

FERNANDA REGIS LEONE

**PLANTAS ORNITÓFILAS, COM ENFOQUE EM *Sinningia sceptrum* (MART.)
WIEHLER (GESNERIACEAE), EM FRAGMENTO DE FLORESTA
ATLÂNTICA: ASPECTOS REPRODUTIVOS E REDE DE INTERAÇÕES
MUTUALÍSTICAS**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Botânica, para obtenção
do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2011

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

L583p
2011

Leone, Fernanda Regis, 1985-

Plantas ornitófilas, com enfoque em *Sinningia sceptrum* (Mart.) Wiehler (Gesneriaceae), em fragmentos de Floresta Atlântica : aspectos reprodutivos e rede de interações mutualísticas / Fernanda Regis Leone. – Viçosa, MG, 2011. ix, 64f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Milene Faria Vieira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. *Sinningia sceptrum* - Fenologia. 2. *Sinningia sceptrum* - Reprodução. 3. Polinização. 4. Plantas - Mata Atlântica. 5. Beija-flor - Mata Atlântica. 6. Gesneriaceae. 7. Botânica. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 583.95

FERNANDA REGIS LEONE

**PLANTAS ORNITÓFILAS, COM ENFOQUE EM *Sinningia sceptrum* (MART.)
WIEHLER (GESNERIACEAE), EM FRAGMENTO DE FLORESTA
ATLÂNTICA: ASPECTOS REPRODUTIVOS E REDE DE INTERAÇÕES
MUTUALÍSTICAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 9 de maio de 2011.

Prof^a Maria Rita de Carvalho-Okano

Prof^o Leandro Freitas

Prof^a Milene Faria Vieira
(Orientadora)

*Por todo carinho e amor,
à minha linda irmã e aos meus pais.*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa e ao curso de pós-graduação em Botânica pela oportunidade de ingresso e ao apoio logístico ao projeto.

À FAPEMIG pela concessão de bolsa e apoio financeiro ao projeto.

À professora Milene Faria Vieira pelos ensinamentos, paciência, profissionalismo e apoio.

Aos professores da banca examinadora pelas sugestões e críticas a esse trabalho.

Aos professores do departamento de Biologia Vegetal pela contribuição à minha formação profissional.

Aos funcionários do departamento de Biologia Vegetal e da Mata do Paraíso, que sempre me ajudaram com muita disposição.

Ao Reinaldo, pelas ilustrações.

À minha família em especial à minha mãe por sempre me dar apoio e me incentivar. Por acreditarem em mim e por todo amor.

Ao meu pai, que sempre sinto estar ao meu lado.

À minha “maninhu”, Luciana, por toda a paciência que tem comigo. Por sempre me dar motivos para comemorar tudo, tornando quase todos os dias muito alegres. Por ter ido à mata comigo, mesmo sempre reclamando dos mosquitos. Por ter cedido o seu laptop no último mês da minha dissertação, quando o meu resolveu parar de funcionar. Por todo amor!

Ao meu namorado Clever, por ter me ajudado durante todo esse período, acreditando em mim e por sempre me trazer felicidade e amor nos momentos difíceis.

Às muitas amigas que fiz aqui em Viçosa, que sempre me trouxeram muitas alegrias. Especialmente aos amigos botânicos: Clênia e família, Thiago Rolim, Priscyla Maria, Mariana, Zé Martins, Joseane Bessa, Lívia Constâncio, Vanessa Terra, Amanda Soares e Rúbia Fonseca. Essas pessoas por quem tenho amizade e carinho.

À amiga de laboratório Rúbia Fonseca, que foi uma companheira de campo e sempre compartilhou seus conhecimentos comigo.

E a todos que sempre encontrava na mata e paravam para me ouvir falar do meu projeto.

Agradeço a todas as pessoas que passaram pela minha vida nos últimos dois anos e trouxeram colaborações para a realização dessa conquista. Obrigada a todos!

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	4
CAPÍTULO 1: Biologia reprodutiva de <i>Sinningia sceptrum</i> (Mart.) Wiehler (Gesneriaceae) em Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, Minas Gerais	7
RESUMO	7
1.1. INTRODUÇÃO	8
1.2. MATERIAL E MÉTODOS	9
1.2.1. Local de estudo	9
1.2.2. Espécie estudada	12
1.2.3. Coleta e análise dos dados	14
1.2.3.1. Morfologia e biologia floral	14
1.2.3.2. Morfologia das inflorescências e dinâmica de abertura de suas flores	14
1.2.3.3. Fenologia reprodutiva	14
1.2.3.4. Visitantes florais	15
1.2.3.5. Sistema reprodutivo	16
1.3. RESULTADOS	17
1.3.1. Morfologia e biologia floral	17
1.3.2. Morfologia das inflorescências e dinâmica de abertura de suas flores	18
1.3.3. Fenologia reprodutiva	20
1.3.4. Visitantes florais	24
1.3.5. Sistema reprodutivo	25
1.4. DISCUSSÃO	27
1.5. CONCLUSÃO	31
1.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32
CAPÍTULO 2: Interações e estrutura da rede mutualística entre plantas ornitófilas e beija-flores (Aves: Trochilidae) em fragmento de Floresta Atlântica, Viçosa, Minas Gerais	38
RESUMO	38
2.1. INTRODUÇÃO	39
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	40
2.2.1. Local de estudo	40
2.2.2. Registro de floração e identificação das plantas ornitófilas	42
2.2.3. Identificação dos beija-flores	42
2.2.4. Coleta dos Dados	42

2.2.5. Análise dos Dados.....	42
2.3. RESULTADOS.....	44
2.4. DISCUSSÃO	50
2.5. CONCLUSÃO	56
2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
CONCLUSÃO GERAL	64

RESUMO

LEONE, Fernanda Regis, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2011. **Plantas ornitófilas, com enfoque em *Sinningia sceptrum* (Mart.) Wiehler (Gesneriaceae), em fragmento de Floresta Atlântica: aspectos reprodutivos e rede de interações mutualísticas.** Orientadora: Milene Faria Vieira.

Os beija-flores estão entre os mais comuns polinizadores em comunidades vegetacionais neotropicais. Muitas pesquisas sobre a composição da flora ornitófila e suas interações com beija-flores foram realizadas em áreas do domínio da Floresta Atlântica, mas pouco se conhece sobre esse tema em Florestas Estacionais Semidecíduais. Com a necessidade de preencher essa lacuna no conhecimento, foi conduzido, em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, um estudo de caso com o objetivo analisar a biologia reprodutiva da ornitófila *Sinningia sceptrum* e um estudo sobre a rede de interações mutualísticas entre beija-flores e a comunidade de plantas ornitófilas. O fragmento, denominado de Mata do Paraíso, possui 194,3 ha e localiza-se a 20°45'S e 42°54'W, no município de Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais. A floração de *S. sceptrum* é anual-intermediária e sazonal. A intensidade das fenofases reprodutivas foi variável de acordo com disponibilidade hídrica durante a estação chuvosa. Suas flores são diurnas, protândricas e hercogâmicas e, portanto, dependentes de polinizadores. Embora a xenogamia e geitonogamia tenham contribuído igualmente para a produção de frutos e sementes, observou-se o efeito da depressão endogâmica em sementes oriundas da geitonogamia. O polinizador principal de *S. sceptrum* foi o beija-flor *Phaethornis pretrei*; *P. squalidus* foi um polinizador ocasional e *P. ruber* pilhador de néctar. Os resultados do sistema reprodutivo reforçam a dependência de *S. sceptrum* por beija-flores para garantir o seu sucesso reprodutivo. No estudo sobre a rede de interações mutualísticas entre beija-flores e a comunidade de plantas ornitófilas foram identificadas 24 espécies de plantas visitadas por 12 espécies de beija-flores e ficou demonstrada a importância dessas interações para manutenção de ambos os grupos na comunidade. Predominaram espécies das famílias Rubiaceae e Acanthaceae e os beija-flores dos gêneros *Phaethornis* e *Amazilia*, todos com três espécies cada. As interações apresentaram-se altamente aninhada e generalizada e fracamente modular, resultado semelhante ao encontrado em sub-redes, ou seja, restrita a um ou poucos grupos de polinizadores e plantas. Os beija-flores *Phaethornis pretrei*, *P. ruber*, *P. squalidus* e

Thalurania glaucopis apresentaram interações com muitas espécies. Essas interações demonstram que esses polinizadores são fundamentais para manutenção da conexão entre os elementos da rede.

ABSTRACT

LEONE, Fernanda Regis, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, May, 2011. **Ornithophilous plants, focusing on *Sinningia sceptrum* (Mart.) Wiehler (Gesneriaceae) in Atlantic Forest: reproductive aspects and network of mutualistic interactions.** Adviser: Milene Faria Vieira.

Hummingbirds are among the most common pollinators in Neotropical vegetation communities. Many studies have been performed about the composition of the ornithophilous flora and its interactions with hummingbirds in areas of the Atlantic Forest, but little is known in areas classified as Semi Deciduous Forest. With the need to fill this gap in knowledge, was performed in a fragment of the Semi Deciduous Forest, a case study to recognize aspects of the reproductive biology of *Sinningia sceptrum* and a study about a community of ornithophilous plants and their mutualistic interactions with hummingbirds. The fragment, known as the Mata do Paraíso, has 194,3 ha. and is located in 20°45'S and 42°54'W, in the Viçosa, Zona da Mata, Minas Gerais. The flowering of *S. sceptrum* was annual-intermediary and seasonal. The intensity of reproductive phenophases varied according to water availability during the rainy season. Flowers are diurnal, protandry and herkogamy, thus dependent on pollinators. Although xenogamy and geitonogamy equality contribute to produce fruits and seeds, the effect of endogamic depression was observed on germination of seeds from geitonogamy. The main pollinator of *S. sceptrum* was the hummingbird *Phaethornis pretrei*; *P. squalidus* was an occasional pollinator and *P. ruber* was a nectar thief. The results of the reproductive system reinforce the need the dependence of *S. sceptrum* by hummingbirds to ensure the reproductive success of *S. sceptrum*. In the study of mutualistic interactions network between hummingbirds and ornithophilous plant community were identified 24 plant species visited by 12 species of hummingbirds and was shown the importance of these interactions for maintenance of both groups in the community. The families Rubiaceae and Acanthaceae were predominant along with hummingbirds of the genera *Phaethornis* and *Amazilia*, all with three species each. The interactions were highly nested, generalized and weakly modular, a result similar to that found in sub-networks, i.e., restricted to one or a few groups of pollinators and plants. The hummingbirds *Phaethornis pretrei*, *P. ruber*, *P. squalidus* and *Thalurania glaucopis* presented interactions with many species. Those interactions were indicating that these pollinators are essential for maintaining the connection between the network.

INTRODUÇÃO GERAL

As plantas ornitófilas constituem cerca de 10 a 15% das angiospermas de uma floresta, especialmente na região neotropical, portanto importantes componentes de uma comunidade vegetal (FEINSINGER, 1983). A ornitofilia apresenta características especializadas para a polinização por aves, especialmente beija-flores (FAEGRI & VAN DER PILJ, 1980), que utilizam o néctar floral como recurso alimentar. Os beija-flores (Aves: Trochilidae) apresentam cerca de 328 espécies, restritas ao continente americano (SCHUCHMANN, 1999), constituindo o maior grupo de polinizadores vertebrados da região neotropical (BAWA, 1990).

As interações entre plantas e beija-flores apresentam condicionantes peculiares relacionadas às suas correspondências morfológicas, ao comportamento de forrageamento dos polinizadores, à época de floração das plantas, composição e quantidade de néctar, e à distribuição especial dos mesmos (FEINSINGER, 1976; WOLF *et al.*, 1976; FEINSINGER & COLWELL, 1978; KODRIC-BROWN *et al.*, 1984; ROCCA & SAZIMA, 2008). Essas interações, portanto, revelam importantes aspectos ecológicos e evolutivos das comunidades (KODRIC-BROWN *et al.*, 1984).

Em alguns grupos a ornitofilia é a principal síndrome de polinização (BAWA, 1990). No gênero *Sinningia*, de acordo com Chautens & Weber (1999), 66% das espécies são ornitófilas, enquanto a melitofilia, esfingofilia e quiropterofilia ocorre em menor frequência. Outras características reprodutivas também são constantes dentro do grupo, como a hercogamia e a dicogamia protândrica, estratégias que evitam a autopolinização, embora haja autocompatibilidade (SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004; 2005a; 2005b). Portanto, trata-se de um gênero quase que na sua totalidade dependente de polinizadores.

Apesar das síndromes de polinização serem bem documentadas, pouco se sabe a respeito da identificação, comportamento e eficiência dos polinizadores em *Sinningia* (PERRET *et al.*, 2001; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004; 2005a; 2005b). *Sinningia sceptrum* é uma espécie endêmica do Brasil (ARAÚJO *et al.*, 2005), envolvida em poucos estudos (CHAUTENS & WEBER, 1999; PERRET *et al.*, 2001; ARAÚJO *et al.*, 2005; PERRET *et al.*, 2007), em nenhum destes trabalhos essa espécie foi o foco. Perret *et al.* (2001) através da morfologia e da análise do néctar incluiu a espécie na síndrome de ornitofilia.

Embora a ornitofilia tenha sido abordada em diversos estudos de caso, principalmente na região sudeste do Brasil (BRAZ *et al.*, 2000; SINGER & SAZIMA, 2000; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2005b; FREITAS *et al.*, 2006; MACHADO & SEMIR, 2006; VIEIRA *et al.*, 2007; CONSOLARO *et al.*, 2009; SILVA *et al.*, 2010); as interações das comunidades de plantas ornitófilas e de beija-flores ainda foram pouco abordadas e realizados principalmente na Floresta Atlântica (SNOW & TEXEIRA, 1982; SNOW & SNOW, 1986; SAZIMA, 1996; BUZATO *et al.*, 2000; ABREU & VIEIRA, 2004).

Em comunidades, as associações entre plantas e polinizadores formam uma rede entre níveis tróficos distintos, em que as espécies são ligadas por suas interações. A estrutura de uma rede mutualística pode ser interpretada através de diferentes métricas (BASCOMPTE *et al.*, 2003; BLUTHGEN *et al.*, 2006; OLESEN *et al.*, 2007; ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008), que revelam a importância de diferentes processos ecológicos e evolutivos para a organização da biodiversidade (BASCOMPTE & JORDANO, 2007; BASTOLLA *et al.*, 2009)

As análises de diversos sistemas mutualistas demonstram a existência de alguns padrões; como o aninhamento da rede (maior número de interações entre espécies generalistas e entre espécies generalistas e especialistas, e raras interações entre espécies especialistas) (BASCOMPTE *et al.*, 2003), a assimetria das interações (diferentes níveis de dependência e força das interações das espécies que compõem a rede) (BASCOMPTE *et al.*, 2006) e a existência de compartimentos ou módulos dentro das redes (grupos de espécies que apresentam muitas conexões entre si, porém ocorrem poucas conexões entre grupos distintos) (OLESEN *et al.*, 2007). Em redes restritas à um ou poucos grupos de polinizadores e plantas, a estrutura mostrou-se um pouco diferenciada, ainda predominou a assimetria e aninhamento das interações, mas essas redes foram também generalistas e pouco modular (BEZERRA *et al.*, 2009; MELLO *et al.*, 2011).

No município de Viçosa, Minas Gerais, a Mata do Paraíso constitui o seu maior fragmento de Floresta Atlântica; devido ao seu estado de proteção permanente e elevado grau de regeneração de sua vegetação, tornou-se importante refúgio da biota silvestre remanescente, cercado por áreas de cultivo agrícola. Em Floresta Atlântica, com histórico de desmatamento e fragmentação de seus habitats, a compreensão dos processos envolvidos na reprodução das plantas e da estrutura da rede de sistemas mutualísticos

torna-se fundamental para o conhecimento seus processos ecológicos e organizacionais, fomentando ações para o manejo e manutenção das espécies locais.

OBJETIVO GERAL

Foram objetivos estudar a biologia reprodutiva de *Sinningia sceptrum* e as interações entre a flora ornitófila e os beija-flores da Mata do Paraíso. Os objetivos específicos foram:

Sobre *Sinningia sceptrum*:

- Descrever a biologia floral e a morfologia de suas flores e inflorescências
- Estudar a dinâmica de abertura das flores
- Avaliar a fenologia reprodutiva ao longo de dois anos de floração e relaciona-lá às variáveis abióticas (precipitação e temperatura)
- Analisar o sistema reprodutivo
- Identificar os visitantes florais e seus comportamentos de visitas

Sobre as interações entre a flora ornitófila e os beija-flores:

- Identificar as espécies de plantas ornitófilas e beija-flores da Mata do Paraíso
- Identificar as interações entre plantas ornitófilas e beija-flores locais
- Verificar a estrutura da rede através dos valores de aninhamento, modularidade e especialização (comunidade e de cada espécie).
- Distinguir polinizadores principais e ocasionais
- Identificar as plantas essenciais para a manutenção local dos beija-flores

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, C. R. M.; VIEIRA, M. F. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. **Lundiana**, v. 5, n. 2, p. 129-134, 2004.
- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES JR, P. R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, Copenhagen, v. 117, p. 1227-1239, 2008.
- ARAÚJO, A. O.; SOUZA, V. C.; CHAUTEMS, A. Gesneriaceae da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 1, p. 109-135, 2005.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, n. 1, p. 567-593, 2007.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 100, n. 16, p. 9383-9387, 2003.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; OLESEN, J. M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, v. 312, n. 5772, p. 431-433, 2006.
- BASTOLLA, U.; FORTUNA, M. A.; PASCUAL-GARCIA, A.; FERRERA, A.; LUQUE, B.; BASCOMPTE, J. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature**, London, v. 458, n. 7241, p. 1018-1020, 2009.
- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 399-422, 1990.
- BEZERRA, E. L. S.; MACHADO, I. C.; MELLO, M. A. R. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, n. 5, p. 1096-1101, 2009.
- BLUTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLUTHGEN, N. Measuring specialization in species interaction networks. **Biomed Central Ecology**, v. 6, n. 1, p. 9, 2006.
- BRAZ, D. M.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-ANO, R. M. Aspectos reprodutivos de espécies de Acanthaceae Juss. de um fragmento florestal do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres**, v. 47, n. 270, p. 229-239, 2000.
- BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. Convergence, competition, and mimicry in a Temperate community of hummingbird-pollinated flowers. **Ecology**, Oxford, v. 60, n. 5, p. 1022-1035, 1979.

BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinates floras at three Atlantic Florest sites. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 824-841, 2000.

CHAUTEMS, A.; WEBER, A. Shoot and inflorescence architecture in the neotropical genus *Sinningia* (Gesneriaceae). In: KURMANN, M. e HEMSLEY, A. (Ed.). **The evolution of architecture**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1999. p.305-322.

CONSOLARO, H.; TOLEDO, R. D. P.; FERREGUTI, R. L.; HAY, J.; OLIVEIRA, P. E. Distilia e homostilia em espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, n. 4, p. 677-689, 2009.

FAEGRI, K.; VAN DER PILJ, L. **The principles pf pollination ecology**. Oxford: Pergamon Press, 1980. 244.

FEINSINGER, P. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecological Monographs**, v. 46, n. 3, p. 257-291, 1976.

FEINSINGER, P. Coevolution and pollination. In: FUTUYMA, D. e SLATKIN, M. (Ed.). **Coevolution**. Sunderland: Sinauer Associates, 1983.

FEINSINGER, P.; COLWELL, R. K. Community Organization among Neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, v. 18, n. 4, p. 779-795, 1978

FREITAS, L.; GALETTO, L.; SAZIMA, M. Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 258, n. 1, p. 49-61, 2006.

KODRIC-BROWN, A.; BROWN, J. H.; BYERS, G. S.; GORI, D. F. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. **Ecology**, Tempe, v. 65, n. 5, p. 1358-1368, 1984.

MACHADO, C. G.; SEMIR, J. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 1, p. 163-174, 2006.

MELLO, M. A. R.; SANTOS, G. M. D. M.; MECI, M. R.; HERMES, M. G. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. **Acta Oecologica**, v. 37, n. 1, p. 37-42, 2011.

OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L.; JORDANO, P. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 104, n. 50, p. 19891-19896, 2007.

PERRET, M.; CHAUTEMS, A.; SPICHIGER, R.; BARRACLOUGH, T. G.; SAVOLAINEN, V. The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: the tribe Sinningieae (Gesneriaceae) as a case study. **Evolution**, Lancaster, v. 61, n. 7, p. 1641-1660, 2007.

_____. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). **Annals of Botany**, v. 87, n. 2, p. 267-273, 2001.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Non-euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in Southeastern Brazil. **Plant Biology**, v. 6, p. 506-512, 2004.

_____. Chiropterophily in Sinningieae (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet? **Annals of Botany**, v. 95, n. 7, p. 1097-1103, 2005a.

_____. Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 3, p. 441-450, 2005b.

SAZIMA, I. B., S. ; SAZIMA, M. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. **Botanica Acta** v. 109, p. 149-160, 1996.

SCHUCHMANN, K. L. Family Trichilidae (hummingbird). In: HOYO, J.;ELLIOTT, A., *et al* (Ed.). **Handbo of the birds of the world**. Barcelona: Lynx Edicions, 1999. p.468-680.

SILVA, C. A.; VIEIRA, M. F.; AMARAL, C. H. D. Floral attributes, ornithophily and reproductive sucess of *Palicourea longependunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 2, p. 207-213, 2010.

SINGER, R. B.; SAZIMA, M. The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinaceae) by hummingbirds in southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 223, n. 3, p. 221-227, 2000.

SNOW, D. W.; SNOW, B. K. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, Southeastern Brazil. **El Hornero**, v. 12, p. 286-296, 1986.

SNOW, D. W.; TEXEIRA, D. L. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of Southeastern Brazil. **Journal of Ornithology**, v. 123, p. 446-450, 1982.

STILES, F. G. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, v. 56, n. 2, p. 285-301, 1975.

VIEIRA, M. F.; ANDRADE, M. R. S.; BITTENCOURT, N. S.; CARVALHO-OKANO, R. M. D. Flowering phenology, nectary structure and breeding system in *Corymborkis flava* (Spiranthoideae: Tropicidae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 55, n. 6, p. 635-642, 2007

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, p. 349-379,1976.

CAPÍTULO 1: Biologia reprodutiva de *Sinningia sceptrum* (Mart.) Wiehler (Gesneriaceae) em Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, Minas Gerais

RESUMO

Inexistem estudos sobre a biologia reprodutiva em *Sinningia sceptrum*, espécie endêmica do Brasil. Visando preencher essa lacuna, os objetivos foram estudar a sua fenologia reprodutiva, a biologia floral, sistema reprodutivo e a polinização. A coleta de dados foi realizada em população natural localizada na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental - Mata do Paraíso, fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no município de Viçosa, Minas Gerais. A fenologia reprodutiva foi acompanhada de janeiro a abril de 2009 e 2010, em 23 indivíduos de *S. sceptrum* para cada ano. Os resultados foram correlacionados com variáveis climatológicas (precipitação e temperatura). Os eventos de antese foral foram acompanhados diariamente. Para análise do sistema reprodutivo foram realizados testes de polinização manual. De cada fruto oriundo dos testes (10 por teste) foram retiradas 50 sementes para testar a sua germinação. A identificação dos visitantes florais, a frequência de visitação foram feitos por meio de observações diretas, durante 75h, de 2008 a 2010. A floração e a frutificação foram anual-intermediárias e sazonais; a floração ocorreu na estação chuvosa e mostrou-se altamente síncrona em 2009 e assíncrona em 2010. Em 2009, as fenofases foram mais intensas comparadas a 2010, possivelmente em resposta às condições de precipitação. A xenogamia e geitonogamia contribuem igualmente para produção de frutos e sementes, observou-se a menor germinação de sementes de oriundas da geitonogamia. A produção de frutos em polinização cruzada foi significativamente igual à da polinização aberta, mostrando a eficiência do polinizador. O polinizador principal foi o beija-flor *Phaethornis pretrei* (86,27% das visitas legítimas); *Phaethonis squalidus* foi considerado polinizador ocasional (13,73% das visitas legítimas). *Sinningia sceptrum* apresenta características reprodutivas semelhantes a outras espécies do gênero, em especial a dependência por polinizador para garantir o seu sucesso reprodutivo. Esse fato demonstra a importância da manutenção dessas interações mutualísticas para a conservação da planta.

Palavras-chaves: beija-flores, floração, hercogamia, mudanças climáticas, protandria.

1.1. INTRODUÇÃO

Gesneriaceae é composta por cerca de 3.000 espécies incluídas em, aproximadamente, 135 gêneros predominantemente tropicais (BURTT & WIEHLER, 1995). Na região neotropical destaca-se a tribo Sinningieae composta por 81 espécies distribuídas em apenas três gêneros: *Sinningia* Nees, *Vanhouttea* Lemaire e *Paliavana* Vandelli (PERRET *et al.*, 2007; SMITH *et al.*, 1997). As espécies dessa tribo ocorrem da América Central ao Norte da Argentina; a Floresta Atlântica do Sudeste do Brasil é o seu centro de diversidade e de dispersão (PERRET *et al.*, 2007). *Sinningia* engloba 68 espécies (CHAUTEMS *et al.*, 2010) que apresentam alto nível de endemismo (CHAUTEMS & WEBER, 1999); desse total, 50 espécies encontram-se em território brasileiro (CHAUTEMS *et al.*, 2000). Recentemente foram descritos mais seis táxons para o Brasil (CHAUTEMS *et al.*, 2010).

Perret *et al.* (2007) abordaram aspectos da fenologia da tribo Sinningeae ao estudar os padrões de especiação e diversidade floral desse grupo. Espécies de *Sinningia* do sudeste brasileiro geralmente florescem uma vez por ano, nos meses de dezembro a fevereiro, ou seja, na estação chuvosa (PERRET *et al.*, 2007). Já espécies de *Paliavana* e *Vanhouttea*, na mesma região, florescem entre março e maio, período de transição da estação chuvosa para seca (PERRET *et al.*, 2007). As divergências fenológicas dessa tribo foram associadas com variações nas condições climáticas locais, uma vez que espécies simpátricas apresentaram sobreposição de floração, enquanto o mesmo não ocorreu com espécies alopátricas (PERRET *et al.*, 2007).

A autocompatibilidade é uma estratégia reprodutiva comum em Gesneriaceae, inclusive em espécies de *Sinningia*, mas a autopolinização espontânea é limitada por mecanismos, tais como, hercogamia associada à dicogamia protândrica (FRANCO & BUZATO, 1992; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004, 2005a, 2005b; MARTÉN-RODRÍGUEZ & FENSTER, 2008) ou protogínica (MARTÉN-RODRÍGUEZ & FENSTER, 2008; CHEN *et al.*, 2009; MARTÉN-RODRÍGUEZ *et al.*, 2009) ou, ainda, pela enantiostilia (GAO *et al.*, 2006). Por isso, a autopolinização espontânea é restrita a poucas espécies (CLAYBERG, 1996; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004). Por exemplo, Chen *et al.* (2009) observaram que a expressão variável da hercogamia, em *Gesneria citrina* Urb. facilitou a autopolinização em flores com curta distância entre os órgãos reprodutivos. De acordo com esses autores, essa estratégia é importante em ambientes com baixa densidade de

polinizadores. A restrição à autofecundação ressalta a importância dos polinizadores para essa família.

De acordo com Chautems & Weber (1999), 66% das espécies de *Sinningia* são ornitófilas e 20% melitófilas; as demais apresentam outras síndromes florais como quiropterofilia (SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2005a) e esfingofilia (PERRET *et al.*, 2003). Apesar de informações gerais sobre as síndromes de polinização serem bem documentadas no gênero (CHAUTEMS & WEBER, 1999; PERRET *et al.*, 2001), pouco se sabe a respeito da identificação, comportamento e eficiência dos polinizadores (SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004; 2005a; 2005b).

Sinningia sceptrum (Mart.) Wiehler é restrita do Brasil, ocorre em locais abertos, por vezes alagados, distribui-se em Minas Gerais e do Rio de Janeiro ao sul da Bahia (ARAÚJO *et al.*, 2005), nos domínios da Floresta Atlântica e Cerrado (ARAÚJO & CHAUTEMS, 2010). Poucos estudos envolveram essa espécie. Chautems & Weber (1999) estudaram a estrutura de sua inflorescência e de outras espécies do gênero. Perret *et al.* (2001) registraram a concentração de açúcares do néctar extraído de uma única flor de *S. sceptrum* e associaram os resultados à síndrome de polinização. Deste modo, foi objetivo estudar os aspectos reprodutivos de *S. sceptrum*, destacando-se a fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral, as interações com polinizadores e o sistema reprodutivo.

1.2. MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1. Local de estudo

O estudo foi conduzido na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental - Mata do Paraíso, fragmento pertencente à Universidade Federal de Viçosa, no município de Viçosa, Zona da Mata mineira. A Mata do Paraíso possui 194,3 hectares com altitude entre 690 e 870 m e encontra-se entre as coordenadas 20°45'S e 42°55'W (BRAZ *et al.*, 2002; RIBON, 2005). O clima é classificado como Cwb pelo sistema de Köppen (1948), ou seja, mesotérmico com verões quentes e chuvosos e invernos frios e secos; a temperatura média anual é de 21,8 °C e a precipitação anual de 1.300 a 1.400 mm (CASTRO *et al.*, 1983). O período chuvoso ocorre de outubro a março e a estação seca de abril a setembro (Figura 1.1).

Sua vegetação original é de Floresta Estacional Semidecidual (VELOSO *et al.*, 1991), que faz parte dos domínios da Floresta Atlântica (RIZZINI, 1997). Atualmente a área é composta por um mosaico vegetacional em diferentes estádios sucessionais, entremeada por pequenas áreas brejosas de vegetação fechada (SILVA JR., 2002).

Os indivíduos de *Sinningia sceptrum* encontraram-se principalmente próximos à entrada da trilha dos Gigantes, na beira da estrada de acesso à sede, em uma área de cerca de 570 m², onde foram realizados os estudos. Esse local é caracterizado pela vegetação aberta com espécies pioneiras, cercado de um lado pela estrada e do outro pela mata de dossel fechado. Não foram encontrados indivíduos de *S. sceptrum* na área de mata, enfatizando a importância de ambientes ensolarados para a ocorrência da espécie. No entanto, com o avanço da mata, está ocorrendo a redução da área desse núcleo populacional de *S. sceptrum*. Poucos representantes são encontrados às margens da represa; entretanto, o acesso difícil, inviabilizou o trabalho com esses indivíduos.

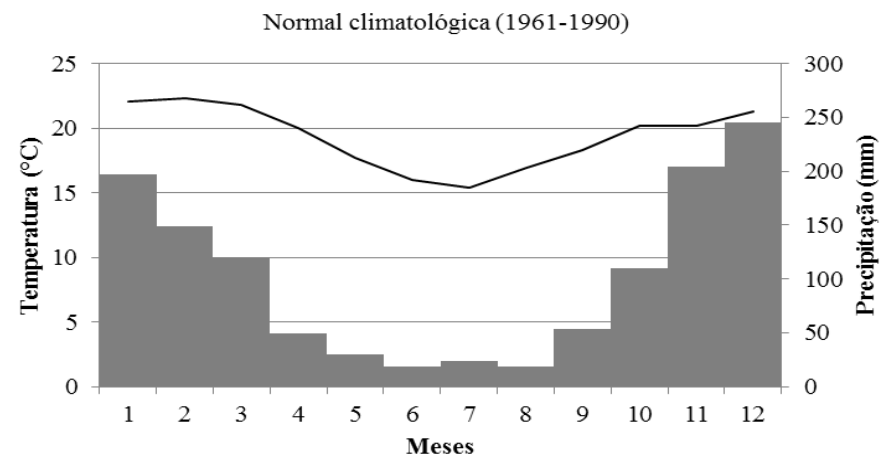
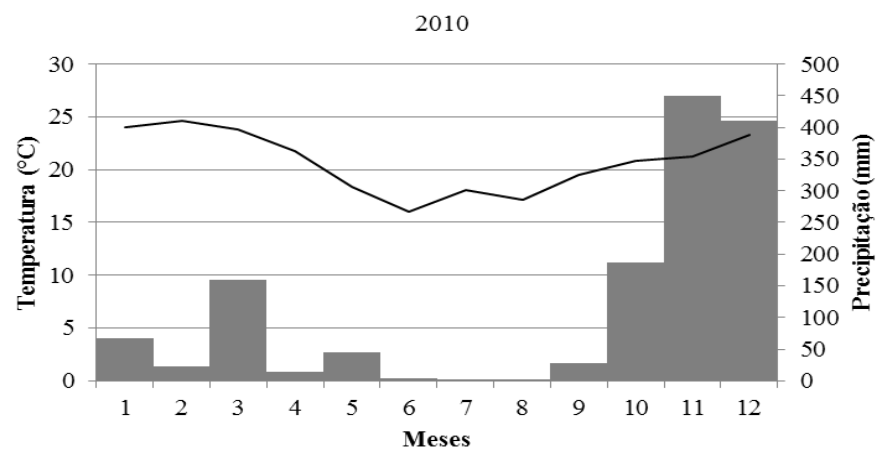
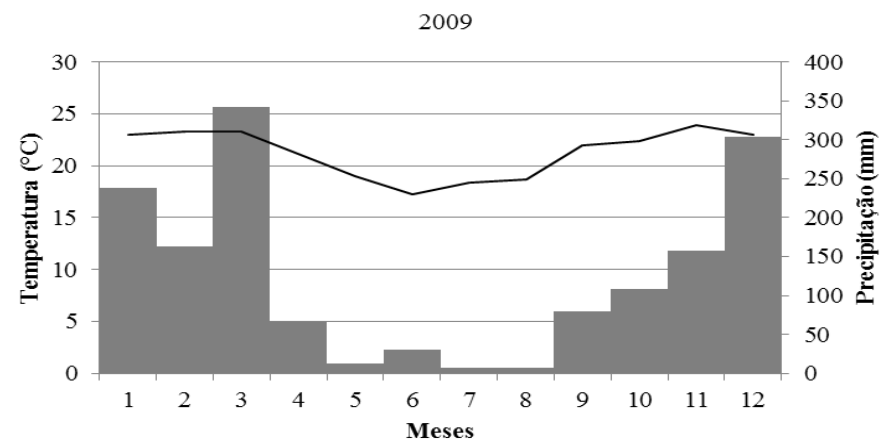
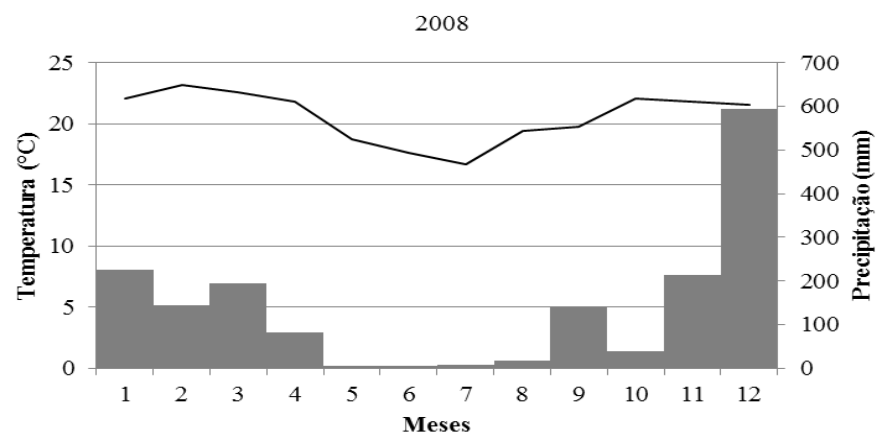


Figura 1.1: Diagramas climatológicos no município de Viçosa, Minas Gerais nos anos de 2008, 2009 e 2010, e a normal climatológica (1961-1990). Barras referentes à precipitação (mm), linha referente à temperatura (°C). Fonte dos dados: Estação automática INMET – Viçosa.

1.2.2. Espécie estudada

Sinningia sceptrum (Figura 1.2) é erva com caule subterrâneo (tubérculo) e aéreo; este último ocorre apenas durante a estação chuvosa. O caule aéreo alcança até 2,5 m de altura e raramente se ramifica. As folhas são 3(-4)-verticiladas e curtamente pediceladas. As inflorescências são racemosas (mais detalhes em Chautems & Weber, 1999), possuem 1-2(-3) flores na axila de brácteas sésseis, distribuídas em 1-21 verticilos; cada verticilo possui 3-4 brácteas (Figura 1.2A). As flores são pediceladas, com cálice verde, apresentam corola gibosa, tubular, zigomorfa (Figura 1.2B), vermelho-rosada. O androceu apresenta quatro estames didínamos, epipétalos e um estaminódio. Os filetes são curvos e rosados e as anteras são ditecas, sinânteras, com deiscência rimosa (Figura 1.2C). O gineceu é bicarpelar, constituído por um ovário semi-ínfero com inúmeros óvulos. O nectário floral é composto por duas glândulas maiores, duas laterais isoladas e uma glândula menor, localizadas ao redor do ovário em posição oposta à giba da corola. O fruto é do tipo cápsula fusiforme (Figura 1.2D).

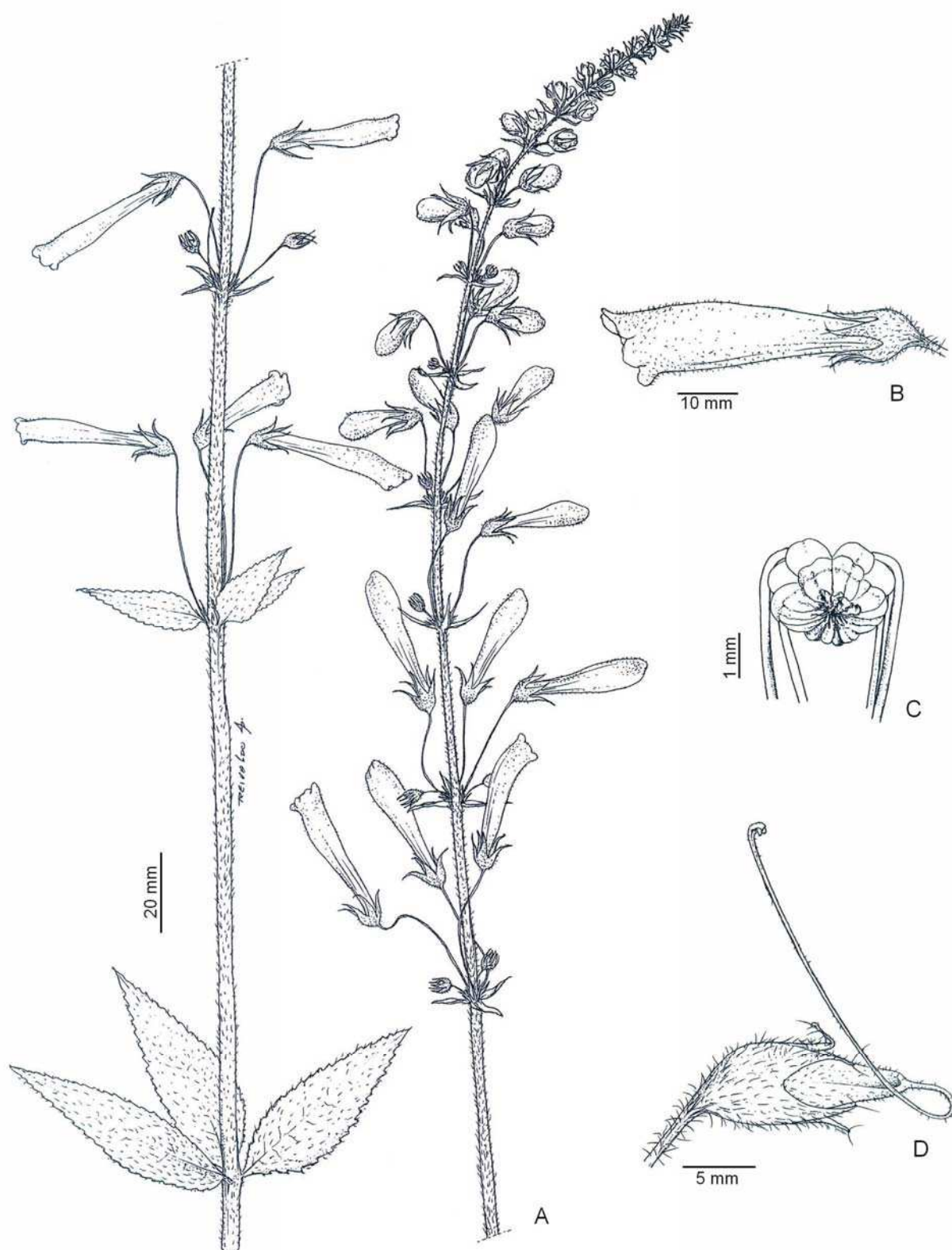


Figura 1.2: *Sinningia sceptrum*. A) Inflorescência tipo racemosa, B) Flor, C) Anteras sinânteras, D) Fruto tipo cápsula com estilete persistente.

1.2.3. Coleta e análise dos dados

1.2.3.1. Morfologia e biologia floral

Foram analisadas 90 flores frescas ou estocadas em etanol 70%. Foram tomadas medidas de: comprimento (incluindo os lobos) e diâmetros do tubo da corola (maior diâmetro) e comprimento dos estames e do pistilo ao longo da antese floral. Desenhos foram confeccionados com auxílio de estereomicroscópio munido de câmara clara.

Botões florais (n = 35) foram acompanhados a cada 24 horas desde a antese até a senescência floral, caracterizada pelo murchamento e, ou queda da flor. Para verificar a receptividade do estigma foi usado peróxido de hidrogênio a 10%, adaptado de Dafni *et al.* (2005), em flores ao longo da antese. A viabilidade do pólen foi estimada em oito flores de quatro indivíduos, pela coloração do citoplasma, usando carmim acético (RADFORD *et al.*, 1974), seguida da contagem de 200 grãos de pólen por flor. Foi verificada a secreção de néctar por meio de glicofita (Combur 10 Test® UX Roche) em flores em pré-antese ensacadas e em flores de inflorescências cortadas e colocadas imediatamente em água, para análise em laboratório.

1.2.3.2. Morfologia das inflorescências e dinâmica de abertura de suas flores

Foram analisadas 37 inflorescências. Nelas foram contados os números de verticilos, de brácteas por verticilos e de flores produzidas por brácteas e por inflorescência.

Nessas inflorescências também foi conduzido o estudo da dinâmica da abertura das flores. As inflorescências foram acompanhadas a cada três dias. Foram registrados os números de botões, de flores e de frutos para cada verticilo. Também foram observadas as fases florais: estaminadas ou pistiladas. Desenhos foram confeccionados para ilustrar essa dinâmica.

1.2.3.3. Fenologia reprodutiva

Para o estudo fenológico, foram avaliados 23 indivíduos de *S. sceptrum* entre os meses de janeiro a abril de 2009 e 2010. A cada três dias, em cada indivíduo amostrado foram contados os números de botões, de flores e de frutos.

A fenodinâmica de floração e de frutificação foi classificada quanto à sua frequência e duração, segundo Newstrom *et al.* (1994). Com base nos dados coletados foi calculada a produção mensal de cada fenofase por indivíduo e o total da população, considerada aqui os indivíduos amostrados por ano. As diferenças de produtividade dos eventos fenológicos reprodutivos de cada mês e ano foram submetidas ao teste de Kruskal-Wallis, seguido pelo teste de Student-Newman-Keuls. Também foi calculado o tempo médio de floração dos indivíduos para cada ano estudado, o qual foi comparado através da Análise de Variação (ANOVA). Foi calculado o índice de atividade mensal, que indica a porcentagem de indivíduos amostrados que apresentaram a fenofase, seguindo a classificação de Bencke & Morellato (2002).

Para avaliar as relações entre a produtividade das fenofases e variáveis climáticas de precipitação total e temperatura média foi calculada a correlação de Spearman (rs) para os eventos fenológicos botões florais, flores e frutos, que apresentaram-se como dados de distribuição não normal. Os dados referentes ao mês de abril foram retirados da amostra, uma vez que o surgimento de novos órgãos reprodutivos não passou do 5º dia desse mês e, portanto, não sofreram influência das suas condições climáticas. Os dados fenológicos empregados nas análises referem-se à produção mensal, não havendo sobreposição entre os meses.

As análises estatísticas foram realizadas através do programa Bioestat 5.0 (AYRES *et al.*, 2007) com probabilidade de 0,05%.

1.2.3.4. Visitantes florais

Por meio de visualizações naturalistas e registros fotográficos foram identificados os visitantes florais de *S. sceptrum*. Foram considerados polinizadores os que contataram os órgãos reprodutivos das flores (visitas legítimas) e pilhadores os que utilizaram os recursos florais sem contatar anteras e estigma. Foi observado o local de deposição do pólen no corpo dos polinizadores.

A abundância relativa dos visitantes florais foi verificada em quatro dias não-consecutivos, durante as florações de 2008, 2009 e 2010. Foi calculada dividindo-se o número de visitas de cada espécie pelo número total de visitas. Foram totalizadas cerca de 24 horas de observações por ano.

Durante os anos de 2009 e 2010 foram verificadas a posição das flores visitadas dentro da inflorescência e sua fase reprodutiva (estaminada ou pistilada), com a finalidade de avaliar se a sequência de flores visitadas favoreceu a geitonogamia ou xenogamia. Como critério adotou-se que: a geitonogamia foi favorecida quando flores pistiladas foram visitadas logo após a visita em flores estaminadas do mesmo indivíduo; e a xenogamia quando flores pistiladas foram visitadas logo após as visitas em flores estaminadas de outro indivíduo.

1.2.3.5. Sistema reprodutivo

Em até 27 indivíduos, foram realizados os seguintes testes de polinização, de acordo com a metodologia de Dafni *et al.* (2005): 1) Agamospermia: flores em pré-antese foram ensacadas e, na antese, o estigma foi cortado; 2) Autopolinização espontânea: flores em pré-antese foram ensacadas e mantidas dessa forma até sua queda ou frutificação; 3) Geitonogamia: flores em pré-antese foram ensacadas; quando os estigmas encontraram-se receptivos receberam grãos de pólen de flores provenientes do mesmo indivíduo; 4) Polinização cruzada: flores em pré-antese foram ensacadas; logo após a antese, as flores foram emasculadas e quando os estigmas encontraram-se receptivos receberam grãos de pólen de flores pertencentes a outros indivíduos; e 5) Polinização aberta (Controle): flores foram marcadas e mantidas expostas à visitação. Os resultados foram submetidos ao teste de Kruskal-Wallis, seguidos pelo teste de Student-Newman-Keuls.

A análise da germinação das sementes foi avaliada utilizando-se dez frutos de cada tratamento. De cada fruto foram retiradas 50 sementes. As sementes foram colocadas para germinar em caixas plásticas do tipo gerbox contendo duas folhas de papel germitest umedecidas com água durante dois meses. Consideraram-se sementes germinadas a partir da protrusão da radícula. As médias de germinação de cada tratamento foram analisadas através do teste de Tukey.

Para quantificar o número de sementes produzidas nos testes de polinização foram utilizados cinco frutos de cada teste. Devido ao tamanho diminuto das sementes, sua contagem é dificultada. Por isso, as sementes de cada fruto foram retiradas e pesadas em balança de precisão. Adicionalmente, foram retirados 1 mg de sementes em cada fruto e contadas. Dessa contagem estimou-se o número de sementes total por fruto através da Fórmula 1.1. Os dados foram submetidos à Análise de Variância.

$$N = \text{massa de todas as sementes} \times n^{\circ} \text{ de sementes da amostra}$$

Fórmula 1.1: Fórmula para estimar o número total de sementes de um fruto (N), baseado na massa de todas as sementes pesada em balança de precisão multiplicada pelo número de sementes em 1 mg amostrada.

As análises estatísticas foram realizadas através do programa Bioestat 5.0 (AYRES *et al.*, 2007) com probabilidade de 0,05%.

1.3. RESULTADOS

1.3.1. Morfologia e biologia floral

As flores de *S. sceptrum* apresentam corola vermelho-rosada, longo-tubulosa, levemente curvada, zigomorfa, e com, em média, $4,66 \pm 0,29$ cm (Max = 5,3, Min = 4,0, N = 90) de comprimento na face adaxial, em média, $4,15 \pm 0,28$ cm (Max = 4,73, Min = 3,39, N = 90) na face abaxial; o maior diâmetro da corola mediu, em média, $1,09 \pm 0,20$ cm (Max = 1,75, Min = 0,4, N = 90). Os quatros estames didínamos, epipétalos, subexsertos possuem, em média, $4,50 \pm 0,28$ cm (Max= 5,2, Min= 3,6) de comprimento.

As flores duraram em média quatro dias (Figura 1.3), com amplitude de três a cinco. A abertura floral iniciou-se por volta das 06h30 e a antese foi marcada pela modificação da disposição dos órgãos reprodutivos. No primeiro dia de antese as flores estavam em fase estaminada com grãos de pólen disponíveis, anteras túrgidas e filetes firmes posicionados abaixo dos lobos superiores da corola. Nesta ocasião, o comprimento do pistilo foi, em média, de $2,61 \pm 0,39$ cm (Figura 1.3A) e estigma não-receptivo. Há, portanto, protandria e uma forte hercogamia. No segundo dia a flor ainda está em fase estaminada; contudo, pode haver redução da disponibilidade do pólen caso tenha sido visitada. Neste dia observou-se o crescimento do pistilo (Figura 1.3B), em média, com $3,56 \pm 0,42$ cm, e o estigma permaneceu não receptivo. A protandria e hercogamia continuam. Durante a fase estaminada, a viabilidade do pólen foi de 95 a 98%.

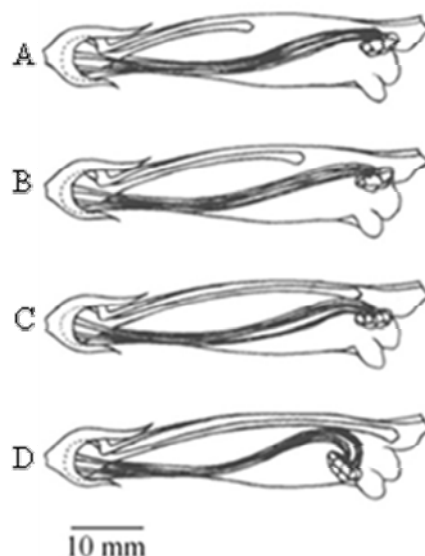


Figura 1.3: Flores de *Sinningia speciosa*, em corte longitudinal. A. Flor no primeiro dia de antese. B. Flor no segundo dia de antese. A e B. Fase estaminada da flor. C. Flor no terceiro dia de antese. D. Flor no quarto dia de antese. C e D. Fase pistilada da flor.

No terceiro dia de antese, iniciou-se a fase pistilada; o estigma se tornou receptivo, e o estilete com, em média, $4,36 \text{ cm} \pm 0,29 \text{ cm}$ de comprimento, atingiu a região do dorso da antera (Figura 1.3C). A hercogamia permaneceu, pois se há pólen residual nas anteras, estes não alcançam o estigma. No quarto dia de antese foi observada redução do ritmo de crescimento do pistilo ($\bar{x} = 4,77 \pm 0,27 \text{ cm}$), o estigma permanece receptivo e as anteras se retraem, posicionando-se na região dorsal da corola (Figura 1.3D). A senescência floral foi caracterizada pela queda da corola e do androceu.

O néctar não foi observado em flores ensacadas. Nas flores analisadas em laboratório, foi observado um pequeno acúmulo de líquido na giba de flores, independente de suas fases, que reagiu positivamente ao teste com glicofita.

1.3.2. Morfologia das inflorescências e dinâmica de abertura de suas flores

As inflorescências foram compostas por, em média, $9,97 \pm 4,97$ verticilos (Max = 21; Min = 1). Em 85% delas, cada verticilo apresentou três brácteas; o restante quatro. Cada bráctea produziu de uma a três flores não simultâneas e as inflorescências produziram, em média, $32,4 \pm 30,5$ flores (Max = 109 ; Min = 3).

A dinâmica de abertura das flores nas inflorescências está representada na Figura 1.4. A abertura das flores é acrópeta e ocorre em ciclos, ou seja, inicia-se nos verticilos basais e, após alcançar os verticilos apicais, retorna aos basais, repetindo o processo.

O primeiro ciclo de abertura de flores iniciou-se com a antese das primeiras flores, na fase estaminada, nos três primeiros verticilos (Figura 1.4A). As flores de um mesmo verticilo raramente abrem-se concomitantemente (Figura 1.4A). Em caso de inflorescências com quatro brácteas foi observado que pares de flores de brácteas opostas se abrem simultaneamente, em um mesmo verticilo. Após cerca de dois dias de abertura das primeiras flores, estas entram na fase pistilada e outras se abrem na fase estaminada, tal como ilustrado na Figura 1.4B. Em uma semana já se observou a formação de frutos (Figura 1.4C), das flores que iniciaram esse ciclo. Em algumas inflorescências a abertura das flores ocorreu em uma sequência helicoidal restrita principalmente a cada três verticilos. Contudo, essa sequência não foi observada com clareza na maioria das inflorescências.

No segundo ciclo observaram-se, além das flores em antese, frutos oriundos das flores do ciclo anterior (Figura 1.4D). Apenas 12 (32,43% da amostra) inflorescências apresentaram um segundo ciclo e, nesse caso, raramente houve a abertura de flores em todos os verticilos. Portanto, a abertura da segunda remessa de flores ocorreu principalmente na região basal e mediana da inflorescência; atingindo, em média, 67,54% (dp= 22,59; Máx= 100%; Min= 25%) dos seus verticilos.

Flores do primeiro e do segundo ciclos abrem-se simultaneamente dentro da inflorescência, porém em verticilos diferentes (Figura 1.4D). Foram observadas flores em antese do segundo ciclo localizadas na base junto com flores do primeiro ciclo localizadas no topo (Figura 1.4D).

Apesar das brácteas produzirem até três flores, como ocorreu em três inflorescências durante a floração de 2009, a abertura dessas flores não ocorre em toda a inflorescência e não segue nenhuma sequência. Portanto, o surgimento das terceiras flores em brácteas não caracteriza um ciclo e parece estar condicionado ao não desenvolvimento ou injúrias nos frutos da bráctea oriundos do primeiro e segundo ciclo.

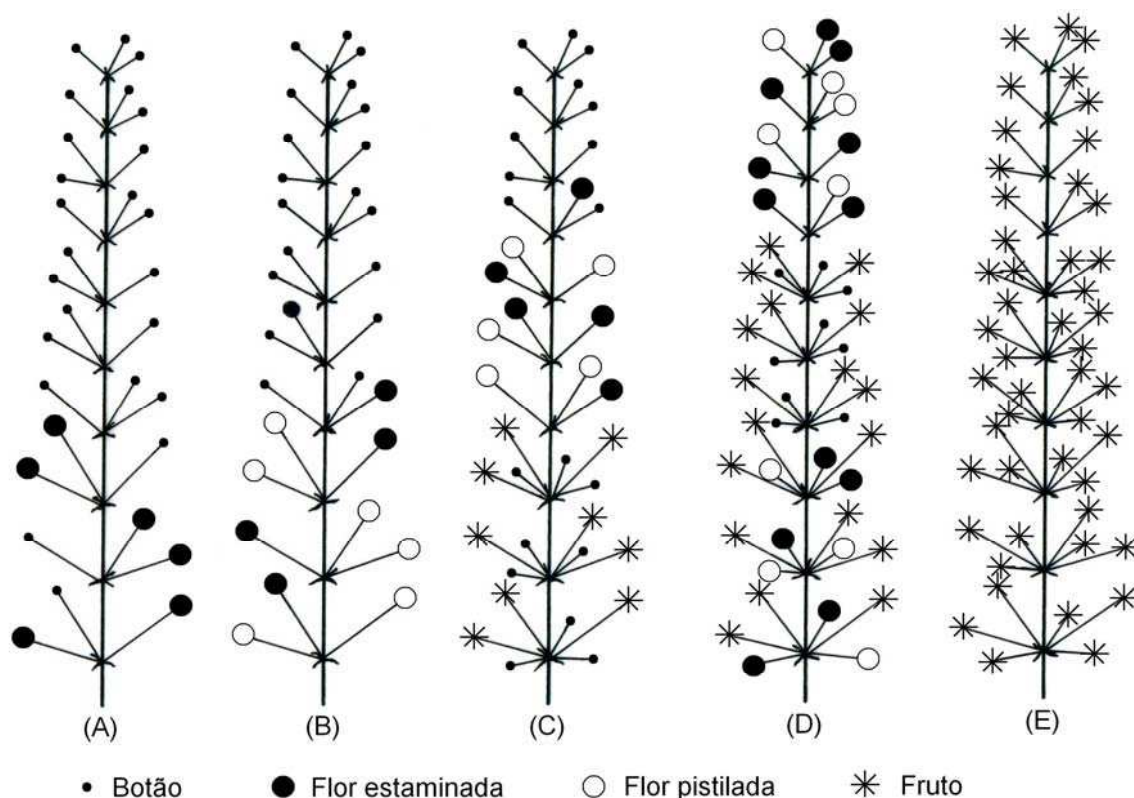


Figura 1.4: Dinâmica de abertura das flores em inflorescências de *Sinningia speciosa*; nos esquemas, as inflorescências estão representadas por 10 verticilos e cada verticilo possui três brácteas. A – Abertura das primeiras flores, em fase estaminada, iniciando o primeiro ciclo de abertura de flores. B – Primeiro ciclo, com abertura de flores em sequência acrópeta e helicoidal, restrita a três verticilos; observam-se flores nas fases km,m estaminada e pistilada. C – Primeiro ciclo, com frutos nos verticilos basais; na região mediana da inflorescência observam-se flores nas fases estaminada e pistilada. D – Segundo ciclo de abertura de flores; observam-se flores do primeiro ciclo abertas no topo da inflorescência. E – Regiões basal e mediana da inflorescência apresentam frutos dos dois ciclos, enquanto o topo apenas frutos oriundos de flores do primeiro ciclo.

1.3.3. Fenologia reprodutiva

Os eventos fenológicos reprodutivos ocorreram durante os meses de janeiro a abril, em 2009 e 2010 (Figura 1.5). A floração e frutificação iniciaram em janeiro e se prolongaram até abril em 2009 e até março em 2010 (Figura 1.5); caracterizando eventos anuais de duração intermediárias. Em 2009, o tempo médio de floração dos indivíduos foi de $28,87 \pm 14,21$ dias (Max = 57; Min = 8) e no ano seguinte foi de $19,76 \pm 19,42$ (Max = 52; Min = 3), estatisticamente diferenciados ($F = 14,17$; $p = 0,0000$).

Entre os dois anos de observação, o ano de 2009 foi marcado pela maior intensidade das fenofases quando comparado ao ano seguinte. A produção de botões florais ocorreu durante todo o episódio reprodutivo, nos dois anos (Figura 1.5). Em 2009, o pico de produção

de botões florais ocorreu durante no final do mês de janeiro. Um segundo pico de menor intensidade foi registrado em 09 de março, oriundo da produção de botões em indivíduos que produziram três flores por brácteas. Em 2010, o auge da fenofase ocorreu entre o final de janeiro e início de fevereiro; em março, as poucas inflorescências que não murcharam, apresentaram um ligeiro acréscimo no número de botões florais. Em 2009, *S. scpetrum* produziu, em média, 50% a mais de botões florais comparado ao produzido no ano seguinte ($H = 5,54$; $p = 0,0186$). No entanto, a produção de botões no mês de janeiro de 2010 foi estatisticamente maior, seguida de valores menores em fevereiro e março deste ano (Tabela 1.1). Em 2009 e 2010, 36% e 58,7% dos botões florais produzidos, respectivamente, não alcançaram a antese floral.

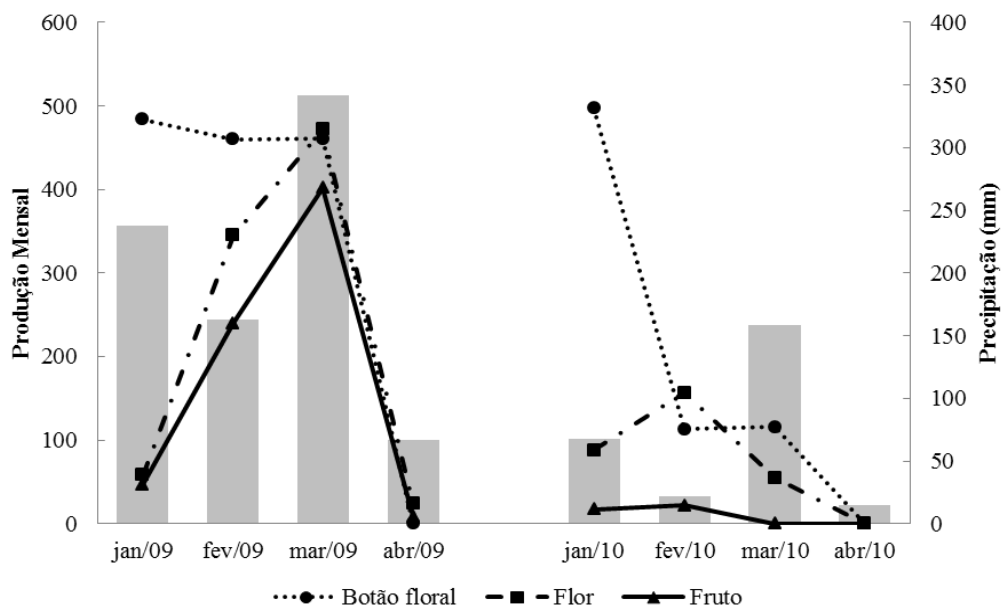


Figura 1.5: Produção mensal de botões florais, flores e frutos na população de *Sinningia scpetrum* de janeiro a abril de 2009 e 2010, em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no município de Viçosa, Minas Gerais. Colunas representam o índice de precipitação.

Tabela 1.1: Valores de posto-médio (DMS) relativos à produção de botões florais, flores e frutos de *Sinningia sceptrum* em 2009 e 2010, em fragmento Floresta Estacional Semidecidual, em Viçosa, Minas Gerais

Mês ano	Botões florais	Flores	Frutos
Janeiro 2009	88,26 ab	70,26 d	74,86 b
Fevereiro 2009	87,84 ab	134,34 ab	131,63 a
Março 2009	66,47 b	142,45 a	149,21 a
Abril 2009	-	69,32 d	73,84 b
Janeiro 2010	93,71 a	81,32 cd	74,36 b
Fevereiro 2010	42,67 c	105,82 bc	80,84 b
Março 2010	38,02 c	74,45 d	70 b
Abril 2010	-	62 d	85,21 b

Letras iguais indicam postos-médios (DMS) estatisticamente iguais nas colunas.

Em 2009, o pico de floração (flores abertas) ocorreu entre a última semana de fevereiro e a primeira de março; em 2010, o pico de floração foi antecipado, mais curto e menos intenso (Figuras 1.5 e 1.6). A maior sobreposição da fenofase foi registrada durante o auge de floração em 2009, 95% dos indivíduos floridos; o mesmo não ocorreu no ano seguinte, quando 34,8% dos indivíduos estavam floridos durante o pico de atividade da floração (Figura 1.6). Em 2010, apenas 60,8% dos indivíduos floresceram, índices de atividade menores que 15% foram registrados na maior parte da floração (Figura 1.6), demonstrando pouca sobreposição da fenofase.

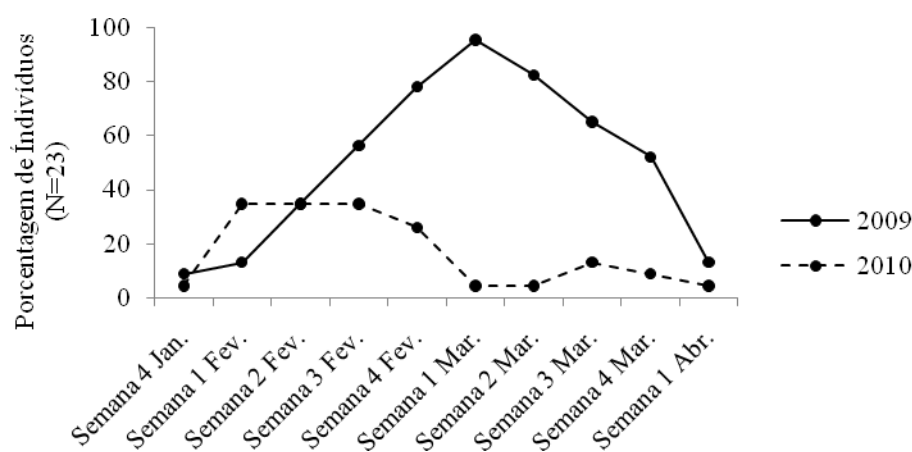


Figura 1.6: Índice de atividade da floração de *Sinningia sceptrum* da floração de 2009 e 2010, em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no município de Viçosa, Minas Gerais.

Em 2009, foram produzidas, em média, $39,1 \pm 32,9$ (Max= 109; Min= 7) flores por indivíduo e, em 2010, $13,04 \pm 20,6$ (Max= 70; Min= 0). A floração entre os anos mostrou-se

significativamente diferentes ($H=15,66$; $p = 0,0001$). Em ambos os anos, em fevereiro, foram observadas produções estatisticamente iguais de flores (Tabela 1.1). O mês de março de 2009 foi o mais produtivo do estudo, seguido pelo mês anterior (Tabela 1.1). Em contrapartida, em março de 2010 apresentou produtividade tão baixa quanto aos meses de abril, período de encerramento da floração (Tabela 1.1).

A quantidade de frutos foi significativamente maior em 2009 (Figura 1.5), ocasião em que foram produzidos em média $31,5 \pm 27,5$ frutos por indivíduo (Max = 89; Min=0), no total 725 frutos. Em 2010, foram produzidos apenas 39 frutos em toda população. Os meses de fevereiro e março de 2009 se destacaram pelas maiores produção de frutos (Tabela 1.1). Durante o desenvolvimento dos frutos a partir de março, as folhas de *S. sceptrum* iniciaram a senescência. Assim, o fechamento da frutificação foi marcado pela secagem de toda parte área das plantas. As sementes dispersaram-se no final da estação chuvosa, em abril, e início da estação seca, em maio. Apresentaram características de sementes anemocóricas: numerosas, leves e de tamanho reduzido (mais detalhes no tópico 1.3.5).

As fenofases reprodutivas não apresentaram correlações intensamente fortes com as variáveis climáticas, especialmente considerando o mês de ocorrência do evento, quando as maiores correlações encontradas foram apenas da frutificação com a precipitação e da floração com a temperatura (Tabela 1.2). As correlações mais expressivas foram o aparecimento de botões florais relacionados às condições climáticas de um mês anterior, além da floração e frutificação relacionadas às condições de precipitação de dois meses anteriores (Tabela 1.2). As normais climatológicas se correlacionaram significativamente apenas para as médias de precipitação; a fenofase botão floral apresentou correlação positiva ($r_s = 0,41$; $p < 0,05$), enquanto a floração e frutificação apresentaram correlações negativas (floração: $r_s = -0,27$; frutificação: $r_s = -0,33$; $p < 0,05$).

Tabela 1.2: Coeficiente de correlação de Sperman (rs) entre as fenofases botão floral, floração e frutificação de *Sinningia sceptrum* e variáveis climáticas e do período de observação referente ao mês do evento (0: janeiro, fevereiro e março) e a dois meses anteriores (1: dezembro, janeiro e fevereiro; e 2: novembro, dezembro e janeiro). Correlações significativas a $p < 0,05$.

	Meses	Botão floral (rs)	Flor (rs)	Fruto (rs)
Precipitação	0	0,19	0,21	0,46
	1	0,53	-	-
	2	-	0,46	0,46
Temperatura	0	-0,24	-0,40	-0,29
	1	-0,53	-	-
	2	-0,23	-	-0,27

1.3.4. Visitantes florais

Foram identificadas três espécies de beija-flores (Aves: Trochilidae) visitando flores de *S. sceptrum*, todas pertencentes à subfamília Phaethornithinae (Tabela 1.3, Figura 1.7). *Phaethornis pretrei* (Figura 1.7A) foi o visitante mais freqüente, com 86,7% das visitas, registradas 38 ondas de visita (Tabela 1.3). Foi, portanto, considerado o polinizador mais efetivo, em especial em 2009, o único a visitar as flores (Tabela 1.3). Esta espécie apresentou rotas de forrageamento definidas; as flores eram visitadas de maneira sequencial e repetitiva em cada onda de visita. Entretanto, em 2010, *P. pretrei* tornou-se um polinizador praticamente ausente e *P. squalidus*, considerado um polinizador ocasional anteriormente (13% das visitas totais), foi predominante, com 85,71% das visitas legítimas desse ano. Em 2010, também foi observado visitas ilegítimas de *P. ruber*, que perfurou a base do tubo da corola, próximo à localização dos nectários florais (Figura 1.7B), em 25 flores (Figura 1.7B), portanto, foi classificado como pilhador.

Durante a floração de 2009 e 2010 foram registradas 227 visitas legítimas. Desse total, foram identificadas a sequência de visita e a fase floral (pistilada ou estaminada), em 209 visitas. Foram registradas 82 visitas a flores pistiladas e 127 a flores estaminadas. Em 51% das visitas às flores pistiladas foi favorecida a geitonogamia, dado que anteriormente foi visitadas flores estaminadas do mesmo indivíduo; enquanto o restante das visitas privilegiou a xenogamia.

Os beija-flores apresentaram, geralmente, um comportamento constante de forrageamento, onde flores da base da inflorescência foram visitadas primeiro, e, posteriormente as flores do topo, seguindo um sentido acrópeto nas visitas.



Figura 1.7: Beija-flores visitantes de *Sinningia sceptrum*. A) *Phaethornis pretrei*, polinizador efetivo. B) *Phaethornis ruber*, pilhador de néctar.

Tabela 1.3: Visitantes florais de *Sinningia sceptrum*: número de visitas registradas em três anos de observação, abundância relativa (%) dos polinizadores acumulado em três anos de observação, comprimento do bico dos beija-flores, local de deposição do pólen e comportamento de visita.

Família/Espécie	Nº de flores visitadas/ano			Abundância relativa (%)	Comp. Bico * (cm)	Local de deposi- ção do pólen	Comporta- mento de visita
	2008	2009	2010				
Phaethornithinae							
<i>Phaethornis pretrei</i> Lesson & DeLatre (1839)	247	178	7	86,27	3,5	Fronte	Polinizador efetivo
<i>Phaethornis squalidus</i> Temminck 1822	27	-	42	13,76	2,4	Cabeça	Polinizador ocasional
<i>Phaethornis ruber</i> Linnaeus, 1758	-	-	25	-	2,2	-	Pilhador de néctar

*Medidas retiradas de Ruschi (1986).

1.3.5. Sistema reprodutivo

Os resultados dos testes de polinização indicaram que *S. sceptrum* é autocompatível e não-agamospérmica (Tabela 1.4). No entanto, foi dependente de polinizadores para produção

de frutos, uma vez que a protandria e hercogamia (ver sessão 1.3.1) acentuada impediram a produção de frutos oriundos da autopolinização espontânea (Tabela 1.4). Não houve diferença significativa entre a produção de frutos nos testes de geitonogamia, xanogamia e polinização aberta, evidenciando a ação eficaz dos polinizadores como vetores de grãos de pólen.

Tabela 1.4: Resultado das polinizações manuais e naturais em flores de *Sinningia sceptrum*, em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no município de Viçosa, Minas Gerais.

Tratamento	N ind	N flores	N frutos	% Frutos
Agamospermia	16	26	0	0
Autopolinização espontânea	24	40	0	0
Geitonogamia	24	46	31	67,4 a
Xenogamia	27	42	33	78,6 a
Polinização aberta	16	173	105	60,7 a

Valores seguidos pela mesma letra dentro da coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Student-Newman Keuls a probabilidade de 0,05%.

Não houve diferença significativa da massa das sementes por fruto e do número estimado de sementes por frutos entre todos os tratamentos (Tabela 1.5). Os frutos apresentaram, em média, $19,07 \pm 9,5$ mg de sementes (Max = 33,1; Min = 2,6) que continham, em média, $1.970 \pm 967,3$ sementes (Max = 3844; Min = 330). Os diminutos tamanhos e pesos das sementes facilitam o transporte pelo vento, caracterizando a anemocoria.

A taxa de germinação de sementes oriundas do tratamento de geitonogamia foi significativamente menor ($F= 10,99$; $p= 0,0005$), em relação às taxas obtidas nos demais tratamentos (Tabela 1.5).

Tabela 1.5: Resultado de médias e desvio-padrão para a massa das sementes por frutos, da estimativa de número de sementes por frutos e germinação de sementes, de frutos oriundos de três tratamentos.

Tratamento	Massa total sementes/fruto (mg)	N sementes/ fruto $x \pm dp$	Germinação $x \pm dp$ *
Geitonogamia	$18,86 \pm 11,73$ a	2.155 ± 1221 a	$8,2 \pm 8,05$ a
Xenogamia	$24,66 \pm 7,62$ a	1.497 ± 982 a	$34,6 \pm 13,1$ b
Polinização aberta	$17,52 \pm 6,67$ a	2.259 ± 627 a	$20,0 \pm 16,05$ b

Valores seguidos pela mesma letra dentro da coluna não diferem estatisticamente entre si a probabilidade de 0,05%. * Aplicado teste de Tukey.

1.4. DISCUSSÃO

A fenologia reprodutiva de *S. sceptrum* foi tipicamente sazonal, florescendo na estação chuvosa; fenômeno comumente observado em florestas tropicais (MORELLATO *et al.*, 1989). A floração na estação chuvosa é vantajosa às plantas também pelo aumento do fotoperíodo e quantidade de nutrientes no solo (MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1992a).

O padrão de floração anual-intermediário apresentado por *S. sceptrum*, na Mata do Paraíso, foi registrado também por Araújo *et al.* (2005) em indivíduos de população da Cadeia do Espinhaço e por Perret *et al.* (2007) em exsicatas de herbário. Assemelha-se ao da maioria das espécies de *Sinningia*, sendo pouco frequentes florações estendidas (> 5 meses) ou curtas (<1 mês) (PERRET *et al.*, 2007; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2005a; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2005b).

A floração e frutificação em *S. sceptrum* foram apenas fracamente correlacionadas com as normais climatológicas de precipitação. Entretanto, se comparadas essas fenofases entre os dois anos de estudo, verificou-se que a intensidade de sua ocorrência parece ser governada principalmente pela disponibilidade hídrica. Segundo Milla *et al.* (2010), os climas sazonais estimulam a sincronia da população, tal como sugere os resultados de índice de atividade de *S. sceptrum* em 2009, quando a estação chuvosa foi típica e sazonal. Em 2010, os baixos e atípicos índices de precipitação, levaram a uma floração pouco abundante e sem sobreposição, reforçando a hipótese da importância da disponibilidade hídrica.

A interferência das mudanças climáticas globais na fenologia das plantas tem sido estudada intensamente em regiões de altas latitudes (BRADLEY *et al.*, 1999; FITTER & FITTER, 2002; PRICE & WASER, 1998; SHERRY *et al.*, 2007), sendo que o aquecimento global colabora para o adiantamento da floração nestas áreas. Na região tropical a fenologia pode ser menos sensível à temperatura, sendo regulada principalmente pela sazonalidade da precipitação (BORCHERT, 1998; OPLER *et al.*, 1976; SCHAIK *et al.*, 1993). Em 2010, choveu 68% a menos que em 2009 e 50% a menos que o registrado nas últimas normais climatológicas. Esse regime refletiu na redução da intensidade das fenofases, da turgidez das flores e do sucesso reprodutivo de *S. sceptrum*.

A dispersão anemocórica das sementes de *S. sceptrum* entre a estação chuvosa e seca difere do comumente observado em Florestas Estacionais Semidecíduais. Spina *et al.* (2001) observaram, na mata de Santa Genebra, em Campinas, maior abundância de diásporos anemocóricos durante o período de seca. Por outro lado, Campos *et al.* (2009) registraram, na Mata do Paraíso, maior quantidade de sementes anemocóricas durante a estação chuvosa. A dispersão de sementes anemocóricas foi relacionada às condições abióticas (especialmente intensidade dos ventos), visto que não há competição por agentes dispersores (MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1992b), e o período seco é o mais favorável para a sua ocorrência. Entretanto em *S. sceptrum*, dado às poucas reservas de suas sementes a germinação precisa ocorrer ainda no final do período chuvoso.

Os beija-flores da subfamília Phaethornithinae são comumente registrados como polinizadores de espécies da tribo Sinningeae (CHAUTEMS *et al.*, 2000; FERREIRA & VIANA, 2010; SANMARTIN-GAJARDO, 2004, 2005b; SNOW & TEXEIRA, 1982) e os dados do presente estudo confirmaram essas observações.

A frequência e eficiência dos polinizadores de *S. sceptrum* foi o aspecto com maior flutuação inter-anual da polinização da espécie. Variações na composição, frequência e efetividade dos polinizadores ao longo dos anos têm sido relatadas (DÍAZ-CASTELAZO *et al.*, 2010; HERRERA, 2005; LÁZARO *et al.*, 2010; PETANIDOU *et al.*, 2008; PETANIDOU & POTTS, 2006), principalmente em plantas entomófilas. Estudos têm mostrado que mudanças inter-anuais das relações mutualísticas de plantas e polinizadores podem ser reflexo, dentre outros fatores, de alterações na abundância de polinizadores e de mudanças no período e abundância das florações (AXIMOFF & FREITAS, 2009; PETANIDOU & POTTS, 2006; PRICE *et al.*, 2005), tal como verificado no presente estudo. Em *S. sceptrum* a baixa produção de flores, em 2010, favoreceu a visita dos beija-flores *P. squalidus* (polinizador ocasional) e *P. ruber* (pilhador) e a redução da visita do seu principal polinizador, *P. pretrei*.

Observa-se que as alterações fenológicas promovidas pelo clima desfavorável provocaram novos padrões de interação entre *S. sceptrum* e seus visitantes florais. Isso demonstra o quanto fenologia das espécies pode comprometer a organização da comunidade e trazer consequências ecológicas e evolutivas em longo prazo (HEGLAND *et al.*, 2009), uma vez que mudanças podem gerar novas sobreposições fenológicas entre espécies, afetando suas relações competitivas e, conseqüentemente, a biodiversidade (POST *et al.*, 2001; RATHCKE

& LACEY, 1985). Essas constatações demonstram a complexidade e flutuação das interações mutualísticas entre plantas e polinizadores, como observado em *S. sceptrum*, em que mudanças foram prontamente observadas de um ano para outro, relacionadas, por exemplo, com a disponibilidade de recurso floral.

As visitas legítimas às flores de *S. sceptrum* ficaram restritas a duas espécies de beija-flores de bico longo. Martén-Rodríguez *et al.* (2009) também observaram que espécies de Gesneriaceae das Antilhas, com flores tubulosas, foram quase exclusivamente polinizadas por uma ou duas espécies de beija-flores. A restrição à visita parece ser imposta pela morfologia floral dessas plantas (longo-tubulosa e ligeiramente curvada), assim o acesso ao néctar é permitido apenas aos beija-flores de bico longo. De fato, em comunidades neotropicais, espécies com corola longo-tubulosa estão associadas à baixa diversidade de beija-flores se comparada às espécies com corola curto-tubulosa (WOLF *et al.*, 1976).

Em espécies de *Sinningia*, além do comprimento da corola, o seu diâmetro também parece afetar a guilda de polinizadores. Por exemplo, SanMartin-Gajardo (2004) encontrou que flores com corola longa (acima de 4 cm) e diâmetro largo (acima de 1,8 cm), como as de *Sinningia douglassi*, foram polinizadas tanto por beija-flores de bico curto (*Leucochloris albicollis* e *Stephanoxis lalandi*), como de bico longo (*P. eurynome*). *Sinningia sceptrum* apresentou corola estreita (cerca de 1 cm), que associada ao seu formado longo-tubular impediu a visita de muitas espécies de beija-flores, especialmente de bico com comprimentos menores, como é o caso do visitante *P. ruber*, que conseguiu apenas pilhar o néctar. Portanto, nessa família, a morfologia floral das espécies ornitófilas é determinante para reconhecimento de seus polinizadores efetivos e pode diferenciar as guildas de beija-flores entre espécies coexistentes.

Em 2009, as flores de *S. sceptrum* pareceram estar inclusas na rota de forrageamento dos indivíduos *P. pretrei*. Porém, em 2010, a baixa visita desse polinizador indicou que *S. sceptrum* foi excluída de sua rota, possivelmente devido à fraca floração e, conseqüentemente, baixa disponibilidade de recurso floral, tanto pela quantidade de flores como pelo imperceptível volume de néctar produzido. Segundo SanMartin-Gajardo & Sazima (2004), a baixa produção de néctar em *Sinningia* parece ser mais uma característica comum em suas espécies, independentemente do polinizador. Perret *et al.* (2001) encontraram baixa concentração de açúcar no néctar de *S. sceptrum* quando comparada a de outras espécies

ornitófilas do gênero. Vale ressaltar, que esses autores analisaram uma única flor e, por isso, são necessários mais estudos para esclarecer essas questões.

Em *S. sceptrum* foi observado a maior frequência de visitação em flores na fase estaminada, semelhante ao observado por Carlson (2008) na Gesneriaceae *Chrysothemis friedrichsthaliana* polinizada por *Phaethornis striigularis*. Segundo esse autor, maior volume de néctar é produzido em flores na fase estaminada, justificando a preferência por essas flores. SanMartin-Gajardo & Sazima (2005b) também registram maiores taxas de visitação por beija-flores em espécies da tribo que produzem mais néctar. Em *S. sceptrum* não foi possível verificar o volume de néctar e suas diferenças entre as fases da flor. Mas, devido às preferências dos polinizadores, as mudanças temporais no volume de néctar podem explicar as diferenças nos números de visitas entre as fases florais. Há, entretanto, necessidade de estudos para confirmar essa possibilidade.

A associação entre hercogamia e dicogamia protândrica, verificada em *S. sceptrum*, é comumente observada em espécie da tribo Sinningieae (SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2004, 2005a, 2005b). Esses mecanismos foram um empecilho à autopolinização espontânea, indicando que a espécie é preferencialmente alógama, o que foi confirmado pela menor germinação de sementes oriundas da geitonogamia em relação aos outros tratamentos.

São inexistentes trabalhos comparando o número de sementes e a porcentagem de germinação entre tratamentos de polinização em *Sinningia*. Ampliando-se para família, Wang *et al.* (2004) encontraram que a produção de sementes em *Titanotrichum oldhamii* foi igual entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada intra-populacional, contudo foi menor em relação a polinização cruzada entre populações diferentes; assim como a germinação em sementes oriundas da geitonogamia foi menor, semelhante ao aqui observado.

A baixa viabilidade das sementes oriundas da geitonogamia evidenciou o efeito da depressão endogâmica, fenômeno que pode estar associado a pequenas populações (ELLSTRAND & ELAM, 1993). Populações reduzidas geralmente perdem a heterozigosidade e diminui o fluxo gênico, o que restringe a sua variabilidade gênica (ELLSTRAND & ELAM, 1993; FRANKHAM, 1996). Entretanto, a depressão endogâmica constitui um mecanismo que limita a autocompatibilidade, favorecendo a manutenção da variabilidade genética da população através do baixo sucesso reprodutivo da endogamia (KNIGHT *et al.*, 2005; PORCHER & LANDE, 2005), tanto pela redução da produção de

sementes como pelo aborto de embriões; esse último caso parece ser o de *S. sceptrum*, dado que a produção de sementes não se diferenciou entre os tratamentos.

Durante o estudo não foi observado o aumento do número de indivíduos no núcleo populacional de *S. sceptrum* (obs. pess.), sendo que as poucas plântulas visualizadas não se desenvolveram. O avanço sucessional da vegetação, no local de estudo, parece impedir o estabelecimento de novos indivíduos, uma vez que *S. sceptrum* ocorre preferencialmente em espaços abertos e ensolarados. Assim as observações indicam que a colonização de novas áreas abertas possa ser essencial para a permanência de espécie na Mata do Paraíso. A repetição de eventos climáticos como em 2010 reduzem a produção de sementes e podem refletir na manutenção da população local de *S. sceptrum*.

As mudanças fenológicas observadas não podem ser interpretadas sem o contexto ecológico no qual a espécie vive; é importante avaliar como os outros componentes do ecossistema são afetados pelas mudanças climáticas e como estes passam a interagir com as plantas sob novas condições ambientais (HEGLAND *et al.*, 2009; VISSER & BOTH, 2005). Esse trabalho contribui, mesmo inicialmente, com informações sobre as consequências de mudanças climáticas sobre a fenologia reprodutiva das espécies; assunto que vem trazendo grande discussão entre os cientistas. Associado ao esclarecimento das estratégias reprodutivas de *S. sceptrum* e suas relações com polinizadores, pode fomentar ações para seu manejo e conservação em suas áreas naturais.

1.5. CONCLUSÃO

- O padrão de floração e frutificação de *Sinningia sceptrum* é anual-intermediário.
- Em condições favoráveis de precipitação (na estação chuvosa), a sua floração é altamente sincrônica.
- As flores se abrem em sequência acrópeta na inflorescência e ocorrem até dois ciclos de abertura de flores.
- As flores apresentam hercogamia e dicogamia protândrica, mecanismos reprodutivos que impedem a autopolinização espontânea. É, portanto, dependente de polinizadores.

- É autocompatível, mas os resultados de germinação de sementes demonstram que essas são produzidas principalmente por xenogamia, em condições de polinização aberta.
- Sementes oriundas de geitonogamia apresentam baixa viabilidade.
- *Phaethornis pretrei* é o polinizador principal.

1.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, A.O., CHAUTEMS, A. *Gesneriaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB007927>). Acessado em: janeiro de 2011.

ARAÚJO, A. O.; SOUZA, V. C.; CHAUTEMS, A. Gesneriaceae da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 1, p. 109-135, 2005.

AXIMOFF, I.; FREITAS, L. Fenologia e Biologia da Polinização de *Erythrina falcata* (Leguminosae) em Floresta Atlântica Montana no Itatiaia, RJ. **Anais do Congresso de Ecologia Brasileiro**, Caxambu, Minas Gerais. 2009.

AYRES, M.; AYRES JR., M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. S. **BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas**. 5. ed. Belém: 2007. 364 p.

BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Comparação entre dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 269-275, 2002.

BORCHERT, R. Responses of Tropical Trees to Rainfall Seasonality and its Long-Term Changes. **Climatic Change**, v. 39, n. 2, p. 381-393, 1998.

BRADLEY, N. L.; LEOPOLD, A. C.; ROSS, J.; HUFFAKER, W. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 96, n. 17, p. 9701-9704, 1999.

BRAZ, D. M.; CARVALHO-OKANO, R. M.; KAMEYAMA, C. Acanthaceae da Reserva Florestal Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 4, p. 495-504, 2002.

BURTT, B. L.; WIEHLER, H. Classification of the family Gesneriaceae. **Gesneriana**, v. 1, p. 1-4, 1995.

CAMPOS, É. P. D.; VIEIRA, M. F.; SILVA, A. F. D.; MARTINS, S. V.; CARMO, F. M. D. S.; MOURA, V. M.; RIBEIRO, A. S. D. S. Chuva de sementes em Floresta Estacional Semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 23, n. 2, p. 451-458, 2009.

CARLSON, J. Hummingbird responses to gender-biased nectar production: are nectar biases maintained by natural or sexual selection? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 275, n. 1644, p. 1717-1726, 2008.

CASTRO, P. S.; VALENTE, O. F.; COELHO, D. T.; RAMALHO, R. S. Intercepção da chuva por mata natural secundária na Região de Viçosa, MG. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 7, p. 76-89, 1983.

CHAUTEMS, A.; BARACHO, G. S.; FILHO, J. A. S. A new species of *Sinningia* (Gesneriaceae) from Northeastern Brazil. **Brittonia**, v. 52, n. 1, p. 49-53, 2000.

CHAUTEMS, A.; LOPES, T. C. C.; PEIXOTO, M.; ROSSINI, J. Taxonomix revision of *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) IV: six new species from Brazil and a long overloes taxon. **Candollea: Journal International de Botanique Systématique**, Geneve, v. 65, n. 2, p. 241-266, 2010.

CHAUTEMS, A.; WEBER, A. Shoot and inflorescence architecture in the neotropical genus *Sinningia* (Gesneriaceae). In: KURMANN, M.; HEMSLEY, A. (Eds.). **The evolution of architecture**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1999. p. 305-322.

CHEN, X.-S.; MARTÉN-RODRÍGUEZ, S.; LI, Q.-J.; FENSTER, C. B. Potential autonomous selfing in *Gesneria citrina* (Gesneriaceae), a specialized hummingbird pollinated species with variable expression of herkogamy. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 51, n. 10, p. 973-978, 2009.

CLAYBERG, C. D. Interspecific hybridization in *Sinningia* (Gesneriaceae). **Baileya**, Ithaca, v. 23, p. 184-194, 1996.

DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBANS, B. C. **Practical pollination biology**. Cambridge: Enviroquest Ltd., 2005. 590 p.

DÍAZ-CASTELAZO, C.; GUIMARÃES JR, P. R.; JORDANO, P.; THOMPSON, J. T.; MARQUIS, R. J.; RICO-GRAY, V. Changes of a mutualistic network over time reanalysis over a 10-years period. **Ecology**, Tempe, v. 91, n. 3, p. 793-801, 2010.

DONATH, T. W.; HOLZEL, N.; OTTE, A. The impact of site conditions and seed dispersal on restoration success in alluvial meadows. **Applied Vegetation Science**, v. 6, n. 1, p. 13-22, 2003.

ELLSTRAND, N. C.; ELAM, D. R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 24, p. 217-242, 1993.

ERIKSSON, O.; EHRLÉN, J. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. **Oecologia**, Berlin, v. 91, n. 3, p. 360-364, 1992.

FAEGRI, K.; VAN DER PILJ, L. **The principles pf pollination ecology**. Oxford: Pergamon Press, 1980. 244 p.

- FERREIRA, P.A.; VIANA, B.F. Pollination biology of *Paliavana tenuiflora* (Gesneriaceae: Sinningeae) in Northeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v.24, n.4, p. 972-977, 2010.
- FITTER, A. H.; FITTLER, R. S. R. Rapid changes in flowering time in british plants. **Science**, Washington, v. 296, n. 5573, p. 1689-1691, 2002.
- FOSTER, B. L.; TILMAN, D. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 91, n. 6, p. 999-1007, 2003.
- FRANCO, A. L. M.; BUZATO, S. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 52, n. 4, p. 661-666, 1992.
- FRANKHAM, R. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. **Conservation Biology**, Boston, v. 10, n. 6, p. 1500-1508, 1996.
- GAO, J.-Y.; REN, P.-Y.; YANG, Z.-H.; LI, Q.-J. The pollination ecology of *Paraboea rufescens* (Gesneriaceae): a buzz-pollinated tropical herb with mirror-image flowers. **Annals of Botany**, London, v. 97, n. 3, p. 371-376, 2006.
- HEGLAND, S. J.; NIELSEN, A.; LÁZARO, A.; BJERKNES, A.-L.; TOTLAND, Ø. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, n. 2, p. 184-195, 2009.
- HERRERA, C. M. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? **American Journal of Botany**, Columbus, v. 92, n. 1, p. 13-20, 2005.
- KNIGHT, T. M.; STEETS, J. A.; VAMOSI, J. C.; MAZER, S. J.; BURD, M.; CAMPBELL, D. R.; DUDASH, M. R.; JOHNSTON, M. O.; MITCHELL, R. J.; ASHMAN, T.-L. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 36, n. 1, p. 467-497, 2005.
- KÖPPEN, W. **Climatologia: con un studio de los climas de la tierra**. México: Fondo de Cultura Económica, 1948. 479 p.
- LÁZARO, A.; NIELSEN, A.; TOTLAND, Ø. Factors related to the inter-annual variation in plants' pollination generalization levels within a community. **Oikos**, Copenhagen, v. 119, n. 5, p. 825-834, 2010.
- MARTÍN-RODRÍGUEZ, S.; ALMARALES-CASTRO, A.; FENSTER, C. B. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 97, n. 2, p. 348-359, 2009.
- MARTÍN-RODRÍGUEZ, S.; FENSTER, C. B. Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. **Annals of Botany**, London, v. 102, n. 1, p. 23-30, 2008.
- MILLA, R.; CASTRO-DÍEZ, P.; MONTSERRAT-MARTÍ, G. Phenology of Mediterranean woody plants from NE Spain: Synchrony, seasonality, and relationships among phenophases. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 205, n. 3, p. 190-199, 2010.

MORELLATO, L.P.C.; RODRIGUES, R.R.; LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semi-decídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 12, p. 85-98, 1989.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais da Serra do Japi. *In*. **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora da Unicamp-Fapesp, 1992a. p. 97-110.

_____. (Eds.). **Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi**.: História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal do Sudeste do Brasil. Campinas: Editora da Unicamp/Fapesp, 111-140 p. 1992b.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, Lawrence, v. 29, n. 2, p. 141-159, 1994.

OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronizarion of anthesis by tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 3, n. 3, p. 231-236, 1976.

PERRET, M.; CHAUTEMS, A.; SPICHIGER, R.; BARRACLOUGH, T. G.; SAVOLAINEN, V. The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: the tribe Sinningieae (Gesneriaceae) as a case study. **Evolution**, Lancaster, v. 61, n. 7, p. 1641-1660, 2007.

PERRET, M.; CHAUTEMS, A.; SPICHIGER, R.; KITE, G.; SAVOLAINEN, V. Systematics and evolution of tribe Sinningieae (Gesneriaceae): evidence from phylogenetic analyses of six plastid DNA regions and nuclear ncpGS. **American Journal of Botany**, Colombus, v. 90, n. 3, p. 445-460, 2003.

PERRET, M.; CHAUTEMS, A.; SPICHIGER, R.; PEIXOTO, M.; SAVOLAINEN, V. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). **Annals of Botany**, London, v. 87, n. 2, p. 267-273, 2001.

PETANIDOU, T.; KALLIMANIS, A. S.; TZANOPOULOS, J.; SGARDELIS, S. P.; PANTIS, J. D. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, Oxford, v. 11, n. 6, p. 564-575, 2008.

PETANIDOU, T.; POTTS, S. G. Mutual use of resources in Mediterranean plant-pollinator communities: how specilalized are pollination web? *In*: WASER, N. M.; OLLERTON, J. (Eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 220-244.

PORCHER, E.; LANDE, R. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression under pollen discounting and pollen limitation. **Journal of Evolutionary Biology**, Boston, v. 18, n. 3, p. 497-508, 2005.

POST, E.; FORCHHAMMER, M. C.; STENSETH, N. C.; CALLAGHAN, T. V. The timing of life-history events in a changing climate. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, London, v. 268, n. 1462, p. 15-23, 2001.

PRICE, M. V.; WASER, N. M. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. **Ecology**, Tempe, v. 79, n. 4, p. 1261-1271, 1998.

PRICE, M. V.; WASER, N. M.; IRWIN, R. E.; CAMPBELL, D. R.; BRODY, A. K. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: a seven-year study. **Ecology**, Tempe, v. 86, n. 8, p. 2106-2116, 2005.

RADFORD, A. E.; DICKSON, W. C.; MASSEY, J. R.; BELL, C. R. **Vascular plant systematics**. New York: Harper & Row, 1974. 891 p.

RATHCKE, B.; LACEY, E. P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 16, p. 179-214, 1985.

RIBON, R. Demarcação de uma grade de trilhas no Centro de Pesquisas da Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 29, n. 1, p. 151-158, 2005.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. 2. ed. Rio de Janeiro: Ambito Cultural Edições, 1997. 747 p.

SANMARTIN-GAJARDO, I. Biologia da polinização das espécies da tribo Sinningieae (Gesneriaceae) no sudeste do Brasil. (Tese de Doutorado). Universidade de Campinas, 2004.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Non-euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in Southeastern Brazil. **Plant Biology**, New York, v. 6, p. 506-512, 2004.

_____. Chiropterophily in Sinningieae (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet? **Annals of Botany**, London, v. 95, n. 7, p. 1097-1103, 2005a.

_____. Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 441-450, 2005b.

SCHAIK, C. P. V.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 24, p. 353-377, 1993.

SHERRY, R. A.; ZHOU, X.; GU, S.; ARNONE, J. A.; SCHIMEL, D. S.; VERBURG, P. S.; WALLACE, L. L.; LUO, Y. Divergence of reproductive phenology under climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 1, p. 198-202, 2007.

SILVA JR., W. M. **Caracterização florística e fitossociológica da regeneração natural de dois trechos de uma floresta estacional semidecidual do município de Viçosa - MG**. (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2002.

SMITH, J. F.; WOFRAM, J. C.; BROWN, K. D.; CARROLL, C. L.; DENTON, D. S. Tribal relationships in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 84, n. 1, p. 50-66, 1997.

SNOW, D. W.; TEXEIRA, D. L. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of Southeastern Brazil. **Journal of Ornithology**, Lawrence, v. 123, p. 446-450, 1982.

SPINA, A. P.; FERREIRA, W. M.; LEITÃO FILHO, H. D. F. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 15, n. 3, p. 349-368, 2001.

STILES, F. G. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, Tempe, v. 56, n. 2, p. 285-301, 1975.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1991. 584 p.

VISSER, M. E.; BOTH, C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 272, n. 1581, p. 2561-2569, 2005.

WANG, C.-N.; MÖLLER, M.; CRONK, Q. C. B. Aspects of sexual failure in the reproductive processes of a rare bulbiliferous plant, *Titanotrichum oldhamii* (Gesneriaceae), in subtropical Asia. **Sex Plant Reprod**, v. 17, n. 1, p. 23-31, 2004.

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

CAPÍTULO 2: Interações e estrutura da rede mutualística entre plantas ornitófilas e beija-flores (Aves: Trochilidae) em fragmento de Floresta Atlântica, Viçosa, Minas Gerais

RESUMO

Estudos das relações entre plantas e beija-flores são bem documentados em áreas do domínio de Floresta Atlântica, excetuando-se áreas de Floresta Estacional Semidecidual. Os objetivos foram identificar as interações entre plantas ornitófilas e beija-flores de fragmento de Floresta Estacional Semidecidual localizado no município de Viçosa, Minas Gerais, e caracterizar estruturalmente a rede dessas interações. Nos últimos anos, o interesse científico sobre estudos de redes de interação entre plantas e polinizadores tem aumentado, trazendo novas perspectivas em estudos de comunidade. O fragmento estudado possui 194,3 ha. e denomina-se Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso. O trabalho foi conduzido de dezembro de 2009 a novembro de 2010. As plantas floridas foram mensalmente observadas (seis horas/mês) para identificação dos beija-flores visitantes e registro do número de visitas. Para análises dos dados foi montada a matriz binária das interações, utilizada para calcular os valores de aninhamento, modularidade e especialização. A rede foi composta por 24 espécies ornitófilas e 12 espécies de beija-flores. Predominaram espécies das famílias Rubiaceae e Acanthaceae e beija-flores dos gêneros *Phaethornis* e *Amazilia*, todos com três espécies cada. As interações apresentaram aninhamento ($NODF = 0,54$; $p \leq 0,001$) maior do que encontrado em redes que incluem vários grupos de plantas e polinizadores, chamadas de redes inteiras ou completas. A rede foi fracamente modular ($M = 0,28$; $p = 0,01$), com cinco módulos) e altamente generalizada ($H'_2 = 0,45$ $p < 0,0001$) semelhante ao encontrado em sub-redes. As interações se concentraram nos beija-flores *Phaethornis pretrei*, *P. ruber*, *P. squalidus* e *Thalurania glaucopis*; indicando que essas espécies são fundamentais para manutenção da conexão entre os elementos da rede.

Palavras-chaves: aninhamento, especialização, fenologia, generalização, modularidade, redes complexas.

2.1. INTRODUÇÃO

Mutualismos são interações entre indivíduos de espécies diferentes que trazem benefícios para todos os envolvidos. As interações mutualísticas conectam organismos de uma mesma comunidade, formando redes complexas de interdependência (BASCOMPTE & JORDANO, 2006). A principal característica das redes é o padrão assimétrico de aninhamento, onde um núcleo de espécies generalistas que interagem entre si e espécies especialistas, que interagem com o núcleo. Essa organização das interações entre duas categorias de organismos tem sido observada com frequência em sistemas de mutualismo facultativo como polinização e dispersão (BASCOMPTE *et al.*, 2003), mutualismo obrigatório entre peixe e limpadores (GUIMARÃES *et al.*, 2007) e até mesmo em relações antagonicas entre plantas hospedeiras e lianas (SFAIR *et al.*, 2010).

Redes mutualísticas entre plantas e animais são consideradas modeladores da biodiversidade (BASCOMPTE & JORDANO, 2007; BASCOMPTE *et al.*, 2006; JORDANO *et al.*, 2006), especialmente interações de polinização que são fundamentais para reprodução de cerca de 90% das angiospermas tropicais (BAWA, 1990). A perda de interações pode ter consequência negativa para reprodução das plantas e levar a extinção de espécies (MEMMOTT *et al.*, 2004). Contudo, as redes mutualísticas mostram-se robustas, com características estruturais que as tornam tolerantes aos distúrbios ambientais (BEZERRA *et al.*, 2009; MEMMOTT *et al.*, 2004).

As redes de polinização são formadas pelo conjunto de plantas e polinizadores, que podem apresentar várias características florais semelhantes e polinizadores específicos. As plantas ornitófilas constituem uma importante fração da flora de uma comunidade, cerca de 10 a 15% das angiospermas de uma floresta, especialmente na região neotropical (FEINSINGER, 1983). Essas plantas apresentam características florais distintas: cores vivas, especialmente vermelha, amarela ou combinação de ambas, néctar copioso, ausência de odor, corola tubulosa e nectários distantes das anteras e dos estigmas (FAEGRI & VAN DER PILJ, 1980); tornando-as atrativas para beija-flores, principais polinizadores vertebrados do neotrópico (BAWA, 1990).

No Brasil, são conhecidas muitas interações entre essas aves e suas plantas (SINGER & SAZIMA, 2000; SANMARTIN-GAJARDO & SAZIMA, 2005b; ARAÚJO & OLIVEIRA, 2007; ARRUDA *et al.*, 2007; VIEIRA *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2010). Entretanto, estudos

em território nacional que tenham abordado as interações entre comunidades de plantas ornitófilas e beija-flores ainda são escassos (SNOW & TEXEIRA, 1982; SNOW & SNOW, 1986; BUZATO *et al.*, 2000; ARAUJO & SAZIMA, 2003; ABREU & VIEIRA, 2004; LEAL *et al.*, 2006; ROCCA & SAZIMA, 2008; MACHADO, 2009) e foram realizados principalmente em Floresta Atlântica. Trabalhos integrando interações entre plantas e beija-flores e conceitos relacionados a redes complexas são raros (DALSGAARD *et al.*, 2008) e inexistem para o bioma. Porém ajudam a elucidar a importância de diversos padrões ecológicos e evolutivos determinantes da biodiversidade (BASCOMPTE *et al.*, 2003; BASTOLLA *et al.*, 2009) e a fomentar a elaboração de ações prioritárias de manutenção do ecossistema, especialmente nos domínios de Floresta Atlântica, considerados altamente ameaçados (MYERS, 2000).

O objetivo foi identificar as associações mutualísticas entre plantas ornitófilas e beija-flores na Mata do Paraíso, maior fragmento de Floresta Atlântica do município de Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais, diferenciando polinizadores principais e ocasionais. Buscou-se responder às seguintes questões:

- A rede formada por beija-flores e plantas ornitófilas é aninhada?
- As espécies da rede são mais generalistas ou especialistas?
- Quais as espécies de plantas e de beija-flores são conectoras das interações?

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. Local de estudo

O estudo foi conduzido na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental - Mata do Paraíso, fragmento pertencente à Universidade Federal de Viçosa, no município de Viçosa, Zona da Mata mineira, durante o período de dezembro de 2009 a novembro de 2010. A Mata do Paraíso possui 194,3 hectares com altitude entre 690 e 870 m e encontra-se entre as coordenadas 20°45'S e 42°55'W (BRAZ *et al.*, 2002; RIBON, 2005). O clima é classificado como Cwb pelo sistema de Köppen (1948), ou seja, mesotérmico com verões quentes e chuvosos e invernos frios e secos; a temperatura média anual é de 21,8 °C e a precipitação anual de 1.300 a 1.400 mm (CASTRO *et al.*, 1983). O período chuvoso ocorre de outubro a março e a estação seca de abril a setembro (Figura 2.1A). Durante o período de estudo, a

distribuição da precipitação foi anormal. Os meses de janeiro e fevereiro apresentaram índices de precipitação inferiores às normais climatológicas, caracterizando um período de seca durante a estação chuvosa e a estação seca se prolongou até meados de outubro (Figura 2.1B). A vegetação original é Floresta Estacional Semidecidual (VELOSO *et al.*, 1991), o qual faz parte dos domínios da Floresta Atlântica (RIZZINI, 1997). Atualmente o local é composto por um mosaico vegetacional de diferentes estádios sucessionais, entremeada por pequenas áreas brejosas (SILVA JR., 2002).

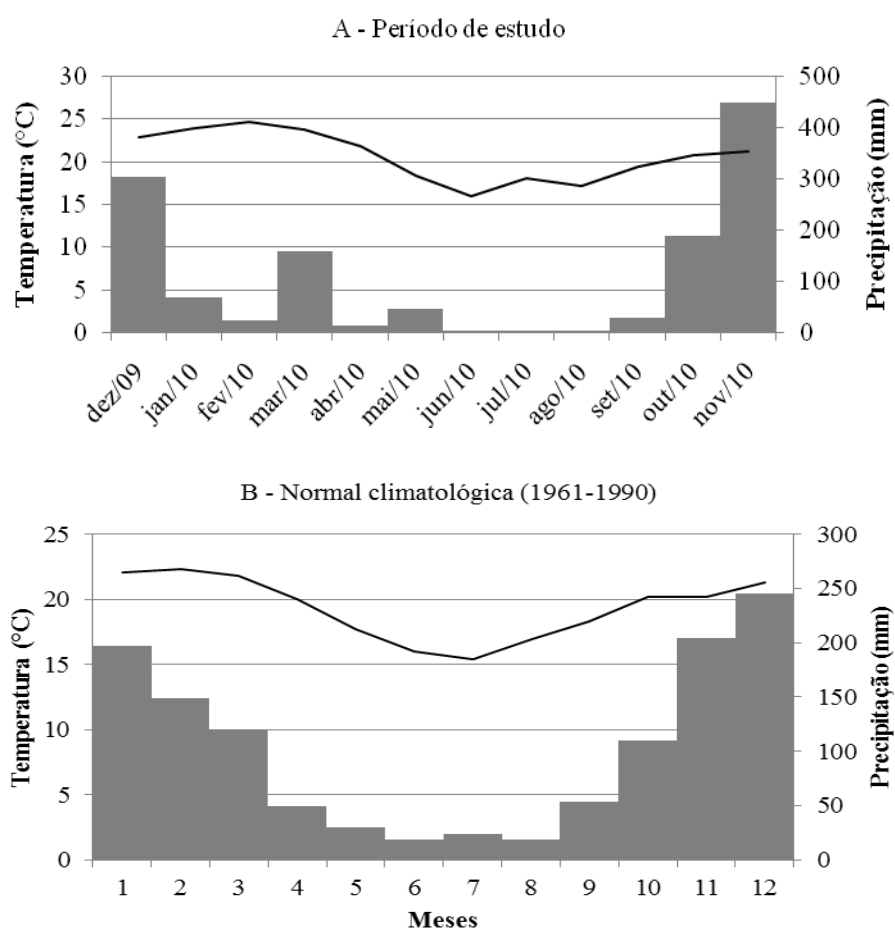


Figura 2.1: Diagramas climatológicos no município de Viçosa, MG. A) durante o período de estudo de dezembro de 2009 a novembro de 2010; B) normais climatológicas de 1961 a 1990. Barras referentes à precipitação (mm), linha referente à temperatura (°C). Fonte dos dados: Estação automática INMET – Viçosa.

2.2.2. Registro de floração e identificação das plantas ornitófilas

O período de floração das espécies ornitófilas foi avaliado verificando-se a presença ou ausência de flores. Material testemunho foi coletado (Leone, F.R. 01 a 23) para incorporação no Herbário VIC do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa.

2.2.3. Identificação dos beija-flores

Os beija-flores foram identificados com auxílio de binóculo e, quando possível, foram fotografados para posterior confirmação da identificação. A identificação foi feita seguindo-se o guia de Erize *et al.* (2006).

2.2.4. Coleta dos Dados

O número de visitas dos beija-flores às flores de plantas ornitófilas foi contado realizando-se observações diretas (método de observação focal; Dafni *et al.*, 2005). Foi considerada visita a chegada do beija-flor às flores de uma dada planta até a sua saída do campo de visão. Cada espécie foi observada por seis horas a cada mês de floração, havendo exceções devido à ausência de flores durante os dias de observação, principalmente em *Heliconia simulans*. Nessa espécie que foi difícil identificar flores abertas, durante os meses de floração.

O número de indivíduos e flores visualizadas foi variável, dependendo do período de floração, densidade de indivíduos e área focal para cada espécie. As observações foram feitas principalmente no período da manhã. No total, foram realizadas 437 horas amostrais.

2.2.5. Análise dos Dados

Os dados foram organizados em uma matriz de plantas ornitófilas visitadas por beija-flores, onde as plantas foram listadas nas linhas e as aves nas colunas. Cada célula foi preenchida com o número de vistas legítimas do polinizador *j* a planta *i*. Para calcular o nível de aninhamento, a matriz foi transformada em dados binários de presença e ausência das

interações. O nível de aninhamento foi calculado pela métrica NODF (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008), sendo a significância estimada pelo procedimento de Monte Carlo (1000 aleatorizações) usando o modelo nulo proposto pelo programa (BASCOMPTE *et al.*, 2003). O modelo nulo assume que a probabilidade de interações entre uma planta e um animal é proporcional ao número de interações observadas entre ambas as espécies (BASCOMPTE *et al.*, 2003). Os cálculos foram feitos através do programa ANINHADO (GUIMARÃES JR & GUIMARÃES, 2006).

O nível de organização das interações entre planta e animal em módulos interconectados foi calculado através do índice de modularidade (M), o qual varia de 0 a 1 (GUIMERA & NUNES AMARAL, 2005). Para tanto, foi usado o algoritmo proposto pelo programa Netcarto (GUIMERA & NUNES AMARAL, 2005), o qual também identificou os módulos. A significância dos resultados foi calculada através do procedimento de Monte Carlo (1000 aleatorizações). Os dados foram lançados no programa Pajek 1.24 (BATAGELJ & MRVAR, 2009) para confecção do gráfico energizado pelo Método Kamada-Kawai Free, facilitando a identificação dos módulos e de suas espécies conectoras.

Nível de especialização ou de generalização tem sido estimado apenas por meio da presença ou ausência de interações entre as espécies, sem considerar as frequências de suas interações e as diferenças de dependência entre as espécies. Bluthgen *et al.* (2006) propuseram o uso de duas diferentes métricas para calcular níveis de especialização em redes mutualísticas através da frequência de interações. Para o cálculo dessas métricas foi montada a matriz de interação quantitativa, com o número de visitação observada em cada interação. Assim, o nível de especialização foi medido utilizando os índices H_2' e d_i , os quais variam de 0 (completamente generalizada) a 1 (completamente especializada) (BLUTHGEN *et al.*, 2006). O índice H_2' mede o grau de exclusividade das interações em toda a rede, sendo que valores altos indicam alta partição de nicho (BLUTHGEN *et al.*, 2006). O índice d_i mede o grau de especialização de uma espécie baseado na distribuição das frequências de interações de suas espécies (BLUTHGEN *et al.*, 2006). A significância dos índices foi estimada através do procedimento de Monte Carlo (10000 aleatorizações), usando o modelo nulo de Patefield (BLUTHGEN *et al.*, 2006).

Foram considerados resultados significativos com $p \leq 0,05$. Todos os gráficos de rede foram confeccionados no programa Pajek 1.24 (BATAGELJ & MRVAR, 2009).

2.3. RESULTADOS

A rede de polinização observada entre plantas ornitófilas e beija-flores na Mata do Paraíso foi composta por 36 espécies: 24 de plantas e 12 de beija-flores (Tabela 2.1).

As plantas ornitófilas pertenceram a 15 famílias e 23 gêneros (Tabela 2.1). Destacam-se as famílias Acanthaceae e Rubiaceae, com três espécies cada. Bromeliaceae, Campanulaceae, Malvaceae, Passifloraceae e Orchidaceae foram representadas por duas espécies cada. As outras oito famílias apresentaram apenas uma espécie, como Costaceae, Gesneriaceae e Heliconiaceae.

Tabela 2.1: Espécies ornitófilas (p1 a p24) e tempo de observação em horas (h) para cada espécie e os beija-flores (a1 a a12) da Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais.

Família	Espécies	Códigos	(H)
Acanthaceae	<i>Aphelandra schottiana</i> (Ness.) Profice	p4	24
	<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	p7	22
	<i>Ruellia brevifolia</i> (Pohl) C. Ezcurra	p10	30
Alstromeriaceae	<i>Bomarea edulis</i> (Tussac) Herb.	p11	14
Asteraceae	<i>Mutisia speciosa</i> Aiton ex Ho.	p8	38
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	p17	18
Bromeliaceae	<i>Aechmea lamarchei</i> Mez	p2	8
	<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	p21	16
Buddlejaceae	<i>Buddleja brasiliensis</i> Jacq ex. Spreng	p12	12
Campanulaceae	<i>Lobelia fistulosa</i> Vell.	p6	20
	<i>Centropogon cornutus</i> (L.) Druce	p22	6
Costaceae	<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	p24	20
Fabaceae	<i>Erythrina falcata</i> Benth.	p5	18
Gesneriaceae	<i>Sinningia sceptrum</i> (Mart.) Wiehler	p19	24
Heliconiaceae	<i>Heliconia simulans</i> Lane	p14	1
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	p13	8
	<i>Abutilon bedfordianum</i> (Ho.) A.St.-Hil. & Naudin	p15	6
Orchidaceae	<i>Sacoila lanceolata</i> (Aubl. Garay	p20	6
	<i>Corymborkis flava</i> (Sw.) Kuntze	p23	18
Passifloraceae	<i>Passiflora kermesina</i> Link & Otto	p1	28
	<i>Passiflora speciosa</i> Gardner	p3	58
Rubiaceae	<i>Psychotria nuda</i> (Chan. & Schtdl.) Wawra	p9	12
	<i>Palicourea longipendunculata</i> Gardner	p16	18
	<i>Palicourea marcgravii</i> A.St.-Hil.	p18	12
Subfamília	Beija-flores		

Phaethornithinae	<i>Phaethornis squalidus</i> (Temminck, 1822)	a1
	<i>Phaethornis pretrei</i> (Lesson & Delattre, 1839)	a3
	<i>Phaethornis ruber</i> (Linnaeus, 1758)	a4
	<i>Thalurania glaucopis</i> (Gmelin, 1788)	a2
Trochilinae	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1838)	a5
	<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin, 1788)	a6
	<i>Eupetomena macroura</i> (Gmelin, 1788)	a7
	<i>Florisuga fusca</i> (Vieillot, 1817)	a8
	<i>Amazilia lactea</i> (Lesson, 1832)	a9
	<i>Hylocharis cyanus</i> (Vieillot, 1818)	a10
	<i>Calliphlox amethystina</i> (Boddaert, 1783)	a11
	<i>Amazilia versicolor</i> (Vieillot, 1818)	a12

Durante o estudo foram observados de duas a onze espécies floridas por mês (Figura 2.2), com contínua disponibilidade de flores para os beija-flores. A sobreposição de floração foi comum, principalmente durante a estação chuvosa, quando 67% das espécies floresceram. Metade das espécies floresceu durante a estação seca, com destaque para *Passiflora speciosa*, *Palicourea longipendunculata* e *Aphelandra schottiana*. Essas espécies foram abundantes e com floração intensa.

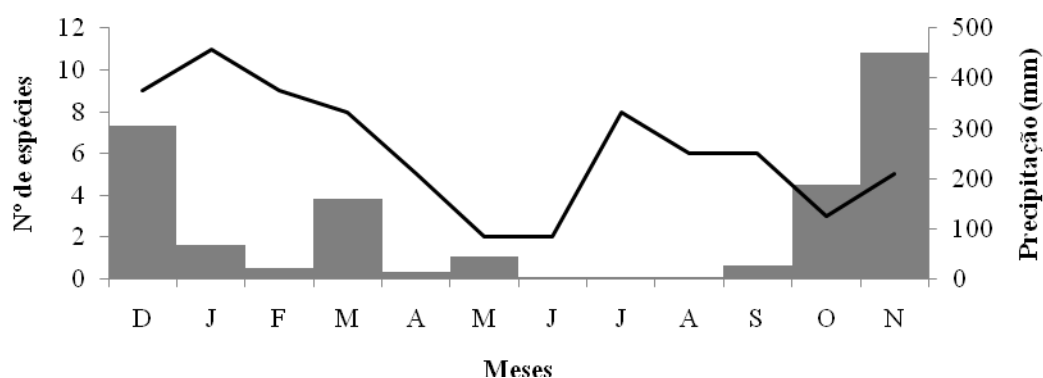


Figura 2.2: Número de espécies ornitófilas em floração na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais, durante o período de dezembro de 2009 a novembro de 2010. Linha representa número de espécies e barras precipitação.

Os maiores períodos de floração foram observados em *Passiflora speciosa* e *Mutisia speciosa*; nove e sete meses, respectivamente (Figura 2.3). Um terço das espécies floresceu ao longo de três meses (Figura 2.3). Cinco espécies tiveram florações restritas à apenas um mês, *Aechmea lamarchei*, *Sacoila lanceola*, *Ceiba speciosa*, *Abutilon bedfordianum* e *Centropogon cornutus* (Figura 2.3).

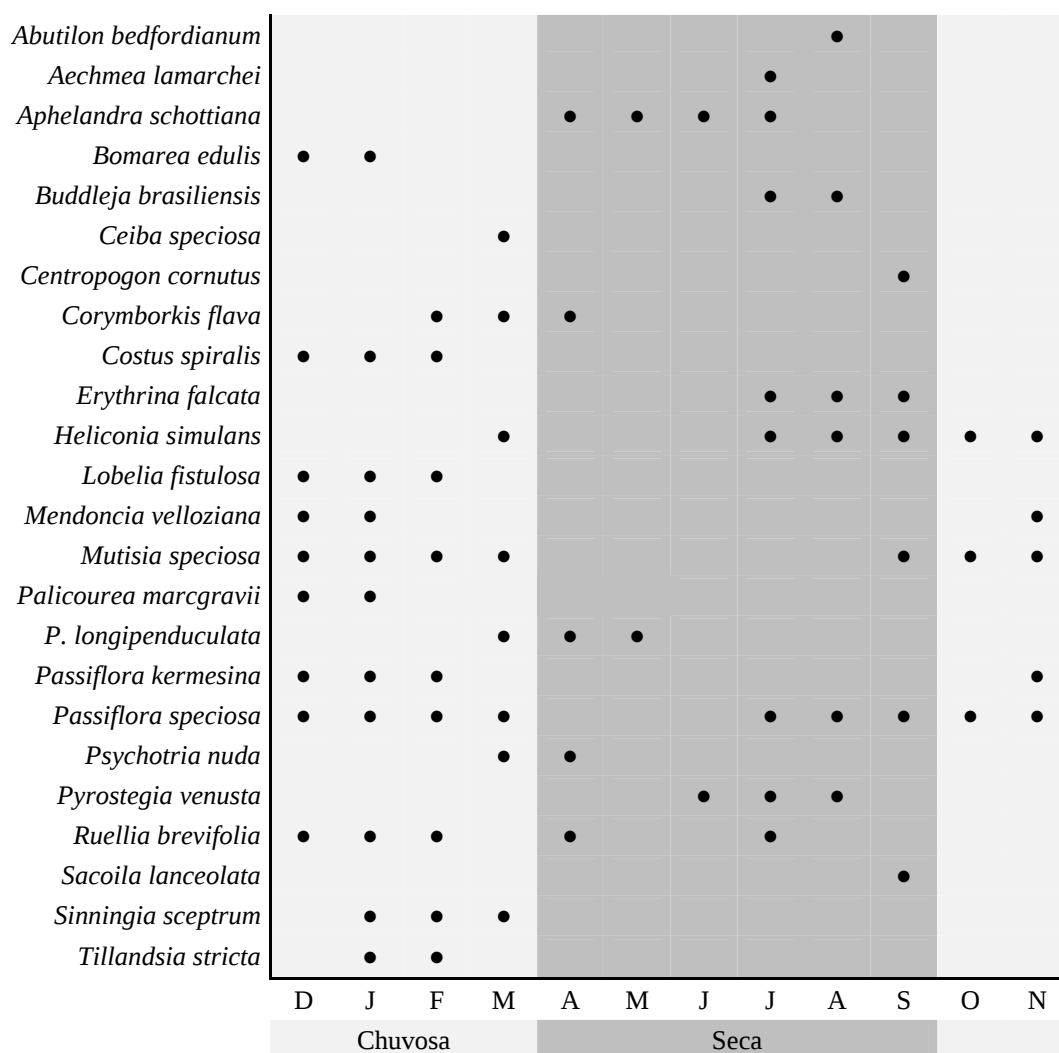


Figura 2.3: Período de floração das espécies ornitófilas da Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, MG, durante os meses de dezembro de 2009 a novembro de 2010.

Os beija-flores pertenceram às subfamílias Phaethornithinae, com três espécies de *Phaethornis*, e Trochilinae, com nove espécies. *Amazilia* foi o gênero mais representativo de Trochilinae, com três espécies (Tabela 2.1).

Foram registradas 703 visitas às flores e 77 interações entre espécies (Tabela 2.2). A matriz formada pelas interações foi aninhada (NODF = 0,54; $p = 0,001$; Figura 2.4). Foram observadas 10 espécies de plantas que interagiram com quatro a sete espécies de beija-flores (Tabela 2.2); os principais foram *Phaethornis pretrei*, *P. squalidus*, *P. ruber* e *Thalurania glaucopis*. Esses beija-flores foram responsáveis por 80% das interações e 84% das visitas. O conjunto de plantas e polinizadores que apresentaram os maiores valores de k (número de espécies que determinada espécie interage), formaram um núcleo generalista. As espécies desse núcleo interagiram entre si e com as outras espécies, existindo poucas exceções, ou seja,

poucas interações ocorreram entre espécies com baixo valor de k. Assim, caracterizando a organização aninhada da rede.

Tabela 2.2: Matriz de interação da rede de polinização entre plantas ornitófilas e beija-flores da Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. As células foram preenchidas com o número de visitas de cada beija-flor por planta. Foram apresentados: o número total de visitas por planta (N), o número de espécies de beija-flores que interagem com uma dada planta (componente k, grau de interação), o nível de especialização de cada espécie (d') e o número total de interações que compõem a rede (*) e de visitas. Ps = *Phaethornis squalidus*, Tg = *Thalurania glaucopis*, Pp = *Phaethornis pretrei*, Pr = *Phaethornis ruber*, Ca = *Chlorostilbon aureoventris*, Af = *Amazilia fimbriata*, Em = *Eupetomena macroura*, Ff = *Florisuga fusca*, Al = *Amazilia lactea*, Hc = *Hylocharis cyanus*, Cam = *Calliphlox amethystina*, Av = *Amazilia versicolor*.

Plantas ornitófilas	Beija-flores														N
	K	d'	Ps	Tg	Pp	Pr	Ca	Af	Em	Ff	Al	Hc	Cam	Av	
			17	17	16	10	5	3	3	2	1	1	1	1	
			0,42	0,39	0,36	0,4	0,55	0,37	0,76	0,44	0,41	0,23	0,47	0,23	
<i>Passiflora kermesina</i>	7	0,08	27	8	15	2	0	3	15	0	0	2	0	0	72
<i>Aechmea lamarchei</i>	5	0,11	10	5	2	10	1	0	0	0	0	0	0	0	28
<i>Passiflora speciosa</i>	5	0,25	113	5	18	11	0	2	0	0	0	0	0	0	149
<i>Aphelandra schottiana</i>	4	0,11	29	4	14	10	0	0	0	0	0	0	0	0	57
<i>Erythrina falcata</i>	4	0,72	0	10	0	0	3	0	56	0	0	0	0	2	71
<i>Lobelia fistulosa</i>	4	0,31	15	3	35	0	0	0	0	2	0	0	0	0	55
<i>Mendoncia velloziana</i>	4	0,24	5	23	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	30
<i>Mutisia speciosa</i>	4	0,06	12	5	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	20
<i>Psychotria nuda</i>	4	0,13	6	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	11
<i>Ruellia brevifolia</i>	4	0,06	7	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Bomarea edulis</i>	3	0,15	5	11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
<i>Buddleja brasiliensis</i>	3	0,6	0	5	0	0	8	0	0	0	0	0	1	0	14
<i>Ceiba speciosa</i>	3	0,51	0	10	0	0	0	5	0	3	0	0	0	0	18
<i>Heliconia simulans</i>	3	0,09	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Abutilon bedfordianum</i>	3	0,5	0	28	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	31
<i>Palicourea longipendunculata</i>	3	0,46	1	20	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0	49
<i>Pyrostegia venusta</i>	3	0,18	1	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
<i>Palicourea marcgravii</i>	2	0,16	15	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19
<i>Sinningia sceptrum</i>	2	0,14	9	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
<i>Sacoila lanceolata</i>	2	0,1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Tillandsia stricta</i>	2	0,13	6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Centropogon cornutus</i>	1	0,17	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Corymborkis flava</i>	1	0,23	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
<i>Costus spiralis</i>	1	0,33	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Nº total de visitas	77*	-	278	143	105	68	15	10	72	5	2	2	1	2	703

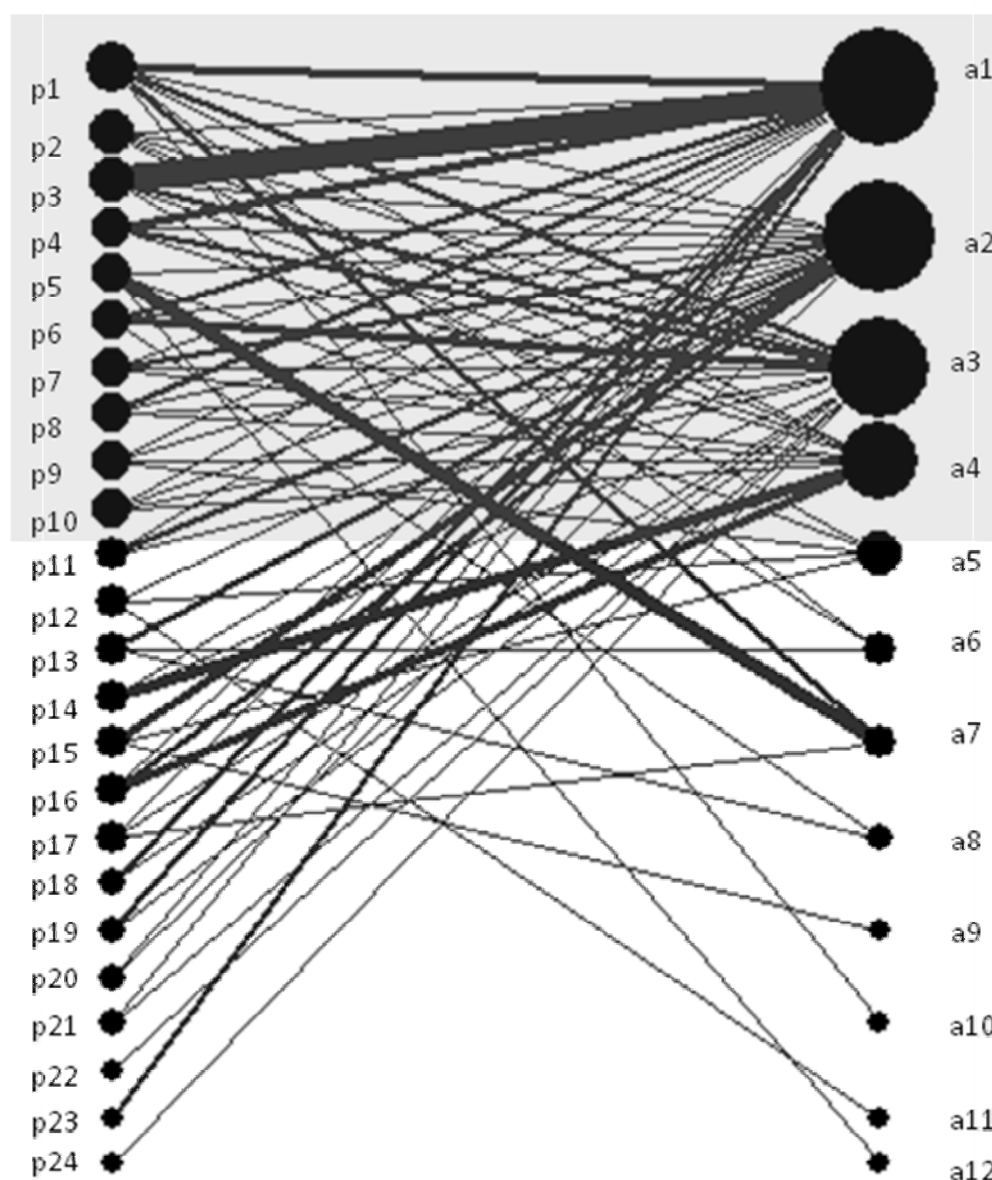


Figura 2.4: Grafo das interações entre plantas ornitófilas (p1 a p24) e beija-flores (a1 a a12) na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. Na área do retângulo em destaque estão as espécies com maior número de interações, que formam o núcleo generalista. Cada círculo representa uma espécie de planta (esquerda) ou de beija-flor (direita). Cada círculo é proporcional ao número de interações por nó (k). Cada linha é proporcional ao número de visitas observadas. Para identificação das espécies, consultar tabela 1.

Foram identificados cinco compartimentos na rede estudada (Figura 2.5), com nível de modularidade $M = 0,28$ ($p = 0,01$), ou seja, modularidade pouco expressiva. Quatro beija-flores (a1, a2, a3 e a4) e sete espécies de plantas ocuparam a posição central da rede (p1, p2, p3, p4, p7, p8, 14), que foi composta por espécies de todos os módulos (Figura 2.5). Todos os beija-flores centrais visitaram em comum sete espécies de plantas, *P. squalidus* e *P. pretrei*

pertenceram a um mesmo módulo (rosa, Figura 2.5) e visitaram mais seis espécies em comum, enquanto *P. ruber* e *T. glaucopsis* também foram unidos em um mesmo módulo (amarelo, Figura 2.5) e visitaram mais duas espécies em comum. Observou-se que *T. glaucopsis* compartilhou 13 espécies com os beija-flores Phaethornithinae. As plantas visitadas pelos beija-flores centrais pertenceram aos cinco módulos identificados, confirmando suas condições de conectores da rede (Figura 2.5).

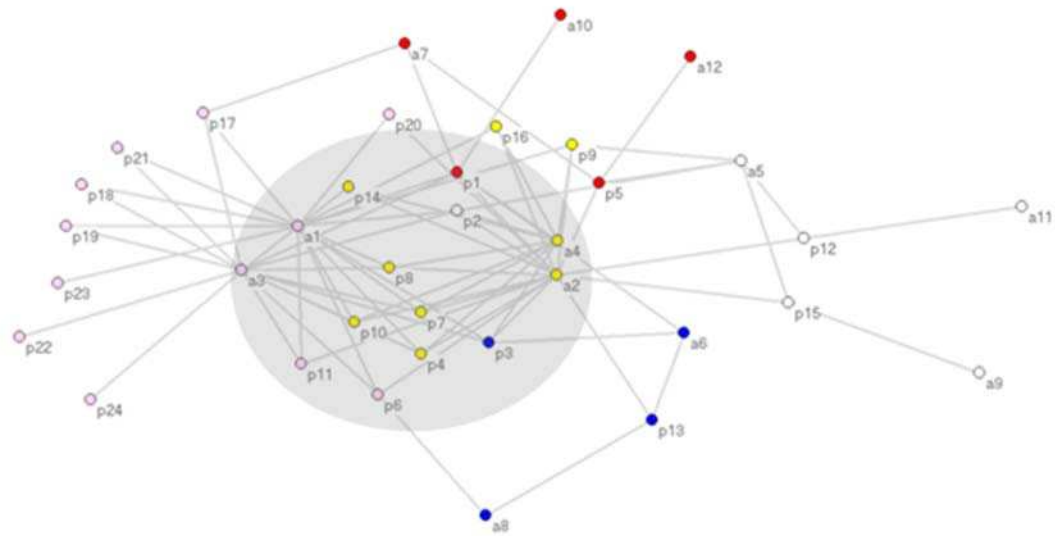


Figura 2.5: Grafo das interações entre plantas ornitófilas e beija-flores na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais; gráfico representado energizado (Método Kamada-Kawai Free) com os cinco módulos identificados diferenciados por cores distintas. Para identificação das espécies, consultar tabela 1. Círculo cinza destaca as espécies centrais da rede.

O nível de especialização da rede foi $H'_2 = 0,45$ ($p < 0,0001$), indicando que a rede é pouco especialista. As plantas apresentaram maior tendência ao generalismo, média de $d'_{\text{planta}} = 0,28 (\pm 0,18)$, ao passo que polinizadores apresentaram maiores níveis de especialização, média de $d'_{\text{polinizador}} = 0,44 (\pm 0,14)$ (Figura 2.6).

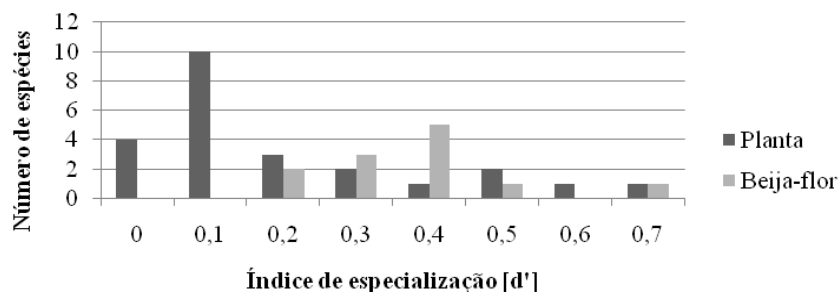


Figura 2.6: Distribuição do índice de especialização [d'] entre plantas ornitófilas e beija-flores da Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. Valor 0 definido como $0,00 \leq d' < 0,09$.

Apesar das espécies botânicas tenderam a ser generalistas, foram observados altos índices de especialização nas arbóreas *Ceiba speciosa* e *Erythrina falcata* juntamente com o arbusto *Buddleja brasiliensis* (Tabela 2.2). Essas espécies se diferenciaram por serem polinizadas exclusivamente por beija-flores da subfamília Trochilidae. *Erithrina falcata* apresentou o maior índice de especialização da rede ($d' = 0,72$; Tabela 2.2). Eventualmente flores de *E. falcata* também foram visitadas por bandos de papagaios (*Aratinga leucophthalma* Muller, 1776) e pássaros solitários. *Buddleja brasiliensis* destaca-se pela apresentar uma interação bastante especializada com *C. aureoventris*, demonstrando forte dependência entre essas espécies. *Calliphox amethystina* foi visitante exclusivo de *B. brasiliensis*, reforçando a condição de espécie especialista de *B. brasiliensis*.

Destacam-se também *Abutilon bedfordianum* e *Palicourea longipendunculata* com índices de especialização altos quando comparados à maioria das plantas da rede, 0,5 e 0,46, respectivamente (Tabela 2.2). *Abutilon bedfordianum* foi visitada apenas duas vezes por *Amazilia lactea*, único registro desse beija-flor na rede, e uma única vez por *C. aureoventris*. O seu principal polinizador foi *T. glaucopsis*, com 90% das visitas. Essa espécie de *Abutilon* também foi uma das plantas mais visitadas por *T. glaucopsis*, 28 visitas das 138 observadas em 17 espécies (Tabela 2.2). Essa interação foi marcada pelo intenso comportamento territorial do beija-flor. *Palicourea longipendunculata* também foi um importante recurso para *T. glaucopsis*, tendo sido observadas 20 visitas realizadas por ele. Contudo, a interação com *Phaethornis ruber* foi a principal, representada por 57% das visitas dessa planta (28 visitas; Tabela 2.2). *Palicourea longipendunculata* interagiu também eventualmente com *P. squalidus* (Tabela 2.2).

2.4. DISCUSSÃO

O número de espécies ornitófilas foi maior do que o registrado por Abreu *et al.* (2004) no mesmo local de estudo. Esses autores identificaram 11 plantas ornitófilas, todas aqui registradas, exceto *Fridericia speciosa* (Bignoniaceae). Indivíduos dessa espécie foram observados, mas não floresceram. Portanto, foram reconhecidas 27 espécies de plantas ornitófilas para a Mata do Paraíso. Esse número, entretanto, deve estar abaixo do real, pois não foram incluídas as espécies ornitófilas *Angura warmingiana* Cogn. (Cucurbitaceae) e

Justicia sp. (Acanthaceae). Essa última foi recentemente coleta, pela primeira vez, na Mata do Paraíso (Rúbia S. Fonseca, com. pess.).

A riqueza de espécies ornitófilas pode ser considerada um pouco menor do que o encontrado em outras floras neotropicais, contudo a composição das famílias e de alguns gêneros se repetiu (WOLF *et al.*, 1976; LINHART & FEINSINGER, 1980; SNOW & TEXEIRA, 1982; SNOW & SNOW, 1986; FEINSINGER *et al.*, 1987; SAZIMA, 1996; BUZATO *et al.*, 2000). Estudos em Floresta Atlântica mostraram a predominância das famílias Bromeliaceae e Gesneriaceae (SNOW & TEXEIRA, 1982; SAZIMA, 1996; BUZATO *et al.*, 2000;), que são, na maioria, espécies epífitas. Porém nenhum trabalho foi realizado em Floresta Estacional Semidecidual, vegetação da Mata do Paraíso, onde destacaram-se Acanthaceae e Rubiaceae. O hábito epífito ficou restrito a apenas uma espécie de bromélia, *Tillandsia stricta*, diferindo do encontrado em outras floras ornitófilas. A identificação de diferenças na diversidade e características das floras ornitófilas entre os domínios desse bioma contribui para o conhecimento de novas interações e a dinâmica da polinização em relação às condições geográficas e habitats.

Dentre os beija-flores, destacaram-se os da subfamília Phaethornithinae, também registrados em outros estudos como os principais polinizadores de plantas ornitófilas (SNOW & TEXEIRA, 1982; SAZIMA *et al.*, 1995; BUZATO *et al.*, 2000; ABREU & VIEIRA, 2004; Kaehler *et al.*, 2005), e *T. glaucopis* (Trochilinae). De modo semelhante, Machado (2009) registrou beija-flores de subfamílias distintas como principais polinizadores de uma área de campo rupestre. Segundo Buzato *et al.* (2000) é incomum a sobreposição de visitas às flores por essas duas subfamílias, diferentemente ao observado no presente estudo. Acredita-se que há, por parte dos beija-flores, a distinção dos conjuntos de flores ornitófilas em comunidades neotropicais (MURRAY *et al.*, 1987), principalmente em resposta às características morfológicas. Contudo, a fragmentação das vegetações pode reduzir a disponibilidade de recursos e alterar as interações entre os organismos. A sobreposição de uso dos recursos florais pelos beija-flores da Mata do Paraíso pode ser consequência de baixa disponibilidade de flores e da indisponibilidade de recursos nas áreas do entorno (áreas cultivadas). A Mata do Paraíso, que constitui o maior fragmento de Floresta Atlântica de Viçosa, representa uma importante área de refúgio para várias espécies de animais, incluindo os beija-flores, que buscam recursos em flores ornitófilas (legítima ou ilegitimamente) e não-ornitófilas (ABREU & VIEIRA, 2004; obs. pessoal), para a sua manutenção.

O nível de aninhamento das interações entre plantas ornitófilas e beija-flores, na Mata do Paraíso, foi maior do que o encontrado por Bezerra *et al.* (2009) em 22 redes de polinização ($\text{NODF} = 0,32 \pm 0,18$), confirmando a organização altamente aninhada da rede, com a ausência de interações especialistas par a par. Vários fatores são determinantes na estruturação topológica de redes mutualísticas (VÁZQUEZ *et al.*, 2009). Na rede estudada, as morfologias de flores e dos beija-flores, além do comportamento de forrageamento pareceram conduzir a essa organização. Por exemplo, as espécies de *Phaethornis* apresentam bico longo e comportamento de forrageamento em linhas de captura (FEINSINGER & COLWELL, 1978) e frequentemente visitam flores de corola longa (STILES, 1975), embora possam visitar flores de corola curta (veja SILVA *et al.*, 2010). Esses beija-flores, devido às suas peculiaridades, interagiram com alto número de plantas (20 espécies) da rede. Por outro lado, a acessibilidade ao néctar em flores de corola longa pode ser dificultada aos beija-flores de bico curto, esses interagiram com nove espécies, com exceção de *Thalurania glaucopis*, que visitou 17 espécies. Deste modo, esses caracteres podem influenciar nas interações e contribuir para a definição da estrutura da rede.

O nível de modularidade foi baixo quando comparado ao de outras redes de polinização. Contudo o resultado obtido era o esperado, uma vez que redes consideradas pequenas (com menos de 50 espécies) tendem a ser pouco expressiva quanto à formação de módulos (OLESEN *et al.*, 2007). Outras redes formadas por espécies com convergências morfológicas também apresentaram baixa modularidade, como abelhas coletoras de óleo e suas flores (BEZERRA *et al.*, 2009) e entre vespas e suas flores (MELLO *et al.*, 2011).

A baixa modularidade indicou que não houve módulos definidamente separados, mas a sobreposição destes, observada pelo grande número de espécies que compartilham os polinizadores do centro da rede. Esses beija-flores, representados por *Phaethornis* spp. e *T. glaucopis* detiveram muitas interações e intermediaram ligações entre módulos, portanto, consideradas espécies conectoras. Segundo Olesen *et al.* (2007), espécies que são conectoras dos módulos devem receber prioridade na conservação, pois seus desaparecimentos podem levar à desestabilização da rede. Portanto, esses beija-flores são espécies-chaves para conservação biológica da região.

O nível de especialização encontrado na rede entre plantas ornitófilas e beija-flores mostrou maior tendência à generalização, e tal resultado é semelhante ao encontrado em interações entre plantas e dispersores de sementes (BLÜTHGEN *et al.*, 2007). Mello *et al.*

(2011) também encontraram maior nível de generalização em sistema de polinização entre plantas e vespas. Contudo, em geral, sistemas completos de polinização apresentaram níveis de especialização maiores (BLÜTHGEN *et al.*, 2008). Assim, os resultados encontrados corroboram o conceito de características padronizadas dentro de redes mutualísticas restritas a grupo de espécies, tanto pela alta generalização quanto pela inexpressiva modularidade.

O maior nível de especialização dos polinizadores representado pelo nível d' , quando comparado ao das plantas pode ser explicado pela existência de maior número proporcional de espécies de beija-flores que pouco interagiram dentro da rede, como *H. cyanus*, *A. lactea* e *A. versicolor*. A discrepância entre o número de espécies de polinizadores e plantas em uma matriz também influenciou na média d' de cada lado, uma vez que especialização e generalização evoluem concomitantemente dentro da rede (BLÜTHGEN *et al.*, 2007). Em redes onde predominaram o maior número de polinizadores foi observado que plantas tenderam a ser especialistas e polinizadores a ser generalistas, fato comum em redes de plantas entomófilas (BLÜTHGEN *et al.*, 2007). Na rede do presente estudo foi observada a proporção 2:1 no número de espécies de plantas e beija-flores, respectivamente. Assim o maior número de plantas favoreceu o seu alto nível de generalização em relação aos beija-flores.

Os maiores índices de especialização para plantas foram obtidos nas espécies arbóreas e esse fato mostrou que pode haver uma assembléia de visitantes diferenciada entre os estratos vegetacionais: dossel e sub-bosque. De fato espécies de Phaethornithinae forrageiam no sub-bosque (GRANTS AU, 1989); enquanto Trochilinae é associada principalmente ao dossel (FEINSINGER & COLWELL, 1978). Rocca & Sazima (2008) observaram que a riqueza de espécies ornitófilas do dossel é menor quando comparada aos estratos inferiores e os resultados aqui obtidos corroboram essa informação. Portanto, espera-se que os beija-flores da subfamília Trochilinae visitem principalmente flores de outras síndromes; como observado por Machado *et al.* (2009), o que explica a baixa assiduidade desse grupo na rede amostrada, uma vez que em dossel a riqueza de flores ornitófilas é baixa.

No dossel, a ornitofilia também é representada pela polinização por pássaros (ROCCA & SAZIMA, 2008; ROCCA & SAZIMA, 2010). De fato, outros grupos de aves, além dos beija-flores, visitaram com menor frequência a arbórea *Erythrina falcata*. Desprovidos do comportamento territorial dos beija-flores, os pássaros apresentaram maior movimentação entre os vários indivíduos de *E. falcata*, o que pode promover maior eficiência na polinização

cruzada quando comparada à dos beija-flores. Segundo Aximoff & Freitas (2009), pássaros denominados de guaxos são os únicos que disparam o mecanismo de liberação de pólen nas flores de *E. falcata*. Segundo esses autores, somente após esse evento que os beija-flores atuam como polinizadores. Nesse trabalho foram consideradas todas as visitas como legítimas, uma vez que a visita de guaxos ocorre nas primeiras horas da manhã, liberando as flores para o uso legítimo dos beija-flores.

Observou-se que interações restritas a uma espécie, p. ex. *Centropogon cornutus* polinizada apenas por *Phaethornis pretrei*, expressou a forte dependência da planta ao seu polinizador. Em contraponto, espécies com maiores níveis de interação (k) podem apresentar fraca dependência em relação às espécies com as quais interage, uma vez que as frequências de interações não são igualmente distribuídas (VAZQUEZ & AIZEN, 2004). Tal fato foi observado principalmente na relação entre *Passiflora speciosa* e o beija-flor *P. squalidus*, espécies generalistas em que essa interação deteve grande quantia de seus eventos de visitação. Para *P. speciosa*, uma espécie autoincompatível (LONGO & FISCHER, 2006), a frequente visita de *P. squalidus* garante o seu sucesso reprodutivo. Concomitantemente, as flores de *P. speciosa* produzem representativo volume de néctar (LONGO & FISCHER, 2006) e apresentam floração prolongada. Por isso, *P. speciosa* foi um importante recurso energético para esse beija-flor. Segundo Bascompte *et al.* (2006), a assimetria das forças e dependências das interações entre os componentes de uma rede mutualística favorece a manutenção da biodiversidade e co-existência de espécies. Contudo, a dependência entre essas duas espécies (*P. speciosa* e *P. squalidus*), que são generalistas, realça a importância da conservação dessa interação para a estabilidade do sistema. De acordo com Memmontt *et al.* (2004), a perda de polinizadores generalistas provoca desestruturação da rede e co-extinções. Assim, um episódio que diminua a floração de *P. speciosa* e consequente redução desse recurso para *P. squalidus* pode levar à queda da sua população, o que causaria um efeito negativo na polinização de outras espécies de plantas visitadas por ele.

Muitas espécies de plantas que compuseram a rede estudada apresentaram mecanismos reprodutivos que evitam a autopolinização e obrigam a existência de vetores de pólen para que ocorra a fecundação. Esses mecanismos são a dicogamia (*S. sceptrum*, ver capítulo 1), a distília (*P. longipendunculata*, SILVA *et al.*, 2010; *P. marcgravii*, CONSOLARO *et al.*, 2009; *Psychotria nuda*, PEREIRA *et al.*, 2006) ou a hercogamia (*M. velloziana*, BRAZ *et al.*, 2000; *S. lanceolata*, CATLING, 1987; *C. flava*, VIEIRA *et al.*,

2007), além da autoincompatibilidade (*P. speciosa*, LONGO & FISCHER, 2006). Essas plantas foram visitadas principalmente por beija-flores generalistas, reforçando a importância deles nos serviços de polinização da flora ornitófila da Mata do Paraíso. Contudo, também ocorreu plantas que não são dependentes de polinizadores para a reprodução, como *R. brevifolia* que apresenta autocompatibilidade e cleistogamia (BRAZ *et al.*, 2000; LIMA *et al.*, 2005).

Apesar das plantas ornitófilas serem recursos fundamentais para os beija-flores, visitas aos outros tipos florais podem ser importante em período de menor disponibilidade de flores, como nos meses de maio e junho. De acordo com Machado (2009) e Araújo & Sazima (2003), plantas não-ornitófilas podem constituir uma relevante fração dos recursos utilizados por beija-flores. Na Mata do Paraíso, Fonseca (2009) registrou o singular consumo da popa dos frutos de *Tilesia baccata* (Asteraceae) por *T. glaucopis*. Tal fato corrobora o comportamento oportunista e generalista dessa espécie e revelam discrepância da dependência ecológica entre os dois lados da rede mutualística estudada.

Outros estudos feitos na Mata do Paraíso, juntamente com esse, advertem que as interações entre plantas ornitófilas e beija-flores podem se alterar ao longo dos anos. Abreu & Vieira (2004) estudaram parte dessas interações e alguns dos resultados diferenciaram do que foi encontrado neste trabalho. A principal diferença foi quanto ao número de polinizadores registrados para as espécies *Passiflora kermesina*, *P. speciosa* e *M. speciosa*, apenas um para cada, enquanto os resultados aqui apresentados mostraram maiores números de visitantes florais para estas espécies; 7, 5 e 4, respectivamente. Por outro lado, em *Aphelandra schottiana* (= *Geissomeria schottiana*) não foram observadas relevantes mudanças na composição de sua guilda de visitantes. Ainda Abreu & Vieira (2004) incluíram a visita de *C. aureoventris* às flores de *Corymborkis flava*, beija-flor que foi avistado próximo a essas espécies, mas não foram visualizadas visitas durante este trabalho. Apesar das diferenças encontradas entre os dois trabalhos, os beija-flores *P. ruber*, *P. squalidus* e *T. glaucopis* se destacaram em ambos, enfatizando o potencial de polinização dessas espécies. Porém *P. pretrei* apresentou baixa relevância no estudo de Abreu & Vieira (2004), onde interagiu com apenas duas espécies, enquanto aqui a espécie faz parte do núcleo generalista, interagindo com 16 espécies de plantas ornitófilas.

Outros trabalhos também abordaram a ornitofilia na Mata do Paraíso (BRAZ *et al.*, 2000; SILVA *et al.*, 2010). No presente trabalho foi reafirmado *T. glaucopis* como

polinizador principal de *M. velloziana*, também observado por BRAZ *et al.* (2000), embora essas autoras não tenham observado *A. lactea* nas flores dessa acantácea. Em *Palicourea longipendunculata*, Silva *et al.* (2010) acrescentaram, além dos beija-flores aqui registrado, *A. fimbriata* e *C. aureoventris* (= *C. lucidus*). Em *Sinningia sceptrum*, em três anos seguidos de observação, notou-se que a riqueza e frequência de visitação dos polinizadores mudaram entre os anos, sobretudo devido alterações nas densidades de floração (ver capítulo 1). Portanto, as comparações mostraram a existência de variações inter-anuais nas interações entre plantas e polinizadores. Variações também foram observadas em outros trabalhos e estão relacionadas ao aspecto oportunista desses organismos (DUPONT *et al.*, 2009; PETANIDOU *et al.*, 2008; PRICE *et al.*, 2005). Lázaro *et al.* (2010) afirmaram que o número de interações entre os anos dependente da duração da floração, esforço amostral e abundância dos polinizadores. Assim, os diferentes resultados encontrados para polinização por beija-flores na Mata do Paraíso podem ser reflexos tanto das alterações inter-anuais ou um viés imposto pelo total de horas amostrais. Estudos de longo prazo podem identificar mudanças temporais nas interações da rede local, inclusive as consequências de acréscimo ou perda de espécies. No entanto, trabalhos recentes já demonstram que em redes mutualísticas de polinização, as diferenças inter-anuais das interações provocam poucas alterações no aninhamento da rede (PETANIDOU *et al.*, 2008); apesar de provocarem mudanças em seus níveis de generalização (LÁZARO *et al.*, 2010; PETANIDOU & POTTS, 2006).

As interações entre plantas ornitófilas e beija-flores foram interdependentes, isto é, espécies de um mesmo lado da rede foram ligadas indiretamente por conectores. Esse fato demonstra a importância de todos os componentes para sustentação dos serviços ecológicos prestados por eles, apesar das espécies não apresentarem o mesmo nível de importância para estabilidade do sistema (MEMMOTT *et al.*, 2004). A identificação dos polinizadores mais expressivos e seus recursos mais explorados servirão de base para fomentar futuras ações conservacionistas.

2.5. CONCLUSÃO

- A rede de interações entre plantas ornitófilas e beija-flores é composta por 36 espécies: 24 plantas e 12 polinizadores.

- Durante todo o ano há recurso de flores ornitófilas. O número de espécies que florescem na estação chuvosa é ligeiramente maior comparado o que floresce na estação seca. Contudo, no período chuvoso ocorre maior sobreposição de floração entre as espécies.

- As espécies *Passiflora speciosa*, *Palicourea longepedunculata* e *Aphelandra schottiana* parecem constituir importantes recursos alimentares para a manutenção dos beija-flores, pois são representadas por muitos indivíduos com floração na estação seca.

- O nível de modularidade é baixo, com cinco módulos identificados.

- A rede de polinização entre plantas ornitófilas e beija-flores é generalista.

- Os beija-flores *Phaethornis pretrei*, *P. ruber*, *P. squalidus* e *Thalurania glaucopis* realizam a maior parte das interações e, por isso, são amplamente generalistas e considerados espécies-chaves da rede.

2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, C. R. M.; VIEIRA, M. F. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. **Lundiana**, Belo Horizonte, v. 5, n. 2, p. 129-134, 2004.

ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES JR, P. R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, Copenhagen, v. 117, p. 1227-1239, 2008.

ARAUJO, A. C.; SAZIMA, M. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 198, n. 6, p. 427-435, 2003.

ARAÚJO, F. P.; OLIVEIRA, P. E. Biologia floral de *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe (Costaceae) e mecanismos para evitar a autopolinização. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 61-70, 2007.

ARRUDA, R.; SALLES, J. C.; OLIVEIRA, P. E. Hummingbird pollination in *Swartzia adamantium* (Marcgraviaceae) in a area of Brazilian Savanna. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 9, n. 2, p. 193-198, 2007.

AXIMOFF, I.; FREITAS, L. Fenologia e Biologia da Polinização de *Erythrina falcata* (Leguminosae) em Floresta Atlântica Montana no Itatiaia, RJ. **Anais do Congresso de Ecologia Brasileiro**, Caxambu, Minas Gerais. 2009.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. The structure of plant-animal mutualistic networks. In: PASCUAL, M.; DUNNE, J. (Eds.). **Ecology networks**. Oxford: Oxford University Press, 2006. p. 143-159.

_____. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, n. 1, p. 567-593, 2007.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 100, n. 16, p. 9383-9387, 2003.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; OLESEN, J. M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, Washington, v. 312, n. 5772, p. 431-433, Apr. 2006.

BASTOLLA, U.; FORTUNA, M. A.; PASCUAL-GARCIA, A.; FERRERA, A.; LUQUE, B.; BASCOMPTE, J. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature**, London, v. 458, n. 7241, p. 1018-1020, 2009.

BATAGELJ, V.; MRVAR, A. **Pajek 1.24**. Versão 1.24. 2009.

BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 21, n. 1, p. 399-422, 1990.

BEZERRA, E. L. S.; MACHADO, I. C.; MELLO, M. A. R. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 78, n. 5, p. 1096-1101, 2009.

BLÜTHGEN, N.; FRÜND, J.; VÁZQUEZ, D. P.; MENZEL, F. What do interaction network metrics tell us about specialization and biologicak traits? **Ecology**, Tempe, v. 89, n. 12, p. 3387-3399, 2008.

BLUTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLUTHGEN, N. Measuring specialization in species interaction networks. **Biomed Central Ecology**, London, v. 6, n. 1, p. 9, 2006.

BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; HOVESTADT, T.; FIALA, B.; BLÜTHGEN, N. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. **Current Biology**, London, v. 17, n. 4, p. 341-346, 2007.

BRAZ, D. M.; CARVALHO-ANO, R. M.; KAMEYANA, C. Acanthaceae da Reseva Florestal Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 4, p. 495-504, 2002.

BRAZ, D. M.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-ANO, R. M. Aspectos reprodutivos de espécies de Acanthaceae Juss. de um fragmento florestal do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 47, n. 270, p. 229-239, 2000.

BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinates floras at three Atlantic Florest sites. **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n. 4, p. 824-841, 2000.

CASTRO, P. S.; VALENTE, O. F.; COELHO, D. T.; RAMALHO, R. S. Intercepção da chuva por mata natural secundária na Região de Viçosa, MG. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 7, p. 76-89, 1983.

CATLING, P. M. Notes on the breeding systems of *Sacoila lanceolata* (Aublet) Garay (Orchidaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 74, n. 1, p. 58-68, 1987.

CONSOLARO, H.; TOLEDO, R. D. P.; FERREGUTI, R. L.; HAY, J.; OLIVEIRA, P. E. Distilia e homostilia em espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, n. 4, p. 677-689, 2009.

DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBANS, B. C. **Practical pollination biology**. Cambridge: Enviroquest Ltd., 2005. 590 p.

DALSGAARD, B.; GONZÁLEZ, A. M. M.; OLESEN, J. M.; TIMMERMAN, A.; ANDERSEN, L. H.; OLLERTON, J. Pollination networks and functional specialization: a test using Lesser Antillean plant-hummingbird assemblages. **Oikos**, Copenhagen, v. 117, n. 5, p. 789-793, 2008.

DUPONT, Y. L.; PADRÓN, B.; OLESEN, J. M.; PETANIDOU, T. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. **Oikos**, Copenhagen, v. 118, n. 8, p. 1261-1269, 2009.

ERIZE, F.; MATA, J. R. R.; RUMBOLL, M. **Birds of South America - Non-Passerines: rheas to woodpeckers**. Berkshire: Princeton University Press, 2006. 384 p.

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

FEINSINGER, P. Coevolution and pollination. In: FUTUYMA, D.; SLATKIN, M. (Eds.). **Coevolution**. Sunderland: Sinauer Associates, 1983.

FEINSINGER, P.; BEACH, J. H.; LINHART, Y. B.; BUSBY, W. H.; MURRAY, K. G. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. **Ecology**, Tempe., v. 68, n. 5, p. 1294-1305, 1987.

FEINSINGER, P.; COLWELL, R. K. Community Organization among Neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 18, n. 4, p. 779-795, 1978.

FONSECA, R. S. **Biologia reprodutiva de *Tilesia baccata* (L.) Pruski (Heliantheae, Asteraceae): fenologia, polinização e dispersão**. (Mestrado em Botânica.). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2009.

GRANTSAU, R. **Os beija-flores do Brasil**. . Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 1989. 912 p.

GUIMARÃES JR, P. R.; GUIMARÃES, P. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling and Software**, Oxford, v. 21, p. 1512-1513, 2006.

GUIMARÃES, P. R.; SAZIMA, C.; REIS, S. F. D.; SAZIMA, I. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? **Biology Letters**, London, v. 3, n. 1, p. 51-54, 2007.

GUIMERA, R.; NUNES AMARAL, L. A. Functional cartography of complex metabolic networks. **Nature**, London, v. 433, n. 7028, p. 895-900, 2005.

JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. (Eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago: The University Chicago Press, 2006. p. 445.

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 Botânica**, São Paulo, v.28, n. 2, p. 219-228. 2005.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un studio de los climas de la tierra**. México: Fondo de Cultura Econômica, 1948. 479 p.

LÁZARO, A.; NIELSEN, A.; TOTLAND, Ø. Factors related to the inter-annual variation in plants' pollination generalization levels within a community. **Oikos**, Copenhagen, v. 119, n. 5, p. 825-834, 2010.

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

LIMA, N. A. S.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M.; AZEVEDO, A. A. Cleistogamia em *Ruellia menthoides* (Nees) Hiern e *R. brevifolia* (Pohl) C. Ezcurra (Acanthaceae) em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, n. 3, p. 443-449, 2005.

LINHART, Y. B.; FEINSINGER, P. Plant-hummingbird Interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 68, n. 3, p. 745-760, 1980.

LLOYD, D. G.; WEBB, C. J. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. **New Zealand Journal of Botany**, Wellington, v. 24, p. 135-162, 1986.

LONGO, J. M.; FISCHER, E. Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 481-488, 2006.

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

MELLO, M. A. R.; SANTOS, G. M. D. M.; MECI, M. R.; HERMES, M. G. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. **Acta Oecologica**, v. 37, n. 1, p. 37-42, 2011.

MEMMOTT, J.; WASER, N. M.; PRICE, M. V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, London, v. 271, n. 1557, p. 2605-2611, 2004.

MURRAY, K. G.; FEINSINGER, P.; BUSBY, W. H.; LINHART, Y. B.; BEACH, J. H.; KINSMAN, S. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. **Ecology**, Tempe, v. 68, n. 5, p. 1283-1293, 1987.

MYERS, N. M., R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L.; JORDANO, P. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 104, n. 50, p. 19891-19896, 2007.

PEREIRA, Z. V.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-ANO, R. M. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 471-480, 2006.

PETANIDOU, T.; KALLIMANIS, A. S.; TZANOPOULOS, J.; SGARDELIS, S. P.; PANTIS, J. D. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, Oxford, v. 11, n. 6, p. 564-575, 2008.

PETANIDOU, T.; POTTS, S. G. Mutual use of resources in Mediterranean plant-pollinator communities: how specialized are pollination web? In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. (Eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 220-244.

PRICE, M. V.; WASER, N. M.; IRWIN, R. E.; CAMPBELL, D. R.; BRODY, A. K. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: a seven-year study. **Ecology**, Tempe, v. 86, n. 8, p. 2106-2116, 2005.

RIBON, R. Demarcação de uma grade de trilhas no Centro de Pesquisas da Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 29, n. 1, p. 151-158, 2005.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. 2. ed. Rio de Janeiro: Ambito Cultural Edições, 1997. 747 p.

ROCCA, M. A.; SAZIMA, M. Ornithophilous canopy species in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. **Journal of Field Ornithology**, New Ipswich, v. 79, n. 2, p. 130-137, 2008.

_____. Beyond humming-flowers: the other side of ornithophily in the neotropics. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 1, p. 67-99, 2010.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 441-450, 2005b.

SAZIMA, I. B. S. ; SAZIMA, M. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. **Botanica Acta**, Stuttgart, v. 109, p. 149-160., 1996.

SAZIMA, I.; BUZATO, S. & SAZIMA, M. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. **Journal of Ornithology**, Lawrence, v. 136, n. 2, p. 195-206, 1995.

SFAIR, J. C.; ROCHELLE, A. L. C.; REZENDE, A. A.; VAN MELIS, J.; WEISER, V. D. L.; MARTINS, F. R. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Jena, v. 12, n. 4, p. 277-281, 2010.

SILVA, C. A.; VIEIRA, M. F.; AMARAL, C. H. D. Floral attributes, ornithophily and reproductive success of *Palicourea longependunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 2, p. 207-213, 2010.

SILVA JR., W. M. **Caracterização florística e fitossociológica da regeneração natural de dois trechos de uma floresta estacional semidecidual do município de Viçosa - MG.** (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2002.

SINGER, R. B.; SAZIMA, M. The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinae) by hummingbirds in southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, New York, v. 223, n. 3, p. 221-227, 2000.

SNOW, D. W.; SNOW, B. K. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, Southeastern Brazil. **El Hornero**, Buenos Aires, v. 12, p. 286-296, 1986.

SNOW, D. W.; TEXEIRA, D. L. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of Southeastern Brazil. **Journal of Ornithology**, Lawrence, v. 123, p. 446-450, 1982.

STILES, F. G. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, Tempe, v. 56, n. 2, p. 285-301, 1975.

VAZQUEZ, D. P.; AIZEN, M. A. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**, Tempe, v. 85, n. 5, p. 1251-1257, 2004.

VÁZQUEZ, D. P.; CHACOFF, N. P.; CAGNOLO, L. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. **Ecology**, Tempe, v. 90, n. 8, p. 2039-2046, 2009.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal.** Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1991. 584 p.

VIEIRA, M. F.; ANDRADE, M. R. S.; BITTENCOURT, N. S.; CARVALHO-ANO, R. M. D. Flowering phenology, nectary structure and breeding system in *Corymborkis flava* (Spiranthoideae: Tropicdieae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 55, n. 6, p. 635-642, 2007.

WEBB, C. J.; LLOYD, D. G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. **New Zealand Journal of Botany**, Wellington, v. 24, p. 163-178, 1986.

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

CONCLUSÃO GERAL

- A floração de *S. sceptrum* ocorre na estação chuvosa e a frutificação no final da estação chuvosa e início da estação seca.
- As produções mensais das fenofases de *S. sceptrum* pouco se correlacionam com os fatores abióticos de precipitação e temperatura. Contudo, a condição de escassez de chuva reduz a intensidade da floração e frutificação.
- *Sinningia sceptrum* é autocompatível, porém apresenta hercogamia associada à dicogamia protândrica, o que impede a autopolinização espontânea.
- A abertura das flores nas inflorescências ocorre em ciclos e em sequência acrópeta. A sequência de abertura das flores junto ao comportamento do polinizador favoreceu equitativamente a xenogamia e geitonogamia. Contudo o estudo do sistema reprodutivo confirma a predominância da xenogamia na população de *S. sceptrum* da Mata do Paraíso.
- O polinizador principal é o beija-flor *Phaethornis pretrei* e o polinizador ocasional *P. squalidus*. Contudo, a baixa intensidade da floração, pode provocar a ruptura da interação entre *S. sceptrum* e seu polinizador principal.
- A rede formada entre 24 plantas ornitófilas e 12 beija-flores é aninhada, fracamente modular e generalista.
- Os principais polinizadores das plantas ornitófilas na Mata do Paraíso são *P. pretrei*, *P. ruber*, *P. squalidus* e *T. glaucopis*. As outras espécies de beija-flores apresentam baixo número de interações, assim foram polinizadores ocasionais de muitas plantas.
- Poucas interações possuem um caráter mais especialista e ocorre principalmente entre espécies de dossel, tanto de plantas como de beija-flores.
- As espécies *Passiflora speciosa*, *Palicourea longepedunculata* e *Aphelandra schottiana* parecem constituir importantes recursos alimentares para a manutenção dos beija-flores, pois são representadas por muitos indivíduos com floração na estação seca.