto a taxa de frutificação para as duas áreas foi maior para as plantas que produziram menos botões e conseqüentemente menos flores. As menores taxas de frutificação em plantas que apresentam muitas flores demonstram que o fluxo de pólen viável para a fecundação cruzada parece ser realmente menor para plantas que apresentam mais flores e atraem comportamentos de forrageamento territorial (Feinsinger 1978; Bertin 1982). Esta idéia é reforçada pela análise dos tubos polínicos em crescimento em flores polinizadas por beija-flores territoriais e não territoriais. O número de tubos em crescimento, que corresponde ao pólen viável e à fecundação cruzada, foi maior em flores polinizadas por beija-flores não-territoriais. Em contraste, o número de tubos interrompidos, que comumente são resultantes de reação de auto-incompatibilidade ou polinizações ilegítimas, apresentou-se maior entre as flores polinizadas por beija-flores com comportamento territorial. As variações nas taxas de deposição de pólen viáveis ou inviáveis (pólen da própria planta) refletem os padrões de visitação e forrageamento do polinizador (Lau e Bosque 2003; Schmidt-Lebuhn *et al.*, 2007; Karron et al., 2009). Estas constatações correspondem àquelas assinaladas em outros trabalhos, que indicam que a atividade territorial afeta o fluxo de pólen entre indivíduos diferentes (Stiles 1975; Feinsinger 1978; Bertin 1982; Ohashi e Thomson, 2009).

A variação do fluxo de pólen e do número de fecundações cruzadas determinadas pelos beija-flores territoriais podem não representar uma diminuição tão severa capaz de prejudicar efetivamente o sucesso reprodutivo da espécie (Feinsinger 1978). Os grãos de pólen se aderem de forma numerosa no bico dos beija-flores polinizadores em apenas uma única visita (Lau e Bosque, 2003) e como foi verificado os beija-flores territoriais também transportam grãos de pólen viáveis, apenas fazem isso em menor quantidade. Como *Palicourea rigida* apresenta apenas dois óvulos (Machado *et al*., 2009), a quantidade de pólen viável transferido por beija-flores territorialistas parece ser suficiente para realizar a fecundação cruzada, com sucesso reprodutivo semelhante ao encontrado por plantas polinizadas por beija-flores não territoriais. É importante notar que, como os recursos florais nunca são suficientes para responder as necessidades energéticas do beija-flor, eles devem ser forçados a explorar outras manchas de recursos (Franceschinelli e Kesseli, 1999), realizando então polinizações legítimas. Beija-flores oportunistas invadindo manchas ricas protegidas por indivíduos territoriais, podem também explicar os cruzamentos legítimos e frutificação sempre elevada na espécie estudada (Feinsinger, 1978).

Plantas adaptadas à polinização por beija-flores e que tem uma pequena quantidade de óvulos, requerem também menos pólen para a fertilização. Em espécies como estas, a qualidade do pólen depositado é mais importante que a quantidade (Bertin 1982). Portanto, o fluxo de pólen é

efetivamente reduzido pela atividade territorial, mas para algumas espécies de plantas essa redução não é suficiente para inviabilizar completamente a fecundação cruzada e reduzir o sucesso reprodutivo da população.

II. Influência da quantidade e distribuição de recursos florais de *Palicourea rigida* na determinação das estratégias de forrageamento dos beija-flores.

INTRODUÇÃO

Os beija-flores são aves nectarívoras, de corpo pequeno, bico longo e fino. São restritos ao continente americano e 83 espécies ocorrem no Brasil, sendo que destas 36 já foram registradas no Cerrado (Macedo, 2002). Apresentam um vôo ágil do tipo pairado, tornando possível que estas aves possam adejar em frente às flores pendentes que visitam. Este tipo de vôo apresenta um alto gasto energético, o que leva estes animais a desenvolverem estratégias de forrageamento que lhes possibilite conseguir um elevado volume energético ao menor custo possível de energia (Feinsinger e Chaplin 1975; Sazima *et al.* 1996; Sick, 1997; Altshuler *et al.* 2004). Com base nestas estratégias, é possível dividir os beija-flores em quatro tipos: territorialistas, "trapliners", generalistas, parasitas de territórios (Feinsinger e Chaplin, 1975; Feinsinger e Colwell, 1978; Sazima *et al.*, 1996; Mendonça e Anjos, 2005; Ohashi e Thomson, 2009).

Beija-flores que apresentam estratégias de forrageamento territorialistas defendem um território restrito com grande quantidade de recursos florais, mas que demanda também um alto gasto energético na defesa. Os "trapliners" realizam rotas de forrageamento em espécies definidas que oferecem elevada quantidade de néctar, mas que se encontram em manchas distantes, obrigando o beija-flor a voar grandes distâncias até encontrar o recurso. Os generalistas são aqueles que se alimentam de uma grande variedade de recursos sobrepostos, podendo adequar sua dieta ao que se encontra disponível no ambiente. Os parasitas de territórios são os beija-flores que costumam forragear em manchas defendidas por beija-flores territoriais, e visitam flores que se encontram em zonas do território que não são muito visitadas pelo beija-flor residente, ou que são mais dificilmente visualizadas por este. (Feinsinger e Chaplin 1975; Feinsinger e Colwell, 1978; Sazima *et al.* 1996; Mendonça e Anjos 2005; Ohashi e Thomson, 2009).

Pertencentes a família Trochilidae, os beija-flores subdividem-se em duas sub-famílias, Phaethornithinae e Trochilinae. Os Phaethornithinae possuem o bico curvado e longo, e apresentam comumente uma estratégia de forrageamento "traplining" (Buzato *et al.*, 2000). Os Trochilinae apresentam ampla variação de tipos de bicos e estratégias de forrageamento, podendo utilizar recursos mais sobrepostos (Stiles e Freeman 1993; Newstrom *et al.* 1994).

As estratégias de forrageamento estão relacionadas com as características morfofisiológicas dos beija-flores e também com as estratégias reprodutivas das plantas visitadas por eles (Feinsinger 1978; Feinsinger e Colwell, 1978; Franceschinelli e Kesseli, 1999; Mendonça e Anjos 2005). Espécies de plantas que produzem poucas flores atraem beija-flores que apresentam uma estratégia "traplining", e espécies que produzem muitas flores grupadas em manchas são atrativas para beija-

flores territorialistas (Feinsinger 1978; Feinsinger e Colwell, 1978; Snow e Snow, 1980; Franceschinelli e Kesseli, 1999; Franceschinelli e Bawa, 2000; Mendonça e Anjos 2005).

Mudanças na oferta dos recursos florais e energéticos ou no padrão de distribuição desses recursos podem ocasionar a mudança da espécie do beija-flor polinizador ou mesmo a alteração do tipo de estratégia de forrageamento usada por estes (Carpenter, 1978; Feinsinger e Colwell, 1978; Kodric-Brown e Brown, 1978; Henderson *et al.*, 2006; Mendonça e Anjos, 2006), o que pode refletir no fluxo de pólen e no sucesso reprodutivo das plantas visitadas (Feinsinger, 1978). Por essa razão, estudos apontam a importância da realização de experimentos naturais que testem essas alterações do comportamento territorial de beija-flores quando ocorrem modificações na disponibilidade dos recursos florais (Carpenter, 1978).

Para avaliar se as estratégias de forrageamento dos beija-flores são reguladas por um valor limitante de recursos, o presente trabalho utilizou como modelo de estudo populações de *Palicourea rigida* H. B. & K. com suas respectivas guildas de beija-flores visitantes. *Palicourea rigida* é adequada para a realização deste tipo de estudo, pois é uma planta característica do Cerrado, muito abundante e com distribuição agregada em manchas, que são de fácil localização e identificação, além de ser uma espécie tipicamente ornitófila, ou seja, a maior parte de suas polinizações é realizada por beija-flores (Faergri e Van Der Pijl, 1980; Ribeiro e Walter, 1998; Machado *et al.*, 2009).

Com isso o objetivo deste capítulo é testar a hipótese de que existe um padrão com relação à quantidade e distribuição de recursos florais de *Palicourea rigida* que determinam as estratégias de forrageamento apresentadas pelos beija-flores visitantes.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Áreas e espécie estudadas

O estudo foi desenvolvido na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN). A Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) encontra-se na região do Triângulo Mineiro a 8 km oeste do perímetro urbano de Uberlândia, MG (18° 60´S e 48° 18´W). A extensão da reserva é de 127 ha e a vegetação predominante é o Cerrado sentido restrito (Lima *et al.*, 1989). O clima da região apresenta duas estações bem definidas: uma seca (abril a setembro) e outra chuvosa (outubro a março) caracterizando-se como um clima tropical chuvoso. Os índices pluviométricos anuais correspondem a cerca de 1550 mm e a temperatura média varia entre 22° e 35°C ao longo do ano (Nimer e Brandão, 1989).

O Parque Estadual da Serra de Caldas Novas localiza-se a 180 km de Goiânia, na região sudeste do Estado de Goiás. O Parque abrange os municípios de Caldas Novas e Rio Quente (17° 43’ 56" S a 17° 50’ 55,7" S e 48° 40’0" a 48° 42’ 57,6" O), e possui 12.500 ha (Galinkin, 2002). A vegetação apresenta predominância de Cerrado sentido restrito principalmente no topo da serra, sobre vários tipos de Latossolos. Nas encostas um mosaico de fitofisionomias se estende desde Cerradão, Cerrado sentido restrito, Campo Sujo e Campo Limpo, Campo Rupestre, Veredas e Matas de Galeria (Magnago *et al.* 1983). O clima da região é o clima tropical chuvoso com duas estações bem definidas: uma seca e mais fria (maio a setembro), e uma estação quente e chuvosa (outubro a março). A temperatura anual média varia entre 20° a 25° C, e a pluviosidade média anual é de aproximadamente 1500 mm (Almeida e Sarmento, 1998).

Palicourea rigida H. B. K., são arbustos sempre-verdes com floração concentrada entre setembro e março e frutificação entre novembro e abril. As folhas coriáceas se inserem de modo oposto cruzado e as flores pentâmeras apresentam coloração amarelo-avermelhada e acham-se dispostas em inflorescências cimosas pedunculadas (Machado *et al.*, 2009). Apresenta um conjunto de características florais que correspondem à síndrome da ornitofilia (*sensu* Faergri e Van Der Pijl, 1980) e a espécie apresenta dois tipos morfológicos que diferem no tamanho e forma dos estigmas e anteras, caracterizando uma heterostilia do tipo distílica (Faergri e Van Der Pijl, 1980; Machado *et al.*, 2009). Um disco nectarífero produz o néctar, que permanece sendo secretado mesmo após a abscisão da corola (Machado *et al.*, 2009).

O CCPIU apresenta uma população de *Palicourea rigida* com uma densidade de aproximadamente 182,61indivíduos/ha, enquanto o PESCAN apresenta uma população com densidade estimada em 119 indivíduos/ha (Machado *et al.*, 2009). No CCPIU a floração inicia-se normalmente em novembro enquanto a floração do PESCAN geralmente começa em setembro. A população local de ambas as áreas é isopletica, apresentando as duas variações morfológicas florais (longistilas e brevistilas) na razão 1:1 (Machado *et al.*, 2009).

Os beija-flores são os principais polinizadores, apesar de que ocasionalmente abelhas e borboletas possam visitar as flores de *P. rigida* (Machado *et al.*, 2009). A defesa de uma área pelo animal polinizador com o intuito de ser este o único a utilizar o recurso oferecido é definida como territorialismo (Temeles *et al.*, 2005). Para os dois locais de estudo, foram considerados beija-flores com comportamento territorial: aqueles indivíduos que gastavam grande parte do tempo sentados em torno das manchas de *P. rigida* floridas; que ocasionalmente voavam sobre estas manchas, patrulhando as vizinhanças do recurso defendido; e que na presença de intrusos realizavam vocalizações estridentes e em último caso ataques e perseguições ao intruso (Feinsinger e Colwell, 1978; Kodric-Brown e Brown, 1978). Estes comportamentos territoriais foram detalhados nas observações e as razões que determinaram a ocorrência de cada uma destas interações agonísticas

ou conjunto delas foram examinadas. Foram considerados não-territoriais aqueles beija-flores que visitavam as manchas e rapidamente as abandonavam, sem apresentar nenhum dos comportamentos descritos acima.

2. Coleta de Dados

Estratégia de Forrageamento dos Beija-flores

Foram delimitados nas duas áreas, 10 transects de 100 metros cada. No CCPIU cada transect apresentava 20 metros de distância entre si, e no PESCAN, os transects encontravam-se a 10 metros de distância. O estudo foi realizado nos meses de novembro e dezembro de 2008. No CCPIU os dados foram coletados durante seis semanas, entre a segunda quinzena de novembro até o final de dezembro. No PESCAN, o estudo ocorreu nos dias 11, 12 e 13 de novembro.

No CCPIU foram realizadas observações focais três vezes por semana durante a última quinzena de novembro e a primeira semana de dezembro, totalizando 10 dias de observação. As observações foram feitas sempre no início da manhã entre 07:00h e 10:30h e no final da tarde entre 16:00h e 18:30h. Ao todo foram feitas 20 seções de observações comportamentais, num total de 60 horas de observação. No PESCAN, as observações focais feitas durante os três dias de estudo também ocorreram no início da manhã e no final da tarde, nos mesmos horários adotados no CCPIU. Foram 6 seções de observações comportamentais, totalizando 18 horas de observação.

As observações em ambas as áreas foram feitas ao longo dos transects, em manchas de *P. rigida* que apresentassem baixa oferta de flores (com menos de 20 flores), oferta média (com oferta de 20 a 40 flores) e elevada oferta de flores (mais de 40 flores). Em cada uma das manchas foram realizadas duas horas de observação diária (sendo uma hora no período da manhã e uma hora no período da tarde), divididas em 4 intervalos de 30 minutos. Foram consideradas plantas de uma mesma mancha, aquelas compreendidas na área de parcelas circulares com raio de 5 metros, que não eram restringidas pelos limites dos transects.

Foram descritas por meio destas observações: a espécie do beija-flor, o horário e o tempo de visita (com auxílio de um cronômetro), a quantidade de flores e de indivíduos visitados, o código numérico dos indivíduos de *P. rigida* visitados, o número de flores em antese presente nestes indivíduos, o tipo de estratégia de forrageamento apresentada, detalhes do comportamento territorial (caso este ocorra) e interações inter e intraespecíficas com outros beija-flores. O comportamento territorial foi descrito como sentinela (observação do território através de um ponto específico em que o animal permanece pousado), vocalização (emissão de chamados e cantos para demarcação territorial), ronda (observação do território através de inúmeros pontos do território caracterizado pelo intenso vôo sobre o recurso), e ataque ativo (perseguição e agressão) (*sensu* Kodric-Brown e Brown, 1978). Os métodos para a observação comportamental neste estudo foram uma associação

entre os métodos “animal focal” e “scan sampling”. O método “animal focal” foi utilizado quando eram registrados apenas os comportamentos territoriais do beija-flor residente e mudavam para o método de “scan sampling” quando eram registrados os eventos comportamentais de residentes em associação com os de beija-flores não-territoriais que invadiam o território (Altmann, 1974; Del-Claro, 2004).

As observações foram realizadas com o auxílio de um binóculo (aumento 10X22) e quando possível as visitas foram registradas por meio de fotografias. As fotografias foram feitas sempre em períodos que não abrangiam os horários de observação comportamental. As identificações foram realizadas por meio de pranchas ilustradas de um guia de campo (Sigrist, 2007). Análises de variância e testes t de student foram os testes estatísticos utilizados para diferenciar as estratégias de forrageamento.

Manipulação experimental da oferta de recursos energéticos

Para investigar o efeito da quantidade de recursos florais sobre as estratégias de forrageamento dos beija-flores, foram realizados no CCPIU ensaios amostrais durante 10 dias, em três manchas de *P. rigida*. Essas manipulações foram feitas três vezes por semana ao longo das três últimas semanas de dezembro de 2008.

Estes ensaios amostrais consistiram em modificar intencional e sistematicamente a quantidade de recursos florais, para verificar e quantificar as implicações dessa variação na oferta de recursos, nas estratégias de forrageamento dos beija-flores.

A alteração destes recursos florais foi feita fora das áreas delimitadas pelos transects, onde foram realizadas as observações focais. Foram determinadas duas manchas experimentais, e uma terceira mancha que funcionou como controle para determinar as condições reais de forrageamento e polinização naturais. Em uma das manchas foi feita a retirada de recursos florais, por meio do corte direto de inflorescências. Estas inflorescências foram realocadas na outra mancha experimental, com o intuito de aumentar a oferta do número de flores. Essas realocações foram feitas amarrando-se os ramos com inflorescências retirados da outra mancha nos ramos de plantas *P. rigida*, de modo a aumentar o número inflorescências com flores abertas presentes no indivíduo. Estes ramos eram mantidos úmidos através de um plástico com água, para evitar a dessecação das inflorescências durante o experimento.

As manchas escolhidas para realizar as manipulações apresentavam-se originalmente com uma variação do número de flores entre 20 e 40 flores, que correspondem às manchas com oferta média de recurso das observações focais realizadas para a compreensão das estratégias de forrageamento dos beija-flores. Nas manipulações de adição foram acrescidas inflorescências que continham um total de 10 flores e nas manipulações de remoção as mesmas 10 flores foram

retiradas das manchas. Após essa alteração foram feitas as observações das estratégias de forrageamento dos beija-flores, primeiro na mancha controle e depois nas manchas tratamento.

Foi realizada também a manipulação da oferta de recursos energéticos pela alteração da quantidade de néctar através da injeção direta em algumas flores, de solução de glicose a 25%. As manchas escolhidas para a manipulação da oferta de néctar apresentavam um número de flores padronizado em 40 flores. Nas manipulações foram adicionados 8 µl da solução de glicose a 25% para um dos tratamentos, enquanto no outro tratamento foram retirados 8 µl de néctar. Após a manipulação eram feitas as observações das estratégias de forrageamento dos beija-flores. As observações das manipulações, tanto do número de flores como da quantidade de néctar, eram feitas primeiramente na mancha controle e depois nas manchas tratamento, para possibilitar um tempo de ambientação dos beija-flores com as novas ofertas florais e energéticas destas manchas.

As observações foram feitas no início da manhã entre 07:00h e 10:30h e no final da tarde entre 16:00h e 18:30h. Ao todo foram feitas 20 seções de observações comportamentais, num total de 60 horas de observação para cada um dos dois tipos de manipulação. Em cada uma das manchas foram realizadas duas horas de observação diária (sendo uma hora no período da manhã e uma hora no período da tarde), divididas em 4 intervalos de 30 minutos. Foram consideradas plantas de uma mesma mancha, aquelas compreendidas na área de parcelas circulares com raio de 5 metros, que não eram restringidas pelos limites dos transects.

Os parâmetros analisados nestas observações e os métodos de observação comportamental e determinação das estratégias de forrageamento foram os mesmos descritos para as observações focais realizadas sem manipulação. As observações foram realizadas com o auxílio de um binóculo (aumento 10X22) e quando possível as visitas foram registradas por meio de fotografias. As fotografias foram feitas sempre em períodos que não abrangiam os horários de observação comportamental. As identificações foram realizadas por meio de pranchas ilustradas de um guia de campo (Sigrist, 2007). Análises de variância, testes t de student e qui-quadrado foram as análises estatísticas utilizadas para compreensão dos resultados de manipulação de recursos florais e energéticos nas estratégias de forrageamento dos beija-flores. Quando os dados não apresentaram normalidade e homocedasticidade, foram utilizadas as análises não-paramétricas correspondentes a cada teste.

RESULTADOS

Foram observadas seis espécies de beija-flores visitando *P. rigida* em ambas as áreas de estudo. No entanto, *Chlorostilbon aureoventris* (d'Orbigny & Lafresnaye, 1838) e *Phaetornis pretrei* (Lesson & Delattre, 1839) só foram registrados no CCPIU, enquanto *Heliactin bilophus*

(Temminck, 1820) e *Chrysolampis mosquitus* (Linnaeus, 1758) só foram observados no PESCAN (Tabela 2 e 3, Figura 13). O comportamento territorial foi observado em *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788), *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788) e *Colibri serrirostris* (Vieillot,1816), sendo que para *Colibri serrirostris* este comportamento só foi registrado no CCPIU, apesar desta espécie ocorrer nos dois locais estudados.

Os beija-flores que exibiam comportamentos territoriais apresentaram maior tempo de visita e um maior número de flores visitadas. Os beija-flores não-territoriais eram rapidamente expulsos das manchas pelos beija-flores territoriais e por esse motivo, o tempo de visita e o número de flores visitadas por esses indivíduos foram menores. O número de flores visitadas e o tempo de visita encontrados nos resultados confirmaram a distinção entre os tipos de comportamento, territorial ou não-territorial, apresentados pelos beija-flores. O tempo de visita foi significativamente diferente entre territoriais e não territoriais nas duas áreas ($U= 265,78$; $n_1= 231$ e $n_2= 143$; $p<0,001$ para o CCPIU; e $U=2430,00$; $n_1= 30$ e $n_2= 81$; $p<0,001$ para o PESCAN; Figura 14), assim como o número de flores visitadas ($U= 781,00$; $n_1= 231$ e $n_2= 143$; $p<0,001$ para o CCPIU; e $U=2412,11$; $n_1= 30$ e $n_2= 81$; $p<0,001$ para o PESCAN; Figura 15), e estes valores são dados indicativos confiáveis da estratégia de forrageamento adotada pelos beija-flores.

Considerando-se todas as espécies de beija-flores amostradas no CCPIU que demonstraram comportamento territorial, obteve-se que o número médio de flores por mancha que determinava a condição territorial foi de 45,48 ± 19,68 flores por mancha. A média de flores que determinaram manchas não defendidas foi de 10,44 ± 2,79 flores por mancha ($t= 5,264$; $gl= 28$; $p< 0,001$; Figura 16). No PESCAN, o comportamento territorial foi observado em manchas de plantas que ofereciam uma quantidade de flores média de 46,8 ± 15,9 flores por mancha, enquanto a média de flores das manchas não defendidas foi de 10,3 ± 3,14 flores por mancha ($t= -5,488$; $df=16$; $p= 0,001$; Figura 16).

Quando foram analisadas as duas principais espécies territoriais separadamente, a quantidade de flores por mancha que determina o território das *Amazilia fimbriata* no CCPIU foi de 32,89 ± 5,61 flores por mancha e a quantidade determinante do território dos *Eupetomena macroura* foi 58,36 ± 6,78 flores por mancha, valores estes estatisticamente significantes ($F_{2,27}= 43,632$; $p<0,001$; Figura 17). Para o PESCAN, o número de flores presentes na mancha que determinam o território das *Amazilia fimbriata* foi 37,19 ± 5,77 flores por mancha e dos *Eupetomena macroura* foi de 59,35 ± 12,02 flores por mancha, valores também significantemente diferentes ($F_{2,15}= 44,042$; $p<0,001$; Figura 17).

Comparativamente a estes resultados observacionais, que apontam o número de flores necessárias para determinar o estabelecimento de um território em manchas de *Palicourea rigida*, há os resultados da manipulação do número de flores, feitos no CCPIU, que reforçam estes

TABELA 2- Espécies de beija-flores observadas visitando *Palicourea rigida* na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG, com suas respectivas estratégias de forrageamento, nº de registros realizados, e médias ± desvio padrão do nº de flores visitadas e do tempo de visitação em cada flor.

Espécie	Estratégia de Forrageamento	nº de registros		Flores visitadas ($\overline{X}$ ± DP)		Tempo de visita em segundos ($\overline{X}$ ± DP)	
		territorial	não-territorial	territorial	não-territorial	territorial	não-territorial
Eupetomena macroura (Gmelin, 1788)	Territorial e Não-territorial	28	27	146.70 ± 88.90	15.15 ± 9.98	79.79 ± 10.75	20.48 ± 3.55
Amazilia fimbriata (Gmelin, 1788)	Territorial e Não-territorial	114	123	66.92 ± 23.67	27.70 ± 16.12	69.60 ± 7.49	15.34 ± 5.38
Colibri serrirostris (Vieillot,1816)	Territorial e Não-territorial	2	13	264.00 ± 39.60	29.54 ± 13.14	101.50 ± 7.78	21.46 ± 3.78
Calliphlox amethystina (Boddaert,1783)	Não-territorial	-	5	-	16.00 ± 4.36	-	19.40 ± 2.80
Chlorostilbon aureoventris (d'Orbigny & Lafresnaye, 1838)	Não-territorial	-	61	-	11.88 ± 5.75	-	13.85 ± 5.02
Phaetornis pretrei (Lesson & Delattre, 1839)	Não-territorial	-	2	-	18.50 ± 4.95	-	23.5 ± 2.12

TABELA 3- Espécies de beija-flores observadas visitando *Palicourea rigida* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO, com suas respectivas estratégias de forrageamento, nº de registros realizados, e médias ± desvio padrão do nº de flores visitadas e do tempo de visitação em cada flor.

* não apresenta desvio padrão por apresentar apenas um registro.

Espécie	Estratégia de Forrageamento	nº de registros		Flores visitadas ($\overline{X}$ ± DP)		Tempo de visita em segundos ($\overline{X}$ ± DP)	
		territorial	não-territorial	territorial	não-territorial	territorial	não-territorial
Eupetomena macroura (Gmelin, 1788)	Territorial e Não-territorial	12	31	172.70 ± 67.48	21.44 ± 13.96	94.13 ± 14.98	26.71 ± 17.65
Amazilia fimbriata (Gmelin, 1788)	Territorial e Não-territorial	18	22	75.99 ± 39.21	16.70 ± 10.04	76.53 ± 19.56	22.93 ± 14.77
Colibri serrirostris (Vieillot,1816)	Não-territorial	-	16	-	11.31 ± 2.36	-	20.56 ± 3.42
Calliphlox amethystine (Boddaert,1783)	Não-territorial	-	9	-	9.44 ± 1.42	-	14.89 ± 2.80
Heliactin bilophus (Temminck, 1820)	Não-territorial	-	1	-	8*	-	12*
Chrysolampis mosquitus (Linnaeus, 1758)	Não-territorial	-	2	-	6 ± 1.41	-	10 ± 2.83

FIGURA 13- Espécies de beija-flores visitando flores de *Palicourea rigida*. (a) *Eupetomena macroura*; (b) *Eupetomena macroura* defendendo território (realizando comportamento de sentinela); (c) *Colibri serrirostris*; (d) *Colibri serrirostris* defendendo território (realizando comportamento de sentinela); (e) *Amazilia fimbriata*; (f) *Amazilia fimbriata* defendendo território (realizando comportamento de sentinela); (g) Fêmea de *Calliphlox amethystina*; (h) ataque ativo de uma *Amazilia fimbriata* territorial contra uma *Amazilia fimbriata* não-territorial.

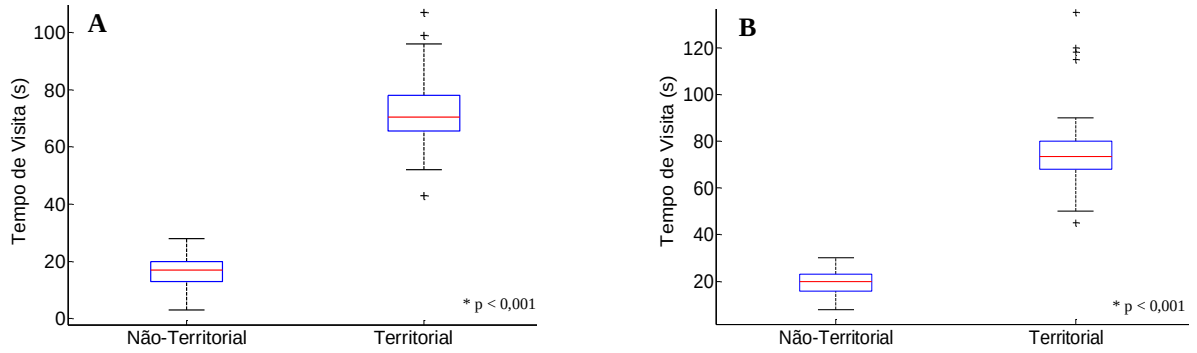


FIGURA 14- Variações nos tempos de visitas às flores entre espécie de beija-flores territoriais e não territoriais. (a) Análise de Variância das médias do tempo de visita dos beija-flores não territoriais e territoriais da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney); (b) Análise de Variância das médias do tempo de visita dos beija-flores não territoriais e territoriais do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste de Mann-Whitney).

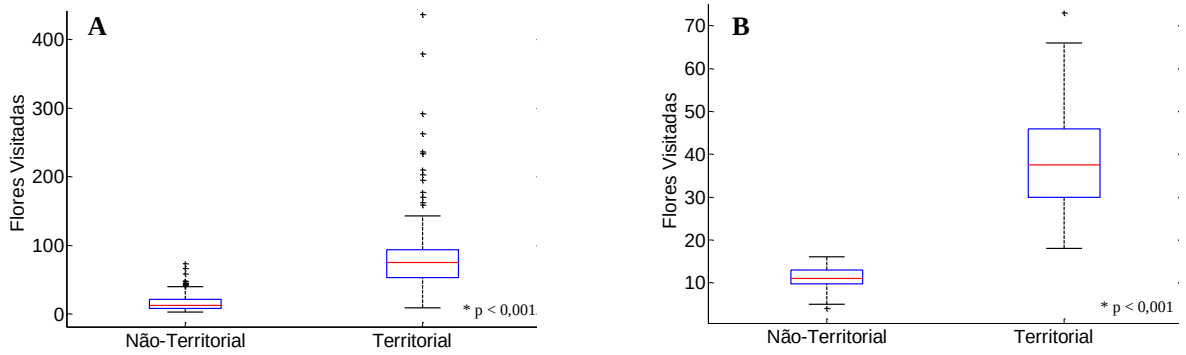


FIGURA 15- Variações nos números de flores visitadas por espécies de beija-flores territoriais e não territoriais. (a) Análise de Variância das médias dos números de flores visitadas por beija-flores não territoriais e territoriais da Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Mann-Whitney); (b) Análise de Variância das médias dos números de flores visitadas por beija-flores não territoriais e territoriais do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste de Mann-Whitney).

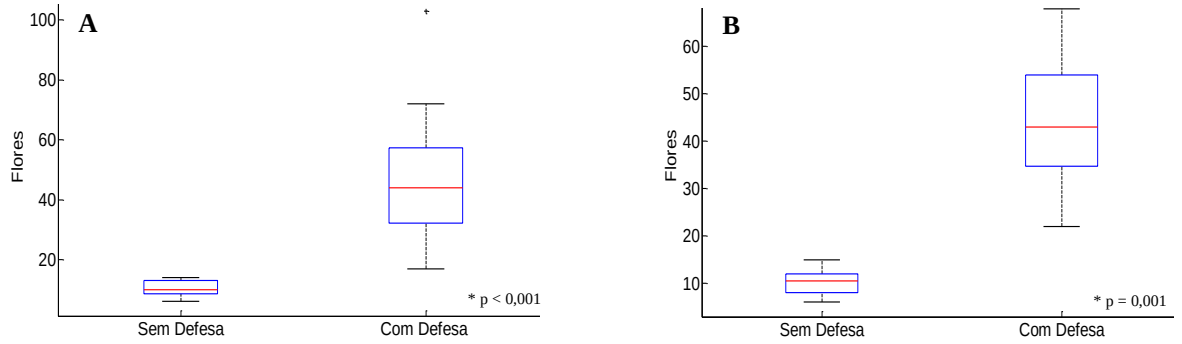


FIGURA 16- Variações da quantidade de flores por mancha que determinam a defesa de território. (a) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste t de student); (b) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste t de student).

resultados encontrados nas observações naturais. Houve diferenças significativas na atividade territorial após a retirada de inflorescências em relação à mancha controle (X^2= 7,077; df= 2; p=0,029; Figura 18). No entanto essa modificação de atividade territorial não foi verificada entre o tratamento onde foram adicionadas inflorescências e o controle (X^2= 0,00; df= 1; p=1,00; Figura 18). O número médio de flores por mancha que determina a condição territorial foi de 35,81 ± 12,6 flores por mancha. A média de flores que determinaram manchas não defendidas foi de 11,75 ± 2,87 flores por mancha (t= 3,349; gl= 28; p= 0,001). Já a quantidade de flores por mancha que determina o território das *Amazilia fimbriata* foi de 31,3 ± 7,61 flores por mancha e a quantidade determinante do território dos *Eupetomena macroura* foi 53,81 ± 4,97 flores por mancha ($F_{2,27}$= 38,609; p<0,001). Os valores encontrados para a manipulação foram ligeiramente menores que os observacionais, mas essa diferença não foi significativa (t= -0,476; gl= 58; p= 0,636).

A manipulação também mostrou que a adição do volume de néctar em relação ao controle, não apresentou nenhuma modificação da atividade territorial (X^2= 0,00; df= 1; p=1,00; Figura 19), enquanto que a diminuição deste volume resultou numa redução significativa de manchas defendidas (X^2= 6,667; df= 1; p=0,01; Figura 19). A média de volume de néctar determinante para a condição territorial foi de 12,34 ± 5,31 µl de néctar, e a média para as manchas não defendidas foi de 0,74 ± 1,03 µl de néctar (t= 4,805; gl= 28; p< 0,001). Estes valores foram determinados através de estimativa, considerando-se que todas as flores que sofreram adição ou remoção de néctar apresentavam antes da manipulação a quantidade média deste recurso que foi encontrada para a população estudada (veja os valores na Tabela 1 do capítulo 1). Como a única espécie territorial observada na manipulação de néctar foi *Amazilia fimbriata*, a média de volume de néctar encontrado para a condição territorial também corresponde à média determinante do território desta espécie. O tempo de visita das espécies também variou entre os tratamentos, sendo que o tratamento de retirada de néctar foi significativamente diferente do controle e do tratamento que adicionou néctar (H= 26,346; p<0,001, Figura 20). O controle e o tratamento de adição de néctar não mostraram diferenças significativas entre si nesta análise.

Nas duas áreas foram registrados quatro tipos de interações agonísticas entre os beija-flores visitantes: sentinela (observação do território através de um ponto específico); sentinela associado à vocalização; ronda associada à vocalização e à sentinela (a ronda é caracterizada pela observação do território através de inúmeros pontos do território, e pelo intenso vôo sobre o recurso); ataque ativo (*sensu* Kodric-Brown e Brown, 1978). O ataque ativo ocorria somente quando outro beija-flor invadia o território defendido (Figura 13). Os demais comportamentos apresentaram uma tendência de variar conforme a quantidade de recursos disponíveis na mancha e ao número de visitas de beija-flores não-territoriais. No CCPIU, a tendência de variação dos comportamentos agonísticos se confirmou tanto para quantidade de flores na mancha (H= 22,231; p<0,001; Figura 21), quanto para

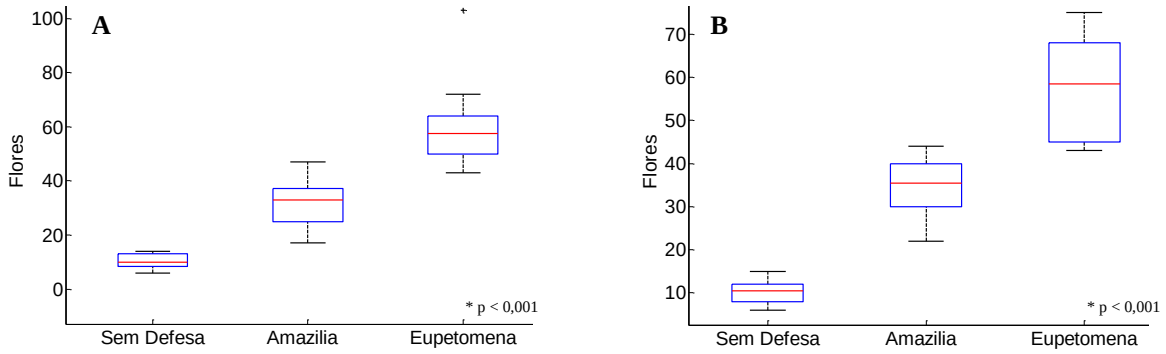


FIGURA 17- Variações da quantidade de flores por mancha que determinam a defesa de territórios por espécies. (a) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território por espécies na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (ANOVA); (b) Análise de Variância das médias da quantidade de flores que determinam a defesa de território por espécies do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (ANOVA).

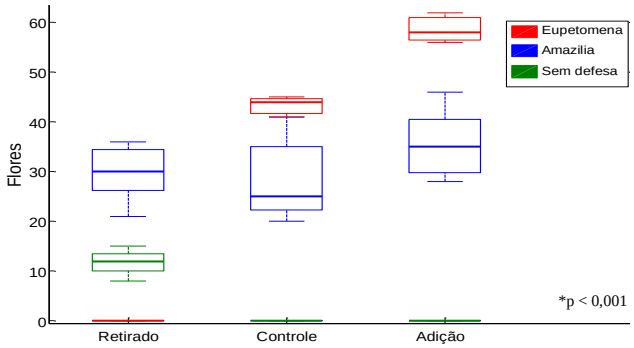


FIGURA 18- Variações da quantidade de flores entre os tratamentos (remoção de flores, controle, e adição de flores) que determinam a defesa de territórios por espécies na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (ANOVA).

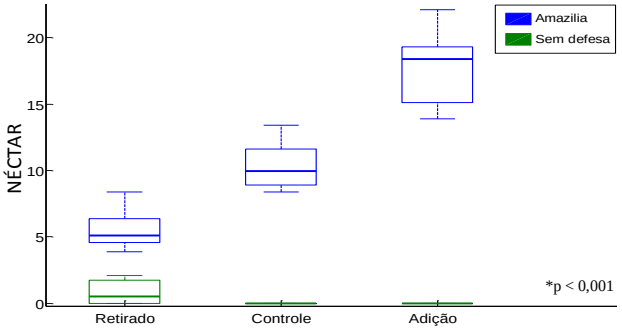


FIGURA 19- Variações da quantidade de néctar consumido entre os tratamentos (remoção de néctar, controle, e adição de néctar) que determinam a defesa de territórios por espécies na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste t de student).

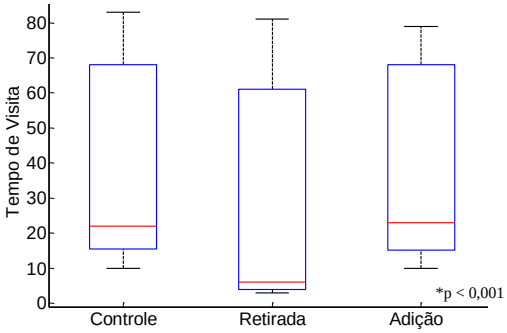


FIGURA 20 – Variações dos tempos de visita às flores entre os tratamentos (controle, remoção de néctar, e adição de néctar) na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG (teste de Kruskal-Wallis).

número de visitas de beija-flores não territoriais (H= 21,77; p<0,001; Figura 21).

Realizando essa mesma análise com os dados obtidos através da manipulação, também são encontradas diferenças significativas para quantidade de recursos (H= 7,785; p= 0,02; Figura 22) e número de visitas não territoriais (H= 9,128; p= 0,01; Figura 22) que apóiam os resultados observacionais e confirmam que os comportamentos agonísticos variam conforme a quantidade de recursos disponíveis na mancha e ao número de visitas de beija-flores não-territoriais. No PESCAN, no entanto não se verificou diferenças significativas entre os comportamentos e a quantidade de recursos ($F_{2,9}$= 1,211; p= 0,342; Figura 23), nem com relação ao número de visitas não-territoriais (H=3,303; p= 0,191; Figura 23).

O número de visitas de beija-flores não-territoriais a manchas defendidas no PESCAN cresce conforme aumentam o número de flores (n= 12; r_p= 0,711; p = 0,001; Figura 24), e o mesmo ocorre no CCPIU (n= 43; r_p= 0,845; p < 0,001; Figura 24). Para os dados da manipulação esse aumento também mostra uma relação significativa positiva (n= 50; r_p= 0,782; p < 0,001; Figura 24). Esse aumento no número de visitas não territoriais em manchas defendidas parece ser um mecanismo para aumentar o número de polinizações cruzadas efetivas.

DISCUSSÃO

As espécies de beija flores observadas em *Palicourea rigida* no CCPIU já haviam sido descritas em trabalhos anteriores realizados nas áreas (Araújo, 2005; Araújo e Oliveira, 2007; Machado *et al.*, 2009) e são comuns na região. *Calliphlox amethystina* foi uma espécie encontrada em ambas as áreas que ainda não havia sido reportada, e *Chrysolampis mosquitus* também foi avistado pela primeira vez no PESCAN.

Nos resultados encontrados, os beija-flores territoriais visitaram um maior número de flores e gastaram maior tempo de visita do que os beija-flores não territoriais. Este fato reforça que grande parte da polinização em manchas defendidas é realizada pelos beija-flores territoriais.

O comportamento territorial é determinado pela quantidade de recursos florais presentes na mancha (Feinsinger e Chaplin, 1975; Feinsinger, 1978; Feinsinger e Colwell, 1978; Kodric-Brown e Brown, 1978; Brody e Mitchell, 1997; Mendonça e Anjos, 2006). Caso este número se altere, o beija-flor pode abandonar um comportamento territorial e voltar a um forrageamento generalista (Feinsinger e Colwell, 1978; Kodric-Brown e Brown, 1978; Mendonça e Anjos, 2006). A quantidade de flores por mancha que determinam a atividade territorial varia de acordo com a espécie (Kodric-Brown e Brown, 1978; Mendonça e Anjos, 2006) e podem também variar de acordo com o sexo do beija-flor visitante (Kodric-Brown e Brown, 1978). Uma mancha com menos de 20 flores, não oferece recompensas suficientes para ser um território defendido. Entre 20 e 45

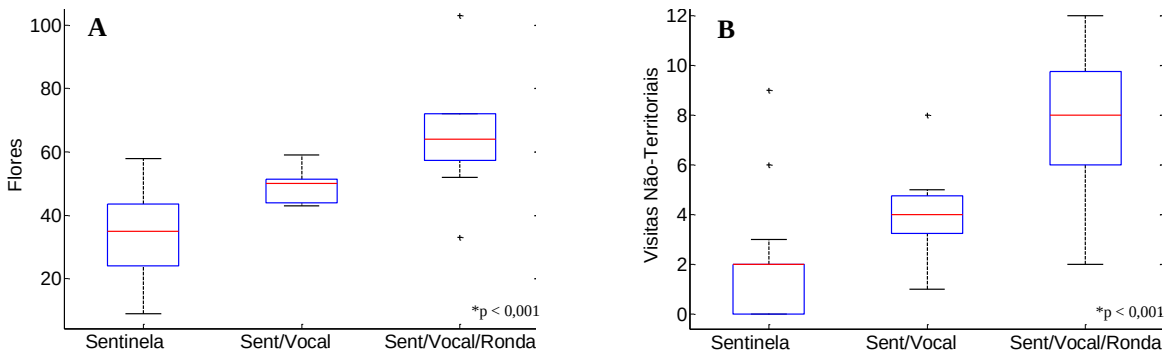


FIGURA 21- Variações (a) da quantidade de flores (teste de Kruskal-Wallis) e (b) do número de visitas não-territoriais que influenciam o tipo de comportamento agonístico exibido pelos beija-flores territoriais (teste de Kruskal-Wallis), registrados durante as observações focais realizadas na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (Vocal= vocalização; Sent= sentinela).

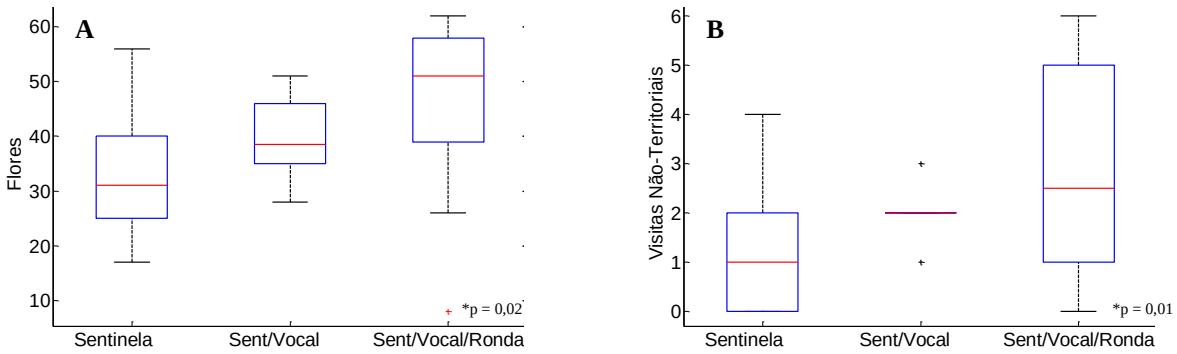


FIGURA 22- Variações (a) da quantidade de flores (teste de Kruskal-Wallis) e (b) do número de visitas não-territoriais que influenciam o tipo de comportamento agonístico exibido pelos beija-flores territoriais (teste de Kruskal-Wallis), registrados durante as manipulações do número de flores realizadas na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG. (Vocal= vocalização; Sent= sentinela).

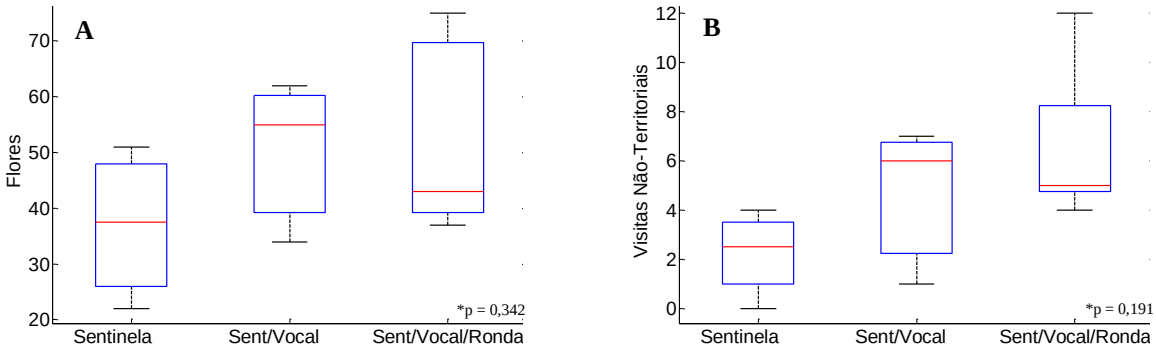


FIGURA 23- Variações (a) da quantidade de flores (ANOVA) e (b) do número de visitas não-territoriais que influenciam o tipo de comportamento agonístico exibido pelos beija-flores territoriais do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO (teste de Kruskal-Wallis). (Vocal= vocalização; Sent= sentinela).

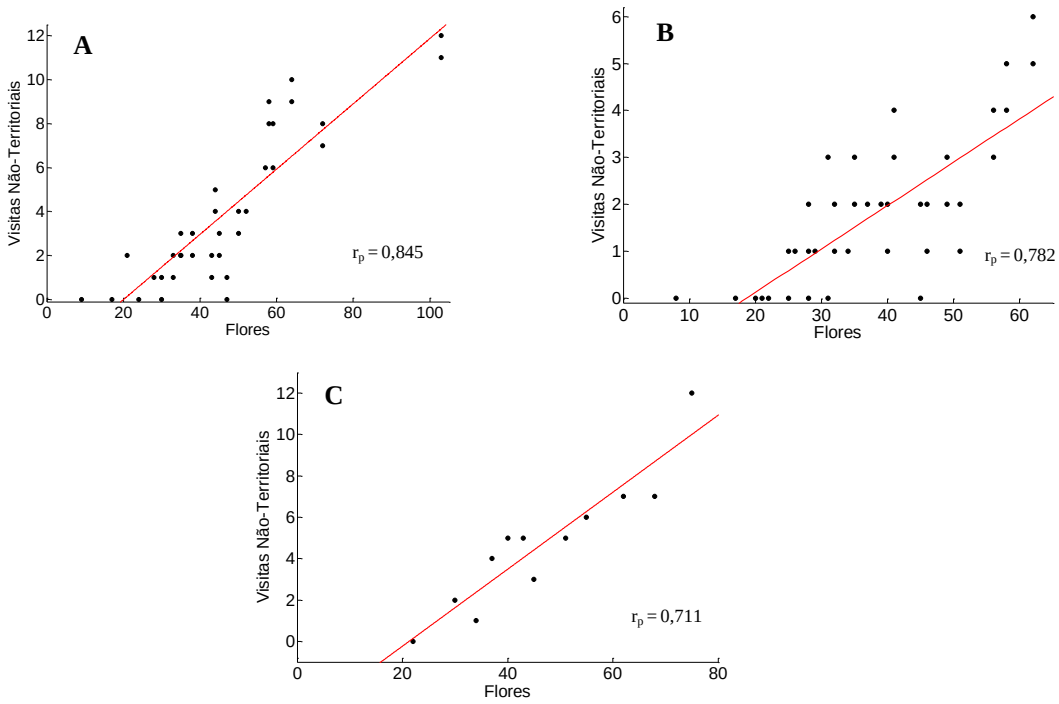


FIGURA 24- Relação entre o número de visitas realizadas por beija-flores não-territoriais e o número de flores oferecidas por manchas de *Palicourea rigida*. (a) relação entre o número de visitas não-territoriais e o número de flores registradas durante as observações focais realizadas na Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), MG; (b) relação entre o número de visitas não-territoriais e o número de flores registradas durante as manipulações do número de flores realizadas no CCPIU; (c) relação entre o número de visitas não-territoriais e o número de flores registradas durante as observações focais realizadas no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), GO.

flores, a mancha se torna defensável para *Amazilia fimbriata* e acima de 40 flores ela também se torna viável para a defesa de *Eupetomena macroura*. Essas variações do número de flores mínimas que são defendidas entre espécies são devidas: a diferenças nas necessidades energéticas de cada espécie, que determinam um balanço de custo x benefício e restrições energéticas diferentes para cada uma delas (Kodric-Brown e Brown, 1978); a relações estabelecidas de acordo com hierarquias de dominância e agressividade exibidas pelas espécies de beija-flores (Stiles e Wolf, 1970; Mendonça e Anjos, 2006).

Os altos requerimentos metabólicos diários aumentam basicamente com o tamanho do corpo (McMillen e Carpenter, 1977; Feinsinger e Colwell, 1978). Essas diferenças de necessidades energéticas são determinadas pela razão entre o peso corpóreo do beija-flor e seus discos de asas. Beija-flores territoriais apresentam um valor maior nesta razão, o que indica que eles apresentam asas menores em relação ao corpo e por isso gastam mais energia para realizar seus vôos (Feinsinger e Chaplin, 1975; Feinsinger e Colwell, 1978). As asas por serem menores garantem um vôo mais preciso e que possibilita uma defesa mais agressiva do território (Feinsinger e Chaplin, 1975; Kodric-Brown e Brown 1978, Altshuler *et al.*, 2004). A razão entre o peso corpóreo de *Amazilia fimbriata* e seus discos de asas, por exemplo, atribui um valor que o enquadra dentro da

estratégia territorial, no entanto, não se apresenta entre os maiores valores encontrados para espécies territoriais (Feinsinger e Chaplin, 1975), o que indica que outras espécies de beija-flores têm requerimentos energéticos maiores, e que necessitam de um território com maior quantidade de recursos para se manter. Quanto menores as asas em relação ao corpo, mais eficientes serão esses beija-flores na defesa de seu território, maior o gasto energético e conseqüentemente o número de flores necessárias para tornar a mancha vantajosa para a defesa territorial será maior.

Já as hierarquias de dominância são geradas através de tipos de comportamento exibidos pelos beija-flores que podem ser mais ou menos agressivos. Os comportamentos mais agressivos podem gerar o monopólio de indivíduos ou espécies dominantes, o que pode resultar em uma exclusão completa ou parcial das espécies subordinadas (Wolf e Hainsworth, 1971; Stiles, 1981; Mendonça e Anjos, 2006). Quando o número de flores na mancha não é tão abundante, a espécie de beija-flor dominante abandona o local, abrindo espaço para que as espécies subordinadas possam se estabelecer como territoriais na área (Mendonça e Anjos, 2006). O tamanho do corpo dos beija-flores com tendências territoriais também podem afetar as relações de dominância entre as espécies. Com isso, espécies maiores tendem a ter comportamentos mais agressivos e se estabelecerem como beija-flores dominantes na área (Stiles e Wolf, 1970; Carpenter, 1978; Feinsinger e Colwell, 1978). Em virtude disso, *Eupetomena macroura* que possui maior porte corpóreo e comportamentos de defesa mais agressivos, representam a espécie de beija-flor hierarquicamente dominante na área estudada.

Com a manipulação, as manchas deixaram de ser defendidas, após a remoção de flores da mancha. Em algumas manchas houve uma troca da espécie defensora ou até mesmo a perda completa de um beija-flor territorial. Esse comportamento de abandono do território quando a oferta energética diminui também foi encontrado em outros trabalhos com manipulação de recursos (Kodric-Brown e Brown, 1978) e em trabalhos de observação natural (Mendonça e Anjos, 2006). Quando o território de um beija-flor torna-se pouco favorável a manter uma relação de custo x benefício positiva para a ave, estas tendem a abandoná-los, tornando-se beija-flores não-territoriais ou movendo-se para outras áreas mais vantajosas em termos de recursos energéticos (Feinsinger e Colwell, 1978; Kodric-Brown e Brown, 1978; Mendonça e Anjos, 2006).

No entanto, depois da adição de flores, não foram observadas modificações nas atividades territoriais das manchas. Esperava-se que o aumento do recurso floral dificultasse a defesa do território pelo aumento do número de intrusos (Feinsinger, 1978), que levaria a um aumento no gasto energético da defesa do território, não compensado pelo aumento da oferta de energia apresentada pelas flores. Contudo, o aumento no número de flores não foi suficientemente grande para causar um prejuízo energético imediato para os beija-flores que defendiam territórios nestas manchas. Provavelmente o limiar que determina a quantidade de flores compensatórias para a

defesa territorial seja mais bem definido pelo número mínimo de flores necessárias ao equilíbrio energético do que pelo número máximo de recursos que um beija-flor consegue defender.

Na remoção da quantidade de néctar das flores também houve alguns abandonos de territórios defendidos, mostrando que a diminuição na oferta de néctar também foi determinante para causar um desequilíbrio energético que não compensaria a defesa da mancha como território. Como assinalado em outros estudos, os beija-flores são capazes de aprender em curtos espaços de tempo a diminuição da oferta de néctar, evitando visitar flores que não apresentem uma oferta de néctar satisfatória (Healy e Hurly, 2004; Henderson *et al.*, 2006; Mendonça e Anjos, 2006). A quantidade de néctar afeta significativamente a defesa territorial e é considerada um dos principais determinantes da estratégia de forrageamento, pois representa a recompensa energética em si (Mitchell e Waser, 1992). Mas assim como na manipulação de flores, no aumento da oferta de néctar também não foram observadas modificações nas atividades territoriais das manchas. Em outro estudo com a manipulação da quantidade de néctar, também foi observado que praticamente não houve mudanças no comportamento de forrageamento dos beija-flores com a adição da solução de glicose (Kodric-Brown e Brown, 1978). Como os beija-flores se orientam por displays florais que eles associam com a quantidade de néctar presente em cada flor (Fenster *et al.*, 2006; Ornelas *et al.*, 2007), e estes sinais não foram modificados nas manipulações, provavelmente os beija-flores ainda não haviam associado que a quantidade de néctar tinha sido incrementada nas flores da mancha. Se o tempo de ambientação com as novas ofertas de recurso tivesse sido maior talvez esse efeito fosse minimizado e poderiam ser encontradas modificações da atividade territorial.

O tempo de visita diminuiu quando houve remoção de néctar, demonstrando que a quantidade de néctar determina o tempo que o polinizador gasta visitando cada flor (Klinkhamer *et al.*, 2001). Mas no tratamento de adição de néctar, não houve diferença significativa do tempo de visita por flor gasto pelo polinizador. Isso pode indicar que provavelmente a quantidade de néctar oferecida pelas flores no controle é suficiente para saciar as necessidades energéticas dos beija-flores, e por essa razão a adição de néctar não modifica sensivelmente o tempo de visita por flor dos beija-flores. Principalmente entre os beija-flores não territoriais, que são rapidamente detectados e expulsos das manchas (Feinsinger, 1978), o néctar é consumido na estrita proporção das necessidades energéticas dos beija-flores.

Tanto o aumento do número de flores, quanto o aumento do número de invasores do território determinaram o aumento da complexidade dos comportamentos agonísticos de defesa territorial no CCPIU (como foi visto nos resultados número de flores e número de invasores do território são positivamente relacionados). O tempo gasto e a complexidade do comportamento de defesa territorial apresentam uma tendência a aumentar com a adição do número de flores e diminuir com a redução dessa quantidade de flores (Hixon *et al.*, 1983). As vocalizações, que são

muito utilizados na defesa de territórios alimentares, são selecionadas como uma forma de sinalização agonística de advertência a longa distância (Ornelas *et al.*, 2002; Ferreira *et al.*, 2006). A adoção deste comportamento, que sugere maior complexidade na defesa, pois alcança maior número de indivíduos ao longo da área, mostra que os comportamentos de maior complexidade realmente só são executados com o aumento do número de flores como foi registrado neste estudo. O que significa que quanto mais energeticamente compensatória é a mancha, maior é o número de invasores, e maior é o esforço de defesa do beija-flor territorial, que aumenta a complexidade de comportamentos agressivos de defesa, gastando conseguintemente mais energia. Como comportamentos de defesa mais complexos requerem mais energia, só compensará desenvolvê-los quando a mancha oferece grande quantidade de recurso energético, ou seja, grande quantidade de flores.

Os valores encontrados no PESCAN para o aumento da complexidade dos comportamentos agonísticos com o aumento do número de flores e do número de invasores no território não foi estatisticamente significativo. Mas esse resultado pode ser decorrente da grande variância apresentada pelos dados, conseqüência da quantidade de coletas do PESCAN ter sido inferior ao número de coletas do CCPIU.

A relação positiva entre o número de flores presentes na mancha e o número de invasões de beija-flores não territoriais sustenta a idéia de que um território com muitas flores atrai muitos intrusos que visitam apenas poucas flores, antes de ser expulso pelo beija-flor territorial (Wolf e Stiles, 1970; Feinsinger, 1978). Quando esses invasores são suficientemente numerosos, mesmo existindo atividade territorial na mancha (que comprovadamente reduz o fluxo de pólen viável), o número de polinizações cruzadas pode aumentar, pela quantidade de pólen de indivíduos distantes da mesma espécie que são trazidos por esses beija-flores não-territoriais que invadem os territórios (Feinsinger, 1978).

Em vista disso, um grande número de flores por planta, apesar de gerar um comportamento territorial que embora não cause sensíveis reduções do fitness compromete o fluxo de pólen, parece aumentar o número de beija-flores intrusos que transportam pólen de indivíduos distantes e que desta maneira contribuem de modo positivo para garantir o sucesso reprodutivo das populações de *Palicourea rigida*.

CONCLUSÃO

A distribuição espacial de recursos florais nas populações de *Palicourea rigida* estudadas parece estar associada à distribuição das plantas numa escala maior e não permitiu a identificação de manchas definidas de oferta de recursos. Este padrão geral se manteve sem alterações ao longo do período de floração. Apesar da ausência de manchas de tamanho definidos, o padrão marcadamente grupado da oferta de recursos definiu o comportamento territorial de alguns dos beija-flores polinizadores nos locais com maior densidade de plantas e flores. Estes territórios, no entanto, nunca pareceram ser capazes de oferecer a energia diária para prover exclusivamente a sobrevivência dos beija-flores que os defendiam.

Este comportamento territorial não afetou marcadamente a conversão de botões e flores em frutos, mas houve diferenças significativas na taxa de conversão, indicando que o comportamento territorial dos beija-flores afeta o fluxo de pólen e o sucesso de frutificação. No entanto, este efeito está longe de ser uma limitação à frutificação, que é sempre alta nas populações estudadas. Como *P. rigida* apresenta apenas dois óvulos para serem fecundados, é possível que carga de grãos de pólen de outras plantas eventualmente transportada por seus polinizadores seja suficiente para evitar uma depressão de endogamia mais marcada.

As manchas de *P. rigida* parecem ser defensáveis para os beija-flores quando apresentam grandes quantidades de flores e os recursos florais parecem definir a adoção da estratégia territorial. Observações das manchas e manipulações na quantidade dos recursos florais possibilitaram inclusive definir quantidades de flores associadas a tal comportamento, que varia de acordo com a espécie. As mudanças nas quantidades de recursos florais e energéticos, principalmente quando há redução destes, geram modificações no tipo de estratégia de forrageamento adotada e muitas vezes na espécie de beija-flor que utiliza a mancha. O aumento na quantidade de recursos numa mancha não leva a mudanças no comportamento dos beija-flores territoriais, mas tem o efeito de aumentar o número de invasões dos territórios por beija-flores oportunistas, tornando mais complexa e custosa a defesa dos territórios. Tais invasões podem minimizar o efeito negativo que o territorialismo impõe às taxas de polinização cruzada e pode ajudar a explicar a ausência de depressão por endogamia nos territórios defendidos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida, A. F., e F. N. M. Sarmento, (coord.) 1998. Parque Estadual da Serra de Caldas – Plano de Manejo. CTE (Centro Tecnológico de Engenharia Ltda), FEMAGO – Fundação Estadual do Meio Ambiente. Goiânia, GO.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour 49 (3,4): 227-267.

Altshuler, D. L., R. Dudley, e J. A. Mcguire. 2004. Resolution of a paradox: Hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. Proceedings of the National Academy of Sciences 101: 17731–17736.

Appolinário, V. R. C. 1995. Levantamento fitossociológico das espécies arbóreas de Cerrado (sentido restrito) do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia-MG. Monografia de Bacharelado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 43pp.

Araki, K., K. Shimatani, e M. Ohara. 2007. Floral distribution, clonal structure, and their effects on pollination success in a self-incompatible Convallaria keiskei population in northern Japan. Plant Ecology 189: 175-186.

Araújo, A. C., e M. Sazima. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. Flora 198: 427–435.

Araújo, F. P. 2005. Estudo comparativo de duas espécies ornitófilas em borda de uma ilha de mata de galeria, Uberlândia-MG. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 52pp.

Araújo, F. P., e P. E. Oliveira. 2007. Biologia floral de Costus spiralis (Jacq.) Roscoe (Costaceae) e mecanismos para evitar a autopolinização. Revista Brasileira de Botânica 30 (1): 61-70.

Arruda, R., J. C. Salles, e P. E. Oliveira. 2007. Hummingbird pollination in *Schwartzia adamantium* (Marcgraviaceae) in an area of Brazilian Savanna. Revista Brasileira de Zoociências 9 (2): 193-198.

Baker, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectar from hummingbirds flowers. Biotropica 7: 37-41.

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. Annual Review of Ecology and Systematics 21: 399-422.

Bertin, R. I. 1982. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of Trumpet Creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae). American Journal of Botany 69 (1): 122-134.

Brody, A. K., e R. J. Mitchell. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant Ipomopsis aggregata. Oecologia 110: 86–93.

Buzato, S., M. Sazima, e I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic Forest sites. Biotropica 32: 824-841.

Carpenter, F. L. 1978. A spectrum of nectar-eater communities. American Zoologist 18 (4): 809-819.

Dafni, A. 1992. Pollination Ecology: A Practical Approach. Oxford University Press. Nova Iorque. 247pp.

Del-Claro, K. 2004. Comportamento animal: Uma introdução à ecologia comportamental. Livraria e Editora Conceito. Jundiaí. 132p.

Del-Claro, K. e H. M. Torezan-Silingardi. 2009. Insect-plant interactions: New pathways to a better comprehension of ecological communities in neotropical savannas. Neotropical Entomology 38 (2): 159-164.

Endress, P. K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press. Cambridge. 528pp.

Engel, E. C., e R. E. Irwin. 2003. Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. American Journal of Botany 90: 1612-1618.

Faergri, K., e L. Van Der Pijl. 1980. The Principles of Pollination Ecology**.** Pergamon Press. Oxford. 244pp.

Feinsinger, P., e S. B. Chaplin. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. The American Naturalist 109 (966): 217-224.

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a tropical community. Ecological Monographs 48 (3): 269-287.

Feinsinger, P. e R. K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. American Zoologist 18: 779-795.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and Pollination. *In:* Futuyama, D. J., e M., Slatkin (eds.). Coevolution, pp. 282-310. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.

Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, e J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology and Systematics 35: 375-403.

Fenster, C. B., G. Cheely, M. R. Dudash, e R. J. Reynolds. 2006. Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). American Journal of Botany 93 (12): 1800-1807.

Ferreira, A. R. J., T. V. Smulders, K. Sameshima, C. V. Mello, e E. D. Jarvis. 2006. Vocalizations and associated behaviors of the Somber Hummingbird (Aphantochroa cirrhochloris) and the Rufous-breasted Hermit (Glaucis hirsutus). The Auk 123(4): 1129-1148.

Franceschinelli, E. V., e K. S. Bawa. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (Helicteres brevispira). Heredity 84: 116-123.

Franceschinelli, E. V., e R. Kesseli. 1999. Population structure and gene flow of the Brazilian shrub Helicteres brevispira. Heredity 82: 355-363.

Galinkin, M. (ed.). 2002. GEOGOIÁS. Goiânia, Agência Ambiental de Goiás: Fundação CEBRAC: PNUMA: SEMARH. 272pp.

Gass, C. L., G. Angeher, e J. Centa. 1976. Regulation of food supply by feeding territoriality in the Rufous hummingbird. Canadian Journal of Zoology 54: 2046-2054.

Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 359p.

Harder, L. D., e S. C. H. Barrett. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. Nature 373: 512-515.

Healy, S. D., e T. A. Hurly. 2004. Spatial learning and memory in birds. Brain Behavioral Evolution 63: 211-220.

Henderson, J., T. A. Hurly, M. Batenson, e S. D. Healy. 2006. Timing in free-living Rufous Hummingbirds, Selasphorus rufus. Current Biology 16: 512-515.

Hixon, M. A., F. L. Carpenter, e D. C. Paton. 1983. Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. The American Naturalist 122 (3): 366-391.

Karron, J. F., K. G. Holmquist, R. J. Flanagan, e R. J. Mitchell. 2009. Pollinator visitation patterns strongly influence among-flower variation in selfing rate. Annals of Botany 103: 1379-1383.

Kearns, C. A., e D. W. Inouye. 1993. Techniques for Pollination Biologists. University Press of Colorado. Niwot, Colorado. 583pp.

Klinkhamer, P. G. L., T. J. Jong, e L. A. Linnebank. 2001. Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. Ecology Letters 4: 559-567.

Kodric-Brown, A., e J. H. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous hummingbirds. Ecology 59 (2): 285-296.

Kunin, W. E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. Ecology 74: 2145–2160.

Lau, P., e C. Bosque. 2003. Pollen flow in the distylous Palicourea fendleri (Rubiaceae): an experimental test of the Disassortative Pollen Flow Hypothesis. Oecologia 135: 593-600.

Lima, S. C., R. Rosa, e A. Feltran Filho. 1989. Mapeamento do uso do solo no município de Uberlândia- MG, através de imagens TM/LANDSAT. Sociedade & Natureza 1: 127-145.

Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated Heliconia. American Naturalist 107: 511-523.

Macedo, R. H. F. 2002. The avifauna: ecology, biogeography and behavior. In: Oliveira, P. S., e R. J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil. pp. 242-265. Columbia University Press. Nova Yorque.

Machado, A. O., A. P. Silva, H. N. Consolaro, M. G. Barros, e P. E. Oliveira. 2009. Biologia reprodutiva e heterostilia em Palicourea rígida H. B. & K. (Rubiaceae) em Cerrados do Brasil Central. Dados não publicados. Trabalho submetido.

Magnago, H., M. T. M. Silva, e B. C. Fonzar. 1983. Vegetação. *In:* Projeto Radambrasil, Folha SE. 22 - Goiânia. pp.577-636. Levantamento de Recursos Naturais, 31. Rio de Janeiro.

Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technology 34: 125-128.

McMillen, R. E., e F. L. Carpenter. 1977. Daily energy costs and body weight in nectarivorous birds. Comparative Biochemistry and Physiology 56A (3): 439-441.

Mendonça, L. B., e L. Anjos. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. Ararajuba 11 (2): 195-205.

Mendonça, L. B., e L. Anjos. 2005. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 22: 51-59.

Mendonça, L. B., e L. Anjos. 2006. Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on Erythrina speciosa Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Paraná, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia 23 (1): 42-49.

Mitchell, R. J., e N. M. Waser. 1992. Adaptive significance of Ipomopsis aggregate nectar production: pollination success of single flowers. Ecology 73: 633-638.

Murren, C. J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators. pollinia viability and reproductive success. Journal of Ecology 90: 100-107.

Newstrom, L. E., G. W. Frankie, e H. G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica 26: 141-159.

Nimer, E., e A. M. P. M. Brandão. 1989. Balanço hídrico e clima da região dos cerrados. IBGE, Rio de Janeiro. 166pp.

Ohashi, K., e J. D. Thomson. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. Annals of Botany 103: 1365-1378.

Ornelas, J. F., C. González, e J. Uribe. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the Amethyst-throated Hummingbird (Lampornis amethystinus). The Auk 119: 1141–1149.

Ornelas, J. F., M. Ordano, A. J. De-Nova, M. E. Quintero, e T. Garland Jr. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. Journal of Evolutionary Biology 20: 1907-1917.

Pyke, G. H., e N. M. Waser. 1981. The Production of Dilute Nectars by Hummingbird and Honeyeater Flowers. Biotropica 13: 260-270.

Ribeiro, J. F., e B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S. M., e S. P., Almeida (orgs). Cerrado: ambiente e flora. pp. 89-166. EMBRAPA. Planaltina, DF.

Sazima, I., S. Buzato, e M. Sazima. 1996. Na assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest in Southeastern Brazil. Botanica Acta 109: 149-160.

Schmidt-Lebuhn, A. N., M. Kessler, e I. Hensen. 2007. Hummingbirds as drivers of plant speciation? Trends in Plant Science 12 (8): 329-331.

Sekercioglu, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in Ecology & Evolution 21(8): 464-471.

Sick, H. 1997. Ornitologia Brasileira. Nova Fronteira. Rio de Janeiro. 912p.

Sigrist, T. 2007. Aves do Brasil Oriental: Guia de Campo. Avisbrasilis. São Paulo. 448p.

Snow, D.W., e B. K. Snow. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. Bulletin of the British Museum (Natural History: Zoology) 38 (2): 105-139.

Stebbins, G. L. 1970. Adaptative radiation in angiosperms 1: Pollination mechanisms. Annual Review of Ecology and Systematics 1: 307-326.

Stiles, F. G., e C. E. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. Biotropica 25: 191-205.

Stiles, F. G., e L. L. Wolf. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. The Auk 87: 467-491.

Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. Ecology 56: 285-301.

Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. Annual Missouri Botanical Garden 68: 323-351.

Taura, H. M., e S. Laroca. 2004. Biologia da Polinização: interações entre as abelhas (Hym., Apoidea) e as flores de Vassobia breviflora (Solanaceae). Acta Biológica Paranaense 33: 143-162.

Temeles, E. J., R. S. Goldman, e A.U. Kudla. 2005. Foraging and territory economics of sexually dimorphic Purple throated Caribs (Eulampis jugularis) on three Heliconia morphs. The Auk 122: 164-181.

Vasconcelos, M. F., e J. A. Lombardi. 2001. Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of southern Espinhaço Range, Brazil. Melopsittacus 4 (1): 3-30.

Waser, N. M., e M. V. Price. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. *In:* Jones, C. E., e R. J. Little (eds.). Handbook of

Experimental Pollination Biology. pp. 341-359. Scientific and Academic Editions. Nova Yorque.

Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams, e J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77 (4): 1043- 1060.

Wilson, P., M. C. Castellanos, J. N. Hogue, J. D. Thomson, e W. S. Armbruster. 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. Oikos 104: 345-361.

Wolf, L. L., e F. R. Hainsworth. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. Ecology 52 (6): 980-988.

Wolf, L. L., e F. G. Stiles. 1970. Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. Evolution 24: 759-773.

Wolf, L. L., F. G. Stiles, e F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. Journal of Animal Ecology 45 (2): 349-379.