



Universidade Federal de Uberlândia

Instituto de Biologia

Pós-Graduação em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais



**Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores
em uma área de cerrado de Uberlândia, MG**

Pietro Kiyoshi Maruyama

2011

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

- M389d Maruyama, Pietro Kiyoshi, 1985-
Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores
em uma área de cerrado de Uberlândia, MG [manuscrito] / Pietro
Kiyoshi Maruyama. - 2011.
55 f. : il.
- Orientador: Paulo Eugênio Oliveira.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.
Inclui bibliografia.
1. Polinização - Teses. 2. Flores - Biologia - Teses. 3. Interação
animal-plantas - 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

Pietro Kiyoshi Maruyama

**Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores
em uma área de cerrado de Uberlândia, MG**

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

Orientador

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira

Uberlândia

Fevereiro de 2011

Pietro Kiyoshi Maruyama

**Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores
em uma área de cerrado de Uberlândia, MG**

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

Aprovado em

Prof. Dr. Leandro Freitas

IP/JBRJ

Prof. Dra. Francielle Paulina de Araújo

UFU

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira

UFU

(Orientador)

Prof. Dra. Marcela Yamamoto

UFU

(Suplente)

Uberlândia

Fevereiro de 2011

Agradecimentos

Agradeço primeiro a família, sem eles as coisas seriam muito mais difíceis e muito menos divertidas. Em especial aos meus pais que têm me agüentado por todo esse tempo, e sempre fazendo o possível e o impossível pelo bem estar dos filhos. Obrigado! Os avós, os tios e tias e todos os primos também merecem meu agradecimento.

Uma pessoa que tem sido muito importante na minha vida nos últimos anos é a Amanda. A sua paciência e o carinho é de surpreender muitos, inclusive eu. Só posso dizer que tive muita sorte ao encontrá-la e isso foi outra coisa boa de ter feito biologia. Claro, também agradeço a sua família que sempre me trata como um deles.

Paulo. O que eu posso dizer do meu orientador? De que por pura coincidência acabei feito a melhor escolha do Instituto de Biologia? Ou de que tive a sorte de conhecê-lo da melhor maneira possível: sendo seu aluno. O exemplo de ética, profissionalismo, e a capacidade de se importar com seus alunos são coisas que não vou esquecer. Além das muitas conversas divertidas e muito proveitosas (ou nem tanto) que tive na sua sala. Se no futuro eu conseguir ser um profissional como você, acho que cumpri o meu objetivo (ainda mais se um aluno meu gastar mais linhas no agradecimento comigo do que com a namorada).

Agradeço a Francielle pela participação na minha banca, e por me ensinar várias coisas sobre beija-flores e o professor Leandro Freitas por participar da minha banca.

A alguns professores que me marcaram e me ajudaram de maneiras diferentes durante a minha graduação e mestrado na UFU, quero deixar o meu agradecimento. Cada um deles me ajudou de maneiras diferentes e me mostraram serviram de exemplos em muitos aspectos. Assim quero agradecer aos professores: Celine de Melo, Ivan Schiavini, Solange Augusto, Kleber Del-Claro. Glein Araujo, Jean Santos e Heraldo Vasconcelos. A todos os outros professores agradeço pela disposição em sempre ajudar e compartilhar o seu conhecimento.

Aos amigos, que foram fundamentais durante todo esse tempo. Nas horas difíceis e divertidas. A nossa turma de sempre, Estevão e Guilherme (japa) que sempre topavam uma cervejinha e se mostraram verdadeiros companheiros. O Tiago Frizzo, que arrumou novos amigos, mas ainda é nosso brother. O Diego (flamenguista), o nosso mais novo membro das cervejas. Nas festas e nos bares o turista Aelton e o “nordestino” Célio foram bons companheiros. Pedro e Carol também sempre aparecem (e posso dizer que a Carol foi a melhor estagiária que eu tive). A turma mais divertida, Alexandra (joelho de porco), Camila (a minha companheira beija-florolôga), Kleber, Lorraina, Liliane (BH), me proporcionaram bons momentos. A Larissa com quem trabalhei no projeto de galhas me fez perceber que a primeira impressão é o que não conta. Por último, mas não menos importante, o Victor e Lucas, os meus amigos gêmeos de longa data, amizades que

duram, duram porque são boas! Espero ser amigo de vocês por muito tempo ainda. Aos alunos da turma de mestrado 2009 também deixo o meu agradecimento. A todos outros que eu conheci e convivi em bons momentos, quero deixar o meu agradecimento também.

Como poderia deixar de mencionar os amigos do LAMOVÍ e do Inbio, que tanto me ajudaram todo esse tempo? O Felipe que foi meu primeiro “orientador” dispensa comentários. Tá certo que ele é um pouco enrolado e não é tão sério como aparenta, mas acabou se tornando um grande amigo na academia e na vida, além de parceiro nos trabalhos. Agradeço por ter sido uma das pessoas mais importantes nesse caminho, e só posso expressar o quanto a sua amizade é importante. O Clesnan pela sua disposição em ajudar e por mostrar que as críticas não são mal intencionadas, mas o melhor que alguém pode fazer por você. A Luciana sempre esteve disposta a ajudar e também agradeço pela participação no segundo Capítulo. A Marcela pelas nossas conversas e claro também pela muitas ajudas que me deu como minha “coleguinha nipônica”. O Everton que nem é do LAMOVÍ é a pessoa mais dedicada e humilde que conheci na vida acadêmica, e é um grande exemplo. Quero agradecer a todos, as professoras Renata, Julia, Daniela, Neuza, Marli e Juliana, e as doutoras Diana e Claudia pela ajuda de vocês. Também quero agradecer aos novos amigos da Unicamp, Lorena, André, Marcelo e outros por abrir as portas da sua casa sempre que precisei.

Agradecimento aos funcionários da UFU que tornam a nossa vida mais fácil. A Maria Angélica pela disposição e bom humor. Luiza, Helena e Nívea da secretaria sempre foram atenciosas e me ajudaram em muitos momentos. O seu Zé do Panga é uma pessoa que me tratou muito bem sempre que estive na reserva, onde nos faz sentir em casa. Apesar de muitos não valorizarem o seu trabalho ele merece o nosso reconhecimento.

Por último quero agradecer a Universidade Federal de Uberlândia pelas oportunidades que me ofereceu. Só posso dizer que tenho muito orgulho de ter me formado nessa instituição. Agradecimentos a CNPq e FAPEMIG pelo essencial suporte financeiro durante esses anos, sem os quais nada disso seria possível.

A todos muito obrigado!

ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	01
ABSTRACT.....	02
INTRODUÇÃO GERAL.....	03
CAPÍTULO I: Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores em uma área de cerrado de Uberlândia, MG.....	05
Introdução.....	05
Material e Métodos.....	06
Resultados.....	09
Discussão.....	20
CAPÍTULO II: When hummingbirds are the thieves: visitation effect in the reproduction of Neotropical snowbell <i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart (Styracaceae).....	27
Introduction.....	28
Methods.....	31
Results.....	32
Discussion.....	37
CONCLUSÃO.....	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45

Maruyama, Pietro K. 2011. Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores em uma área de cerrado de Uberlândia, MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 55p.

Apesar de os beija-flores serem apontados como um importante grupo de polinizadores, poucos estudos sobre a sua ecologia estão disponíveis para alguns ecossistemas. O bioma Cerrado é um ecossistema que apresenta uma das mais ricas floras vasculares do mundo, mas numa dada comunidade desse bioma, a proporção de espécies ornitófilas parece ser relativamente baixa. Talvez forçadas por esta condição, visitas oportunistas de beija-flores a flores com outras síndromes florais no Cerrado parecem ser freqüentes. Nesse sentido este estudo teve dois objetivos: 1) avaliar a disponibilidade de recursos florais utilizadas pelos beija-flores numa comunidade de cerrado sentido restrito e 2) avaliar possíveis efeitos que as visitas de beija-flores tem na reprodução de uma planta não ornitófila. Na primeira parte do estudo, foi caracterizada a assembléia de plantas utilizadas pelos beija-flores, a dinâmica temporal e espacial da oferta de néctar (energia), bem como o uso e os fatores que afetam a utilização das plantas pelos beija-flores. Os resultados mostram que a disponibilidade de recursos florais variou de maneira considerável durante o ano, em sincronia com a floração das espécies mais abundantes, e sem clara associação com a sazonalidade típica do Cerrado. A quantidade de recursos oferecida pela planta e a disponibilidade de recursos para a área como um todo parecem explicar a freqüência com que determinada espécie de planta recebe visitas de beija-flores. *Amazilia fimbriata* e *Eupetomena macroura* foram as espécies mais freqüentes entre os beija-flores. Na maioria dos casos, os beija-flores parecem agir como ladrões de néctar quando em associação com as plantas não ornitófilas, já que não há um ajuste morfológico entre a flor e o polinizador. No entanto, em flores maiores e especialmente em flores do tipo “pincel” os beija-flores poderiam agir como polinizadores complementares. Na segunda parte do estudo, o efeito da visita de beija-flores numa planta não ornitófila (*Styrax ferrugineus*) foi investigado. Nessa planta em particular, os beija-flores parecem não contribuir de maneira direta para a reprodução da planta, já que apesar do contato com as anteras ocorrer frequentemente, as aves raramente tocam o estigma. Mesmo de maneira indireta, o efeito que os beija-flores têm na reprodução da planta parece ser pequeno, já que a sua exclusão não alterou as taxas de formação de frutos. A inabilidade dos beija-flores em exaurir todo o néctar presente na planta e a existência de outro recurso (grãos de pólen) para os principais polinizadores, abelhas, são apontados como fatores que minimizam o efeito da pilhagem de néctar. Mesmo que para as plantas o efeito da visita dos beija-flores não seja claro, sem dúvida o uso mais oportunista de recursos florais deve ser importante no ponto de visita dos beija-flores, especialmente no Cerrado onde a diversidade de flores ornitófilas é relativamente baixa.

Palavras chave: ladrões de néctar, polinizadores oportunistas, síndrome de polinização,

Styrax ferrugineus

Maruyama, Pietro K. 2011. Floral resource availability and its use by hummingbirds in an area of cerrado of Uberlândia, MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 55p.

Although hummingbirds are considered an important group of pollinators, few studies about their ecology are available for some ecosystems. The Cerrado biome harbors one of the world richest vascular flora, but at a given community, the proportion of hummingbird pollinated flower is relatively low. Maybe driven by this trend, hummingbird visits are frequently recorded in non-ornithophilous flowers of Cerrado and these opportunistic visits may be crucial for their maintenance. In this sense our study had two aims: 1) to evaluate the floral resource availability for hummingbirds in a typical cerrado area and 2) to estimate the effect of hummingbird visits in the reproduction of a non-ornithophilous plant. In the first part of the study we characterized the assemblage of plants visited by the hummingbirds, the temporal and spatial dynamics of nectar (energy) availability, and factors affecting the frequency of hummingbird visits to the plants. Floral resource availability varied considerably during the year, in synchrony with the flowering of the most abundant species and without clear association with the seasonality typical of the Cerrado. The amount of nectar available per plant individual and the amount of nectar available in the entire area were the factors affecting the frequency of the hummingbird visits. In most of the non-ornithophilous plants hummingbirds seemed to act as nectar thieves, since there was no morphological match between pollinator and flower. Nevertheless, in larger flowers and especially in “brush” flowers the hummingbirds may act as complementary pollinators. In the second part of the study, the effect of hummingbird visits to a non-ornithophilous plant (*Styrax ferrugineus*) was investigated. In this particular plant, hummingbird seemingly did not contribute directly in the pollination, since contact with the stigma rarely occurred, even though anthers were contacted frequently. Indirect effect of hummingbirds in the plant reproduction seemed to be minimal, since their exclusion from flowers did not affect fruit-set. The inability of hummingbirds in depleting all nectar produced in this mass-flowering plant and the existence of other resource (pollen) for the primary pollinator (large bees) are pointed as possible reasons for the absence of perceptible hindrance of hummingbirds in the plant reproduction. Even though the effect of hummingbird visits for non-ornithophilous plants were not clearly defined, for the bird perspective this opportunistic use of flowers is certainly important, especially in the Cerrado where hummingbird plant diversity is relatively low.

Key words: nectar thieves, opportunistic pollinators, pollination syndromes, *Styrax ferrugineus*

INTRODUÇÃO GERAL

O conjunto de características florais que definem as síndromes de polinização é facilmente reconhecido em muitas flores. Já a freqüente convergência dessas características, entre espécies presumidamente associadas aos mesmos polinizadores, sustenta a visão tradicional de adaptações florais a grupos específicos de polinizadores (Johnson & Steiner 2000). Entretanto, o espectro de visitantes florais associados a uma determinada planta muitas vezes é mais diverso do que o que seria esperado baseado na sua síndrome (Waser et al. 1996) e o papel dos visitantes “não esperados” na reprodução da planta tem merecido a atenção (Muchhala 2006, Maruyama et al. 2010). As plantas com síndrome de polinização por beija-flores (ornitofilia) apresentam coloração contrastante, corola tubular e longa, ausência de odor, antese diurna e néctar abundante e relativamente diluído. Além disso, podem apresentar anteras e estigmas exsertos, o diâmetro pequeno da corola e pedicelos flexíveis (Faegri & van der Pijl 1979, Castellanos et al. 2004). Essas características florais aumentam a eficiência de polinização por beija-flores e devem ser selecionadas em conjunto (Castellanos et al. 2004).

Entre as aves, os beija-flores são considerados o grupo mais especializado em alimentar-se de néctar, devido as suas adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Stiles 1981). E podem ser um importante grupo de polinizadores em ecossistemas neotropicais, principalmente em florestas (Stiles 1978, Stiles 1985, Bawa 1990). Apesar disso, poucos estudos sobre a sua ecologia estão disponíveis em alguns ecossistemas. O bioma Cerrado, um ecossistema de savana neotropical na porção central do Brasil, tem uma das mais ricas floras vasculares do mundo, com mais de 10 mil espécies de plantas (Mendonça et al. 2008). Entretanto, numa dada comunidade

desse bioma, a proporção de espécies ornitófilas é relativamente baixa (Oliveira & Gibbs 2000, Oliveira & Paula 2001, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006, Martins & Batalha 2006, Barbosa & Sazima 2008).

Assim, talvez forçadas por esta condição, visitas oportunistas de beija-flores a flores com outras síndromes florais no Cerrado parece ser um fenômeno frequente (e.g. Rojas & Ribon 1997, Melo 2001, Oliveira & Gibbs 1994, Ghiringhello & Tubelis 2009). Essa utilização mais generalista das flores pode ser crucial para prover energia necessária às aves nas suas atividades. Apesar de ser um fenômeno frequente, a associação de beija-flores a flores não-ornitófilas raramente foi estudado em detalhe e o seu efeito na reprodução dessas plantas tem sido negligenciado.

Esse estudo é dividido em duas partes, em que tentamos caracterizar as plantas utilizadas pelos beija-flores e posteriormente avaliar o efeito que os beija-flores têm na reprodução de uma planta não ornitófila. No primeiro capítulo é avaliada a disponibilidade de recursos florais utilizadas pelos beija-flores numa comunidade de cerrado sentido restrito. Para isso, foi caracterizada a assembléia de plantas utilizadas pelos beija-flores, a dinâmica temporal e espacial da oferta de néctar (energia) e o uso das plantas e bem como os fatores que afetam utilização das plantas pelos beija-flores. No segundo capítulo, é estudada a biologia de polinização de uma espécie não-ornitófila (*Styrax ferrugineus*) que recebe visitas frequentes de beija-flores. Assim foi quantificada a frequência de visita dos principais grupos de polinizadores, a dinâmica de produção de néctar e o efeito da exclusão de beija-flores na taxa de frutificação da planta

Capítulo I

Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores em uma área de cerrado de Uberlândia, MG

Introdução

Os beija-flores compõe o grupo de aves nectarívoras mais especializado, considerando-se as suas adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Stiles 1981). Em ecossistemas neotropicais, as plantas polinizadas por beija-flores podem constituir uma importante parcela da comunidade vegetal, principalmente em subosques de florestas (Bawa 1990). As estimativas apontam até cerca de 18% de espécies de plantas sendo polinizadas por beija-flores numa dada comunidade, ultrapassando 50 espécies de grupos bastante diversos numa única área, o que sem dúvida destaca a importância desse grupo de aves na polinização da plantas neotropicais (Stiles 1978, Stiles 1985, Bawa 1990).

Apesar dos beija-flores serem apontados como um importante grupo de polinizadores, poucos estudos sobre a sua ecologia estão disponíveis em alguns ecossistemas. O bioma Cerrado, um ecossistema de savana neotropical na porção central do Brasil, tem uma das mais ricas floras vasculares do mundo, com mais de 10 mil espécies de plantas (Mendonça et al. 2008). Entretanto, numa dada comunidade desse bioma, a proporção de espécies ornitófilas é relativamente baixa em comparação a ecossistemas florestais, em torno de 2 a 3% (Oliveira & Gibbs 2000, Oliveira & Paula 2001, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006, Martins & Batalha 2006, Barbosa & Sazima 2008). Em contrapartida, visitas oportunistas de beija-flores a flores com outras síndromes florais no Cerrado parece ser um fenômeno frequente (e.g. Rojas & Ribon

1997, Melo 2001, Oliveira & Gibbs 1994, Ghiringhello & Tubelis 2009). Essa utilização mais generalista das flores pode ser crucial para prover energia necessária às aves nas suas atividades, especialmente em ambientes com poucas espécies estritamente ornitófilas.

Nesse sentido, este estudo teve como objetivo avaliar a disponibilidade de recursos florais utilizadas pelos beija-flores numa comunidade de cerrado sentido restrito. Para isso, foi caracterizada a assembléia de plantas utilizadas pelos beija-flores, a dinâmica temporal e espacial da oferta de néctar (energia), além do uso e fatores que afetam a utilização das plantas pelos beija-flores.

Métodos

Área de estudo – O estudo foi realizado numa área de cerrado sentido restrito na reserva particular do clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU - 18°59'21"S, 48°18' 06"W) que possui uma área de vegetação nativa de cerca de 400ha, sendo o cerrado típico a formação predominante. O clima da região de acordo com a escala Köpen é do tipo Aw megatérmico, marcadamente sazonal com uma estação quente e úmida (estação chuvosa, de outubro a março) e outra seca e fria (estação seca, de abril a setembro), e metade das chuvas ocorrendo durante os meses de novembro, dezembro e janeiro que são os meses mais úmidos (Rosa et al. 1991). O cerrado compreende uma variedade de fisionomias vegetais desde formações campestres com árvores esparsas a densas formações florestais (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

Disponibilidade de recursos para os beija-flores – A oferta de néctar foi estimada traçando e percorrendo 20 transectos fixos de 5x100m cada na área de estudo. Os transectos foram estabelecidos a uma distância de pelo menos 20m um do outro

numa área de cerrado sentido restrito relativamente uniforme, totalizando 1ha de área de amostragem. Estes foram percorridos a intervalos de 15 dias, no período de março de 2009 a dezembro de 2010. Em cada amostragem foram registrados a espécie em floração, o número de indivíduos com flores e o número de flores por indivíduo. Somente espécies visitadas pelos beija-flores e com pelo menos cinco indivíduos reprodutivos dentro da área de amostragem foram consideradas.

A produção de néctar de cada uma das espécies registradas foi avaliada. Em cada espécie foram isolados, com sacos de organza de nylon, pelo menos 20 botões florais (até três botões por indivíduo) antes da abertura floral e a quantidade de néctar produzida foi mensurada ao final do dia. Para flores com duração de mais de um dia, a produção total durante toda a antese foi registrada. No caso particular de *Caryocar brasiliense*, em que a abertura floral se inicia no final da tarde, as medidas de néctar foram feitas em dois grupos de flores (20 flores por grupo, até três por indivíduo). No primeiro grupo as flores foram deixadas expostas durante a noite e a quantidade de néctar remanescente foi mensurada ao amanhecer. No segundo grupo as flores foram ensacadas com organza de nylon antes da abertura floral e produção total de néctar durante a noite foi mensurada pela manhã. As flores “esvaziadas” deste grupo foram mantidas na planta e o restante da produção de néctar foi mensurado no final da tarde, antes da senescência floral. A média de néctar remanescente pela manhã no primeiro grupo e a produção de néctar durante o dia no segundo grupo foram somadas para a estimativa de néctar disponível para os beija-flores nessa espécie.

O néctar foi extraído com microseringa graduada (Hamilton®, USA) e a concentração de néctar avaliada com uso de refratômetro (Eclipse ®, UK). A concentração obtida pelo refratômetro em mg de soluto/mg da solução foi convertida

em mg/ μ l de acordo com Galetto & Bernadello (2005) para estimar a produção de açúcares pelas flores individuais nas espécies de plantas estudadas. Para avaliar a oferta de energia a quantidade de açúcar foi convertida em calorias de acordo com a relação 1mg de açúcar equivalendo a quatro calorias (Dafni 1992). A média e o desvio padrão da disponibilidade de energia por transecto foram calculados ao longo do período de estudo para representar a disponibilidade e a variação espacial de recursos para os beija-flores. Nesse sentido o coeficiente de variação (CV) também foi calculado e sua relação com a média da oferta de energia foi verificada pela correlação de Pearson, após transformação $\log_{10}$ (Zar 1999).

O uso das plantas pelos beija-flores – Para avaliar o uso das plantas pelos beija-flores foram feitas observações de plantas focais na área de estudo. Para cada espécie foram realizadas 40 horas de observação focal de 06:00 a 18:00h com sessões de uma hora de duração. Foi feito um esforço na tentativa de uniformizar a frequência com que cada intervalo de tempo foi amostrado entre as espécies. Durante as observações foram registradas as espécies de beija-flor visitantes, a ocorrência de comportamento territorial e de possíveis encontros agonísticos com outros beija-flores ou visitantes de outros grupos. A observação dos beija-flores foi feita com o uso de binóculos e a identificação auxiliada pelo uso de guias especializados (e.g. Sigrist 2007).

Para verificar quais características das plantas estão relacionadas à frequência de visita dos beija-flores, vários parâmetros das plantas foram avaliados. Tais como: o número médio de flores disponíveis por indivíduo, a densidade da planta (indivíduos reprodutivos), tamanho da flor (foi utilizado o comprimento da corola como medida de tamanho, mas no caso das espécies de Vochysiaceae foi utilizado o comprimento do calcar; $n > 20$ por espécie), quantidade de açúcar produzida por flor, a quantidade de

açúcar oferecida por indivíduo (multiplicando-se a quantidade de açúcar por flor pelo número de flores médios por indivíduo) e a quantidade de açúcar por área por espécie foi calculada como um parâmetro de disponibilidade espacial de néctar (calculada multiplicando-se o açúcar disponível no indivíduo pela densidade média por transecto da planta). Primeiramente, a relação entre estes parâmetros e a taxa de visita foi verificada pela correlação de Pearson (com transformação $\log_{10}$ da taxa de visitas e da quantidade de açúcar por flor). Posteriormente, os parâmetros quantidade de açúcar por indivíduo e quantidade de açúcar por área, que estavam positivamente correlacionados com a taxa de visita e não estavam correlacionados entre si, foram utilizados para teste de regressão linear simples e múltipla (Zar 1999).

As taxas de visitas dos beija-flores foram comparadas entre o grupo de plantas ornitófilas e não ornitófilas. As plantas ornitófilas foram consideradas como aquelas espécies com características florais tipicamente associadas à polinização por aves, como a coloração em tons de vermelho (incluindo tons de laranja) e ausência de odor (Faegri & van der Pijl 1979). As comparações foram feitas com os dados de visitas por hora por planta, e visitas por hora por flor, dividindo a frequência de visitas pelo número médio de flores de cada espécie de planta (para reduzir o efeito da abundância de flores sobre a taxa de visita entre as espécies). As comparações foram feitas por teste t de Student (Zar 1999) com e sem os dados referentes a *C. brasiliense*, única espécie entre as plantas não ornitófilas que não é melitófila. Os dados de taxa de visitação foram transformados através de $\log_{10}$ para esta análise (Zar 1999). A quantidade de açúcar oferecido por flor entre as espécies ornitófilas e não ornitófilas (excetuando *C. brasiliense*) foi comparada pelo teste U de Mann-Whitney (Zar 1999).

Resultados

Foram amostradas nove espécies de plantas de sete famílias utilizadas pelos beija-flores (Tab. 1 e Fig. 1). Destas, quatro espécies têm características ornitófilas, outros quatro são melitófilas e uma espécie tem as características de quiropterofilia. As espécies visitadas pelos beija-flores apresentaram grande variação nos parâmetros analisados, tais como abundância de flores, densidade, tamanho das flores e na disponibilidade de néctar por flor, indivíduo e área (Tab. 1).

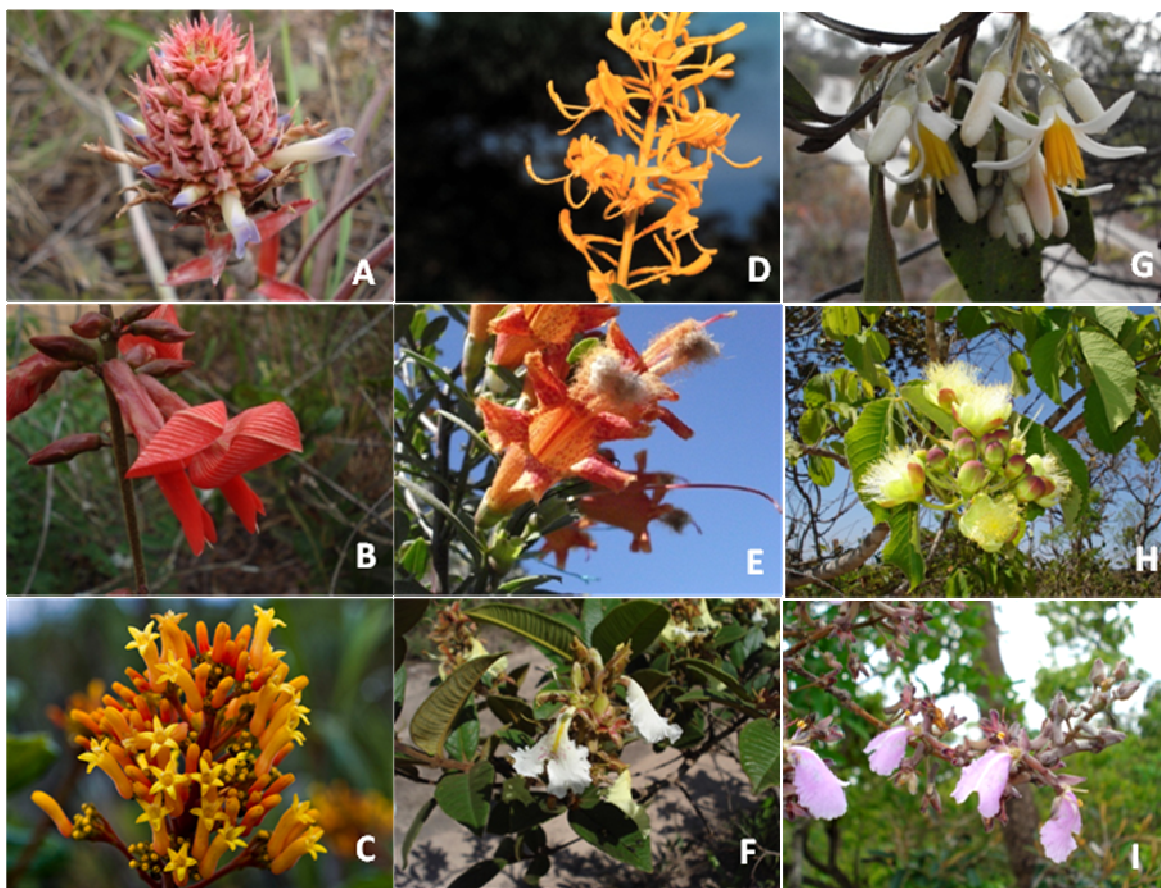


Figura 1. Espécies de plantas visitadas por beija-flores em uma área de cerrado sentido restrito, Uberlândia, MG. A - *Ananas ananassoides*, B - *Camposema coriaceum*, C - *Palicourea rígida*, D - *Vochysia cinnamomea*, E - *Esterhazyia splendida*, F - *Qualea multiflora*, G - *Styrax ferrugineus*, H - *Caryocar brasiliense*, I - *Qualea parviflora*.

Tabela 1: Características florais e disponibilidade de néctar das plantas utilizadas pelos beija-flores no cerrado do CCPIU, Uberlândia, MG. * Medidas de calcar. ** Ver métodos para detalhes da estimativa de produção de néctar em *C. brasiliense*.

	Número de flores		Densidade (indiv/trans)	Tamanho da flor (mm)		Néctar (açúcar-mg)			Síndrome
	Amplitude	Média±dp		Comprimento	Diâmetro	Flor	Indivíduo	transecto	
Bromeliaceae									
<i>Ananas ananassoides</i>	1-15	4,67±4,83	0,55±0,99	18,52±1,94	3,29±0,38	6,92±4,73	51,90	28,54	Ornitofilia
Caryocaraceae									
<i>Caryocar brasiliense</i>	1-16	5,22±4,41	0,95±0,82	35,34±4,40	8,33±1,58	40,83**	326,64	310,31	Quiropterofilia
Fabaceae									
<i>Camptosema coriaceum</i>	1-8	1,98±1,39	5,95±3,56	27,25±2,77	3,73±0,52	3,92±2,58	15,68	93,30	Ornitofilia
Orobanchaceae									
<i>Esterhazyia splendida</i>	2-84	23,34±19,68	2,90±2,86	28,17±2,46	7,96±1,02	8,24±3,92	346,08	1003,63	Ornitofilia
Rubiaceae									
<i>Palicourea rigida</i>	1-68	7,61±6,84	14,00±7,00	14,89±1,06	3,59±0,48	2,95±0,85	100,30	1404,20	Ornitofilia
Styracaceae									
<i>Styrax ferrugineus</i>	2-127	38,61±31,04	2,95±1,85	18,02±1,19	3,97±0,32	3,67±1,95	233,04	687,48	Melitofilia
Vochysiaceae									
<i>Qualea multiflora</i>	1-56	12,15±12,25	5,85±4,33	21,55±1,81 (12,04±1,26)*	2,82±0,30	6,69±5,99	187,32	1095,82	Melitofilia
<i>Qualea parviflora</i>	10-250	86,12±86,14	0,80±1,10	14,43±0,83 (9,97±0,80)*	1,62±0,19	1,52±0,83	190,00	150,00	Melitofilia
<i>Vochysia cinnamomea</i>	5-350	50,38±67,40	2,65±2,99	28,97±2,86 (13,27±1,25)*	2,48±0,29	2,59±1,71	453,25	1201,11	Melitofilia

A oferta média de néctar por transecto variou de maneira considerável durante o ano alternando períodos de escassez e abundância, com máximo de $3,41 \pm 3,01$ kcal em junho de 2009 e o mínimo de $0,03 \pm 0,04$ kcal em maio de 2010. Isso corresponde, para uma área de 1ha, a uma variação com o máximo de 68,2 kcal e o mínimo de 0,60 kcal. Os períodos de maior abundância de energia ocorreram nos picos de floração das espécies com maiores densidades (Fig. 2 e 3). O grande pico ($3,41 \pm 3,01$ kcal) observado em junho de 2009 e o outro menos marcado em julho de 2010 ($1,30 \pm 1,51$ kcal), ocorreram durante a estação seca e coincidiram com a floração de *Esterhazyia splendida* e *Styrax ferrugineus*. Durante a estação chuvosa em dezembro de 2009, outro pico ($3,01 \pm 1,10$ kcal) foi observado, em sincronia com a floração de *Palicourea rigida* e *Qualea multiflora*. Um pico menor ($1,62 \pm 1,49$ kcal) observado no final da estação chuvosa, em março e abril de 2010, está associado principalmente a floração de *Vochysia cinnamomea*, que praticamente não floresceu em 2009, mas teve uma boa floração em 2010, mostrando que diferenças interanuais também ocorrem (Fig. 2 e 3).

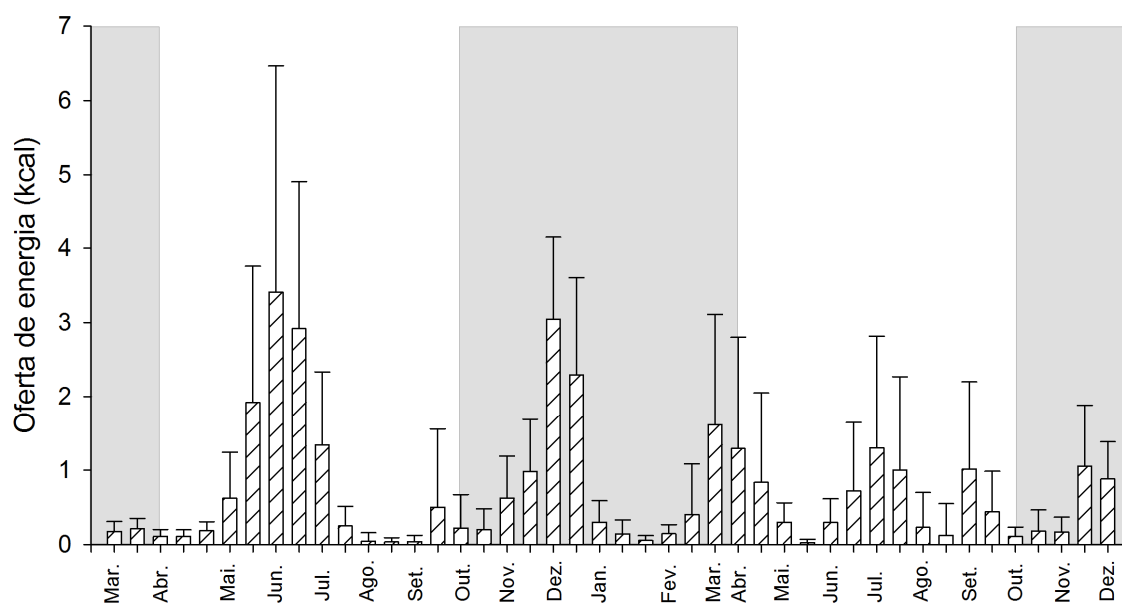


Figura 2. Disponibilidade de néctar floral, média por transecto no cerrado de CCPIU, Uberlândia-MG de Março de 2009 a Dezembro de 2010. Áreas sombreadas representam a estação chuvosa.

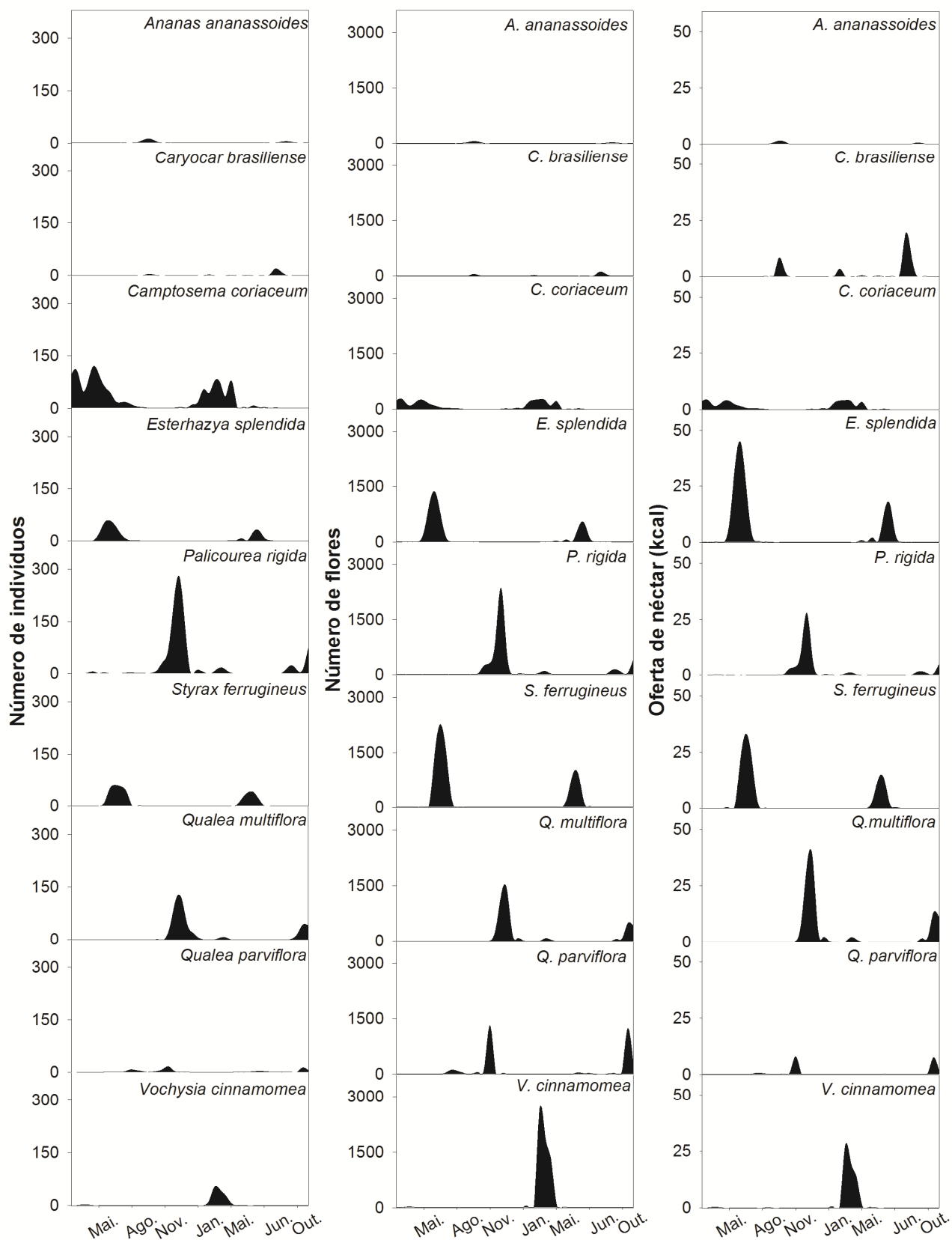


Figura 3. Fenologia de floração e disponibilidade de néctar em uma área de 1ha das espécies visitadas por beija-flores em área de cerrado de CCPIU, Uberlândia-MG de Março de 2009 a Dezembro de 2010.

Os períodos de maior disponibilidade de néctar foram aqueles em que se observou menor variação espacial na distribuição de recursos para os beija-flores, como observado na correlação negativa entre a média e o coeficiente de variação da oferta de energia por transecto ($r=-0,53$; $p<0,001$; Fig. 4).

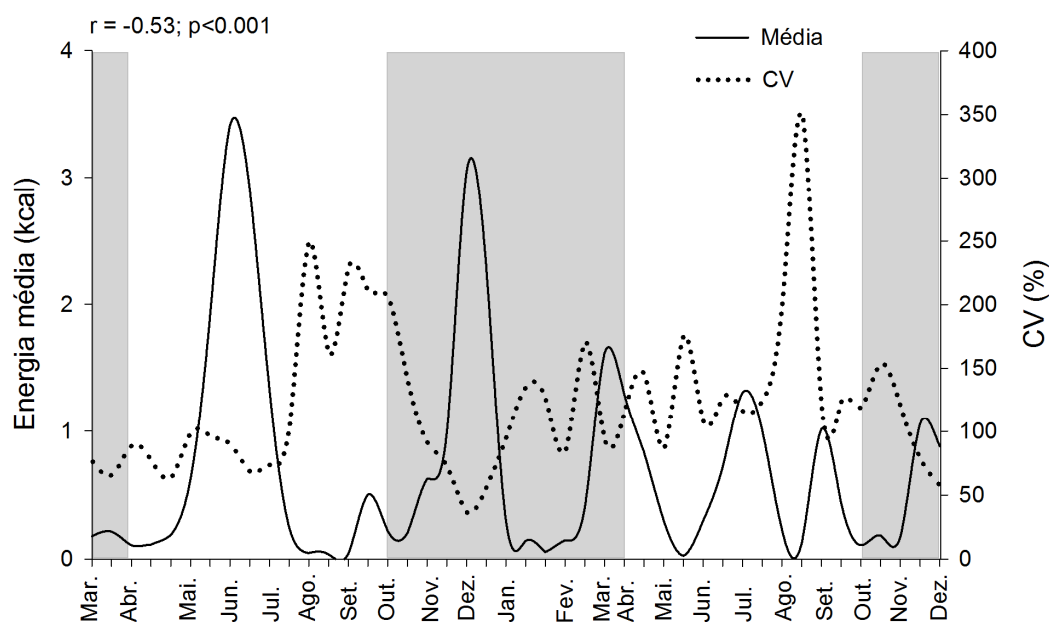


Figura 4. Média e o coeficiente de variação do energia de néctar floral disponíveis por beija-flores no cerrado de CCPIU, Uberlândia-MG de Março de 2009 a Dezembro de 2010. Note que existe uma correlação negativa entre a média de energia disponível por transecto e o coeficiente de variação da oferta entre os transectos.

Foram observadas 585 visitas de beija-flores no total, com *E. splendida* recebendo o maior número de visitas e *Camptosema coriaceum* recebendo o menor número de visitas (Tab. 2). *Amazilia fimbriata*, seguido de *Eupetomena macroura*, foram os visitantes mais freqüentes e também as únicas espécies registradas em todas as espécies de plantas (Tab. 2). Em seis das nove espécies de plantas observadas, A.

fimbriata foi o visitante mais freqüente (em *C. brasiliense*, *E. macroura* teve o mesmo número de visitas), enquanto em *Qualea parviflora* e *V. cinnamomea* as espécies *Heliomaster squamosus* e *Colibri serrirostris* se destacaram respectivamente (Tab. 2). O comportamento territorial foi observado em todas as espécies de plantas, com exceção de *A. ananassoides* e *C. coriaceum*, e *E. macroura* e *H. squamosus* pareceram ser as espécies hierarquicamente dominantes (Tab. 3). Os beija-flores também atacavam polinizadores de outros grupos, e abelhas maiores dos gêneros *Bombus* e *Xylocopa* foram os seus alvos principais.

Considerando os parâmetros das plantas relacionados com a taxa de visitação dos beija-flores, o resultado da correlação de Pearson mostrou que apenas a quantidade de açúcar por indivíduo e a quantidade açúcar por área foram correlacionados positivamente com a taxa de visitação (Tab. 4). Assim esses parâmetros foram utilizados para análise de regressão linear simples e múltipla (Fig. 5). A quantidade de açúcar por indivíduo foi significativamente relacionada à taxa de visita ($r^2=0,495$; $F_{1,7}=6,854$; $p=0,035$), mas o ajuste para a quantidade de açúcar por área foi melhor ($r^2=0,710$; $F_{1,7}=17,117$; $p=0,004$). Na regressão múltipla, que considerou os dois fatores, o ajuste foi ainda melhor ($r^2=0,850$; $F_{2,6}=17,048$; $p=0,003$), mostrando que os dois fatores juntos explicam melhor a variação na frequência de visita dos beija-flores.

Tabela 2: Número de visitas dos beija-flores nas plantas e a frequência de visitação (por hora e por hora/número de flores) no cerrado de CCPIU, Uberlândia, MG. *A.a* - *Ananas ananassoides*, *C.b* - *Caryocar brasiliense*, *C.c* - *Camptosema coriaceum*, *E.s* - *Esterhazyia splendida*, *P.r* - *Palicourea rígida*, *S.f* - *Styrax ferrugineus*, *Q.m* - *Qualea multiflora*, *Q.p* - *Qualea parviflora* e *V. c* - *Vochysia cinnamomea*.

Plantas	<i>A. a</i>	<i>C. b</i>	<i>C. c</i>	<i>E. s</i>	<i>P. r</i>	<i>S. f</i>	<i>Q. m</i>	<i>Q. p</i>	<i>V. c</i>
Beija-flores									
<i>Amazilia fimbriata</i>	37	22	18	52	27	18	43	14	35
<i>Calliphlox amethystina</i>	-	-	-	-	2	-	4	-	-
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	-	-	5	9	10	13	2	2	9
<i>Colibri serrirostris</i>	-	5	3	-	-	1	1	1	47
<i>Eupetomena macroura</i>	2	22	1	27	23	17	5	1	8
<i>Helimaster squamosus</i>	2	11	3	18	24	-	11	27	-
<i>Phaethornis pretrei</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	44	60	30	106	86	49	66	45	99
Visitas / hora	1,10±1,17	1,50± 1,81	0,77±1,07	2,70±2,66	2,15±2,07	1,23±1,49	1,65± 1,03	1,13±1,67	2,48±2,40
Visitas/hora/flor	0,15	0,13	0,19	0,06	0,08	0,02	0,06	0,01	0,01

Tabela 3: Interações agonísticas entre as espécies de beija flores no cerrado do CCPIU, Uberlândia, MG. As legendas na primeira linha representam as espécies de plantas estudadas. *A.a* - *Ananas ananassoides*, *C.b* - *Caryocar brasiliense*, *C.c* - *Camptosema coriaceum*, *E.s* - *Esterhazyia splendida*, *P.r* - *Palicourea rígida*, *S.f* - *Styrax ferrugineus*, *Q.m* - *Qualea multiflora*, *Q.p* - *Qualea parviflora* e *V. c* - *Vochysia cinnamomea*. Os números representam a ocorrência de agressão do beija-flor a outros visitantes. As legendas após os números representam as iniciais da espécie de beija-flor agredido (B=abelhas).

[illegible]

Tabela 4: Resultado da correlação de Pearson (valores de r) entre os parâmetros florais e de disponibilidade de néctar (açúcar) em relação à taxa de visita dos beija-flores no cerrado do CCPIU, Uberlândia, MG. * $p < 0.05$; ** $p < 0.005$. A taxa de visita e a quantidade de açúcar por flor foi $\log_{10}$ transformado para as análises.

	Taxa de visita	Flores (n)	Densidade	Comp. corola	Néctar/flor	Néctar/indivi.	Néctar/área
Taxa de visita (Log)	1,000						
Flores (n)	0,343	1,000					
Densidade	0,243	-0,252	1,000				
Comp. corola	-0,056	-0,545	-0,205	1,000			
Açúcar/flor (Log)	0,081	-0,577	-0,260	0,786*	1,000		
Açúcar/indivíduo	0,703*	0,620	-0,359	0,112	0,200	1,000	
Açúcar/área	0,842**	0,267	0,605	-0,300	-0,165	0,434	1,000

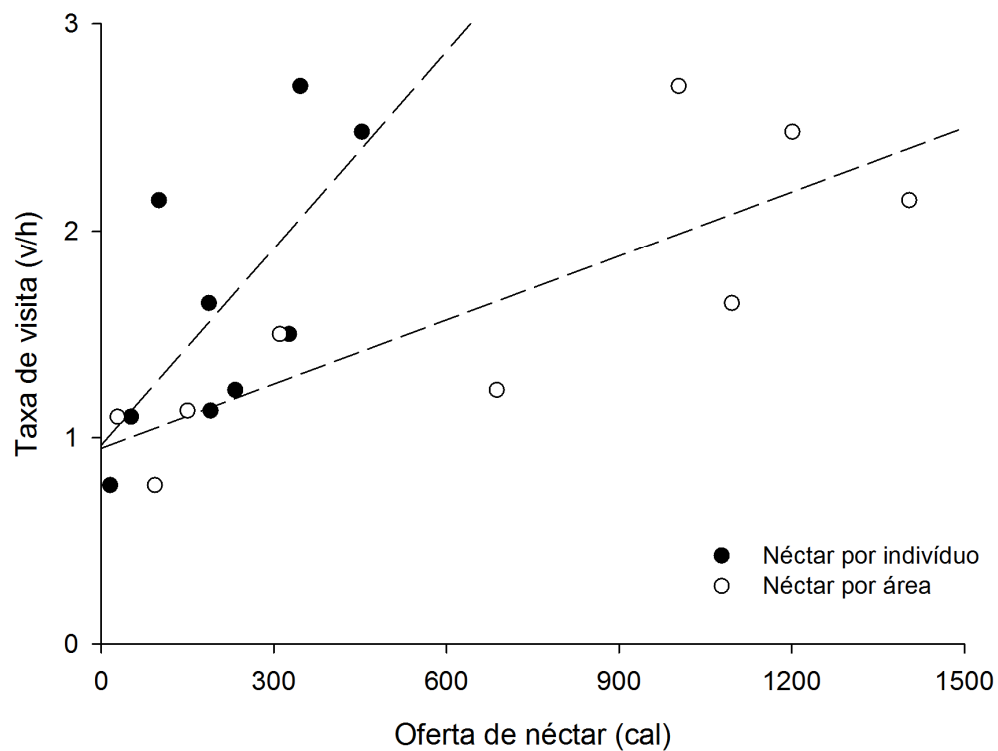


Figura 5. A relação da taxa de visitas dos beija-flores e a quantidade de energia oferecida por espécie de plantas. Regressões lineares simples foram calculadas para taxa de visita x néctar disponível por indivíduo ($r^2=0,495$; $p=0,035$) e taxa de visita x néctar disponível por área ($r^2=0,710$; $p=0,004$). Considerados os dois fatores juntos na regressão múltipla o coeficiente de determinação foi consideravelmente maior ($r^2=0,850$; $p=0,003$).

Quando comparadas a taxa de visitação entre espécies ornitófilas e não ornitófilas, não foi observada ($t_7=0,171$; $p=0,076$), mesmo retirando-se o dado de *C. brasiliense* ($t_6=0,106$; $p=0,919$). No entanto, quando consideradas as taxas de visitação equacionadas pelo número de flores, a taxa de visitação nas plantas ornitófilas foi maior do que nas plantas não ornitófilas, pelo menos quando *C. brasiliense* foi retirado da amostra (com *C. brasiliense*: $t_7=2,274$; $p=0,057$ e sem *C. brasiliense*: $t_6=2,959$; $p=0,025$). Isso significa que, ao menos do ponto de vista de uma flor isolada, os beija-flores visitam mais frequentemente as flores ornitófilas do que as melitófilas, mas a quantidade de açúcar produzida por flor entre flores ornitófilas e melitófilas não foi diferente ($U_{4,4}=3,00$; $p=0,149$).

Discussão

Nesse estudo, foi observada a importância das espécies não ornitófilas na assembleia de plantas utilizadas pelos beija-flores no cerrado, o que mostra certo oportunismo dos beija-flores no uso de recursos florais. Apesar do baixo número de espécies de planta registradas sendo utilizadas pelos beija-flores, mais da metade delas não apresenta características tipicamente ornitófilas (Faegri & van der Pijl 1979). A tendência de uso mais oportunista de recursos florais por beija-flores já vem sendo relatada para o Cerrado (e.g. Rojas & Ribon 1997, Melo 2001, Oliveira & Gibbs 1994, Ghiringhello & Tubelis 2009), mesmo que estudos com enfoque comunitário ainda sejam escassos.

Resultados semelhantes foram observados em outros ecossistemas como os “capões” do Pantanal (Araujo & Sazima 2003) e nas ilhas Antilhas (Dalsgaard et al. 2009), onde um número maior de espécies com características não ornitófilas são visitadas pelos beija-flores. Em outros estudos, resultados contrastantes foram

encontrados, como nas florestas úmidas da Costa Rica (Stiles 1978, 1985) e nas “terras baixas” da Bolívia (Abrahamczyk & Kessler 2010) onde os beija-flores utilizam em maior proporção, plantas com características ornitófilas. Quando consideradas apenas plantas ornitófilas, a riqueza de plantas encontradas na área de estudo é menor do que a encontrada em outro ecossistema brasileiro, a mata atlântica (Buzato et al. 2000), mas similar ao encontrada no “capões” do Pantanal (Araujo & Sazima 2003) e a campos de altitude no sudeste do Brasil (Freitas & Sazima 2006). Apesar da dificuldade em comparar estes estudos, devido a diferenças na amostragem, ao que parece, na Mata Atlântica, a riqueza de plantas ornitófilas é maior. Esta riqueza pode estar relacionada à elevada diversidade de algumas famílias de plantas fortemente associadas com os beija-flores, como as Bromeliaceae (Buzato et al. 2000).

A utilização frequente de espécies não-ornitófilas pode estar associado ao fato de alguns ecossistemas abrigarem assembléias pobres de espécies ornitófilas, como já foi notado anteriormente para o Pantanal (Araujo & Sazima 2003) e foi observado nesse estudo. Esta baixa diversidade tem levado alguns autores a considerar o Cerrado um ambiente marginal para os beija-flores (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), mas apesar do número pequeno de espécies ornitófilas observadas, o número de espécies de beija-flores e a diversidade funcional destas aves nos ambientes de cerrado não é extremamente menor do que observada em áreas florestais (Justino et al. submetido, cf. Buzato et al. 2000).

No que diz respeito à disponibilidade de néctar ao longo do tempo, comparações detalhadas com outros ecossistemas tornam-se difíceis, devido principalmente a falta de um critério único em avaliar a disponibilidade de recursos. Entretanto, alguns padrões mais gerais podem ser discutidos. Um fator comumente presente associado à fenologia

das plantas utilizadas pelos beija-flores é a sazonalidade. A riqueza de plantas ornitófilas em flor pode ser mais alta durante a estação chuvosa, como foi observado na Mata Atlântica do sudeste brasileiro (Buzato et al. 2000). Mas nos estudos realizados nas florestas úmidas de Costa Rica, o período com menor riqueza de flores ocorreu justamente durante os meses com maior quantidade de chuva (Stiles 1978, 1985). Nos “capões” do Pantanal brasileiro, a disponibilidade de flores é também ligeiramente maior durante a estação seca, principalmente devido ao fato de que floração das plantas não ornitófilas, utilizadas pelos beija-flores, ocorre de maneira mais intensa na estação com menos chuva (Araujo & Sazima 2003).

Quando considerado a abundância de flores em si, além da riqueza de espécies em flor, os padrões de disponibilidade de recurso podem ser bastante diferentes (Stiles 1985). Nossos resultados, que considera a abundância de recursos em si, mostram que não existe uma sazonalidade marcante da disponibilidade de recursos florais condicionados a estação seca ou úmida. Os picos de maior disponibilidade de recursos ocorreram durante as florações das espécies mais abundantes, tanto na estação seca, como chuvosa. Ao que parece, para este ecossistema, a variação da disponibilidade de recursos ocorre baseado em intervalos de tempos menores, e não é delimitada pela dicotomia entre as duas estações típicas do Cerrado. Isso possivelmente implica em uma necessidade de movimentação dos beija-flores entre as diferentes fitofisionomias do cerrado, em busca dos recursos florais, ou seja, orientadas por um mosaico espaço temporal de oferta de recursos. Resultado semelhante de aparente não sazonalidade de disponibilidade de recursos florais para beija-flores foi encontrado para área de mata no Cerrado (Araujo, Barbosa & Oliveira, dados não publicados). Por outro lado, em uma área de campo sujo e outra área de mata, a sazonalidade na oferta de recursos florais foi

observada, sendo a estação chuvosa a estação de maior disponibilidade (G. Oliveira, dados não publicados). Esses trabalhos em conjunto mostram certa variabilidade na disponibilidade de recursos florais, quando considerado as diferentes formações vegetais.

Além das variações intra-anuais, outro fator importante observado nesse estudo foi a variação inter-anual da disponibilidade de recursos florais. Como diferenças ambientais entre anos podem interferir de maneiras distintas em espécies de plantas, essa variação entre os anos é comumente observada (Stiles 1978, 1985, Araujo, Barbosa & Oliveira, dados não publicados), e podem ter implicações importantes nas dinâmicas populacionais das espécies dependentes do recurso floral. Assim os beija-flores precisam não somente se deslocar entre as diferentes áreas a procura de recursos, mas lidar com a imprevisibilidade na oferta de recursos entre anos.

Considerando os fatores que melhor explicam a frequência de visita dos beija-flores às plantas, a disponibilidade de recursos foi o único fator relacionado. A oferta de néctar por indivíduo de planta, mas não por uma flor isolada está relacionada à frequência com que os beija-flores visitaram as plantas, ou seja, a unidade de seleção dos beija-flores deve ser a quantidade de energia oferecida ao nível de indivíduo. Entretanto, a quantidade de energia oferecida por uma espécie na área como um todo teve um ajuste melhor com as frequências de visitas. Isso pode ser uma consequência do fato de que quantidades maiores de recursos podem se traduzir numa atração maior e maior abundância dos beija-flores que exploram esses recursos (Stiles 1985). Mais beija-flores presentes na área podem significar maior frequência de visitas nas plantas. De qualquer maneira, estes dois parâmetros juntos parecem se complementar para

determinar com que frequência uma planta recebeu a visita de beija-flores, como mostrado na regressão múltipla.

A correlação negativa entre a quantidade de recurso oferecido e a variação espacial da disponibilidade de recurso (mostrado através de CV), indica que em períodos de abundância, o recurso é oferecido de maneira mais uniforme no ambiente estudado e ao contrário, quando o recurso foi escasso ele tende a se concentrar espacialmente. A variação na distribuição espacial de recursos pode ter implicações na dinâmica da interação beija-flor planta, inclusive com beija-flores dominantes estabelecendo território nos poucos indivíduos floridos e dificultando o uso destes por outros indivíduos (Justino et al. submetido).

O estabelecimento de territórios por beija-flores é determinado pela quantidade de recursos oferecidos pela planta, já que um limiar de recompensa é necessário para compensar a defesa ativa de um território (Brody & Mitchell 1997, Kodric-Brown & Brown 1978, Cotton 1998, Justino et al. submetido). Assim no nosso estudo foi verificada a ocorrência de comportamentos agressivos em quase todas as plantas, com exceção de *Ananas ananassoides* e *Camptosema coriaceum*, justo as duas espécies com menor retorno energético por planta na assembléia, corroborando a idéia de que confrontação direta a um invasor é um comportamento dispendioso e só utilizado em manchas de recursos mais compensadoras. O estabelecimento de territórios também está ligado a relações de dominância entre os beija-flores da comunidade (Stiles & Wolf 1970). No Cerrado, *Eupetomena macoura* comumente aparece como uma espécie dominante sobre as demais, o que tem sido relacionada à sua maior massa corpórea (Justino et al. submetido). No nosso estudo essa tendência é confirmada, já que esta espécie foi a que mais exibiu comportamentos agressivos em relação a outras. No

entanto, *Heliomaster squamosus* outra espécie com uma massa corpórea relativamente grande, também se destaca pela frequência com que agrediu outras espécies, inclusive indivíduos de *E. macroura*. Estudos realizados em outros ecossistemas têm mostrado que a dominância de um beija-flor pode estar baseada na massa corpórea, como foi visto aqui (Stiles & Wolf 1970, Sazima et al. 1995, Cotton 1998).

A frequência com que um indivíduo de planta recebe a visita de beija-flores não esteve associada à presença de características florais tipicamente associadas à polinização por beija-flores. De fato poderia revelar certa generalização por parte dos beija-flores no uso do recurso, onde o que conta é a quantidade de recurso oferecido, mais do que onde este recurso se encontra. Este raciocínio é válido quando considerado os indivíduos de plantas, mas quando a taxa de visita é equacionada pelo número de flores, as plantas ornitófilas receberam mais visitas por flor do que as melitófilas. Como as plantas melitófilas aqui consideradas são todas espécies que oferecem grande quantidade de flores por indivíduo, uma pequena preferência dos beija-flores por flores tipicamente ornitófilas, mesmo que existisse, poderia estar sendo mascarada pela grande quantidade de recursos oferecidos pelas plantas não ornitófilas ao nível de indivíduo.

Apesar de visitas de beija-flores às plantas não-ornitófilas serem reportados frequentemente no cerrado, a influência que eles podem exercer na biologia reprodutiva dessas espécies permanece quase inexplorada. Considerando as plantas estudadas, o efeito da visita dos beija-flores pode ser dependente da espécie de plantas que estiverem sendo analisadas. As espécies de Vochysiaceae são frequentemente citadas recebendo visitas de beija-flores no cerrado, o que deve estar relacionado com a sua morfologia floral e também o fato de esta família ser uma das mais abundantes no bioma (Oliveira & Gibbs 1994, Oliveira 1998). Diretamente, os beija-flores devem agir como

polinizadores secundários, já que a maioria das espécies desse grupo é primariamente polinizada por abelhas e o contato com as partes reprodutivas raramente ocorre (Oliveira & Gibbs 1994, Oliveira 1998). Em espécies com flores menores como *Qualea parviflora* o ajuste do beija-flor com as flores é pobre, sendo a polinização por aves improvável de ocorrer. Em espécies com flores maiores como *Q. multiflora* e *Vochysia cinnamomea*, o contato com as partes reprodutivas pode ocorrer ocasionalmente, e os beija-flores poderiam contribuir de alguma maneira na reprodução da planta. A agressão de beija-flores às grandes abelhas, que são os principais polinizadores dessas espécies, ocorre com frequência, no entanto se as aves exercem algum efeito indireto na reprodução dessas plantas é incerto.

Em *Styrax ferrugineus*, a mesma falta de encaixe morfológico parece ocorrer, e embora o contato com as anteras seja freqüente, o estigma raramente é tocado, assim a deposição de pólen deve ocorrer muito raramente (Capítulo II). Por ultimo, parece que *Caryocar brasiliense* é a única espécie em que os beija-flores poderiam contribuir de maneira mais direta na polinização. Devido a sua morfologia floral, uma grande flor em forma de “pincel”, o contato do corpo da ave e as partes reprodutivas é freqüente. Estudando a sua biologia da polinização da espécie, Gribel & Hay (1993) também notaram visitas freqüentes de beija-flores nessa planta primariamente polinizada por morcegos. Mas como as flores abriam ao anoitecer e durante o dia a receptividade estigmática foi considerada baixa, os autores não consideraram os beija-flores como polinizadores significativos. Entretanto, durante o presente estudo, muitas flores na área foram observadas abrindo ainda ao amanhecer e a deposição de grãos de pólen no corpo das aves e subsequente contato com os estigmas foi registrado (P.K. Maruyama, obs. Pess.).

A morfologia da flor, principalmente da corola, parece ser importante na eficiência da polinização por beija-flores, na medida que a corola serve para direcionar a aproximação do beija-flor durante a visita e promovendo o contato com as partes reprodutivas (Castellanos et al. 2004, Muchhala 2006). O que fica claro é que o papel que os beija-flores desempenham na reprodução de plantas não ornitófilas, ao visitá-los, parece variar de acordo com a espécie considerada.

Finalizando, podemos dizer que independente da contribuição à polinização, flores não ornitófilas são importantes para a sobrevivência e manutenção dos beija-flores, sendo visitadas frequentemente. Como as aves são atraídas para a área pela disponibilidade geral de recursos, a atração pelo néctar presente em plantas não adaptadas a polinização por beija-flores pode terminar contribuindo para a polinização das plantas verdadeiramente ornitófilas.

Capítulo II

When hummingbirds are the thieves: visitation effect in the reproduction of Neotropical snowbell *Styrax ferrugineus* Nees & Mart (Styracaceae)

Introduction

The set of flower characteristics which define pollination syndromes are easily recognizable in many plant species. The frequent convergence of flower features shared among species presumably pollinated by the same pollinator group support the concept of flower syndrome as an adaptation to specific pollinators (Johnson & Steiner 2000). However, the spectrum of flower visitors associated to a given plant is frequently larger than what would be expected based in the concept of pollination syndromes (Waser *et al.* 1996), and the role these “unpredicted” visitors play in the plant reproduction have deserved attention (Roubik 1982; Lara & Ornelas 2001; Muchhala 2006; Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman 2007; Maruyama *et al.* 2010).

Hummingbirds are considered the most specialized nectar feeding birds (Stiles 1981) and many plants present strict association with them, expressed by a set of flower characteristics that enhance the pollination efficiency and seems to be selected along (Castellanos *et al.* 2004). In spite of close relationship hummingbirds and some plants often exhibit, these birds are commonly recorded visiting flower which presumably are adapted to pollination by other group of animals, such as bees and bats, revealing their opportunist foraging behavior (e.g. Oliveira & Gibbs 1994; Rojas & Ribon 1997; Araujo & Sazima 2003; Muchhala 2006). Hummingbirds frequently act as nectar thieves, which, in contrast to nectar robbers, do not damage flowers in order to steal

nectar (Inouye 1980) and this opportunistic flower visiting could be crucial for supplying birds with energy for their activities.

Despite these records, the effects of hummingbird visits on non-ornithophilous plants reproduction are seldom investigated. Considering the commonness of interaction between hummingbirds and non-ornithophilous plants, we investigated the pollination ecology of a non-ornithophilous plant which receives frequent hummingbird visits, looking for the possible effect of hummingbirds in the plant fruit-set.

Material and methods

Styrax L. is the largest genus within Styracaceae, comprising about 130 species of trees and shrubs distributed in Asia, Americas and Mediterranean (Fritsch 1999). Their flowers are frequently pollinated by *Bombus* and *Apis* bees, but butterflies (Papilionidae), flies (Syrphidae), hawkmoths (Sphingidae), wasps and other groups of bees have been recorded in the flowers, collecting both nectar and pollen as floral rewards (Huang *et al.* 2003). In the Cerrado biome, three species of *Styrax* are found, and *S. ferrugineus* Nees & Mart is the most common specie in the central portion of the biome (Nakajima & Monteiro 1986; Saraiva *et al.* 1988). This species presents white reflexed petals united at the base forming a short corolla tube (around 5mm) and ten exerted yellow stamens with introrse anthers that are positioned around the pistil (Saraiva *et al.* 1988). From the bottom of the nectar chamber to the stigma placed on top of the pistil, its flowers measure 18-20 mm (Saraiva *et al.* 1988).

The study was carried out from 2007 to 2010, during the *S. ferrugineus* flowering seasons in the Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia Private Reserve (CCPIU - 18° 60'S and 48° 18'W) in Minas Gerais state, Brazil. In this area with approximately 400ha of natural vegetation, the most common plant physiognomy is the

typical cerrado, a savanna type vegetation with scattered trees where *S. ferrugineus* mostly occurs. The climate in the area is markedly seasonal (Aw type, according to Köppen 1948), with dry cold winter (from May to September) and wet hot summer (from October to April).

We recorded floral attributes as flower opening time, odor and nectar production directly in the field. To determine the flower opening time, we marked 10 flowers per individual in six plants, and followed these flowers from dawn on. Nectar availability was evaluated with measurements of nectar production and standing crop in different time intervals during the day. We took all samples in flowers which had opened until 07:00 as a standard, since some flowers opened later during the day (but most flowers opened early in the morning, see results). Freshly open flowers were easily identified by their anthers with bright intense yellow color. We measured accumulated nectar at 07:00-08:00, 10:00-11:00, 16:00-17:00 and at 07:00-08:00 of the second day of flower life span. Flowers sampled at one interval were not sampled at another. Nectar volume was measured extracting it with glass micropipettes and sugar concentration measured with a hand refractometer (0-50%, Eclipse ®, UK). Sugar concentration higher than 50% was estimated by diluting nectar with same volume of distilled water and then doubling the result. The values of nectar volume and concentration were used to estimate the amount of sugar present in the flowers after Galetto & Bernadello (2005). In order to estimate the nectar production and standing crop, we took measurements of flowers kept isolated from visitors with nylon mesh bags and exposed flowers, respectively. At least forty isolated and exposed flowers for each time interval were sampled in 10 individuals, never sampling more than five flowers for each individual at given time interval and category. The parameters of nectar (volume, concentration and

sugar content) were compared among the time intervals using ANOVA, after $\log_{10}(x+1)$ transformation and post hoc Tukey test (Zar 1999).

Flower visitors composition was determined with focal plant observation in nine individuals of *S. ferrugineus*. Observations were done from 07:00 to 18:00, with observation sessions of one hour. Each time interval of one hour was sampled three times, never repeating the same time interval for each individual, with a total of 33 hours of observation. During each observation session we registered the visitation frequency of each visitors group: large bees (with at least 2cm, approximately the size of the flowers), wasps (idem), lepidopterans (butterflies and moths), small insects (insects smaller than the flower, including bees as *Trigona* spp., Syrphidae flies and other insect of similar size) and hummingbirds. For two specific groups we also conducted qualitative observations in order to characterize their behavior in the flowers: large bees which are considered the legitimate pollinator for *S. ferrugineus* (see Saraiva *et al.* 1988) and hummingbirds. The parameters observed were: the number of flowers probed by visit, the duration of each visit, contact with reproductive structures of the flower and agonistic interaction. Whenever possible, insects were captured for identification. Hummingbirds were identified in the field, using binoculars. To assess whether the visitation frequency of each group of floral visitors was different during the day we used one-way ANOVA considering the time interval as factor. Time intervals considered were: 07:01-09:00, 09:01-11:00, 11:01-14:00, 14:01-16:00 and 16:01-18:00. Tukey multiple comparison test was performed when null hypothesis was rejected by ANOVA (Zar 1999). The flower visitors data were $\log_{10}$ transformed before the analyses (Zar 1999). The number of flowers probed and the duration of visits were compared between large bees and hummingbirds by Student's t test. The duration of visits was $\log_{10}$ transformed before the analysis (Zar 1999).

The flowering phenology was quantified in an area of 1ha where we recorded all flowering individuals of *S. ferrugineus* fortnightly from March 2009 to February 2010. The plant reproductive system was evaluated by hand pollination experiments carried out in eight individuals. For the experiment, flowers were kept isolated using nylon mesh bags, including the pollen donor flowers. Four different treatments were performed in the flowers: cross-pollination (flowers of different individuals), self-pollination (different flowers within the same individual), spontaneous self-pollination (flowers kept isolated by nylon mesh bags) and agamospermy (previously emasculated flowers kept isolated). Each treatment was done in all eight individuals, with at least five flowers per treatment per individual. Flowers were also marked and kept exposed to pollinators as control, in order to estimate the natural pollination success. Fruit development was followed to evaluate pollination treatment success.

In order to estimate the effect of hummingbird visits in the plant reproduction we conducted an exclusion experiment using white blotched wire mesh (6x8cm) cages. For each plant we marked a control and experimental branch, always trying to use the most distant pair in the plant. Each branch produced more than 100 flowers during the flowering season. The wire cage in experimental branch hindered hummingbirds visits but not other visitors (observed previously and during the experiment). At least once a week during the flowering period, we marked open flowers for each branch, always marking the same number of flowers in the control and experimental branch of each individual for each day. At least 30 flowers per category for each individual were marked. We marked seven individual in 2009 and other seven individuals in 2010, but since results did not differ among years we grouped the results for the analysis. To verify if hummingbirds had some effect on the overall reproduction of the plant, the

mean fruit-set of marked flowers were compared using paired Student's *t* test between control and experimental branches (Zar 1999).

Results

Styrax ferrugineus flowers lasted more than one day with flowers usually falling after 10:00 in the second morning. The flower opening occurred mostly in the beginning of the morning, before 07:00 ($66.5 \pm 11.2\%$), but some flowers opened later during the day. Flowers produced a sweet scent and nectar productions started early with the flower opening, and together with pollen release. The nectar volume present in the flowers was similar during the morning and increased slightly in the afternoon ($F_{3,216}=23.25$, $p<0.001$, Fig. 1A). Flowers isolated from the flower visitors averaged twofold larger nectar volume in the second morning in relation to recently opened flowers (Fig. 1A). Compared with bagged flowers, it was possible to observe almost complete depletion of nectar in exposed flowers during the day, after the first sampling period in early morning. Flowers restored some nectar volume in the second morning, probably due to lower temperatures during night and lack of nocturnal visitors. Most flowers had measurable quantity of nectar but approximately 8% of bagged flowers were empty. The concentration of nectar varied considerably in *S. ferrugineus*, with a lowest value occurring early in the morning of the first day and the highest peak during late afternoon ($F_{3,216}=17.80$, $p<0.001$, Fig. 1B). The amount of sugar per flowers increased along the flower life span ($F_{3,216}=54.73$, $p<0.001$, Fig. 1C).

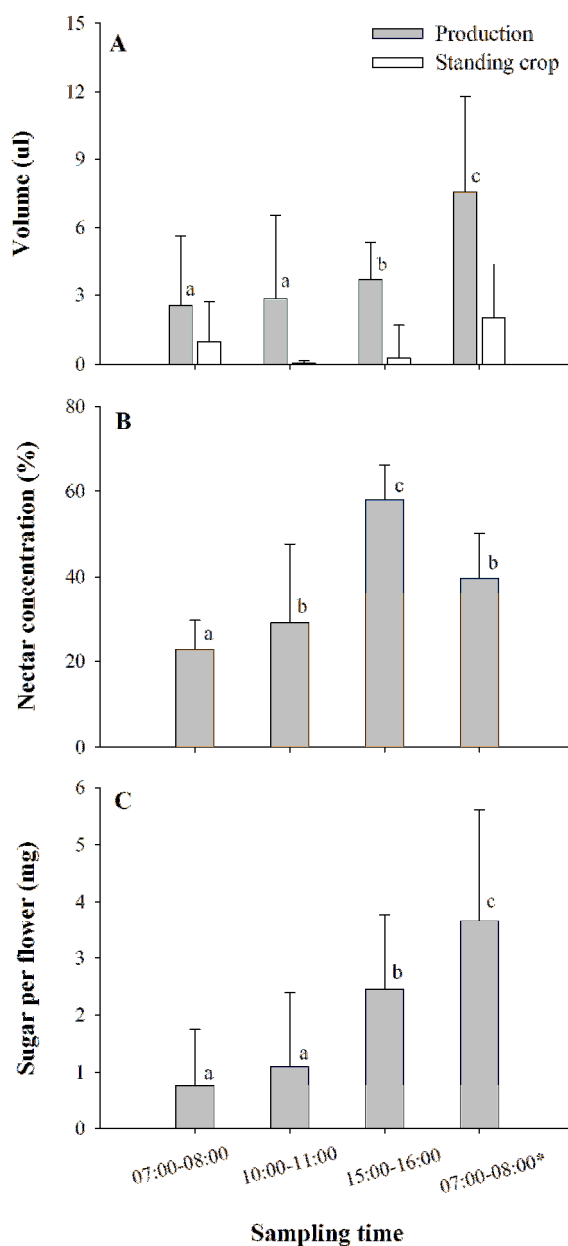


Figure 1. Nectar availability in *Styrax ferrugineus* Nees & Mart at different sampling interval in the cerrado of Uberlândia-MG. A. Volume of nectar in bagged flowers (production) and in flowers exposed to floral visitors (standing crop). B. Variation in the nectar concentration. C. Amount of sugar per flower. At least forty flowers for each category at each time interval were sampled (maximum of five flowers for each individual at given a time interval and category). Asterisk in the last time interval indicates samples from the second morning. Different letters above bars show significant differences among time intervals (ANOVA and *post hoc* Tukey test, $p < 0.05$).

Small insects were the most frequently recorded flower visitors (11.09 ± 8.63 visits/hour, 366 total) followed by large bees (8.60 ± 5.44 v/h, 284 total), lepidopterans (4.30 ± 6.13 v/h, 142 total), wasps (3.12 ± 3.44 v/h, 103 total) and hummingbirds (2.76 ± 2.74 v/h, 91 total). Some group of visitors had their visit rates influenced by the time of the day (Fig. 2). Small insects ($F_{4,28}=3.55$, $p=0.018$) and wasps ($F_{4,28}=11.12$, $p<0.001$) visited flowers more frequently in the middle of the day, while hummingbirds were more frequent early in the morning ($F_{4,28}=3.34$, $p=0.023$). On the other hand, the visitation frequency of large bees ($F_{4,28}=0.50$, $p=0.739$) and lepidopterans ($F_{4,28}=2.05$, $p=0.114$) did not vary during the day. For each visit, large bees probed 22.61 ± 17.44 flowers ($n=62$) which were not significantly different ($t_{109}=0.202$, $p=0.84$) from hummingbirds, which probed 21.98 ± 14.95 flowers per visit ($n=49$). However, the visits of large bees lasted longer than visits of hummingbirds (bees: 135.00 ± 125.37 s, hummingbirds: 68.08 ± 67.09 s, $t_{109}=3.88$, $p<0.001$).

Within the large bees we identified species of *Xylocopa* [e.g., *X. hirsutissima* (Maidl 1912), *X. subcyanea* (Perez 1901) and *X. frontalis* (Olivier 1789)] and *Bombus* [e.g., *B. atratus* (Franklin 1913)] as the principal visitors. Those bees were often buzzing their body during flower visits, apparently collecting pollen. Among wasps, species of Pompilidae (genus *Pepsis* and *Entypus*) and Sphecidae were commonly observed. Considering the lepidopterans, butterflies of the family Hesperidae were the most common visitors. The most common hummingbirds were *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788) with 36.3% of visits, *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788) with 34.1% and *Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812) with 27.3% while *Colibri serrirostris* (Vieillot, 1816) was observed only twice. Territorial behavior was observed in *E. macroura* and *A. fimbriata* with the former appearing as the hierarchically dominant

species. Agonistic interactions were not limited within the hummingbirds, since they frequently repelled other visitors, especially large bees of the genus *Xylocopa* and *Bombus*. Nevertheless, territorial hummingbirds seemed to be unable to repel the majority of other insects visitors due to their high abundance, and many large bees tried insistently to visit the flowers even after being chased. During the visits all visitors seemingly contacted the reproductive organs of the flowers, with the exceptions of small insects and hummingbirds. The smaller the insect visitor, the more difficult seemed to be the pollination, as small insects probed nectar without contacting their body to stigma, although frequently contacting the anthers and removing pollen. Hummingbirds also contacted frequently the anthers with their bills, thus removing pollen, but since the short corolla of *S. ferrugineus* does not orientate hummingbird to contact their bill to stigma, the pollination was not assured.

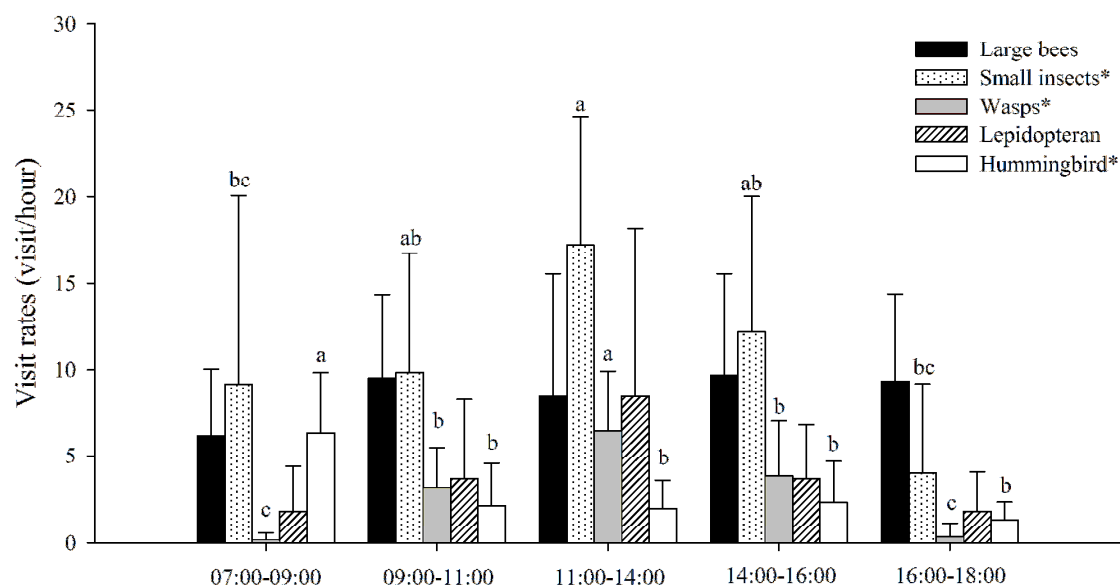


Figure 2. The frequency of different flower visitors according to time interval in *Styrax ferrugineus* Nees & Mart in a cerrado of Uberlândia-MG. Asterisk indicates difference in the visitation frequency among time intervals for each visitor category (ANOVA $p < 0.05$) and different letters above SD bars indicate significant differences among time intervals within flower visitor groups (Tukey test).

Flowering period extended from May to July during the dry cold season of Cerrado (Fig 3A). During the flowering an individual could present more than 150 flowers per day but there was considerable variability and the mean flower availability per day in the flowering peak was 38.1 ± 30.0 flowers per individual (Fig. 3B). Fruit-set occurred more frequently in cross-pollination treatment and control flowers, with a similar proportion of fruit formation (Tab. 1). Self-pollination and spontaneous self-pollination also formed fruits, but with considerably smaller frequency. Agamospermy treatments did not set fruits. The experiment designed to infer the effect of hummingbird visits in the plant reproduction showed no difference in the fruit-set between treatments ($t_{13}=0.322$, $p=0.75$). When hummingbirds were allowed to visit, $33.14 \pm 20.98\%$ of flowers were converted into fruits whereas in hummingbird exclusion treatment fruit-set was $32.86 \pm 14.95\%$.

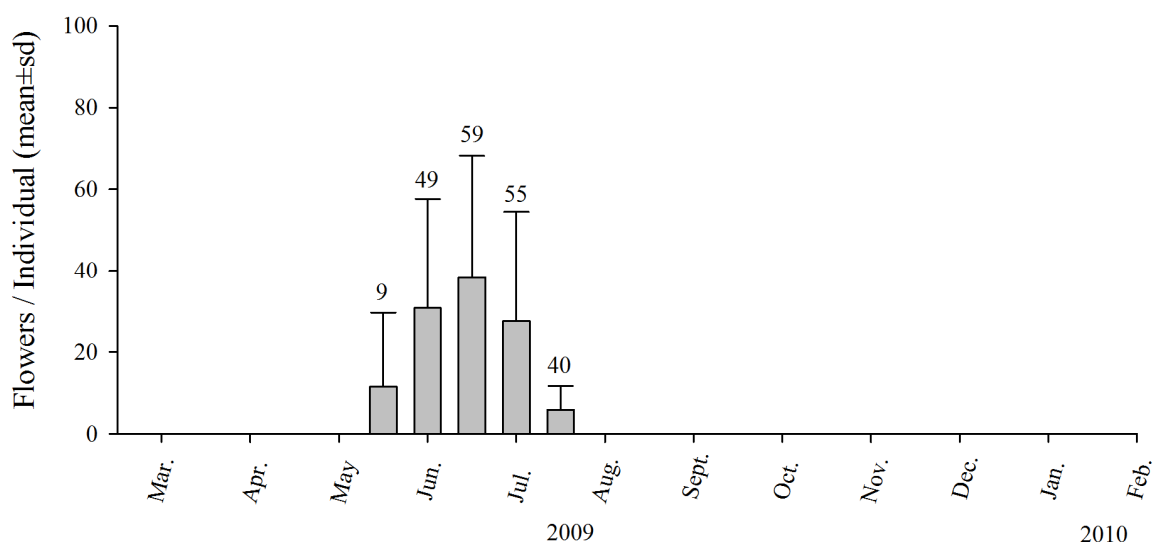


Figure 3. Flowering phenology of *Styrox ferrugineus* Nees & Mart from March 2009 to February 2010 in a cerrado of Uberlândia-MG. Values above bars indicate the number of flowering individual in the sampled area.

Table 1. Results of hand pollination experiments for *Styrax ferrugineus* Nees & Mart, in a cerrado of Uberlândia-MG. Results for a Corumbataí-SP study (Saraiva *et al.* 1988) are shown for comparison.

Pollination treatment	Fruit set (n)	%	Saraiva et al. 1988 (%)
Cross-pollination	25 (61)	40.9	46.0
Self-pollination	9 (62)	14.5	0.0
Spontaneous self-pollination	2 (50)	4.0	0.0
Agamospermy	0 (57)	0.0	0.0
Natural pollination	26 (62)	41.9	35.0

Discussion

Flowers of *Styrax ferrugineus* were visited by a broad array of visitors, mostly insects, but with a considerable number of hummingbird visits which are comparable to the observed for other important hummingbird pollinated plants in the Cerrado (e.g. Justino *et al.* 2011). In the studies with the genus *Styrax*, bees and other insects are always mentioned as visitors and pollinators, but visits by birds are not recorded (Kato & Hiura 1999; Huang *et al.* 2003). Even in the previous study with *S. ferrugineus* in Cerrado, visits of hummingbirds are not mentioned (Saraiva *et al.* 1988). In this particular case, the small sample effort devoted and/or the previous assumption of *S. ferrugineus* being a bee flower could probably account for the absence of hummingbirds on the flower visitor records. Especially considering that hummingbird visiting *S.*

ferrugineus are commonly recorded in other areas and mentioned in other studies (e.g., Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

The visitation rates varied differently among groups of flower visitors and this may be related to difference in the importance of factors affecting visitation. Hummingbirds visited flowers more frequently early in the morning when the standing crop was higher, while most insect groups visited or tended to visit flowers more frequently at noon. While the visits of hummingbird are frequently associated to the nectar availability (Brown *et al.* 1981; Justino *et al.* 2011), the insect visits are more influenced by the temperature than nectar availability (Brown *et al.* 1981). Since during the cold dry season in the Cerrado, temperature can be considerable low early in the morning and before dusk, it probably hindered most insect visitor. Activities of larger bees, as carpenter and bumble bees seem to be less affected by temperature (as in Brown *et al.* 1981) and they were active all day long. Visits of hummingbirds was similar to visits of large bees when considering the number of flowers probed, but considering the duration of visits, large bees spent considerably more time in the flowers. Along with the behavioral differences between the two groups in handling flowers, bees may have also spent more time in order to collect pollen. In the previous study, Saraiva *et al.* (1988) stated that the only resource offered by *S. ferrugineus* to its visitors was the nectar. However, large bees also seem to collect pollen grains actively, which is confirmed by buzzing behavior and by the presence of *S. ferrugineus* pollen grains in the nests of species of *Xylocopa* in the studied region (Silva 2009).

The population of *S. ferrugineus* in Uberlândia presented a considerable number of flowers at daily basis for a relatively short period, of nearly two months. This type of mass-flowering pattern in trees is frequently associated to the attraction of a variety of generalist insects (Johnson & Steiner 2000, Maruyama *et al.* 2010). The hand

pollination treatment showed that *S. ferrugineus* produced more fruits after cross-pollination than self-pollination and that there was no pollen limitation since control flowers presented similar fruit-set as hand cross-pollination. The results of pollination experiments showed here contrast significantly with previous results of Saraiva *et al.* (1988), who did not recorded fruit formation after self-pollination. Differences in the reproductive biology among populations could be responsible for this inconsistency.

Even though *its flowers are* considered primarily bee flowers with association of other insect groups, hummingbird visits were frequent in *S. ferrugineus*. The effect that an illegitimate flower visitor (nectar robbers or thieves) has on the plant reproduction can be negative, neutral or even positive (Maloof & Inouye 2000; Lara & Ornelas 2001; Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman 2007). Plants may show adaptation in order to restrict the access to flower resource to those visitors which act as efficient pollinators (Castellanos *et al.* 2004). But attraction of larger generalized spectrum of pollinator could be advantageous when considering fluctuations in pollinator availability along time (Waser *et al.* 1996). In our case, the exclusion of hummingbirds did not change the fruit-set, which means that hummingbird visits apparently had no perceptible effect in plant reproduction. The effect nectar robbers have in plant reproduction depends of many factors such as the type of pollinator, plant biology, the proportion of nectar removed by robbers and the resource availability in the environment (Maloof & Inouye 2000) and these variables may be similar in the case of nectar thieves. Due to morphological mismatch, hummingbirds probably have small direct contribution in the *S. ferrugineus* reproduction, as observed for other insect pollinated plants in the Cerrado (Oliveira & Gibbs 1994). On the other hand, their frequent visits probably remove significant amount of nectar. By stealing nectar, nectar robber and thieves could induce legitimate pollinators to visit more flowers or individuals, thus increasing pollination

rates (Maloof & Inouye 2000). Whether it is the case in *S. ferrugineus* we have no clear evidence. But, at least considering our sample unit (branch), fruit-set did not increase.

The great variability in nectar volume and concentration observed in *S. ferrugineus* probably results from the different environmental conditions experienced by the flowers during the anthesis. The temperature and humidity can have considerable influence in the nectar properties, especially for flowers with short and open corolla (Galletto & Bernadello 2005). *Styrax ferrugineus* flowers during the dry and cold season in the Cerrado, when temperature can vary considerably during the day. The apparently constant nectar secretion observed, combined with the nectar evaporation due to increasing temperature during the midafternoon increase nectar concentration, while colder nights interrupts further nectar evaporation and may help to dilute the nectar. The presence of empty flowers, as previously observed by Saraiva *et al.* (1988), had been interpreted as a mechanism to reduce energy expenditure in nectar production and/or to increase the number of flowers a pollinator visits (Feinsinger 1978). If a pollinator, finding several empty flowers within the same plant, gives up on searching for nectar in additional flowers and fly to the next co-specific plant, then the presence of empty flowers could increase outcrossing rates. In contrast, if a pollinator responds to the presence of empty flowers by visiting more flowers within the same individual, the result would be the opposite, increasing the rate of self-pollination. How does the presence of empty flowers in *S. ferrugineus* affect the pollinator behavior and consequently the plant reproduction remains to be investigated.

Nectar variation and even empty flowers may also affect foraging behavior of hummingbirds. The agonistic territorial defense was restricted to other hummingbirds and high energy demanding large bees. Since flower choice and feeding behavior of hummingbirds are strongly related to nectar availability (Justino *et al.* 2011), territorial

behavior were observed mostly early in the morning, when there was a higher nectar standing crop. This contrasts with truly ornithophilous plants as *Palicourea rigida* Kunth in cerrado, which receives frequent visits of hummingbirds and are defended all day long (Justino *et al.* 2011).

The reason why frequent hummingbird visits did not affect plant reproduction can be consequence of many factors. First, hummingbird visits were frequent only early in the morning, leaving the flowers free for the rest of day. Second, even frequent, it is unlikely that hummingbird visits removed all nectar in the flowers of *S. ferrugineus*, which produces large amount of flowers at daily basis. Third, although hummingbirds removed pollen by contacting anthers, it probably had little effect in the male component of reproductive success, since *S. ferrugineus* flowers produced massive quantity of pollen grain. And finally, the most constant and probably most efficient pollinators, which were the large bees, were after not only nectar but also pollen, which may limit the effect of hummingbirds in reducing the flower attractiveness to those pollinators.

The effect of illegitimate visitors in pollination is complex and depends on many factors (Maloof & Inouye 2000), and this may explain the absence of perceptible effect of hummingbird visits in *S. ferrugineus* fruit-set. In this sense, more studies seeking for ecological consequence of hummingbird visits in non-ornithophilous plants could be interesting, especially in those ecosystems where it seems to be usual as in the Cerrado region (Oliveira & Gibbs 1994; Araujo & Sazima 2003). Even if for the plant perspective (fruit-set) the effect of hummingbird visits was minimal and imperceptible, it may be important for hummingbirds which are specialized in nectar feeding and the contribution of non-ornithophilous flowers in their persistence cannot be neglected.

CONCLUSÃO

Os resultados desse estudo mostram que o uso de plantas pelos beija-flores no cerrado ocorre de maneira oportunista, já que o uso de recursos florais pelos beija-flores claramente não é limitado às espécies ornitófilas (Faegri & van der Pijl 1979). A tendência de uso mais oportunista de recursos florais já vem sendo relatada para o Cerrado (e.g. Rojas & Ribon 1997, Melo 2001, Oliveira & Gibbs 1994, Ghiringhello & Tubelis 2009), e pode estar associado ao fato do ecossistema abrigar uma assembléia relativamente pobre de espécies ornitófilas.

Apesar de a sazonalidade ser um fator comumente observado na disponibilidade de recursos florais para beija-flores em vários ecossistemas, no cerrado estudado não foi observada uma sazonalidade marcante, condicionada a estação seca ou úmida do bioma. Os picos de maior disponibilidade de recursos ocorreram durante as florações das espécies mais abundantes o que gera variação da disponibilidade de recursos em intervalos de tempo menores do que dicotomia das duas estações. Isso possivelmente implica numa necessidade de movimentação dos beija-flores entre as diferentes fitofisionomias do cerrado, em busca dos recursos florais, ou seja, orientadas por um mosaico espaço temporal de oferta de recursos. Este mosaico espaço-temporal tão pouco é constante e previsível, tendo sido observada ampla variação entre os anos na disponibilidade de recursos florais. Essa variação entre os anos pode ter implicações importantes nas dinâmicas populacionais das espécies de aves dependentes do recurso floral.

A frequência com que os beija-flores foram registrados nas plantas esteve relacionada à quantidade de recursos oferecida pela planta, tanto ao nível de indivíduo quanto ao da área. Essa relação existe aparentemente sem levar em conta se uma

determinada planta apresenta ou não características tipicamente associadas à ornitofilia. Isso de fato poderia revelar certa generalização por parte dos beija-flores no uso do recurso, onde o que conta é a quantidade de recurso oferecido, mais do que onde este recurso se encontra. A defesa de território, que é uma atividade energeticamente dispendiosa, só foi observada em espécies com maior retorno energético independente da adaptação floral a determinado grupo de polinizador. Junto com a dominância de beija-flores maiores sobre outras espécies esse resultados confirmam os padrões estabelecidos em estudos anteriores, inclusive no cerrado.

As visitas de beija-flores às plantas não-ornitófilas são freqüentemente registradas, mas a influência que isso exerce na biologia reprodutiva dessas espécies permanece quase inexplorada. Considerando as plantas estudadas aqui, o efeito dos beija-flores provavelmente é dependente da espécie de plantas considerada. Em muitas flores o “encaixe” morfológico necessário para a polinização não ocorre, mas em espécies com flores maiores e especialmente aquela com flores em “pincel” os beija-flores poderiam atuar como polinizadores complementares. No caso de *Styrax ferrugineus*, que foi estudada em maior detalhe, a contribuição direta dos beija-flores na polinização deve ser mínima, justamente pela falta de uma correspondência morfológica entre a planta e o polinizador. Mesmo agindo como ladrões de néctar, os beija-flores parecem não exercer nenhum efeito perceptível na taxa de formação de frutos da espécie, o que pode ser explicado pela inabilidade dos beija-flores em exaurir todo o néctar numa planta com muitas flores e a presença de outro recurso, no caso grãos de pólen, que parece manter a atratividade das flores para as abelhas.

Concluindo, ao menos no nível de ecossistema, os beija-flores parecem ser visitantes florais bastante generalistas, e o que realmente conta para eles não é se uma

determinada flor apresenta certas características que tradicionalmente têm sido associadas à polinização por este grupo, mas o retorno energético que as flores oferecem. Apesar de ser um tanto especulativo, já que os dados se referem apenas ao ecossistema de um cerrado, pode ser que a associação entre beija-flores e plantas seja muito mais um ajuste por parte das plantas para utilizar um grupo de aves extremamente especializado em consumo de néctar, do que uma especialização por parte dos beija-flores em relação a determinadas características florais. Afinal o que importa para as aves é o “pagamento” recebido pelo “serviço”, não importando “quem” esteja pagando, nem se o “serviço” é efetivamente realizado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrahamczyk S. & Kessler M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* 151: 615-625.
- Araujo A. C & Sazima M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198: 427–435.
- Barbosa A. A. A. & Sazima M. 2008. Biologia reprodutiva de plantas herbáceo-arbustivas de uma área de campo sujo de cerrado. In: S. M. Sano, S. P. Almeida & J. F. Ribeiro. (Org.). *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília/DF. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica v. 1, p. 291-318.
- Bawa K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- Brody A. K & Mitchell R. J. 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
- Brown J. H., Kodric-Brown A., Whitham T. G. & Bond H. W. 1981. Competition between hummingbirds and insects for the nectar of two species of shrubs. *The Southwestern Naturalist* 26: 133-145.
- Buzato S., Sazima M. & Sazima I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824–841.
- Castellanos M. C., Wilson P. & Thomson J. D. 2004. ‘Anti-bee’ and ‘pro-bird’ changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of Evolutionary Biology*. 17: 876-885.
- Cotton P. A. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140:647-653
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press. New York.
- Dalsgaard B., Martín-González A. M., Olesen J. M., Ollerton J., Timmermann A., Andersen L. H. & Tossas A. G. 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159:757–766.
- Faegri K. L. & van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Feinsinger P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 48: 269-287.

- Freitas L. & Sazima M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Annals of Missouri Botanical Garden* 93: 465–516.
- Fritsch P. W. 1999. Phylogeny of *Styrax* based on morphological characters, with implications for biogeography and infrageneric classification. *Systematic Botany* 24: 355–378.
- Fumero-Cabán J. J. & Meléndez-Ackerman E. J. 2007. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 94(3): 419–424.
- Galleto L. & Bernardello G. 2005. Nectar. *In*: Practical pollination biology. A. Dafni, P. G. Kevan & B. C. Husband (eds.). Enviroquest Ltd. Cambridge, Ontario, Canada.
- Ghiringhello G. B. & Tubelis D. P. Espécies de plantas visitadas por *Heliactin bilophus* (Aves, Trochilidae) na Chapada dos Veadeiros, durante a estação chuvosa. *Biotemas* 22: 139–145.
- Gottsberger G. & Silberbauer-Gottsberger I. 2006. Life in the Cerrado: a south American tropical seasonal ecosystem II. Ulm: Reta Verlag.
- Gribel R. & Hay J. D. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil Cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 9: 199–211.
- Huang Y., Fritsch P. W. & Shi S. 2003. A Revision of the Imbricate Group of *Styrax* Series Cyrt (Styracaceae) in Asia. *Annals of Missouri Botanical Garden* 90(4): 491–553.
- Inouye D. W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251–1253.
- Johnson S. D. & Steiner E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 140–143.
- Justino D. G., Maruyama P. K. & Oliveira P. E. *in press*. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology*.
- Kato E. & Hiura T. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany*. 86: 495–501.
- Kodric-Brown A. & Brown J. H. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous hummingbirds. *Ecology* 59:285–296.
- Lara C. & Ornelas J. F. 2001. Nectar 'theft' by hummingbird flower mites and its consequences for seed set in *Moussonia deppeana*. *Functional Ecology* 15: 78–84.

- Maloof J. & Inouye D. W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651–2661.
- Martins F. Q. & Batalha M. A. 2006. Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the upper Taquari region (Central Brazil). *Revista Brasileira de Biologia* 66(2A): 543–552.
- Maruyama P. K., Amorim F. W. & Oliveira P. E. 2010. Night and day service: Distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). *Flora* 205: 818–824.
- Melo C. 2001. Diurnal bird visiting of *Caryocar brasiliense* Camb. in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 61(2): 311–316.
- Mendonça R. C., Felfili J. M., Walter B. M. T., Silva-Júnior M. C., Rezende A. V., Filgueiras T. S., Nogueira P. E. & Fagg C. W. 2008. Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: S. M. Sano, S. P. Almeida & J. F. Ribeiro. (Org.). *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília/DF. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. v. 2, p. 421–1279.
- Muchhala N. 2006. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany* 93(8): 1081–1089.
- Nakajima J. N. & Monteiro R. 1986. Estudos fitogeográficos com espécies de *Styrax* L. (Styracaceae) dos cerrados brasileiros. *Eugeniana* 12: 3–10.
- Oliveira P. E. & Gibbs P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195:311–329.
- Oliveira P. E. & Paula F. R. 2001. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de Matas de Galeria. In: J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca & J. C. Sousa-Silva (Eds.) *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, pp. 303–332.
- Oliveira P. E. 1998. Reproductive Biology, Evolution and Taxonomy of the Vochysiaceae in Central Brazil. Pp. 381–393. In: S. Owens & P. Rudall (eds.). *Reproductive biology: in systematics, conservation and economic botany*. Richmond, Royal Botanical Gardens at Kew.
- Oliveira-Filho A. T. & Ratter J. A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* pp. 91–120. Columbia University Press, New York.
- Rojas R. and Ribon R. 1997. Guilda de aves em *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae: Faboideae) em área de cerrado de Furnas, Minas Gerais. *Ararajuba* 52: 189–194.
- Rosa R., Lima S. C. & Assunção W. L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza* 3: 91–108.

- Roubik D. W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63: 354-360.
- Saraiva L. C., Cesar O. & Monteiro, R. 1988. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styracaceae). *Revista Brasileira de Botânica*. 11:71-80.
- Sazima I., Buzato S. & Sazima M. 1995. The Saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in Southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* 136:195-206.
- Sigrist T. 2007. Aves do Brasil Oriental: Guia de Campo. Avisbrasilis. São Paulo.
- Silva C. I. 2009. Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Apidae) e interações com plantas do cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Uberlândia.
- Stiles F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- Stiles F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36: 757-787.
- Stiles F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annual Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- Stiles F. G. & Wolf L. L. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* 87:467-491
- Waser N. M., Chittka L., Price M. V., Williams N. M. & Ollerton, J., 1996. Generalization in pollinations systems, and why it matters. *Ecology*. 77: 1043–1060.
- Zar J. H. 1999. Biostatistical analysis (4ed.). Prentice-Hall, New Jersey. 663 pp.