



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA

PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS



Estratégias de forrageamento de beija-flores (Aves:
Trochilidae) em relação à densidade de recursos florais de
Palicourea rigida Kunth (Rubiaceae)

CARLOS HENRIQUE NUNES

UBERLÂNDIA - MG
Março – 2011

Carlos Henrique Nunes

Estratégias de forrageamento de beija-flores (Aves:
Trochilidae) em relação à densidade de recursos florais de
Palicourea rigida Kunth (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.

Orientador

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Instituto de Biologia

UBERLÂNDIA, MG

Março – 2011

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

N972e
2015 Nunes, Carlos Henrique, 1984-
Estratégias de forrageamento de beija-flores
(aves : Trochilidae) em relação à diversidade de recursos florais de
Palicourea rigida Kunth (Rubiaceae) / Carlos Henrique Nunes. - 2015.
48 f. : il.

Orientador: Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Beija-flor - Teses. 3. Ornitologia - Teses.
4. Nectários - 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: 574

Carlos Henrique Nunes

Estratégias de forrageamento de beija-flores (Aves:
Trochilidae) em relação à densidade de recursos florais de
Palicourea rigida Kunth (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.

APROVADO em __de Março de 2011

Prof. Dr. Augusto João Piratelli (UFSCar)

Prof. Dr. Oswaldo Marçal Júnior (UFU)

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

UBERLÂNDIA, MG
Março – 2011

Aos meus pais, Carlos e Dilma.

Ao meu amor Liliane.

***"Não fracassei nenhuma vez. Inventei a lâmpada.
Acontece que foi um processo de 1.000 passos."***

Thomas Edison

***"Chegará o tempo em que pessoas tais como eu
olharão para o assassinato de (outros) animais da
mesma forma que olham para o assassinato de
humanos."***

Leonardo da Vinci

***"Quando o dia não passar de um retrato
colorindo de saudades meu quarto, só aí terei
certeza de fato que fui feliz. E o que vai ficar na
fotografia, são os laços invisíveis que havia..."***

Leoni

***"Quando o homem aprender a respeitar até o
menor ser da criação, seja animal ou vegetal,
ninguém precisará ensiná-lo a amar seus
semelhantes."***

Albert Schweitzer-Prêmio Nobel da Paz em 1952

Agradecimentos

A Deus que sempre está comigo, por me guiar pelos melhores caminhos, iluminar e abençoar minha vida, e me fazer uma pessoa muito feliz todos os dias.

Aos meus pais Carlos e Dilma, ao meu irmão Domenico e cunhadinha Elaine e minha sobrinha Beatriz que mesmo tão novinha é uma inspiração de bons pensamentos. Estes que sempre me ajudaram em tudo que eu precisei, que me ajudaram a realizar esse sonho me tornar o que sou hoje: um biólogo apaixonado pela vida e pela natureza em todas as suas faces. Mesmo à distancia eles estiveram sempre presentes em minha vida, em meus pensamentos e minhas orações, assim como eu sei que sempre estive com eles, lhes agradeço do fundo do meu coração. Meu pai, meu exemplo de pessoa, minha mãe, meu exemplo de força e fé, meu irmão, exemplo de amor fraternal e minha cunhada e minha sobrinha, exemplo de humildade e alegria.

Aos meus familiares, por toda a ajuda e orações a Deus por mim e por todo incentivo e torcida para que eu conseguisse conquistar essa vitória.

Ao meu orientador Dr. Paulo Eugênio de Oliveira pelos ensinamentos, pela paciência, pela ajuda na realização deste trabalho, por tudo que me ensinou e por ter confiado a mim a realização deste trabalho.

Ao professor Dr. Oswaldo Marçal Júnior, pelos conselhos dentro e fora da sala de aula e por ter aceitado participar da banca contribuindo para o enriquecimento deste trabalho.

Ao professor Dr. Augusto Piratelli pela disponibilidade e presença nessa defesa pegando ônibus e avião. Agradeço muito a presença e todas as sugestões referentes a esse trabalho.

Aos professores e demais funcionários do Instituto de Biologia por todos os ensinamentos, profissionais e pessoais, que contribuíram para meu crescimento pessoal e profissional nesta instituição. Em especial à Maria Angélica que sempre resolve todos os nosso pepinos e abacaxis, sempre com um sorriso no rosto e muuuiita paciência.

Aos amigos que ficarão na lembrança pelos momentos compartilhados da Turma de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais que estiveram comigo nos bons e maus momentos, com quem compartilhei muitas aventuras e experiências

À grande amiga Renata, pelos momentos compartilhados com a mais verdadeira amizade, pelas pesquisas realizadas em conjunto, pela ajuda na realização deste trabalho lendo e relendo várias vezes. Pelos conhecimentos compartilhados, pela ajuda em qualquer coisa, a

qualquer momento. E também a sua família, que me aqui em Uberlândia, que compartilham comigo toda sua alegria e satisfação de estarmos juntos nessa cidade.

À Liliane (Lili), por ser uma pessoa tão especial como se pode ser. Sempre companheira em todos os momentos alegres e tristes, por estar sempre ao meu lado, por me fazer uma pessoa melhor e mais feliz a cada dia, por me apontar pra Deus sempre, pelo sentimento de amor tão bonito que compartilhamos, pela ajuda imprescindível na realização deste trabalho e por nunca desistir de mim. Sua presença em minha vida sempre me mantém alegre, levanta o meu astral e me põe na linha. Porém, mais do que sua compreensão, o seu amor e dedicação a mim é o que me faz continuar nas minhas realizações.

Índice

Resumo:.....	i
Abstract:	ii
1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	3
2.1. Área de Estudo	3
2.2. Procedimentos	4
2.3. Análises dos dados	7
3. RESULTADOS	8
3.1. Recursos florais	8
3.2. Comportamento de forrageamento dos beija-flores	11
3.3. Comportamento agonístico e hierarquia de dominância dos beija-flores	15
4. DISCUSSÃO.....	18
4.1. Recursos florais	18
4.2. Comportamento de forrageamento dos beija-flores	19
4.3. Comportamento agonístico e hierarquia de dominância dos beija-flores	23
5. CONCLUSÃO	27
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
ANEXOS.....	36

Resumo: Os beija-flores são aves restritas às Américas e são as principais aves a explorar o néctar floral nessas regiões. *Palicourea rigida* pertencente à família Rubiaceae possui ampla distribuição no Cerrado e apresenta características fortemente ornitófilas. O objetivo deste trabalho foi determinar como a distribuição espacial de *P. rigida* determina o comportamento das espécies de beija-flores que a utilizam como recurso alimentar. O trabalho foi realizado na RPPN do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG. Foram estabelecidos três transectos de 460 metros de comprimento, partindo perpendicularmente da borda da vereda em direção ao cerrado, de modo a abranger o gradiente de distribuição espacial de *P. rigida*. Foram delimitados três pontos de amostragem por transecto: proximal, medial e distal de acordo com a proximidade da vereda. Foi realizada a contagem dos indivíduos de *P. rigida* nos pontos em outubro de 2009 e a produção de néctar foi verificada em dezembro de 2010. As observações dos beija-flores foram realizadas de novembro de 2009 a janeiro de 2010 das 7 às 11 horas, totalizando 94,5 horas de observação. Foram registrados dados referentes à espécie visitante, nº. de flores e de inflorescências visitadas, tempo de permanência forrageando e encontros agonísticos. Ao final de cada dia foram quantificados os indivíduos floridos, o nº. de flores por inflorescência e de inflorescências por indivíduo em cada ponto. Foi verificado um gradiente no nº. de indivíduos de *P. rigida* e de flores abertas, sendo maiores nos pontos proximais e menores nos distais. Quanto ao nº. de indivíduos de *P. rigida*, os transectos não diferiram entre si, mas houve diferença entre os três pontos. O nº. de flores em antese também diferiu entre os pontos. Houve um pico de floração regular da espécie em todos os pontos. A produção média de néctar por flor foi de $9,41 \pm 1,94 \mu\text{l}$ com uma concentração média de açúcares de $24 \pm 1,5 \%$, o que representou uma média de oferta calórica por flor de $0,898 \pm 0,072 \text{ cal}/\mu\text{l}$. O valor de calorias ofertado foi maior nos pontos proximais e menor nos distais. Foram registradas oito espécies de beija-flores. Somente *Amazilia fimbriata* foi observado em todos os pontos. Foram realizados 307 registros sendo espécie mais frequente *Eupetomena macroura* com 30% dos registros, além de ter visitado um maior número total de flores ($n=903$) e inflorescências ($n=283$). No entanto, *Phaethornis pretrei* foi a espécie com maiores médias do nº. de flores e inflorescências visitadas por registro. A espécie *P. pretrei* exibiu o maior tempo médio de visita. Já o tempo médio de defesa por visita foi maior para *E. macroura*. Houve correlação positiva entre o nº. de indivíduos de *P. rigida*, valor calórico disponível estimado, o nº. de flores em antese, o tempo total de visitas, o nº. de registros de visitantes florais e o tempo de defesa. O nº. de flores visitadas foi diferente entre os pontos proximais e distais e entre os pontos mediais e distais, sendo que menos flores foram visitadas nos pontos distais. Também foram observadas diferenças no nº. de registros entre os pontos proximais e mediais em relação aos pontos distais. Não houve diferença entre os pontos no que se refere ao tempo total de visitas. O nº. de encontros agonísticos diferiu entre os pontos proximais e mediais em relação aos distais, sendo o nº. de encontros agonísticos maior nos pontos próximos à borda da vereda do que nos pontos mais distantes. Foram registrados 136 encontros agonísticos sendo 44 intra-específicos. Três espécies foram doadoras da ação agonística: *E. macroura*, *A. fimbriata* e *C. serrirostris*. *E. macroura* foi a espécie mais agressiva e a resposta fuga foi a mais frequente. Também foi observada uma mudança das espécies doadoras das ações agonísticas nos três pontos em todos os transectos. Esse trabalho confirmou o padrão de distribuição de *P. rigida*, demonstrando ser comum a toda área da reserva do CCPIU. Todas as espécies foram registradas nos pontos proximais, nos quais havia mais recursos. A distribuição espacial de recursos florais influenciou a assembléia de beija-flores que utilizaram o alimento oferecido, e principalmente o comportamento destes ao forragear.

Palavras-chave: Aves, hierarquia de dominância, nectarivoria, ecologia comportamental, interação ave-planta.

Abstract: Nunes, C.H. Assembly and foraging behavior of hummingbirds and their relation to spatial distribution of floral resources *Palicourea rigida* Kunth (Rubiaceae). Hummingbirds are birds restricted to the Americas and are the main birds to explore the floral nectar in these regions. *Palicourea rigida* belongs to Rubiaceae family and has wide distribution in the Cerrado. It has characteristics clearly ornithophilous. The aim of this study was to determine how the spatial distribution of *P. rigida* affects assemblage and behavior of the hummingbirds that use it as food resource. The study was conducted at the Private Ecological Reserve of Clube Caça e Pesca Itororó Uberlândia, Brazil. We established three transects of 460 meters long, starting perpendicular to the “vereda” palm swamp edge going into the cerrado, to cover the gradient of spatial distribution presented by *P. rigida*. We defined three sampling points per transect called proximal, medial and distal according to the proximity of the “vereda”. A census of *P. rigida* individuals was conducted on each point in October 2009. The nectar production was obtained in December 2010. The observations of hummingbirds were carried out between November 2009 and January 2010 from 7 to 11 am hours, totaling 94.5 hours of observation. We recorded the date, weather conditions, time, kind of visitor, number of flowers and inflorescences visited, time spent foraging, and agonistic encounters. At the end of each day's observation were quantified the number of flowering individuals, flowers per inflorescence and inflorescence per individual at each sample point. The data indicated a gradient in the number of *P. rigida* individuals and open flowers. These were higher in proximal points and lower in distal points. The transects did not differ in the number of individuals of *P. rigida*, but there was difference among the three kinds of points. There were no marked differences between flowering peaks of *P. rigida* among the sample points. The average production of nectar per flower was 9.41 ± 1.94 with a mean sugars concentration of $24 \pm 1.5\%$, representing an average calorie supply per flower of 0.898 ± 0.072 cal / μ l. The amount of calories was higher at proximal points and lower at the distal ones. We recorded eight hummingbird species visiting the flowers. We made 307 records and the most frequent species was *Eupetomena macroura* with 30% of the records, besides having been seen visiting the greatest total number of flowers ($n = 903$) and inflorescences ($n = 283$). However, *Phaethornis pretrei* was the species with largest average number of inflorescences and flowers visited per record. The species *P. pretrei* exhibited also the highest average time of visit. However, the greatest average defense time was observed for *E. macroura*. There was positive correlation between the number of individuals of *P. rigida*, estimated caloric value available, number of flowers in anthesis, total time of visits, number of records of flower visitors and time of defense. The number of flowers visited was different between the proximal and distal points and between medial and distal points. Fewer flowers were visited at distal points. There were observed also differences in the number of records between the proximal points in relation to the medial and distal points. There were no differences in the total time of visits between the proximal, medial and distal points. The number of agonistic encounters differed between proximal points in relation to the medial and distal, with the number of agonistic encounters higher in sections closest to the “vereda” edge than in the farthest points of the trails. We recorded 136 agonistic encounters with 44 intra-specific encounters. Three species were donors/agents of agonistic actions: *E. macroura*, *A. fimbriata* and *C. serrirostris*. *E. macroura* was the most aggressive species and the most frequent response to aggression was escape. Changes of agonistic actions donor species were observed in some points on all three transects. This study confirmed the distribution pattern of *P. rigida*, demonstrated to be common throughout the area of CCPIU reserve. All species were recorded in proximal points, that there was a greater availability of resources. The richness of hummingbirds in the area is related to the abundance of flowers. Spatial distribution of floral resources influenced the hummingbirds assemblage that used the nectar offered, and

especially their foraging behavior. **Keywords:** Birds, dominance hierarchy, nectarivoria,
behavioral ecology, bird-plant interaction.

1. INTRODUÇÃO

Os beija-flores são aves restritas às Américas e são as principais aves a explorar o néctar floral nessas regiões. Estão distribuídos em 100 gêneros e 300 espécies, das quais 83 ocorrem no Brasil, sendo que 36 ocorrem no Cerrado (MACEDO, 1996). Os beija-flores pertencem à família Trochilidae e podem ser subdivididos em duas subfamílias, Phaethornitinae e Trochilinae (SICK, 1997; CBRO, 2010). Phaethornitinae são beija-flores com maior capacidade de voo, que utilizam “rotas de forrageio” ou “*traplines*” na procura de recursos alimentares, obtendo alto ganho energético (KAY; SHEMSKE, 2003). Já Trochilinae inclui espécies com uma ampla variedade de estratégias de forrageio, sendo comumente territorialistas, embora possam ser também pilhadores ou ainda “*trapliners*” de curta distância. Além disso, são mais generalistas e utilizam recursos mais sobrepostos no tempo e no espaço (NEWSTROM; FRANKIE; BAKER, 1994).

Por causa de seu pequeno corpo e grande área de superfície em relação ao volume corporal, os beija-flores requerem altas taxas metabólicas, em relação aos animais maiores, para manter a temperatura corporal. Em adição, a maioria das espécies de beija-flores deve adejar para se alimentar de néctar das flores, o que também resulta em alto gasto energético (CHAI; DUDLEY, 1999).

O néctar floral, principal recurso alimentar oferecido às aves nectarívoras, varia tanto em composição como em concentração (BAKER; BAKER; HODGES, 1998), porém flores polinizadas por beija-flores e outras aves nectarívoras especializadas tendem a secretar néctar rico em sacarose (DEL RIO, 1990).

Vários trabalhos vêm sendo realizados tendo como foco os comportamentos alimentares de beija-flores e implicações relacionadas a esses comportamentos (BROWN, 1978; SNOW; SNOW, 1980; HEYNEMAN, 1983; TROMBULACK, 1990; STROMBERG; JOHNSEN, 1990; ROBERTS, 1996; WOLF; HAINSWORTH, 1977; LÓPEZ-CALLEJA; BOZINOVIC; DEL RÍO, 1997; BAWN; GRANT, 2001; BATESON; HEALY; HURLY, 2002; SHONDUBE; DEL RÍO, 2003; TEMELES *et al.*, 2004; ARIZMENDI *et al.*, 2007). Estes trabalhos enfocam desde estudos básicos, como concentrações preferenciais e produção geral de néctar por flores ornitófilas até experimentos comportamentais em laboratório quanto ao aprendizado da disponibilidade de recursos tanto em escala espacial quanto em escala temporal.

Estudos têm indicado que o comportamento alimentar dos beija-flores é afetado por numerosos fatores. Stiles (1978), por exemplo, mostrou que as preferências alimentares de

Calypte ana foram influenciadas pela concentração do néctar. Além disso, Baker (1975) verificou que o tempo despendido por uma ave se alimentando pode variar de acordo com a viscosidade e à concentração do néctar. Tais acontecimentos estão de acordo com a teoria do forrageamento ótimo de Pyke e colaboradores (1977), em que a qualidade do alimento determina as estratégias de forrageio do indivíduo, otimizando o ganho de energia do animal com a alimentação.

O conhecimento das estratégias de uso dos recursos alimentares utilizados pelos animais é de suma importância nos estudos de comunidades ecológicas, pois os padrões de movimentos dos organismos refletem respostas à estrutura do ambiente, a história de vida e as primeiras impressões individuais (McNAMARA; HOUSTON, 1980; IMS, 1995). Estes movimentos influenciam a estrutura de populações, comunidades e ecossistemas, bem como as interações entre e dentro desses (McINTYRE; WIENS, 1999).

Avaliar os padrões de forrageamento dos animais permite-nos estudar como esses animais se movem devido à disponibilidade, qualidade e quantidade de um recurso alvo. Essas decisões quanto ao forrageamento se alteram no tempo e espaço e são baseadas em diferenças individuais das “manchas” de recurso observadas pelos animais (BAUM; GRANT, 2001). Deste modo, decisões em larga escala influenciam as opções em pequena escala, enquanto decisões em pequena escala interferem nas escolhas em larga escala (GASS; MONTGOMERIE, 1981). Assim, as escolhas entre manchas definem os recursos alimentares disponíveis para o consumo durante o período de forrageamento, enquanto padrões de forrageamento em cada mancha influenciam a distribuição futura de recursos e oportunidades de forrageamento causando forte influência nos comportamentos exercidos pelos animais (BAUM; GRANT, 2001).

Deste modo, estudar o comportamento de forrageamento dos indivíduos dentro de manchas de recurso alimentar proporciona um sistema para examinarmos padrões de forrageamento em larga escala. Além disso, a partição espacial de recursos por aves nectarívoras pode ser um importante aspecto da competição interespecífica determinando comportamentos individuais e a estrutura das guildas de aves nectarívoras e até mesmo influenciando a estrutura da comunidade (BAUM; GRANT, 2001).

Porém, a maioria desses trabalhos desenvolvidos restringe-se basicamente a espécies de beija-flores encontradas apenas em regiões da América Central e do Norte. Assim, trabalhos experimentais em condições de campo na região do Cerrado brasileiro podem servir como modelo que contribua para elucidar questões referentes ao comportamento de forrageamento das espécies encontradas nessa região.

A síndrome de ornitofilia nas Américas, principalmente as polinizadas por beija-flores é caracterizada por flores com corola tubular, sem odor aparente, corola com tons de vermelho, laranja e amarelo, geralmente reunidas em inflorescências. O néctar é produzido em altas quantidades e possui baixa viscosidade. Dentro do Bioma Cerrado, cerca de 5% da vegetação possui características da síndrome de ornitofilia (SIGRIST; SAZIMA, 2002), mas poucas espécies arbóreas são efetivamente ornitófilas (ARAÚJO;SAZIMA, 2003).

Palicourea rigida Kunth pertencente à família Rubiaceae possui ampla distribuição no Cerrado. Esta se caracteriza como um arbusto de pequeno porte, sempre-verde, sendo comumente encontrado em fitofisionomias como cerrado sentido restrito, cerradão, campos de murundus e campos rupestres. A floração se concentra entre os meses chuvosos, sendo mais restrita nos meses mais secos do ano (SILVA JÚNIOR, 2005). Esta planta possui características fortemente ornitófilas, como flores com corola tubular, atrativas e inflorescências cimeirais terminais o que facilita o acesso ao néctar aos beija-flores. É polinizada por beija-flores territorialistas e por grandes abelhas (MACHADO *et al.*, 2010). Suas flores possuem coloração variando do vermelho ao amarelo, são pentâmeras e não odoríferas com antese diurna.

Assim, o sistema *Palicourea rigida* e Troquilídeos em condições de campo na região do Cerrado brasileiro se tornam modelo adequado para elucidar questões referentes como a distribuição espacial de recurso pode influenciar o modo como as espécies exploram esse recurso.

Nesse sentido, o objetivo deste trabalho foi determinar como a densidade de um recurso floral determina a assembleia e o comportamento das espécies de beija-flores que o utilizam como alimento. Mais especificamente, buscou-se entender, tendo como modelo o sistema *P. rigida* e Troquilídeos, como as fontes de recursos influenciam a composição de espécies visitantes, o comportamento de forrageio e as relações entre as espécies visitantes, como defesa de território e hierarquia de dominância das espécies de beija-flores.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O trabalho foi realizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), situada a 8 km a oeste do perímetro urbano de Uberlândia, MG (18°55'S e 48°17'W). O CCPIU possui uma área total de 640 ha, sendo que destes, 127 ha são protegidos por uma RPPN. A vegetação predominante é cerrado sentido

restrito, e apresenta também formações de campo sujo e veredas (LIMA *et al.*, 1989; MACHADO, 2002). O clima é tropical do tipo Aw, segundo Köppen com duas estações definidas, uma seca de abril a setembro e uma chuvosa de outubro a março (ROSA *et al.*, 1991).

O CCPIU possui uma população de *Palicourea rigida* com densidade estimada de 182,61 indivíduos/ha, com início da floração em novembro e término em março. O tamanho médio dos indivíduos é de $1,14 \pm 0,27$ m (MACHADO *et al.*, 2010).

Os indivíduos de *P. rigida* no local de estudo apresentam um gradiente de distribuição espacial. Parece haver uma maior densidade de indivíduos mais próximos à borda da vereda. À medida que se afasta da interseção da borda da vereda em direção à formação de cerrado sentido restrito, a densidade de indivíduos torna-se menor (JUSTINO, 2009).

2.2. Procedimentos

Para este estudo foram estabelecidos três transectos partindo perpendicularmente a borda da vereda em direção ao cerrado, de modo a abranger o gradiente de distribuição natural das plantas. Os transectos possuíam 460 metros de comprimento e foram estabelecidos três pontos de amostragem em cada um deles. Os transectos e os pontos foram determinados com no mínimo 200 metros de distância entre si, de modo a garantir a independência das amostras. Em cada transecto foram estabelecidos três pontos, distantes 200m um do outro a fim de garantir a independência das amostras. Estes foram denominados: proximal – ponto de amostragem mais próximo à borda da vereda (10m); medial – ponto a uma distância intermediária à vereda (220m); e distal – ponto de amostragem mais distante da borda da vereda (440m). Os pontos possuíam 10m de raio sendo a borda do primeiro ponto distante a 10m da borda da vereda, borda que foi determinada a partir da mudança das formas vegetais predominantes, tendo a vereda a predominância de gramíneas e o cerrado a predominância de formas arbóreas e arbustivas (Figura 1). Também foi assegurado que não haviam plantas de outras espécies florindo nas áreas dos pontos ou nos limites dos transectos no período do estudo.

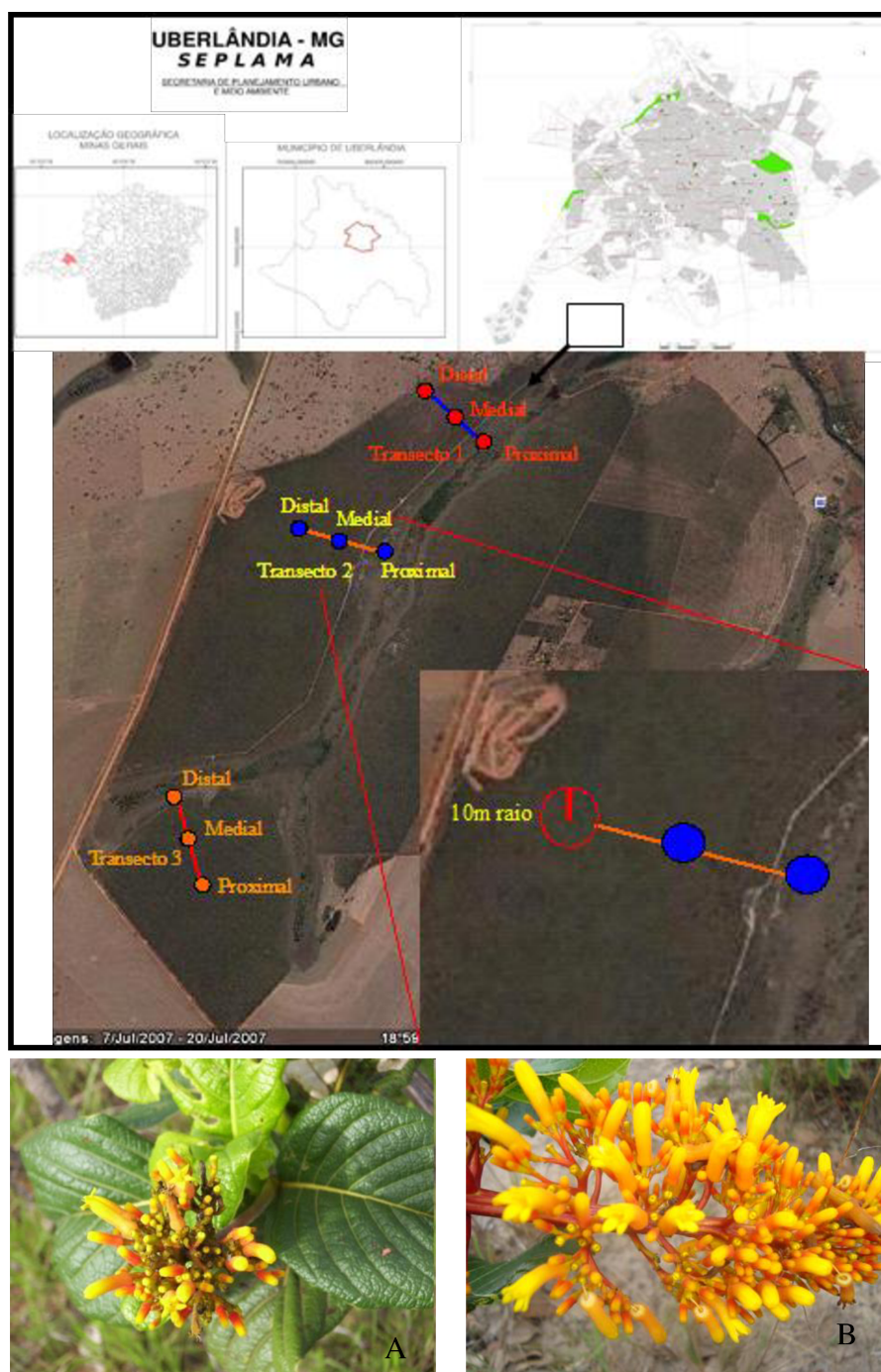


Figura 1. Área de estudo: Imagem de satélite da Reserva Particular do Patrimônio Natural Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. Fonte: Mapa Base de Uberlândia. Ortofotocartas Planialtimétricas Escala 1:2000 DATUM SAD 69. Data do voo: Junho de 2014. Elaborado por: PREFEITURA MUNICIPAL DE UBERLÂNDIA, DEPARTAMENTO DE PLANEJAMENTO URBANO E MEIO AMBIENTE DIVISÃO DE PLANEJAMENTO INTEGRADO. Equipe responsável: Geógrafo Lucas Santos Geógrafo Ivone Tavares Batista Arquiteta Cristina Maria C. Batista Disponível grátis em www.uberlandia.mg.gov.br. (Adaptado por Carlos Henrique Nunes). Linhas representam a localização dos três transectos e círculos representam cada ponto de amostragem. No destaque, representação da delimitação de cada ponto de amostragem com 10 metros de raio. (A) foto de *P. rigida* evidenciando a inflorescência terminal; (B) detalhes da inflorescência evidenciando a corola tubular e cores que evidenciam a síndrome de ornitofilia. Imagem ilustrativa sem escala. Fonte: Google Earth, 2007.

A fim de confirmar a distribuição em gradiente dos indivíduos de *P. rigida* e obter dados para realização das análises foi realizada a contagem de todos os indivíduos floridos dessa espécie vegetal dentro da área de cada ponto de amostragem nos três transectos. Essa contagem foi feita em outubro de 2009.

A produção de néctar foi verificada em três horários sendo eles às 9, 12 e 15 horas, após a abertura em flores ensacadas previamente à antese. Foram amostrados esses horários devido à produção, ininterrupta de néctar dessas flores. A medição foi feita em dezembro de 2010 em 35 flores. A retirada do néctar se deu com o auxílio de micropipetas de cinco e 10 μ L e as concentrações de açúcares foram obtidas com a utilização de refratômetro manual (modelo Eclipse, Bellinghan & Stanley Ltda). A multiplicação dos valores de volume do néctar e concentração de açúcares determinou a quantidade de açúcar presente no néctar em microgramas. Para tanto os valores em brix (% volume de soluto/volume de néctar) foi convertido para %massa de soluto /volume de néctar (DAFNI; KEARNS; HUSBAND, 2005). A conversão em calorias foi feita usando a relação onde 1mg de açúcar equivale a quatro calorias (DAFNI, 1992).

As observações dos beija-flores foram realizadas de 1 de Novembro de 2009 (início da floração) a 15 de Janeiro de 2010 (quando a floração estava próxima do fim). As observações foram feitas das 7 às 11 horas da manhã. Foram realizadas no período de estudo 94,5 horas de observação em 27 dias de amostragem. Para as observações dos beija-flores, apenas um transecto foi percorrido por dia e estes eram percorridos em dias subsequentes e alternadamente. A amostragem foi feita alternando o ponto de início a cada dia de observação a fim de amostrar todos os pontos em todos os horários evitando erros de amostragem devido ao período de observação.

Ao longo do período de floração, ao fim de cada período de observação foram quantificados os indivíduos floridos, bem como o número de flores por inflorescência ofertando recurso aos visitantes e o número de inflorescências por indivíduo de *P. rigida* em cada ponto amostrado.

Cada ponto foi amostrado por 45 a 60 minutos. O método de observação dos beija-flores visitantes foi animal focal com amostragem *ad libitum* de todos os comportamentos (ALTMAN, 1991). Durante as observações foram registrados dados referentes à data, condições do clima, hora, espécie visitante, número de flores visitadas, número de inflorescências visitadas, tempo de permanência forrageando, tempo empoleirado próximo à fonte de recurso, encontros agonísticos, espécie doadora da ação agonística, espécie receptora da ação e resposta a ação. As repostas da ação agonística foram definidas de três formas, a

saber: fuga - quando o receptor voava para longe do local do ataque; revide e fuga - quando o receptor tentava atacar o doador, mas sem sucesso fugia do local; enfrentamento - quando o receptor devolvia a agressão e passava a ser doador.

As observações foram feitas com o auxílio de binóculos 8x40mm. E quando necessário foram utilizados guias de campo para identificação das espécies visitantes (SIGRIST, 2007) e fotografias. A nomenclatura das espécies seguiu a lista de espécies de aves do Brasil fornecida pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO) de 2010.

2.3. Análises dos dados

Para as análises estatísticas foram feitos testes de normalidade dos dados (Lilliefors) e transformações quando necessárias para a utilização de análises paramétricas sendo que quando não houve normalidade e homogeneidade de variância foram utilizadas análises não paramétricas.

Para verificar se havia diferença no número de indivíduos de *Palicourea rigida* entre os transectos e entre os pontos de acordo com a sua localização (distância da vereda: proximal, medial ou distal) foi utilizado Anova e teste de Tukey *a posteriori*. Análise semelhante foi utilizada para determinar se havia diferença no número de flores em antese.

Foi realizado cálculo da frequência de ocorrência das espécies de beija flores, além do número total, média e desvio padrão para número de flores visitadas e de inflorescências por cada espécie durante o período de estudo e para tempo de visita e defesa de território.

Foi realizada uma correlação de Spearman das variáveis tempo total de visitas, valor calórico disponível estimado, número de encontros agonísticos, número de registros dos visitantes florais, tempo de defesa total do território, número de indivíduos de *P. rigida* e número total de flores abertas para determinar se essas variáveis estavam correlacionadas entre si.

Para verificar se havia diferença no número de flores visitadas, número de registros, tempo total de visitas e número de encontros agonísticos de acordo com a localização dos pontos de amostragem (distância da vereda: proximal, medial ou distal) foi utilizado o teste Kruskal-Wallis e comparações múltiplas não-paramétricas *a posteriori* utilizando o teste Nemenyi (ZAR, 1999).

Nas análises, P1 refere-se aos pontos proximais, P2 aos pontos mediais e P3 aos pontos distais.

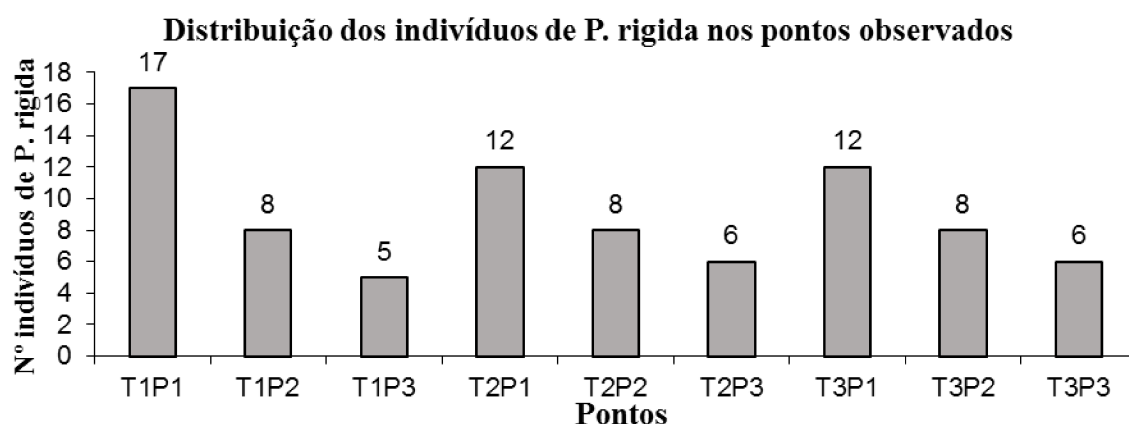
Para realizar as análises, transformações e gráficos foi utilizado o software Systat 10.2 (SPSS, 2000).

3. RESULTADOS

3.1. Recursos florais

Verificamos um gradiente decrescente no número de indivíduos de *Palicourea rigida* ao longo dos transectos com um número maior de indivíduos nos pontos proximais, seguidos dos pontos mediais e distais (Figura 2). Os transectos não diferiram entre si no número de indivíduos de *P. rigida* ($F_{2,78} = 0,191$, $P=0,826$). Já quando avaliamos os pontos amostrados verificamos que a diferença no número de indivíduos de *P. rigida* entre os pontos proximais, médios e distais observada mostrou ser significativa ($F_{2,6} = 33.494$, $P<0,05$, Tukey $P1 \neq P2$, $P<0,001$, Tukey $P1 \neq P3$, $P<0,001$ e Tukey $P2 \neq P3$, $P<0,001$).

Figura 2. Distribuição dos indivíduos de *Palicourea rigida* em cada um dos pontos dos três transectos. T1 = transecto 1; T2 = transecto 2; T3 = transecto 3; P1 = ponto proximal; P2 = ponto medial; P3 = ponto distal.



Valores sobre as barras indicam o número de indivíduos.

Seguindo o padrão dos indivíduos de *P. rigida*, o número total de flores abertas no período de estudo foi maior nos pontos mais próximos da borda da vereda do que nos pontos intermediários, e ainda menor nos pontos mais distantes da vereda (Figura 3).

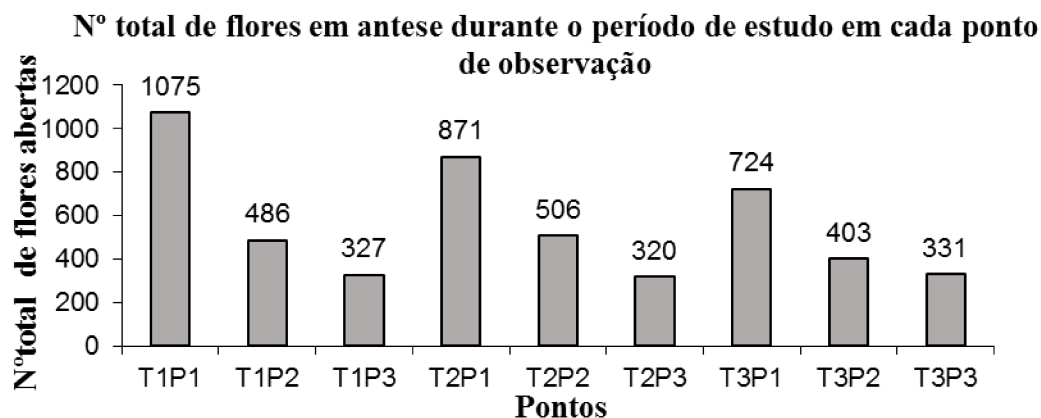


Figura 3. Número total de flores abertas em cada ponto por transecto em todo o período de estudo. T1 = transecto 1; T2 = transecto 2; T3 = transecto 3; P1 = ponto proximal; P2 = ponto medial; P3 = ponto distal. Valores sobre as barras indicam o número de flores em antese.

O número de flores em antese mostrou um padrão similar ao número de indivíduos diferindo entre os pontos proximais, mediais e distais ($F_{2,78} = 4.717$, $P < 0,001$, $P1 \neq P2$, Tukey $P = 0,001$, $P1 \neq P3$, Tukey $P < 0,001$ e $P2 \neq P3$ Tukey $P = 0,005$) (Figura 4).

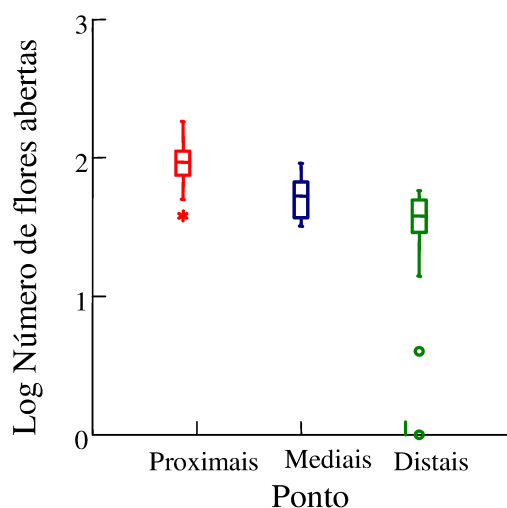


Figura 4. Média ($\pm$ desvio padrão) do log do número de flores abertas nos pontos de localização proximal, medial e distal em relação à vereda.

Quanto à disponibilidade de flores em antese por ponto em todo o período de estudo foi observado um maior número de flores abertas disponibilizando recursos aos visitantes florais entre os pontos entre a quarta e sexta coletas ocorridas entre os dias 17 a 30 de dezembro de 2009, evidenciando um pico de floração regular da espécie (Figura 5 A, B e C; 6)

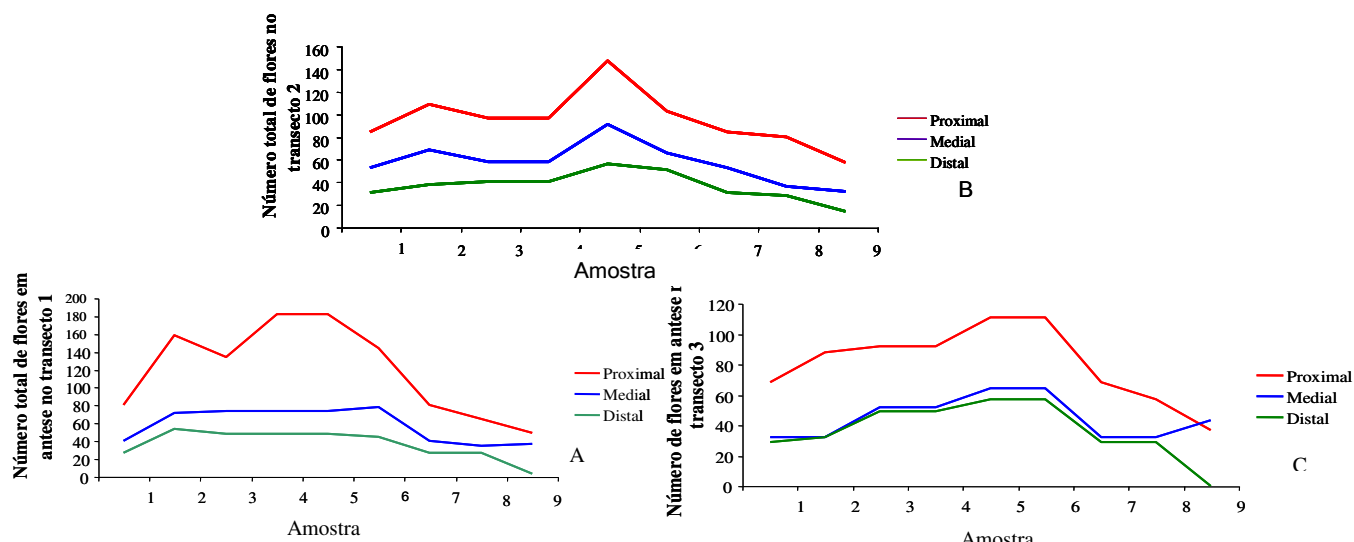


Figura 5. Número de flores de *Palicourea rigida* em antese de acordo com a localização dos pontos (proximal, medial e distal) em cada um dos transectos nas 9 amostragens. Transecto 1 (A), transecto 2 (B) e transecto 3 (C).

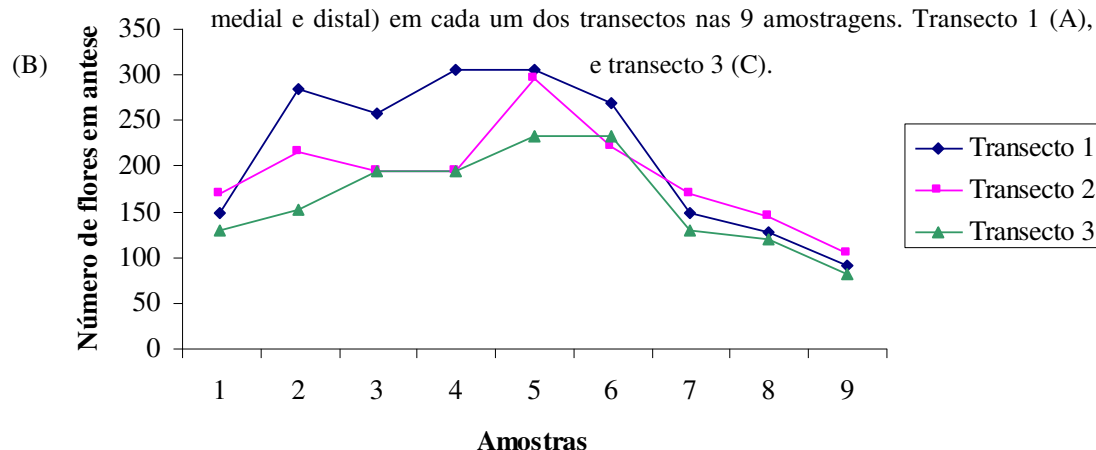


Figura 6. Número total de flores de *Palicourea rigida* em antese em cada transecto durante o período de amostragem.

A produção média de néctar por flor foi de $9,41 \pm 1,94 \mu\text{l}$ ($N=35$) com uma concentração média de açúcares de $24 \pm 1,5\%$ ($N=35$), o que representou uma média de oferta calórica por flor de $0.898 \pm 0,072 \text{ cal}/\mu\text{l}$. O valor de calorias ofertado nos pontos de cada transecto seguiu o padrão de distribuição do número de flores abertas e do número de indivíduos de *P. rigida* sendo maior nos pontos proximais e menor nos pontos distais. Esse padrão se manteve nos três horários de coleta (9, 12 e 15h). A média de calorias foi semelhante nos três horários para cada ponto (Tabela 1).

Tabela 1. Número total de flores abertas (N), número médio de flores abertas e número médio de calorias por μl disponível em três horários de medição de néctar nos três pontos (proximal, medial e distal) dos transectos (transecto 1, transecto 2 e transecto 3). DP = desvio padrão; horário 1 = 9:00h; horário 2 = 12:00h; horário 3 = 15:00h. P1 = Ponto Proximal; P2 = Ponto Medial; P3 = Ponto Distal

Transecto	Ponto	N	Média de flores abertas ± DP	Média de calorias ± DP (cal/ µl)		
				Horário 1	Horário 2	Horário 3
Transecto 1	P1	1075	119,44 ± 51,53	108,81±46,95	105,59 ±45,55	107,50 ± 46,38
	P2	523	58,11 ± 19,22	52,94 ± 17,51	51,37 ± 16,99	52,30 ± 17,30
	P3	327	36,33 ± 16,46	33,10 ± 15,00	32,12 ± 14,55	32,70 ± 14,82
Transecto 2	P1	871	96,78 ± 24,66	88,16 ± 22,47	85,55 ± 21,80	87,10 ± 22,20
	P2	506	56,22 ±17,53	51,22 ± 15,97	49,70 ± 15,49	50,60 ± 15,77
	P3	320	35,56 ± 12,53	32,39 ± 11,42	31,43 ± 11,08	32,00 ± 11,28
Transecto 3	P1	724	80,44 ± 24,85	73,28 ± 22,63	71,11 ± 21,96	72,40 ± 22,36
	P2	403	44,78 ± 13,69	40,79 ± 12,47	39,58 ± 12,10	40,30 ± 12,32
	P3	331	36,78 ± 18,28	33,50 ± 16,65	32,51 ± 16,16	33,10 ± 16,45

3.2. Estratégias de forrageamento dos beija-flores

Foram registradas oito espécies de beija-flores: *Phaethornis pretrei* (Lesson & Delattre, 1839), *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788), *Colibri serrirostris* (Vieillot, 1816), *Polytmus guainumbi* (Pallas, 1764), *Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812), *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788), *Amazilia lactea* (Lesson, 1832) e *Calliphlox amethystina* (Boddaert, 1783) (Anexo 1).

Somente *A. fimbriata* foi observado em todos os nove pontos, seguido por *E. macroura* em sete, *C. lucidus* e *P. pretrei* em seis, *C. serrirostris* em cinco, *A. lactea* e *P. guainumbi* em quatro e *C. amethystina* em somente três pontos, sendo que esta foi registrada apenas no transecto 3. Foram realizados 307 registros no período de estudo. A espécie mais frequente foi *E. macroura* com 30% dos registros (n= 93) seguido por *A. fimbriata* com 27% (n= 84). As espécies *A. lactea* e *P. guainumbi* foram menos registrados com apenas 5% dos registros (n= 16) (Tabela 2).

Tabela 2. Ocorrência das espécies de beija-flores registradas visitando *Palicourea rigida* nos pontos de cada transecto. FP1 = frequência de ocorrência no ponto proximal; FP2= frequência de ocorrência no ponto medial; FP3 = frequência de ocorrência no ponto distal. X = indica ocorrência; N = número total de registros de cada espécie; FO = Frequência geral de ocorrência para cada espécie (considerando todos os registros de todos os pontos dos três transectos).

Espécies	Transecto 1			Transecto 2			Transecto 3			N	FO (%)
	FP1	FP2	FP3	FP1	FP2	FP3	FP1	FP2	FP3		
<i>Phaethornis pretrei</i>	4,3	0,0	0,0	6,5	7,5	0,0	7,9	6,3	17,4	17	5.5
<i>Eupetomena macroura</i>	42,6	35,1	18,2	43,5	42,5	36,4	28,9	0,0	0,0	93	30.3
<i>Colibri serrirostris</i>	4,3	16,2	0,0	26,1	0,0	0,0	15,8	3,1	0,0	27	8.8
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	2,1	18,9	27,3	0,0	32,5	0,0	13,2	3,1	0,0	33	10.7
<i>Polytmus guainumbi</i>	8,5	21,6	0,0	2,2	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0	16	5.2
<i>Amazilia fimbriata</i>	23,4	8,1	54,5	6,5	10,0	63,6	7,9	59,4	65,2	84	27.4
<i>Amazilia lactea</i>	14,9	0,0	0,0	15,2	0,0	0,0	0,0	3,1	4,3	16	5.2
<i>Calliphlox amethystina</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26,3	25,0	13,0	21	6.8
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100	307	100

Assim como o número de registros, *E. macroura* foi observado visitando um maior número total de flores e inflorescências (903 flores e 283 inflorescências, respectivamente), seguido mais uma vez por *A. fimbriata* (669 flores e 229 inflorescências) e *C. lucidus* (352 flores e 107 inflorescências). No entanto, *P. pretrei* foi a espécie com maiores médias do número de flores e inflorescências visitadas por registro (Tabela 3).

Tabela 3. Número e valores médios de flores e inflorescências de *Palicourea rigida* visitadas por cada espécie de beija-flores durante o período de estudo; número total (N); número médio de flores ou inflorescências visitadas por registro e desvio padrão (DP)

Espécies	N	Média/flores ±	N	Média/inflores.
	flores	DP	inflorescências	± DP
<i>Phaethornis pretrei</i>	228	13,41 ± 3,066	72	4,24 ± 0,752
<i>Eupetomena macroura</i>	903	9,71 ± 4,435	283	3,04 ± 1,073
<i>Colibri serrirostris</i>	240	8,89 ± 5,632	73	2,70 ± 1,589
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	352	10,67 ± 5,194	107	3,24 ± 1,173
<i>Polytmus guainumbi</i>	109	6,81 ± 2,994	32	2,00 ± 1,033
<i>Amazilia fimbriata</i>	669	8,06 ± 3,210	229	2,73 ± 1,057
<i>Amazilia lactea</i>	146	9,13 ± 5,149	49	3,06 ± 1,731
<i>Calliphlox amethystina</i>	170	8,10 ± 3,223	61	2,90 ± 0,768

A espécie *Phaethornis pretrei* exibiu o maior tempo médio de visita com menor variação, seguido de *Eupetomena macroura*, *Colibri serrirostris* e *Chlorostilbon lucidus*. A espécie com menor tempo médio de visita foi *Polytmus guainumbi*. Já o tempo médio de defesa por

visita foi maior para *Eupetomena macroura* seguido por *Amazilia fimbriata*. As espécies com menores tempos de defesa de território foram *Amazilia lactea*, *Colibri serrirostris* e *Chlorostilbon lucidus*. A espécie *Phaethornis pretrei* não apresentou comportamento de defesa de território (Tabela 4).

Tabela 4. Tempo de visitas (segundos) a indivíduos de *Palicourea rigida* e tempo de defesa de território (segundos) para cada espécie de beija-flor. Tempo total de visita e de defesa em todos os registros, média do tempo total de visita e defesa por registro e desvio padrão.

Espécies	Tempo total de visita	Tempo médio de visita $\pm$ desvio padrão	Tempo total de defesa	Média/Tempo defesa $\pm$ desvio padrão
<i>Phaethornis pretrei</i>	343,09	20,18 $\pm$ 4,727	0	0,00 $\pm$ 0,000
<i>Eupetomena macroura</i>	1571,37	16,90 $\pm$ 12,567	7140,16	76,78 $\pm$ 18,485
<i>Colibri serrirostris</i>	428,32	15,86 $\pm$ 14,050	233,28	8,64 $\pm$ 6,572
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	513,82	15,57 $\pm$ 8,403	402,09	12,18 $\pm$ 9,131
<i>Polytmus guainumbi</i>	170,96	10,69 $\pm$ 5,346	168,62	10,54 $\pm$ 6,223
<i>Amazilia fimbriata</i>	1068,35	13,54 $\pm$ 6,711	1755,03	20,89 $\pm$ 12,177
<i>Amazilia lactea</i>	226,98	14,19 $\pm$ 8,859	142,52	8,91 $\pm$ 4,340
<i>Calliphlox amethystina</i>	259,51	12,36 $\pm$ 4,660	106,75	5,08 $\pm$ 4,318

Houve correlação positiva entre o número de indivíduos de *Palicourea rigida*, valor calórico disponível estimado, o número de flores em antese, o tempo total de visitas, o número de registros de visitantes florais e o tempo de defesa (Tabela 6).

Tabela 6. Correlação de Spearman das variáveis: Tempo total de visitas (Tvisitas), valor calórico disponível estimado (Calorias), número de encontros agonísticos (Agonísticos), número de registros de visitantes florais (Registros), tempo de defesa total do território (Tdefesa), número de indivíduos de *P. rigida* (Ind. *P. rigida*) e número total de flores em antese (Flores abertas).

	Ind. <i>P. rigida</i>	Calorias	Tvisitas	Agonísticos	Registros	Tdefesa	Flores abertas
Ind. <i>P. rigida</i>	1,000						
Calorias	0,746*	1,000					
Tvisitas	0,288*	0,438*	1,000				
Agonísticos	0,660*	0,553*	0,533*	1,000			
Registros	0,515*	0,526*	0,713*	0,687*	1,000		
Tdefesa	0,474*	0,289*	0,520*	0,694*	0,589*	1,000	
Flores abertas	0,491*	0,536*	0,831*	0,720*	0,827*	0,665*	1,000

* Valores significativos $P < 0,05$

O número de flores visitadas foi diferente entre os pontos proximais e distais e entre os pontos mediais e distais, mas não entre os proximais e mediais, sendo que menos flores foram visitadas nos pontos distais ($F_{2,78} = 14,114$, $P < 0,001$; $P_1 = P_2$, Tukey $P = 0,656$, $P_1 \neq P_3$, Tukey $P < 0,001$ e $P_2 \neq P_3$ Tukey $P < 0,001$) (Figura 8).

Foram observadas diferenças no número de registros entre os pontos proximais e mediais em relação aos pontos distais, mas não entre os pontos proximais e mediais ($H = 22,577$; n_1 , n_2 , e $n_3 = 27$; $P_1 = P_2$, Nemenyi $P = 2,012$, $P_1 \neq P_3$, Nemenyi $P < 0,05$, $P_2 \neq P_3$, Nemenyi $P < 0,05$) (Figura 9).

Não houve diferença entre os pontos proximais, mediais e distais no que se refere ao tempo total de visitas. Houve uma tendência dos pontos mais próximos da borda da vereda terem um tempo de visita maior do que os pontos mais distantes, mas essa diferença não foi estatisticamente significativa ($H = 9,518$; n_1 , n_2 , e $n_3 = 27$; $P_1 = P_2$, Nemenyi $P = 0,814$, $P_1 = P_3$, Nemenyi $P = 4,128$, $P_2 = P_3$, Nemenyi $P = 3,304$) (Figura 10).

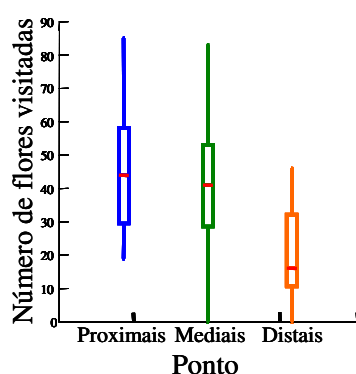


Figura 8. Número de flores de *Palicourea rigida* visitadas por beija-flores nos pontos proximais, mediais e distais, indicando a média (linhas horizontais) $\pm$ desvio padrão (retângulos verticais) e a amplitude (linhas verticais).

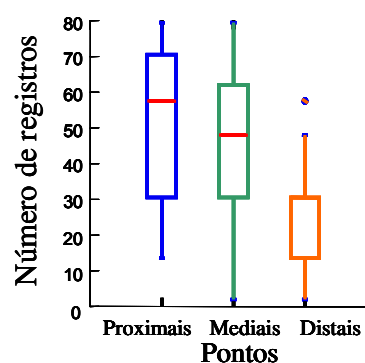


Figura 9. Número total de registros das espécies de beija-flores visitantes de *Palicourea rigida* nos diferentes pontos, proximais, mediais e distais, indicando a média (linhas horizontais) $\pm$ desvio padrão (retângulos verticais) e a amplitude (linhas verticais). *outlier

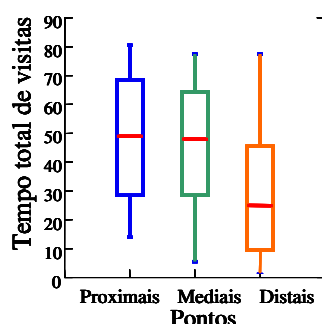


Figura 10. Tempo total de visitas dos beija-flores à *Palicourea rigida* nos diferentes pontos, proximais, mediais e distais, indicando a média (linhas horizontais) $\pm$ desvio padrão (retângulos verticais) e a amplitude (linhas verticais).

3.3. Comportamento agonístico e hierarquia de dominância dos beija-flores

Todas as espécies foram registradas nos pontos proximais e mediais. As espécies *Phaethornis pretrei*, *Eupetomena macroura*, *Colibri serrirostris*, *Amazilia lactea* e *Calliphlox amethystina* foram mais registradas nos pontos proximais, bem como visitaram um maior número de flores e despenderam um maior tempo visitando as flores de *P. rigida*.

Já as espécies *Chlorostilbon lucidus*, *Polytmus guainumbi* e *Amazilia fimbriata* foram mais registrados nos pontos mediais, bem como o número de flores visitadas e tempo total forrageando foi maior nesses pontos. *Eupetomena macroura* defendeu menos o recurso nos pontos mediais, em contrapartida *A. fimbriata* executou com maior frequência o comportamento de defesa de territórios nesses pontos, ocorrendo encontros agonísticos intraespecíficos e dessa espécie com *E. macroura*, *C. lucidus* e *P. guainumbi* que visitaram esses pontos de forma furtiva (Tabela 7).

Tabela 7. Número total de registros, número total de flores visitadas de *Palicourea rigida* e tempo total de visita (segundos) para cada espécie de beija-flor em cada tipo de ponto. P1 = Ponto proximal; P2 = ponto medial; P3 = Ponto distal.

	Número total de registros			Número total de flores			Tempo total de visitas (s)		
	P1	P2	P3	P1	P2	P3	P1	P2	P3
<i>Phaethornis pretrei</i>	8	5	4	104	60	64	159,5	90,1	93,5
<i>Eupetomena macroura</i>	51	30	12	521	303	79	835,2	427,9	118,9
<i>Colibri serrirostris</i>	20	7	0	172	68	0	252,3	176,1	0,0
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	6	21	6	38	257	57	54,9	401,0	57,8
<i>Polytmus guainumbi</i>	5	11	0	38	71	0	57,4	113,6	0,0
<i>Amazilia fimbriata</i>	17	26	41	139	269	272	323,3	387,1	427,2
<i>Amazilia lactea</i>	14	1	1	132	7	7	205,8	10,6	7,35
<i>Calliphlox amethystina</i>	10	8	3	75	59	36	112,4	91,3	55,8
Total	131	109	67	1219	1094	131	-	-	-

Assim como o número de registros, o número de encontros agonísticos não diferiu entre os pontos proximais e mediais, mas diferiram entre estes e os pontos distais, sendo o número de encontros agonísticos maior nos pontos mais próximos à borda da vereda do que nos pontos mais distantes da vereda ($H = 39,854$; n_1 , n_2 , e $n_3 = 27$; $P1=P2$, Nemenyi $P=8,123$, $P1 \neq P3$, Nemenyi $P<0,05$, $P2 \neq P3$, Nemenyi $P<0,05$) (Figura 11).

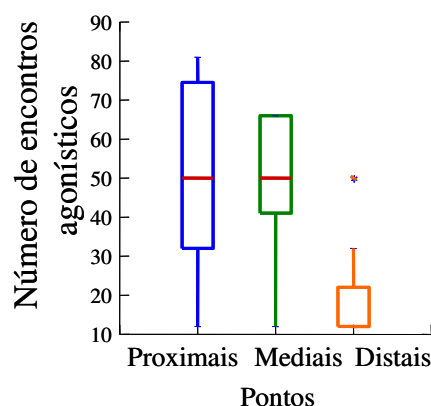


Figura 11. Número de eventos agonísticos entre as espécies de beija-flores visitantes de *Palicourea rigida* durante a defesa de território nos diferentes pontos, proximais, mediais e distais, indicando a média (linhas horizontais) $\pm$ desvio padrão (retângulos verticais) e a amplitude (linhas verticais). *outlier

Foram registrados 136 encontros agonísticos sendo 44 encontros intra-específicos. Das espécies observadas no estudo três foram doadoras da ação agonística: *E. macroura* com 97 ações, *A. fimbriata* com 38 e *C. serrirostris* com apenas uma ação como agressor (Figura 12).

Tabela 8. Tabela de Hierarquia de Dominância. Na vertical espécies subordinadas (espécies que sofreram agressões) e na horizontal, espécies agressoras (espécies que iniciaram o comportamento agonístico). Somatórios $\Sigma 1$ indicam somatório de encontros agonísticos interespecíficos somente. Somatório $\Sigma 2$ indicam somatório de todos os encontros agonísticos (inter e intraespecíficos).

		Espécies Subordinadas								$\Sigma 1$	$\Sigma 2$
		<i>A. fimbriata</i>	<i>A. lactea</i>	<i>C. amethystina</i>	<i>C. lucidus</i>	<i>C. serrirostris</i>	<i>E. macroura</i>	<i>P. pretrei</i>	<i>P. guainumbi</i>		
Espécies Agressoras	<i>E. macroura</i>	19	10	5	4	21	23	9	6	74	97
	<i>A. fimbriata</i>	21	1	3	3	1	9	0	0	17	38
	<i>C. serrirostris</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
	$\Sigma 1$	19	11	8	8	22	9	9	6	92	-
	$\Sigma 2$	40	11	8	8	22	32	9	6	-	136

Das ações intra-específicas a espécie *E. macroura* foi a mais agressiva com 23 ataques. A espécie *A. fimbriata* atacou indivíduos de sua própria espécie 21 vezes. No que tange a encontros agonísticos interespecíficos, *E. macroura* foi a mais agressiva com 74 ataques, sendo 21 contra *C. serrirostris* e 19 contra *A. fimbriata*. Para *A. fimbriata* foram 17 encontros agonísticos, 9 contra *E. macroura*. Já *C. serrirostris* atacou apenas uma vez um indivíduo de *C. lucidus* (Figura12).

Dos encontros agonísticos acima citados foram gerados pelos indivíduos atacados três tipos de respostas às ações agressivas: fuga, enfrentamento e revide/fuga. A resposta fuga foi a mais freqüente com 66,17% do total das respostas (n= 90), seguida pela resposta revide/fuga com 25,73% (n= 35) e enfrentamento com 8,09% (n= 11). A espécie que mais executou a resposta de fuga foi *A. fimbriata*. A espécie *E. macroura* foi a que mais utilizou a resposta revide/fuga. E as espécies *C. serrirostris* e *A. fimbriata* foram as que mais utilizaram a resposta enfrentamento (Figura 13).

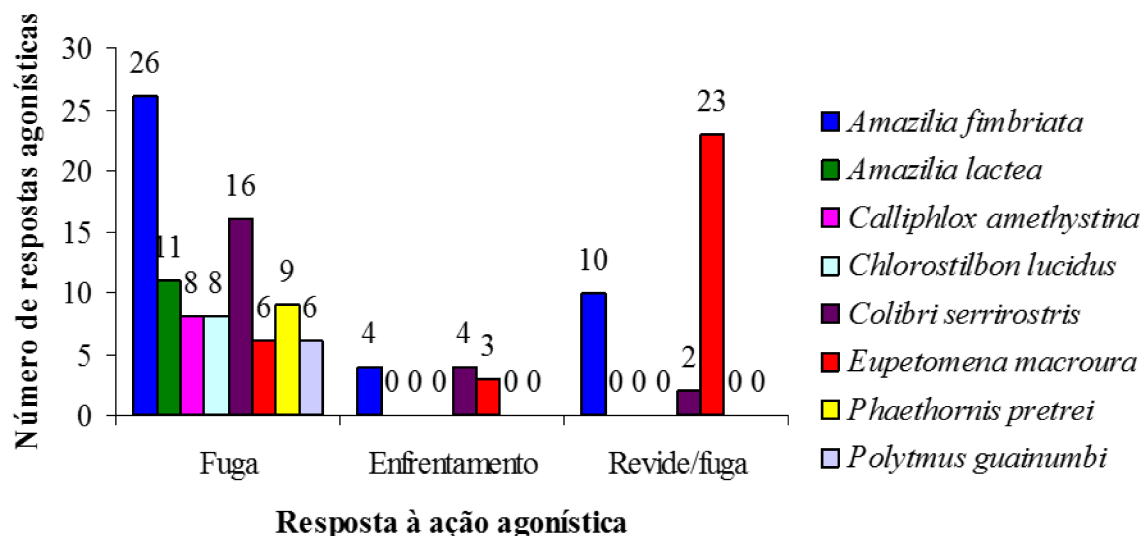


Figura 13. Número e tipo de respostas às ações agonísticas para cada espécie de beija-flor receptora nos eventos agonísticos.

Também foi observada uma mudança das espécies doadoras das ações agonísticas nos três pontos em todos os transectos. Nos pontos proximais *E. macroura* foi a espécie dominante sendo a doadora da maioria das ações agonísticas. Deste modo, foi a espécie mais alta na hierarquia de dominância nesses locais, seguida por *A. fimbriata* (Tabela 8). Nos pontos mediais essa dominância foi parcialmente dividida entre *E. macroura* e *A. fimbriata* que apresentaram um número semelhante de ações agonísticas. Nos pontos distais houve uma inversão na espécie dominante com maior número de ações agonísticas, sendo *A. fimbriata* a espécie dominante. Vale ressaltar que essa dominância leva em consideração apenas os valores brutos dessas ações (Figura 14).

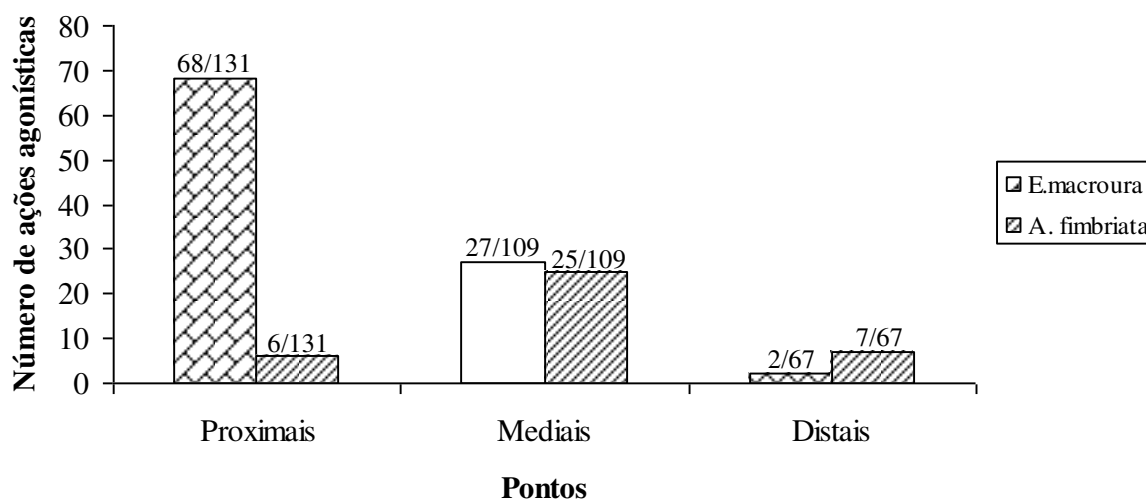


Figura 14. Número de ações agonísticas realizadas pelas espécies *E. macroura* e *A. fimbriata* nos três tipos de pontos. Os valores acima das colunas representam o número de ações agonísticas de cada espécie como executora da ação/número total de registros em cada tipo de ponto.

4. DISCUSSÃO

4.1. Recursos florais

A planta *Palicourea rigida* era a principal espécie vegetal florida oferecendo recurso alimentar aos beija-flores na área de estudo no período do trabalho. Outros estudos efetuados na área acompanhando a oferta de recursos para beija-flores (JUSTINO, 2009; MARUYAMA, 2011) confirmam a importância da espécie como fonte de recurso para os beija-flores. No trabalho de Justino (2009), foi verificada a distribuição de *P. rigida* em um gradiente natural no qual há uma maior densidade de indivíduos próxima à borda da vereda e uma diminuição da densidade à medida que se afasta da borda no mesmo local onde se encontrava o transecto 3 do nosso estudo. Este padrão de distribuição também foi evidenciado nos outros dois transectos o que indica que estes gradientes na distribuição de *P. rigida* são constantes em toda área da reserva do CCPIU.

Essa maior presença de indivíduos nos pontos proximais e mediais também foi responsável por uma maior produção de flores nesses pontos, se traduzindo em gradientes espaciais de oferta de recursos e de energia. Estas diferenças na quantidade de recursos têm sido associadas com mudanças comportamentais dos polinizadores e no fluxo de pólen entre plantas. Quando um recurso é abundante uma dada espécie pode tornar-se territorialista oportunisticamente daquele local, impedindo o acesso de outras espécies àquela fonte de recurso (FEINSINGER *et al.*, 1988). A concentração de recursos florais influencia o comportamento territorialista e esse tipo de comportamento em relação a uma espécie

estritamente auto-incompatível poderia limitar o fluxo de pólen entre poucas plantas, mas os invasores dos territórios de alimentação mais ricos em recursos podem aumentar o fluxo de pólen e favor de polinização cruzada, trazendo o pólen de outras “manchas” de recurso (FEINSINGER 1978; WASER; PRICE, 1983; FRANCESCHINELLI; BAWA, 2000).

De acordo com os resultados sobre a disponibilidade de flores em antese, foi verificado um pico de floração comum a todos os pontos dos três transectos. Não houve variações temporais nos picos de antese ao longo do período de floração no CCPIU, e consequentemente não houve uma heterogeneidade muito marcada entre os transectos. A população de *P. rigida* apresenta um padrão de sincronia de floração na área estudada, fator também já observado em outros estudos (JUSTINO, 2009; MACHADO *et al.*, 2009). Desse modo, as diferenças na densidade dos indivíduos vegetais ofertando recursos são bons preditores da oferta de recursos, podendo funcionar como display para o comportamento de forrageamento dos beija-flores (JACOBI; ANTONINI, 2008). Além disso, as diferenças entre os pontos dos transectos se mantêm ao longo do período de floração, de maneira que as mudanças na oferta de recursos ao longo do tempo não devem se constituir num fator alterando o comportamento de forrageamento dos visitantes na área.

A concentração de açúcar e o volume de néctar foram semelhantes aos valores encontrados para outras assembleias de flores polinizadas por beija-flores (FENSINGER, 1978; SAZIMA *et al.*, 1996; ARAÚJO; SAZIMA, 2003; MENDONÇA; 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).

A média da concentração de sacarose encontrada nos indivíduos de *P. rigida* foi semelhante às flores visitadas primariamente por beija-flores que têm concentrações médias entre 20 e 25% de sacarose no néctar produzido. Essas concentrações são similares àquelas de plantas polinizadas por lepidópteros, mas bem abaixo daquelas polinizadas por abelhas, as quais regularmente excedem 35% (HEYNEMAN, 1983).

4.2. Comportamento de forrageamento dos beija-flores

As espécies de beija-flores observadas já haviam sido registradas em outros trabalhos realizados no município de Uberlândia (FRANCHIN; MARÇAL JÚNIOR, 2002; FRANCHIN; MARÇAL JÚNIOR 2004; VALADÃO *et al.*, 2006; TORGA *et al.*, 2007) e na área de estudo (ARAÚJO; OLIVEIRA, 2007; MACHADO *et al.*, 2009; JUSTINO, 2009). As espécies *E. macroura* e *A. fimbriata* e *C. lucidus* são comuns em Uberlândia (FRANCHIN; MARÇAL JÚNIOR, 2002; FRANCHIN; MARÇAL JÚNIOR 2004; VALADÃO *et al.*, 2006;

TORGA *et al.*, 2007; LEAL-MARQUES, 2010). Já *C. serrirostris*, *C. amethystina* e *P. pretrei* foram registrados em trabalhos anteriores na mesma área de estudo (JUSTINO, 2009). Enquanto *P. guainumbi* foi registrada em praças públicas no perímetro urbano de Uberlândia (LEAL-MARQUES, 2010). A espécie *A. lactea* também já foi registrado em parques e praças da cidade (FRANCHIN; MARÇAL JÚNIOR 2004; VALADÃO *et al.*, 2006; LEAL-MARQUES, 2010).

O número de espécies de beija-flores foi semelhante ao número de espécies registradas em outros estudos focais (KAEHLER *et al.*, 2005; VALADÃO *et al.*, 2006; JUSTINO, 2009; MARÇAL-JÚNIOR *et al.*, 2010) e maior do que outros (PIRATELLI, 2005; SIGRIST; SAZIMA, 2002; TORGA, 2006; LEAL, *et al.*, 2006). Em um estudo com aves nectarívoras em uma região de mata em Santa Teresa - ES foram observadas 13 espécies de beija-flores (LOSS; SILVA, 2005). Já no trabalho realizado por Leal - Marques (2010), em praças no município de Uberlândia foram registradas 12 espécies de beija-flores. Apenas uma espécie pertencente à subfamília Phaetornithinae foi observado, contra sete espécies da subfamília Trochilinae, o que é comum no cerrado. Acreditamos que o número de espécies de beija-flores registrados no estudo foi pequeno em comparação às espécies já registradas no município de Uberlândia (LEAL-MARQUES, 2010), isso devido ao esforço amostral realizado em comparação a tal trabalho (Leal-Marques (2009) realizou observações por nove meses) ou mesmo padrões de distribuição das espécies.

Assim como nesses trabalhos, nós observamos diferentes beija-flores que apresentam uma grande variação morfológica entre no que diz respeito ao tamanho corporal e do bico. A forma do bico nestas aves tem um importante papel na eficiência de retirada de néctar de cada tipo de flor. A grande variação da forma dos bicos determina cada tipo de flor que eles podem explorar (TILFORD, 2008). Isso poderia explicar a ausência da espécie *Helimaster squammosus* forrageando nas flores de *P. rigida* apesar da espécie ocorrer na área de estudo. Espécies com bicos longos estão, geralmente adaptadas à visitar flores com corolas tubulares longas (TILFORD, 2008). Dalsgaard *et al* (2009) observaram que de todos os registros realizados para espécies de beija-flores com bicos longos, apenas 5% foram observados em corolas curtas, enquanto para as espécies de bico curto, 47% dos registros foram observados em corolas mais longas que os bicos. Este fato foi diferente do que ocorre com os esfingídeos, onde as espécies com probocides maiores são mais generalistas visitando flores com corolas de diversos tamanhos (AMORIM, 2008).

A espécie *A. fimbriata* foi a única que foi registrada em todos os pontos dos transectos. Esta espécie bastante comum tem grande capacidade de acessar furtivamente

fontes de néctar sem ser percebido pela espécie territorialista dominante ou se alimentar nas ocasiões em que o dominante não está presente nos locais de alimentação (STILES, 1978). Tal espécie também apresenta a capacidade de defender territórios de alimentação, quando da ausência de *E. macroura*.

A espécie *E. macroura*, registrada em sete dos nove pontos de amostragem só não foi observada forrageando nos pontos medial e distal do transecto 3. Os tipos de distribuição de recursos florais e energéticos interferem e determinam se o padrão de forrageamento territorial é energeticamente compensatório (GASS *et al.*, 1976). A mudança na oferta dos recursos florais e energéticos ou no padrão de distribuição desses recursos, como ocorrido nesses pontos, podem ocasionar a mudança da espécie do beija-flor territorial ou mesmo a alteração do tipo de estratégia de forrageamento utilizada por estes (KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; HENDERSON *et al.*, 2006; MENDONÇA; ANJOS, 2006). Assim, os recursos alimentares de outras fontes de alimento seriam mais vantajosos à espécie do que os encontrados nesses locais.

Todas as espécies foram registradas nos pontos proximais, nos quais havia uma maior disponibilidade de recursos. Essa maior disponibilidade provavelmente possibilitou a presença de um número maior de espécies dividindo tal recurso. Em particular, se a riqueza de aves é determinada pela a disponibilidade de recursos alimentares, não está claro se é a abundância de alimento ou a diversidade de tipos de alimentos (ou ambos) que influenciam a riqueza de aves. Devido à forte dependência de troquilídeos em razão de suas fontes de alimento, foi proposto que a diversidade de beija-flores é pelo menos em parte, determinada pela diversidade de plantas que forneçam alimento a essas aves e que determinam o espaço de nicho de cada espécie (WOLF *et al.* 1976; STILES, 1981; HESS, 1990). No entanto, outros autores defendem que a diversidade e abundância de beija-flores estão mais relacionadas à abundância de flores que a diversidade (WOLF, 1970; STILES 1980, COTTON 2007). Nossos resultados corroboram as idéias desses últimos autores, uma vez que particularmente nas proximidades dos pontos e transectos, praticamente não haviam plantas floridas oferecendo recurso aos visitantes e que apenas nos locais mais abundantes em flores comportaram uma amplitude maior de beija-flores partilhando e competindo pelo recurso floral. Deste modo, a distribuição do recurso pode afetar o padrão de movimento das espécies, influenciando a estrutura das populações, comunidades e ecossistemas.

A existência de diferentes estratégias de forrageamento também contribui para a diversidade de aves nectarívoras em tais locais, pois permite uma coexistência estável de espécies similares por meio da divisão de recursos, em que espécies territoriais dominantes

exploram grupos de flores e defendem território quando satisfatório, espécies subordinadas se alimentam de forma furtiva, enquanto as aves que se utilizam de *traplines* forrageiam em flores mais espalhadas (SNOW; SNOW, 1980).

Assim como o número de registros foi maior nos pontos proximais onde havia mais indivíduos e flores, houve também um maior número de flores visitadas nesses locais. Isso se deve à eficiência do display para visitantes florais variar de acordo com o número de flores (ARAKI *et al.*, 2007). Manchas de recurso alimentar pequenas não são tão atrativas para as espécies visitantes quanto aquelas com grande número de flores abertas, o que representa maior disponibilidade de recurso (BRODY; MITCHELL, 1997). Altas densidades de flores em antese representam um display de atração bastante eficiente para os visitantes florais (BRODY; MITCHELL, 1997; MURREN, 2002).

Os forrageadores provavelmente percebem o ambiente como uma hierarquia de habitats, manchas, e itens alimentares (HASSELL; SOUTHWOOD, 1978; BELL, 1990). Para espécies que se alimentam de néctar, itens alimentares são flores contendo néctar, manchas são agregações de flores, e habitats são agregações de manchas. (BAUM; GRANT, 2001). Alta variabilidade entre manchas na disponibilidade de néctar permite aos beija-flores forragear mais eficientemente visitando manchas de alta qualidade e evitando manchas de baixa qualidade (ARMSTRONG *et al.*, 1987). Certos padrões de forrageamento podem melhorar as razões de consumo, dependendo da distribuição e abundância de recursos. Por exemplo, forrageando em relação a uma distribuição de néctar conhecida, aprender as características das flores disponibilizando recursos e lembrar os locais de recompensa deve aumentar as razões de ingestão de néctar (BAUM; GRANT, 2001).

Ainda assim foram feitos registros de beija-flores nos pontos com menor disponibilidade de recursos florais. As aves também visitam locais de baixa produção ou de qualidade inferior de alimento, apesar da disponibilidade de opções melhores de forrageio próximas àquele recurso. Possivelmente, as aves selecionam um alimento inferior como uma maneira de monitorar futuras possibilidades de forrageamento no caso de haver mudanças na disponibilidade do recurso (GILL, 1995). Provavelmente nesses locais a redução na competição pelo recurso reduz gastos com eventos agonísticos, favorecendo a utilização desses recursos.

Porém o tempo total de visitas não foi significativamente diferente nos pontos amostrados. Apesar de os beija-flores terem a capacidade intestinal de assimilar grandes quantidades de açúcares, esta capacidade máxima não é utilizado todo o tempo. Assim, essas aves mantêm um nível de ingestão de energia constante. (LÓPEZ-CALLEJA; BOZINOVIC;

DEL RÍO, 1997). Além disso, o tempo de permanência por visita pode variar com uma série de fatores, como maior ou menor viscosidade do líquido. O tempo para ingestão da solução oferecida também pode diferir entre as espécies de beija-flores, dependendo: a) da fase de carregamento de líquido na língua em uma única lambida; b) do ciclo de lambidas, incorporando a fase de carregamento da língua, mais o tempo de duração da fase de descarregamento da língua requerido para transferir o néctar para dentro do bico; c) da visitação na flor incorporando o ciclo de lambida mais o tempo gasto para inserir o bico dentro da flor. (ROBERTS, 1996).

Maior gasto de tempo forrageando significa um maior tempo de exposição aos predadores e aos indivíduos dominantes que defendem as fontes de recurso, isso no caso de indivíduos subordinados facilitando sua detecção por esses e podendo sofrer injúrias graves ao serem expulsos (KREBS; DAVIES, 1996).

Além disso, espécies territorialistas como *E. macroura* não usam toda a capacidade de coleta de néctar todas as vezes que se alimenta, mas geralmente 1/3 da capacidade. Isso porque a alimentação acarreta num aumento de peso. Esse aumento faz com que o custo do voo utilizado na defesa do território seja maior obrigando a ave a gastar mais energia (TIEBOUT, 1993; JACOBI; ANTONINI, 2008).

4.3. Comportamento agonístico e hierarquia de dominância dos beija-flores

A mudança dos comportamentos dos beija-flores bem como na hierarquia de dominância mediante ao gradiente de oferta de recursos de acordo com o indivíduos de *P. rigida* foi observada no número de visitas bem como no número de flores visitadas e no tempo total gasto forrageando por ponto para cada espécie visitante floral. Todas as espécies foram registradas nos pontos proximais, mas somente cinco foram mais registradas nesses pontos. As espécies que apresentaram uma maior atividade de forrageio nos pontos mediais foram *Amazilia fimbriata*, *Chlorostilbon lucidus* e *Polytmus guainumbi*. As espécies *A. fimbriata* e *C. lucidus* são consideradas espécies com comportamento generalista e espécies subordinadas a um dominante de território alimentar em alguns estudos (ROJAS; RIBON, 1997; ANTUNES, 2003; MENDONÇA; ANJOS, 2005) e a espécie *P. guainumbi* não apresentou comportamento agressivo nesse estudo.

Espécies de beija-flores menores tem sido muitas vezes consideradas como espécies intersticiais ou generalistas sem um papel ecológico bem definido, encaixando-se nas lacunas

deixadas por outras espécies ou como espécies oportunistas que se aproveitam de recursos defendidos de forma aleatória, por vezes invadindo o território das espécies dominantes (FEINSINGER; COLWELL, 1978). Essa visão de aleatoriedade é de difícil racionalização dada à evidência das interrelações precisas demonstradas pelos beija-flores entre comportamento, morfologia e necessidades energéticas (JACOBI; ANTONINI, 2008).

Embora seja verdade que espécies menores de beija-flores são competitivamente subordinados e são forçados a explorar recursos marginais, sugere-se que estas espécies tem um papel ecológico definido na qual seu pequeno tamanho corporal é um resultado direto da seleção para explorar esses recursos marginais. Plantas no início ou no final da floração podem conter recompensas alimentares que não sejam suficientes para a manutenção de um indivíduo territorial de grande porte, mas pode fornecer energia suficiente para espécies menores com menor necessidades energéticas (JACOBI; ANTONINI, 2008).

Os encontros agonísticos registrados no estudo ocorreram principalmente nos pontos proximais e mediais devido ao fato de haver uma relação positiva entre o número de flores e o número de espécies invasoras que visitam furtivamente poucas flores até serem detectados e expulsos pelos dominantes (WOLF; STILES, 1970; FEINSINGER, 1978). A defesa da fonte de néctar consiste em alternar momentos de alimentação com períodos de descanso próximos a fonte de recurso, e eventualmente, expulsar os invasores (BROWN, 1978). A defesa pode variar de acordo com a disponibilidade de recursos e a densidade de competidores (TROMBULAK, 1990), e visa minimizar a competição por meio de interações agonísticas determinando relações de dominância entre os visitantes (EWALD; ORIAN, 1983). Porém, o indivíduo dominante defende seu território de alimentação apenas se a energia gasta com a defesa for compensada pela energia adquirida com o néctar, já que comportamentos agonísticos são energeticamente custosos para os beija-flores (TOBALSKE *et al.*, 2004).

Porém a defesa do território, representada essencialmente pelo número de encontros agonísticos, não diferiu significativamente entre os pontos proximais e mediais, bem como o número de flores abertas, que representam uma maior oferta de recurso. A defesa do território só acontece quando o ganho energético que aquele território oferece excede às necessidades energéticas do indivíduo (TEMELES *et al.*, 2004). Esse tipo de situação se enquadra na teoria do Forrageamento Ótimo, em que a qualidade do alimento determina as estratégias de forrageamento do indivíduo, otimizando o ganho de energia do animal com alimentação (PYKE, 1977). Além disso, a defesa de territórios maiores só ocorre quando a disponibilidade energética desse varia muito durante o dia (JACOBI; ANTONINI, 2008), o que não ocorreu nesse trabalho.

Desse modo, se a energia disponível no território satisfaz as necessidades energéticas do indivíduo, mesmo que essa energia exceda as necessidades, a defesa do território não aumentará, pois o indivíduo não defende nada além daquilo que necessita para sobreviver (JACOBI; ANTONINI, 2008), mostrando que a energia oferecida nos pontos mediais já seria o suficiente para a manutenção da espécie dominante sem que a defesa do território precisasse ser muito além da apresentada.

As espécies doadoras das ações agonísticas registradas nesse estudo foram *A. fimbriata*, *C. serrirostris* e principalmente *E. macroura*. Esta situação é comum na subfamília Trochilinae da qual estas espécies fazem parte. Usualmente, espécies dessa subfamília estabelecem territórios de alimentação onde estas aves defendem o recurso oferecido (COTTON, 1998) se este for energeticamente satisfatório para suas necessidades energéticas (TOBALSKE *et al.*, 2004). As espécies registradas fazem parte da mesma subfamília e nesse caso *Eupetomena macroura*, pode ser favorecida nos encontros agonísticos, devido ao seu maior tamanho e peso corporal em relação às outras espécies observadas (TEMELES *et al.*, 2004). Outro fator que favorece *E. macroura* ser tão eficiente na defesa do território é que esta espécie apresenta um valor elevado na razão peso corporal e seus discos de asas, o que indica que esta apresenta asas menores em relação ao corpo (FENSINGER; CHAPLIN, 1975). As asas por serem menores garantem um vôo mais preciso e que possibilita uma defesa mais agressiva do território (FEINSINGER; CHAPLIN, 1975; KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; ALTSHULER *et al.*, 2004). Além disso, o tamanho do corpo e uma predisposição para o comportamento territorial podem definir a hierarquia da utilização dos recursos dentro das manchas de recurso (STILES; WOLF, 1970; FEINSINGER; COLWELL, 1978; COTTON, 1998).

Quanto à resposta mais utilizada pelas espécies receptoras das ações agonísticas, a fuga foi a mais utilizada. Tal resposta foi a mais utilizada devido à espécie doadora da ação ser geralmente superior em tamanho ou mais agressiva à espécie receptora. Isso também pode ter ocorrido devido a lutas severas ocorrerem somente quando o lucro pela vitória é alto excedendo o custo da injúria. Deste modo, quando não há uma vantagem tão elevada na ocorrência da vitória, não há enfrentamento, mas sim uma exibição de força entre os combatentes (KREBS; DAVIES, 1996). Já a resposta revide e fuga foi executada principalmente por *E. macroura* que já é conhecida como uma espécie bastante agressiva.

Foi observada uma mudança na hierarquia de dominância entre as espécies nos três tipos de pontos. Nos pontos proximais onde havia um maior número indivíduos de *P. rigida* e de flores abertas, *E. macroura* foi a espécie dominante sendo a doadora da maioria das ações

agonísticas. Portanto, a espécie mais alta na hierarquia de dominância nesses locais foi *E. macroura*, seguida por *A. fimbriata*. Nos pontos mediais essa dominância foi parcialmente dividida entre *E. macroura* e *A. fimbriata* devido ao número aproximado do número de ações agonísticas. Porém nos pontos distais há uma mudança na espécie dominante com maior número de ações agonísticas, de *A. fimbriata*, desse modo alterando a hierarquia de dominância.

O comportamento territorial é determinado pela quantidade de recursos florais presentes na mancha (FENSINGER, 1978; KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; BRODY; MITCHELL, 1997; MENDONÇA; ANJOS, 2006). Caso este número se altere, o beija-flor pode abandonar um comportamento territorial e voltar a um forrageamento generalista (KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; MENDONÇA; ANJOS, 2006). A quantidade de flores por mancha que determinam a atividade territorial varia de acordo com a espécie (KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; MENDONÇA; ANJOS, 2006).

Já as hierarquias de dominância são geradas através de tipos de comportamentos 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 parcial ou completa das espécies subordinadas (WOLF; HAINSWORTH, 1971; STILES, 1981; MENDONÇA; ANJOS, 2006). Quando o valor energético de certa área aumenta, uma espécie antes dominante pode ser deslocada por outra espécie com uma capacidade maior de expulsar outros indivíduos. Quando o número de flores na mancha não é tão abundante, ou o valor energético decair, essa espécie pode abandonar a defesa daquele território e ser “substituída” por aquela espécie menos eficiente em expulsar invasores (COTTON, 1998; MENDONÇA; ANJOS, 2006).

O comportamento de abandono do território quando a oferta de energia diminui também foi encontrado em outros trabalhos com manipulação de recursos (KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; JUSTINO, 2009) e em trabalhos de observação natural (MENDONÇA; 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 (KODRIC-BROWN; BROWN, 1978; MENDONÇA; ANJOS, 2006).

5. CONCLUSÕES

A distribuição espacial de recursos florais de *Palicourea rigida* influenciou a assembléia de beija-flores que utilizaram o alimento oferecido, e principalmente o comportamento destes ao forragear.

A composição das espécies visitantes de beija-flores a *P. rigida* foi diferente entre os locais com maior e com menor recurso oferecido, evidenciando que algumas espécies privilegiam áreas com uma maior quantidade de recurso e outras são deslocadas para as fontes com menor energia disponível.

Locais com maiores quantidades de recursos disponíveis foram visitados por um maior número de espécies partilhando o recurso disponível. Esses locais também foram os mais defendidos pelas espécies dominantes, pois a energia oferecida pelo alimento possivelmente foi maior à energia gasta na defesa dessas manchas de recurso.

O trabalho mostrou que a partir de uma determinada quantidade de recurso disponível um aumento na oferta de recurso não representa mudança na assembléia e no comportamento dos beija-flores, provavelmente isso se deve ao fato dos beija-flores utilizarem apenas os recursos necessários para a espécie.

A hierarquia de dominância entre as espécies de beija-flor variou não só devido à capacidade física da espécie dominante em expulsar as espécies subordinadas, mas também devido à oferta de recurso alimentar. Quando o recurso era limitado, houve uma mudança da espécie dominante, abrindo espaço para espécies que eram subordinadas em locais de recurso abundante. Já nos locais com um maior número de flores oferecendo néctar, a espécie dominante foi a mesma. Além da mudança na hierarquia de dominância, nas manchas com menor oferta de recurso também houve uma menor defesa de territórios.

Mesmo com um maior número de flores abertas em alguns locais, a defesa do território não se alterou, mostrando que a espécie dominante não excede a defesa de territórios que oferecem recursos muito além das suas necessidades energéticas.

Podemos observar também que os encontros agonísticos terminam por contribuir para a maior complexidade da comunidade de beija-flores onde existe uma maior densidade de recursos florais

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, F.W. A comunidade de esfingídeos (Lepidóptera, Sphingidae) e plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do Brasil: biogeografia e associações mutualísticas. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia. 74f. 2008.
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: Sampling methods. **Behaviour**. v.49:227-265. 1974.
- ALTSHULER, D. L., DUDLEY, R., MCGUIRRE, J.A. Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. v.101: 17731-17736. 2004.
- ANTUNES, A.Z. Partilha de néctar de *Eucalyptus spp.*, territorialidade e hierarquia de dominância de beija-flores (Aves: Trochilidae) no sudeste do Brasil. **Ararajuba**. v.11 n.1: 39-44. 2003.
- ARAKI, K., SHIMATANI, K., OHARA, M. Floral distribution, clonal structure, and their effects on pollination success in a self-incompatible *Convallaria keiskei* population in northern Japan. **Plant Ecology**. v.189: 175-186. 2007.
- ARAÚJO, A. C. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira no litoral norte de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, 1996. 84 f.
- ARAÚJO, F. P., OLIVEIRA, P. E. Biologia floral de *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe (Costaceae) e mecanismos para evitar a autopolinização. **Revista Brasileira de Botânica**. v. 30: n. 1: 61-70. 2007.
- ARAÚJO, A. C., SAZIMA, M. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora**. v.198: 427-435. 2003.
- ARIZMENDI, M. C.; MONTECUBIO-SOLÍS, C.; LOURDES, J.; FLORES-MORENO, I. Effect of the presence of nectar feeders on the breeding success of *Salvia Mexicana* and *Salvia fulgens* in a suburban park near México City. **Biological Conservation**. v.136:155-158. 2007.
- ARMSTRONG, D. P., GASS, C. L., SUTHERLAND, G. D. Should foragers remember where they've been? Explorations of a simulation model based on the behavior and energetics of territorial hummingbirds. 1987.
- BAKER, H. G. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. **Biotropica**. n.7, p.37-41, 1975.
- BAKER, H.G., BAKER, I.; HODGES, S.A. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. **Biotropica**. v.30: 559–586, 1998.

BATESON, M.; HEALY, S. D.; HURLY, A. Irrational choices in hummingbird foraging behavior. **Animal Behavior**. v.63:587-596. 2002.

BAUN, K. A.; GRANT, W. E. hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternative strategies. **Ecological Modelling**. v.137:201-209. 2001.

BELL, W. J. Searching behavior patterns in insects. **Annual Review of Entomology**. v.35: 447-467. 1990.

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

BROWN, J. L. Correlates and consequences of body size in nectar feeding birds. **American Zoologist**. v.18: 687-700, 1978.

CBRO. Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. 9ª ed. Lista das aves do Brasil. 9ª edição. Sociedade Brasileira de Ornitologia. 2010. <<http://www.cbro.org.br>>.

CHAI, P.; DUDLEY, R. Maximum flight performance of hummingbirds: capacities, constraints, and trade-offs. **The American Naturalist**. v.153 n.4: 398-411, 1999.

COTTON, P. A. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. **Ibis**. v.140: 647-653, 1998.

DAFNI, A. Pollination Ecology: A practical approach. **Oxford University Press**. Nova Iorque. 247p. 1992.

DAFNI, A., KEVANS, P.G., HUSBAND, B.C. Practical Pollination Biology. **Enviroquest Ltd**. Ontario. 567p. 2005.

DALSGAARD, B., GONZÁLEZ, A.M.M., OLESEN, J.M., OLLERTON, J., TIMMERMAN, A., ANDERSEN, L.H., TOSSAS, A.G. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialization gradients associated with environment and hummingbird size. **Oecologia**. v.159: 757-766. 2009.

DEL RIO, C. M. Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on food choice. **The Condor**. v.92: 1022-1030, 1990.

EWALD, P. W.; ORIAN, G. H. Effects of resource depression on use of inexpensive and escalated aggressive behavior: experimental tests using Anna hummingbirds. **Behavior Ecology of Sociobiology**. v.12: 95-101, 1983.

FEINSINGER, P., BUSBY, W.H., MURRAY, K.G., BEACH, J.H., POUNDS, W.Z., LINHART, Y.B. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic.

FEINSINGER, P. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a tropical community. **Ecological Monographs**. v.48: n.3: 269-287. 1978.

FEINSINGER, P.; CHAPLIN, S. B. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. **The American Naturalist**. v.109: 217-224. 1975.

FEINSINGER, P., COLWELL, R.K. Community organization among Neotropical nectar feeding birds. **American Zoologist**. v.18: 779-795. 1978.

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

FRANCHIN, A. G.; OLIVEIRA, G. M.; MELO, C.; TOMÉ, C. E. R.; MARÇAL JÚNIOR, O. Avifauna do Campus Umuarama - Universidade Federal de Uberlândia (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Zoociências**. v.6 n.2: 219-230, 2004.

FRANCHIN, A. G.; MARÇAL JUNIOR, O. A riqueza da avifauna no Parque Municipal do Sabiá, zona urbana de Uberlândia (MG). **Revista Biotemas**, v. 17, n. 1, p. 179-202. 2004.

FRANCHIN, A. G.; MARÇAL JÚNIOR, O. A riqueza da avifauna urbana em praças de Uberlândia (MG). **Revista Horizonte Científico, Uberlândia**. v.1: 1-20. 2002.

GASS, C. L., ANGEHER, G., CENTA, J. Regulation of food supply by feeding territoriality in the Rufous hummingbird. **Canadian Journal of Zoology**. v.54: 2046-2054. 1976.

GASS, C. L., ROBERTS, W. M. The problem of temporal scale in optimization: three contrasting views of hummingbird visits to flowers. **American Naturalist**. v.140: 829-853. 1981.

GILL, F. B. Ornithology. New York: W. H. Freeman and Company. 1995.

Google Earth 5.1, 2009. US Dept. of State Geographer. Google. Imagens, 2007

HASSELL, M. P., SOUTHWOOD, T. R. E. Foraging strategies of insects. **Annual Review Ecology Systems**. v.9: 75-98. 1978.

HEINEMAN, A. J. Optimal sugar concentration of floral nectars-dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. **Oecologia**. v.90: 198-213, 1983.

HENDERSON, J. HURLY, T. A., BATENSON, M., HEALY, S. D. Timing in free-living Rufous hummingbirds, *Selasphorus rufus*. **Current Biology**. v.16: 512-515. 2006.

IMS, R. A., Movement patterns related to spatial structures. In: HANSSON, L., FAHRIG, L., MERRIAM, G. (Eds), Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman & Hall, London, p. 85-109. 1995.

JACOBI, C. M., ANTONINI, Y. Pollinators and defence of *Stachytarpheta glabra* (Verbenaceae) nectar resources by the hummingbird *Colibri serrirostris* (Trochilidae) on ironstone outcrops in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. v.24: 301-308. 2008.

JUSTINO, D. G. Distribuição e disponibilidade de recursos florais e estratégias de forrageamento na interação entre Beija-flores e *Palicourea* rígida (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia. 2009. 43f.

KAEHLER, M., VARASSIN, I.G., GOLDENBERG, R. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. v.28 n.2: 219-228. 2005.

KAY, K. M.; SHEMSKE, D. W. Pollination assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (COSTACEAE). **Biotropica**. v. 35: 198-207, 2003.

KODRIC-BROWN, A., BROWN, J.H. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous hummingbirds. **Ecology**. v.59 n.2: 285-296. 1978.

KREBS, J. R. DAVIES, N. B. Luta e avaliação in: Introdução à ecologia comportamental. São Paulo. Editor Atheneu, 1996.

LEAL, F. C., LOPES, A., MACHADO, V. I.C. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. v.29 n.3: 379-389. 2006.

LEAL-MARQUES, R. A importância da estrutura do hábitat sobre a composição da avifauna em praças públicas. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia. 2010

LÓPEZ-CALLEJA, M. V.; BOZINOVIC, F.; del RÍO, C. M. Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. **Comparative and Biochemistry Physiology**. v.4 n.118A: 1291-1299, 1997.

LOSS, A.C., SILVA, A.G. Comportamento de forrageio de aves nectarívoras de Santa Teresa – ES. **Natureza Online**. v.3 n.2: 48-52. 2005.

MACEDO, R. H. F. The avifauna: ecology, biogeography and behavior . In: Oliveira, P. S., Marquis, R. J. (eds). The Cerrados of Brazil. Columbia University press. Nova Yorque. 1996. pp. 242-265.

MACHADO, A. O., SILVA, A. P., CONSOLARO, H., BARROS, M. A. G., OLIVEIRA, P. E. Breeding biology and distyly in *Palicourea rigida* H. B. &. (Rubiaceae) in the Cerrados of Central Brazil. **Acta Botanica. Brasilica**. v.24 n.3: 686-696. 2010.

MARUYAMA, P.K. 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. Universidade Federal de Uberlândia. 49f. 2011.

MENDONÇA, L. B.; ANJOS L. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v.22 n.1: 51-59. 2005.

McINTYRE, N. E., WIENS, J. A. Interactions between landscape structure and animal behavior: the roles of heterogeneously distributed resources and food deprivation on movement patterns. **Landscape Ecology**. v.14: 437-447. 1999.

McNAMARA, J., HOUSTON, A. The application of statistical decision theory to animal behavior. *Journal Theory Biology*. v.85: 673-690. 1980.

MENDONÇA, L. B., ANJOS, L. Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in a urban area, Londrina, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**.v.23 n.1: 42-49. 2006.

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

NEWTROM, L.E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**. v.26: p. 141-159, 1994.

ORNELAS, J.F.; GONZÁLES, C.; JIMÉNEZ, L.; LARA, C. & MARTINÉZ, A.J. 2004. Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. II. Attracting and rewarding mutualistic and antagonistic visitors. **American journal of Botany** 91: 1061-1069.

PIRATELLI, A. J. Comportamento alimentar de beija-flores em duas espécies de *Hippeastrum* HERB. (Amaryllidaceae). **Revista Brasileira de Biologia**. v. 57 n.2: 261-273. 1997.

PYKE, G.; WASER, N. M. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. **Biotropica**.13: 260-270, 1981.

PYKE, G. H.; PULLIAM, H. R.; CHARNOV, E. L. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. **The Quarterly Review of Biology**. 52 (2): 137-154 1977

ROBERTS, W. M. Hummingbird's néctar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. **Animal Behavior**. 52: 361-370, 1996.

ROJAS, R., RIBON, R. Guildas de aves em *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae: Faboideae) em área de cerrado de Furnas, Minas Gerais. **Ararajuba**. v.5 n.2: 185-194. 1997.

ROSA, R.; LIMA, S. C.; ASSUNÇÃO, L. W. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). **Sociedade e Natureza** vol.3, n.5 e 6, p.91-108, 1991.

SAZIMA.I., BUZATO, S., SAZIMA, M. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest in Southeastern Brazil. **Acta Botanica**. v. 109: 149-161. 1996.

SHONDUBE, J.E.; MARTÍNEZ DEL RIO, C. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. **Functional Ecology**. 17: 445-453, 2003.

SICK, H. Ornitologia brasileira. Rio de Janeiro. Nova Fronteira. 1997.

SIGRIST, M. R.; SAZIMA, M. Ruellia brevifolia (Pohl) Ezcurra (Acanthaceae): fenologia de floração, biologia da polinização e reprodução. **Revista Brasileira de Botânica**. 25:35-42, 2002.

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

STILES, F.G., WOLF, L.L. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. **The Auk**. v.87:467-491. 1970.

SYSTAT, Version 10.2. Systat Software Inc. 2002.

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

STILES, F. G. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. **American Zoologist**. v.18: 715-727, 1978. a

STILES, F. G. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. **American Zoologist**. v.18: 715-727, 1978.b

STROMBERG, M. R.; JOHNSEN, P.B. Hummingbird sweetness preferences: taste or viscosity? **The Condor**. 92: 606-612, 1990.

TEMELES, E. J.; MUIR, A. B.; SLUTSKY, E. B.; VITOUSEK, M. N. Effect of food reductions on territorial behavior of Purple-throated Caribs. **The Condor**. v.106: 691-695. 2005.

TIEBOUT, H. M. Mechanism of competition in tropical hummingbirds – metabolic costs of losers and winners. **Ecology**. v.74: 405-418. 1993.

TILFORD, T. The complete book of hummingbirds. 1ed. SanDiego. Thunder Bay Press. 2008. 192p.

TOBALSKE, B. W.; ALTSHULER, D. L.; POWERS, D. R. Take-off mechanics in hummingbirds (Trochilidae). **The Journal of Experimental Biology**. v.207: 1345-1352. 2004.

TORGA, K.; MARÇAL JÚNIOR, O.; FRANCHIN, A. G. A avifauna em uma seção da área urbana de Uberlândia, MG. **Revista Biotemas**. v. 20, n. 1, p. 7-17. 2007.

TROMBULACK, S. C. Assessment of territory value by a tropical hummingbird (*Amazilia saucerottii*). **Biotropica**. v.22: 9-15. 1990.

VALADÃO, R. M.; MARÇAL JÚNIOR, O.; FRANCHIN, A. G. A avifauna no parque municipal Santa Luzia, zona urbana de Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Bioscience Journal**. v. 20, n. 2: 97-108. 2006.

WASER, N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V, WILLIAMS, N.M, OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**. v.77 n.4: 1043-1060. 1996.

WOLF, L. L.; HAINSWORTH, R. F. Temporal patterning of feeding by hummingbirds. **Animal Behavior**. v.25 n.4: 976-989. 1977.

WOLF, L. L., STILES, F. G., HAINSWORTH, F. R. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. **Journal of Animal Ecology**. v.45. n.2: 349-379. 1976.

WOLF, L. L., STILES, F. G. Evolution of a pair cooperation in a tropical hummingbird. **Evolution**. v.24: 759-773. 1970.

WOLF, L. L., HAINSWORTH, F. R. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. **Ecology**. v.52 n.6: 980-988. 1971.

ZAR, J. H. Biostatistical Analysis. 4ed. New Jersey. Prentice-Hal

ANEXOS



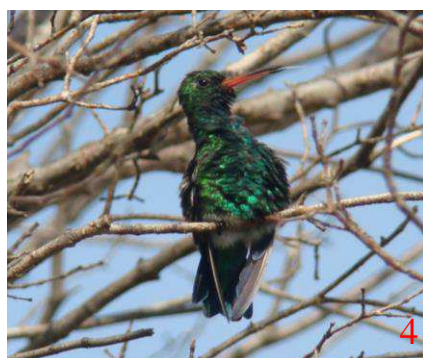
Phaethornis pretrei (Lesson & Delattre, 1839)



Eupetomena macroura (Gmelin, 1788)



Colibri serrirostris (Vieillot, 1816)



Chlorostilbon lucidus (Shaw, 1812)



Polytmus guainumbi (Pallas, 1764)



Amazilia fimbriata (Gmelin, 1788)



Amazilia lactea (Lesson, 1832)



Calliphlox amethystina (Boddaert, 1783)

Anexo 1. Espécies de beija-flores visitantes florais de *Palicourea rigida* registradas no presente estudo. (1) *Phaethornis pretrei* (Lesson & Delattre, 1839); (2) *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788); (3) *Colibri serrirostris* (Vieillot, 1816); (4) *Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812); (5) *Polytmus guainumbi* (Pallas, 1764); (6) *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788); (7) *Amazilia láctea* (Lesson, 1832); (8) *Calliphlox amethystina* (Boddaert, 1783). Fotos: Carlos Henrique Nunes, Liliane Martins de Oliveira e Renata Leal Marques.