

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS  
Graduação em Ciências Biológicas



Trabalho de Conclusão de Curso

**Floração de *Justicia brasiliensis* Roth (Acanthaceae) e a  
exploração de seus recursos florais por beija-flores no sul  
do Brasil**

**Jeferson Bugoni**

**JEFERSON BUGONI**

**FLORAÇÃO DE *Justicia brasiliana* Roth (ACANTHACEAE)  
E A EXPLORAÇÃO DE SEUS RECURSOS FLORAIS POR  
BEIJA-FLORES NO SUL DO BRASIL**

Trabalho acadêmico apresentado  
ao Curso de Ciências Biológicas  
da Universidade Federal de  
Pelotas, como requisito parcial à  
obtenção do título de Bacharel em  
Ciências Biológicas.

Orientador: Dr<sup>a</sup> Ana Maria Rui

Pelotas, 2010

**Banca Examinadora**

Prof. MSc. Rafael Antunes Dias

Prof. MSc. Daniel Dutra Saraiva

Prof. Dr. Edison Zefa (Suplente)

Profa. Dra. Ana Maria Rui (Orientadora)

“Aos corações afoitos que pulsam entre as flores e às flores, razão de pulsar de tais corações.”

## Agradecimento

Expressar em palavras o meu agradecimento a todos que influenciaram a minha carreira até aqui talvez seja impossível. De qualquer forma, preciso tentar.

Agradeço...

Aos meus pais (Salette e Valdir) que têm me apoiado e incentivado desde sempre, acreditando em uma capacidade que, sinceramente, não sei se possuo.

Aos meus pequenos irmãos (Dudu e Mila)... vi-os crescer em escalas, a cada 4 ou 5 meses. Suportaram onerações elevadas mesmo que crianças apenas. Lamento não ter segurado em suas mãos sempre que precisaram. Peço-lhes desculpas pela minha (talvez injustificável) ausência. Amo-os de todo o coração.

À Eliane, por sempre afetiva cumprir este papel com os pequenos e por me encorajar a persistir quando a tranquilidade se afastou.

Ao Leandro que, sempre enchendo o saco... sempre o irmão mais velho... sempre foi aquele que agente quer ser quando crescer. Admiro e, acima de tudo, amo-lhe (assim como ao Dino e à Beluga – fiéis companheiros do exílio no Cassino, gélido e povoado por dragões perigosos).

À Doralice, Airton, Alice e vovó Hildegard por serem também minha família e pela hospitalidade de sempre em São Lourenço.

À Luísa, que suportou minha chatice, hiperatividade e soube conviver com minha mente inquieta e com os seres que nela habitam. Desculpe-me por não dedicar toda a atenção que mereces. E... obrigado por iluminar as mais belas cenas no palco de minha vida e por compartilhar a tua comigo.

Agradeço muito aos amigos de sinuca e cerveja: Leo, Igor e Romulinho – suas companhias foram fundamentais. Se a vida nos afastar, saibam que estarão sempre presentes nas memórias dos melhores anos de minha vida.

À Cristiele pelas muitas discussões mal-humoradas sobre ciência, ecologia e a maldita sociedade humana. Também a meti em uma dúzia de roubadas, sinto muito...e obrigado.

Não posso deixar de agradecer aos meus amigos de passarinhagem: Fernando Jacobs, Felipe Bonow, Marco Coimbra, Paulo Post, Maycon Gonçalves, Cristian Joenck, Andros Gianuca, Giovanni Maurício e outro que lapsos de memória não os tornam menos importantes.

À galera da Eco, que foi a minha família durante a graduação: Adeline, Fê, Carol, Edison Souza, Vinícius Moraes, Gabriel, Alexandre, Fernando, Darlan, Dieguito, Luciano e Prof. Zefa,

Agradeço especialmente à Maraísa Braga pelo auxílio na elaboração e execução deste TCC e pela sensibilidade, dedicação e competência que foram imprescindíveis neste estudo. À Adeline pela *bike* utilizada na maioria das 108 idas e vindas para/do Horto.

Bruna, Monique, Aryse, Felchicher e Elisa levam o troféu “jóinha”, de pessoas que vale muito a pena conhecer.

Preciso também registrar meus agradecimentos aos professores que me ensinaram como não ser, pelo seu descaso com o ensino e pesquisa e, conseqüentemente, com o dinheiro público que alimenta seus filhos. Foi uma desonra conhecê-los.

Por outro lado, tive a felicidade de aprender com Robaldo, Fred, Edison Zefa, Raquel Lüdke, Ana Rui e Marla muito mais do que biologia, mas também como um professor e pesquisador de uma instituição federal têm o dever ético (e talvez moral) de trabalhar.

Ana Rui, Edison Zefa, Leandro Bugoni, Rafael Dias, Vinícius Bastazini e Daniel Saraiva foram (e estão sendo) decisivos no processo de aprendizagem sobre o mundo científico e seus encantos e desencantos. Sou (ou pretendo ser) muito do que vocês são. Obrigado.

Não poderia deixar de agradecer à Mardiore Pinheiro, Marlies Sazima, Márcia Rocca e Gary Stiles por me proporcionarem momentos que, embora de curta duração, mudaram meu olhar sobre a ciência e as relações entre pesquisadores. Aprendi que a humildade é indômita das grandes pessoas.

Agradeço à UFPEL pelo ensino público, gratuito e, na medida do possível, de qualidade.

Finalmente, embora tenhamos tido um início conturbado, agradeço à principal responsável pelos meus avanços na pesquisa:

Ana, mais do que orientadora, desempenhaste papel de mãe e amiga quando precisei. Tua competência, compromisso e dedicação à ciência mudaram a minha história. Agradeço-te deveras pela paciência com as minhas muitas limitações e pelo esforço em atenuá-las. Sinceramente, obrigado.

Pouco de mim eu realmente sou,  
embora carregue na matéria meus ancestrais e sua história.

Contudo, mais que eles preciso agradecer:  
Porque sou a abstração da criança e do músico,  
O caráter dos mestres,  
A maestria dos amigos,  
A amizade dos colaboradores,  
A colaboração dos meus amores,  
O amor de todos juntos...  
E a junção de tudo isso.

Por isso pouco de mim eu sou...  
Por isso preciso expressar que são vocês o que expresso.  
Atribuo somente a mim as imperfeições...  
e a vocês o que realmente vivo.

Meus agradecimentos, pretendo manifestar  
Transmitindo aos que cruzem meu caminho tudo o que sou...  
E desta forma um pouco de cada um de vocês...  
Num ciclo infinito...  
...que os tornará vivos para sempre.  
(Jeferson Vizentin-Bugoni)

“Long-beaked hummingbirds visit the flowers of *Brugmansia*, whilst some of the short-beaked species often penetrate its large corolla in order to obtain nectar in an illegitimate manner, in the same manner as do bees in all parts of the world. It appears, indeed, that the beaks of hummingbirds are specially adapted to the various kinds of flowers which they visit: ... ”

**Charles R. Darwin (1889).** The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom, p. 371.  
(extraído de Krodric-Brown *et al.*, 1984)



## Resumo

BUGONI, Jeferson. **Floração de *Justicia brasiliiana* Roth (Acanthaceae) e a exploração de seus recursos florais por beija-flores no sul do Brasil**. 2010. 38f.

Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas (Bacharelado).

Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

As características florais ornitófilas de *Justicia brasiliiana* Roth (Acanthaceae) e sua distribuição espacial agregada provêm um sistema adequado para investigar a competição por recursos entre beija-flores. Testou-se a hipótese de que a disponibilidade dos recursos florais determina as respostas comportamentais da guilda de beija-flores no espaço e no tempo. Neste estudo foram monitoradas a produção de flores e de néctar em agrupamentos da espécie durante sua floração e o comportamento dos beija-flores que a utilizaram em um fragmento florestal no sul do Rio Grande do Sul, Brasil. As 54 observações com duração de 2h totalizaram 108h e foram realizadas entre janeiro e fevereiro de 2010 durante o pico de floração de três agrupamentos de *J. brasiliiana* em três horários do dia: 06-08h, 11-13h e 17-10h. A floração de *J. brasiliiana* ocorreu entre novembro e maio. As flores possuem antese diurna e duram apenas um dia, de forma que a produção de recursos florais declinou ao longo do dia e diferiu entre os três agrupamentos monitorados. Este padrão influenciou o comportamento das cinco espécies de beija-flores que utilizaram *J. brasiliiana*: *Chlorostilbon lucidus*, *Thalurania glaucopis*, *Hylocharis chrysura*, *Stephanoxis lalandi* e *Leucochloris albicollis*. Observou-se que beija-flores de diferentes espécies e sexos defenderam ativamente os agrupamentos de indivíduos de *J. brasiliiana*, estimulados pela distribuição espacial agregada e elevada produção de recursos florais. Indivíduos de diferentes espécies se estabeleceram em agrupamentos distintos e os defenderam ativamente ao longo do dia e por dias consecutivos, influenciados pelos habitats onde estes estavam inseridos. Indivíduos de diferentes espécies invadiram constantemente estes agrupamentos e foram expulsos pelo indivíduo dominante, gerando um padrão complexo de interações agonísticas altamente influenciado pela disponibilidade de recursos florais. Este estudo sugere que a disponibilidade de recursos influencia os mecanismos de segregação espacial, temporal e comportamental observados, os quais podem estar permitindo a coexistência das cinco espécies de beija-flores partilhando um mesmo recurso floral.

Palavras-chave: Trochilidae. Defesa de recursos. Disponibilidade de recursos. Comportamento. Competição. Rio Grande do Sul. Bioma Pampa.

## Abstract

BUGONI, Jeferson. **Floração de *Justicia brasiliiana* Roth (Acanthaceae) e a exploração de seus recursos florais por beija-flores no sul do Brasil.** 2010. 38f.

Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas (Bacharelado).

Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

Ornithophilous floral traits of *Justicia brasiliiana* Roth (Acanthaceae) and their clustered distribution provide a suitable system to investigate the competition for resources among hummingbirds. This study tested the hypothesis that availability of floral resources determines the behavioral responses of the guild of hummingbirds in space and time. This study monitored the production of flowers and nectar in clumps of the species during its flowering and the behavior of hummingbirds, which used it in a forest in southern Rio Grande do Sul, Brazil. Here, were carried out 54 observations in 108h between January and February 2010 during the peak flowering of three clumps of *J. brasiliiana* three times a day: 06-08h, 11-13h and 17-10h. Flowering of *J. brasiliiana* occurred between November and May. Its flowers have diurnal anthesis and open for only 1 day, so that the production of floral resources declined throughout the day and differed among the three clumps monitored. This pattern has influenced the behavior of five hummingbirds species that feeding on *J. brasiliiana* *Chlorostilbon lucidus*, *Thalurania glaucopis*, *Hylocharis chrysura*, *Stephanoxis lalandi* and *Leucochloris albicollis*. It was observed that hummingbirds of different species and sexes actively defend clumps of *J. brasiliiana*, driven by the clustered distribution in space and high production of floral resources. Individuals of different species have settled in distinct clusters influenced by habitat where they were inserted and actively defended throughout the day and for consecutive days. Individuals of different species constantly have raided these clumps and were expelled by the dominant individual, implying a complex pattern of agonistic interactions strongly influenced by flowers availability. This study suggests that resource availability influences the mechanisms of spatial, temporal and behavioral segregation observed among hummingbirds, which may be allowing the coexistence of five species of hummingbirds sharing a same floral resource.

Keywords: Trochilidae. Territoriality. Availability of resources. Behavior. Competition. Rio Grande do Sul. Bioma Pampa.

## Lista de figuras

- Figura 1** - Número de flores de *Justicia brasiliiana* em antese por turno em cada conjuntos de dados coletados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL; Números ordinais indicam a sequência de coleta de dados no agrupamento; Letras indicam o agrupamento; Média±DP; n=40 indivíduos, somatória das duas amostragens da semana..... **23**
- Figura 2** - Tempo (min.) alocado pousado ou forrageando pelos beija-flores que defenderam os agrupamentos de *Justicia brasiliiana*; Média±DP; n=18 (06-08h), n=17 (11-13h) e n=12 (17-19h)..... **27**

## Lista de tabelas

<b>Tabela 1</b> - Número de flores em cada categoria de volume de néctar de <i>Justicia brasiliiana</i> nos três períodos do dia amostrados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL. (n=253) .....	<b>23</b>
<b>Tabela 2</b> - Número de flores em cada categoria de concentração de néctar de <i>Justicia brasiliiana</i> nos três períodos do dia amostrados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL. (n=143).....	<b>24</b>
<b>Tabela 3</b> - Frequência absoluta e percentual de indivíduos de beija-flores nas 54 observações focais realizadas nos três agrupamentos de <i>Justicia brasiliiana</i> monitorados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL.....	<b>26</b>
<b>Tabela 4</b> - Matriz de interações agonísticas entre indivíduos de beija-flores visitantes de <i>Justicia brasiliiana</i> nos três agrupamentos monitorados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL.....	<b>26</b>
<b>Tabela 5</b> - Número de invasões e número de interações agonísticas realizadas pelos beija-flores durante a exploração dos recursos florais de <i>Justicia brasiliiana</i> ; N=18 observações focais por turno.....	<b>27</b>
<b>Tabela 6</b> - Tempo (min.) alocado pousado ou forrageando pelos beija-flores que defenderam os agrupamentos de <i>Justicia brasiliiana</i> ; n=18 (06-08h), n=17 (11-13h) e n=12 (17-19h).....	<b>27</b>

## Sumário

<b>1 Introdução.....</b>	<b>13</b>
<b>2 Revisão da Literatura.....</b>	<b>14</b>
<b>3 Materiais e métodos.....</b>	<b>19</b>
3.1 Área de Estudo.....	19
3.2 Planta.....	19
3.3 Beija-flores.....	20
3.4 Análise de dados.....	21
<b>4 Resultados.....</b>	<b>22</b>
4.1 Disponibilidade de recursos de <i>J. brasiliiana</i> .....	22
4.2 Utilização dos recursos florais de <i>Justicia brasiliiana</i> por beija-flores	24
<b>5 Discussão.....</b>	<b>29</b>
<b>6 Conclusões.....</b>	<b>33</b>
<b>7 Referências.....</b>	<b>34</b>

## 1 Introdução

A ideia de que organismos respondem às variações na disponibilidade de recursos é um dos mais fundamentais princípios da ecologia teórica (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006; KREBS, 2001). Entre as respostas possíveis estão alterações comportamentais que podem ocorrer em pequenos intervalos de tempo e visam a manutenção da máxima obtenção de energia (TIEBOUT, 1991; 1992; KREBS; DAVIES, 1996). Entre as aves nectarívoras, o comportamento de defesa ativa dos recursos florais é uma estratégia recorrente (STILES; WOLF, 1970; KREBS; DAVIES, 1996). Entretanto documentar esta relação em campo pode não ser possível, especialmente pelas dificuldades de mensurar as variáveis que influenciam o comportamento dos organismos.

Beija-flores constituem um grupo adequado para investigar este processo devido à relativa facilidade de quantificação de seus recursos florais e de observação dos comportamentos de alimentação e defesa de recursos (STILES; WOLF, 1970). *Justicia brasiliiana* Roth (Acanthaceae) é uma planta cujas flores exibem adaptações que indicam a polinização por beija-flores (*sensu* FAEGRI; VAN DER PIJL, 1971) e os indivíduos ocorrem de forma agregada em clareiras e bordas de matas, o que a torna uma espécie adequada para o estudo envolvendo interações com beija-flores.

Este estudo testa a hipótese de que a disponibilidade de recursos florais de *Justicia brasiliiana* determina as respostas comportamentais da guilda de beija-flores no espaço e no tempo. Neste contexto, os objetivos do estudo foram: 1. descrever e quantificar a produção de flores e de néctar em agrupamentos de *J. brasiliiana* durante sua floração e 2. descrever e quantificar o comportamento de beija-flores durante a utilização destes recursos florais no sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

## 2 Revisão de Literatura

*Justicia brasiliiana* Roth (Acanthaceae) é uma espécie arbustiva higrófita e heliófita de cerca de um a dois metros de altura frequentemente distribuída de forma agregada em clareiras ou bordas de matas. Distribui-se desde o norte do Uruguai e sul do Brasil até o nordeste da Argentina e Oeste do Paraguai, em altitudes até 600 metros acima do nível do mar (EZCURRA, 2002). O processo de floração ocorre entre novembro e maio (WASSHAUSEN; SMITH, 1969), quando a espécie produz flores inodoras com corolas tubulares vermelhas (EZCURRA, 2002). Essas características, somadas, permitem classificar a síndrome de polinização de *J. brasiliiana* como ornitófila (*sensu* FAEGRI; VAN DER PIJL, 1971). Outras espécies do gênero possuem adaptações que remetem à polinização por beija-flores (SCHIMIDT-LEBUHN et al., 2007) e foram observadas recebendo visitas destas aves (PANSARIN, 2003; DÖLL et al., 2007) que foram algumas vezes polinizadoras efetivas (QUINTANA-VÁSQUEZ, 2007).

Os beija-flores (Trochilidae) compõem a segunda maior família de aves com 328 espécies (SCHUCHMANN, 1999). Embora existam evidências fósseis dessas aves na região Paleártica (MAYR, 2007), atualmente os beija-flores ocorrem apenas no Novo Mundo, especialmente na região Neotropical (SCHUCHMANN, 1999), onde representam o grupo numérica e ecologicamente dominante nas relações entre aves e flores (STILES, 1981).

O néctar, seu principal item alimentar seguido de pequenos artrópodes, é disponibilizado durante a floração de diversas espécies de plantas (COTTON, 2007). No entanto, variações nas taxas de secreção do néctar e na concentração de açúcar ao longo do dia e do período de floração ocorrem em grande parte dessas espécies. Isto implica em repentinas mudanças na disponibilidade dos recursos para os beija-flores (STILES; WOLF, 1970) exigindo dessas aves respostas rápidas às variações (STILES; WOLF, 1970; POULIN; LEFEBVRE; MCNEIL, 1992).

Duas estratégias de forrageamento que otimizam a obtenção de recursos são reconhecidas entre as espécies de beija-flores: “traplining” e territorialismo. Espécies “trapliners”, em geral pertencente à subfamília Phaetornithinae, são aquelas que estabelecem uma rota de forrageio que inclui diversos indivíduos em

floração que são visitados sequencialmente em intervalos de tempo regulares. Espécies territorialistas, em geral pertencente à subfamília Trochilinae, estabelecem territórios de alimentação em locais com elevada abundância de recurso e a defendem ativamente contra outros indivíduos que tentem explorá-lo (FEINSINGER, 1976; STILES, 1981).

O comportamento de defesa de recursos por beija-flores territorialistas ocorre através de exibições de suas plumagens, vocalizações intensas e/ou agressões aos indivíduos intrusos (SCHUCHMANN, 1999). Este comportamento dos beija-flores os torna organismos conspícuos e tem despertado o interesse de pesquisadores há décadas como modelo de estudo sobre competição por recursos (PITELKA, 1942; KREBS; DAVIES, 1996; STILES; WOLF, 1970). Entretanto a maioria dos estudos tem se concentrado nos aspectos descritivos da competição entre beija-flores (STILES; WOLF, 1970) e poucos deles visam compreender quais fatores determinam os padrões comportamentais observados.

Um padrão recorrente observado é que beija-flores machos adultos são dominantes sobre imaturos e geralmente sobre fêmeas (WOLF, 1969), por isso tem se apontado o expressivo dimorfismo sexual em beija-flores como uma estratégia evolutiva para reduzir os efeitos da competição intra-específica (STILES; WOLF, 1970).

Frequentemente tem-se observado uma organização hierárquica entre os beija-flores que defendem um mesmo recurso, distinguindo-se espécies dominantes e subordinadas. Constatou-se que esta hierarquia está correlacionada às diferenças morfológicas, principalmente no tamanho, massa, bico e asa, exceto para indivíduos jovens que são subordinados independentemente do tamanho corpóreo (STILES; WOLF, 1970; ANTUNES, 2003).

A relação entre disponibilidade de recursos e alterações comportamentais dos beija-flores é pouco investigada (TIEBOUT, 1991). Em um estudo experimental observou-se que *Phaetornis superciliosus* (espécie “trapliner”) ajusta a taxa de visitação aos bebedouros artificiais de acordo com a taxa de fornecimento de alimento (água açucarada que simula o néctar) como uma forma de maximizar a competição por exploração pelo recurso (GILL, 1988).

Independentemente, outro estudo manipulou em laboratório o fornecimento de água açucarada em bebedouros artificiais e constatou que a taxa de visitação por *P. superciliosus* foi influenciada pela disponibilidade de alimento da seguinte forma: a)



quando a oferta total de recurso foi aumentada houve diminuição na taxa de visitação; b) quando apenas alguns bebedouros tiveram o recurso aumentado, estes foram mais visitados e nos demais bebedouros as visitas foram mantidas e; c) quando um bebedouro é esvaziado a taxa de visitas nos demais é aumentada (GARISSON; GASS; 1999).

Duas espécies de beija-flores, uma “trapliner” (*Chlorostilbon canivetii*) e outra territorialista (*Amazilia saucerottei*), foram comparadas em laboratório quanto a suas respostas a variações na distância entre poleiro e bebedouros com água açucarada (TIEBOUT, 1992). Este estudo sugere que estas estratégias de forrageio são adaptações comportamentais à exploração de diferentes níveis de disponibilidade de recurso. Em resposta à dispersão ou ao agrupamento dos bebedouros, ambas as espécies alteraram as taxas de visitação, a diversidade de bebedouros visitados, o tempo de retorno aos bebedouros e o tempo despendido em vôo. *Amazilia saucerottei* defendeu os bebedouros apenas quando estes estiveram agregados, sendo capaz de excluir *C. canivetii*.

Lack (1973) sugere que a distribuição segregada das espécies de beija-flores nas ilhas da América Central é mantida através da exclusão competitiva entre elas e que o resultado da competição interespecífica é influenciado por diferenças dos habitats nas ilhas. Este autor argumenta que estes mecanismos favorecem a coexistência de espécies mesmo que partilhando um mesmo recurso floral em uma mesma ilha.

Estudando os beija-flores e suas flores na ilha de Porto Rico, Krodrick-Brown et al. (1984) encontraram sólidas evidências de que a co-evolução entre estes grupos foi determinada não apenas pelo mutualismo planta-polinizador, mas também pela competição entre os beija-flores, que competem pelos recursos florais, e entre as plantas, que competem pelos polinizadores. Dessa forma, a evolução condicionou a menor espécie de beija-flor, que apresenta bico curto, à utilização de plantas com corolas curtas e néctar escasso, enquanto as duas espécies de porte maior e bico longo foram condicionadas à exploração de espécies de corola longa que produzem néctar abundante. Neste estudo, a distribuição espacial segregada entre as espécies morfológicamente semelhantes foi apontada como resultado da exclusão competitiva entre as espécies de beija-flores que defendem recursos através de agressões.

A competição entre três espécies de beija-flores territorialistas foi monitorada durante o pico de floração de um indivíduo de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) e constatou-se que abundância de recursos florais determinou qual espécie o defendeu (STILES; WOLF, 1970). Este estudo aponta que a coexistência de três espécies explorando o mesmo recurso foi possibilitada pelo estabelecimento de territórios de diferentes espécies de beija-flores na mesma planta que estiveram segregadas pela altura em que o território foi estabelecido. Observou-se também que a realização de agressões implica em menor tempo de forrageio e que a maior atividade de alimentação ocorreu no início e final do dia.

No Brasil, poucos estudos envolvendo o comportamento de exploração e defesa de recursos por beija-flores foram realizados. Mendonça e Anjos (2006a), estudando *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae), detectaram que a atividade de alimentação dos beija-flores diminuiu no decorrer do dia coincidindo com a redução na disponibilidade dos recursos florais. Além disso, constatou-se que o beija-flor dominante, *Florisuga fusca*, alterou sua estratégia de exploração dos recursos entre defesa ativa (“territorialismo”) e deslocamento entre indivíduos floridos (“traplining”) de acordo com a abundância e distribuição espacial dos recursos.

No sudeste do Brasil, observou-se que a hierarquia de dominância entre os beija-flores que partilharam recursos de *Eucalyptus* spp. foi determinada pelo peso e tamanho dos beija-flores. Além disso, as espécies dominantes ocorreram preferencialmente durante a manhã e subordinadas durante a tarde, sugerindo uma segregação temporal entre espécies. Este padrão esteve correlacionado com a disponibilidade de recursos florais (quantidade e concentração do néctar) (ANTUNES, 2003).

Seis espécies de Gesneriaceae ornitófilas, estudadas no sudeste do Brasil, tiveram a frequência de visitaç o por beija-flores determinada pela quantidade de néctar secretado (SANMARTIN-GAJARDO; SAZIMA, 2005). Este padrão também foi demonstrado para os beija-flores visitantes de *Ipomopsis aggregata* (Pursh) V. E. Grant (Polimoniaceae) na América do Norte (MITCHELL; WASER, 1992)

Os demais estudos no Brasil reportam o comportamento de visitaç o dos beija-flores como forma de inferir a sua efetividade como polinizador das plantas consideradas ou apenas descrevem a relaç o de dominância entre os beija-flores (SAZIMA; MACHADO, 1983; VITALI-VEIGA; MACHADO, 2000; CANELA; SAZIMA,

2005; LONGO; FISCHER, 2006; MENDONÇA; ANJOS, 2006b, LEAL; LOPES; MACHADO, 2006)

No Rio Grande do Sul, embora ocorram 19 espécies de beija-flores (BENCKE, 2001, DAMIANI, 2009; PETERSEN; PETRY, 2009), inexistem estudos que enfoquem quaisquer aspectos comportamentais dessas aves. Neste estado, o conhecimento a cerca das espécies se restringe a registros de expansão da distribuição (COSTA; COSTA, 2003) e breves observações sobre aspectos do *status* de ocorrência, reprodução ou alimentação (BELTON, 1994).

### 3 Materiais e métodos

#### 3.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido em um fragmento florestal localizado no Horto Botânico Irmão Teodoro Luís da Universidade Federal de Pelotas (HBITL), situado no domínio geomorfológico da Planície Costeira (IBGE, 1986), no município de Capão do Leão, estado do Rio Grande do Sul.

A região está incluída na província biogeográfica dos Campos Sulinos e a vegetação é classificada como sendo de Formações Pionerias (IBGE, 1986). Nessa região, formações florestais são incomuns e geralmente formam faixas estreitas dispostas de forma marginal às áreas úmidas (*observação pessoal*).

A mata do HBITL foi amplamente alterada pela abertura de clareiras e trilhas na primeira metade do século XX e pela introdução de espécies exóticas ornamentais (TEODORO LUIS; BERTELS, 1951) e atualmente, com cerca de 23 hectares, encontra-se em estágio avançado de regeneração (SCHLEE JR, 2000). No interior da mata, *Psychotria brachyceras* Müll. Arg (Rubiaceae) e *Justicia brasiliana* Roth (Acanthaceae) predominam entre as espécies arbustivas (*observação pessoal*).

O clima na região é do tipo Cfa ou Subtropical Úmido, segundo a classificação de Köppen (MORENO, 1961). Em Capão do Leão, entre 1971 e 2000 a temperatura média anual foi de 17,8°C, a média da umidade relativa do ar foi de 80,7% e a pluviosidade anual foi de 1366 mm. Na região, a temperatura exhibe marcada sazonalidade, porém a umidade relativa do ar é pouco variável e a pluviosidade se distribui de forma regular ao longo do ano (ESTAÇÃO AGROCLIMATOLÓGICA DE PELOTAS, 2009).

#### 3.2 Planta

*Justicia brasiliana* distribui-se de forma agregada em diferentes locais nas bordas e clareiras da mata do HBITL, formando agrupamentos com dezenas de indivíduos. Entre junho de 2009 e maio de 2010 foram monitorados cinco agrupamentos da espécie (quatro no interior e um na borda da mata) distando entre

si pelo menos 100 metros. Em cada um dos cinco agrupamentos foram escolhidos e marcados 20 indivíduos. A escolha ocorreu através de aleatorização sistemática (*sensu* CALLEGARI-JACQUES, 2003). Uma trena foi estendida ao longo do agrupamento e, a cada metro, escolheu-se o indivíduo situado a um metro deste ponto. Três desses agrupamentos foram selecionados para acompanhamento quinzenal das fenofases da espécie durante o ano de estudo e os demais foram monitorados apenas durante a floração.

Durante a floração de *J. brasiliiana*, semanalmente um agrupamento em intensa floração foi escolhido e teve quantificado o número de flores abertas, o volume de néctar e a concentração de açúcar no néctar para cada um dos 20 indivíduos previamente marcados. As quantificações foram realizadas em três períodos do dia: a) meia hora após sol nascente (aprox. 06-08h), b) seis horas após o sol nascente (aprox. 11-13h) e c) duas horas antes do pôr-do-sol (aprox. 17-19h).

Cada indivíduo marcado teve o número de flores abertas quantificado. Para a avaliação do néctar, cada um dos indivíduos teve uma flor em antese coletada, acondicionada em caixa-térmica e analisada em laboratório. Cada flor teve o néctar extraído de forma destrutiva com o auxílio de microseringas (Hamilton 10 $\mu$ L) para a quantificação do volume. Devido ao reduzido volume de néctar observado, os dados são apresentados em intervalos de frequência. Este mesmo néctar teve a concentração medida com o uso de refratômetro analógico portátil (BIOBRIX 0-32%) e os valores obtidos são apresentados em intervalos de frequência.

A duração da antese das flores de *J. brasiliiana* foi investigada em 11 e 12 de fevereiro de 2010. Foram escolhidos aleatoriamente 20 indivíduos não-marcados (10 no interior e 10 na borda do HBITL) que tiveram uma flor em pré-antese marcada. Estas flores foram acompanhadas de hora em hora entre as 15h e 21h do dia 11 e entre 06h e 19h do dia 12 até a abscisão das flores. As definições de antese e abscisão seguem ENDRESS (1998, p.464).

### 3.3 Beija-flores

Entre janeiro e fevereiro de 2010, durante o auge de floração de *J. brasiliiana*, foram realizadas 54 observações do comportamento dos beija-flores através do método objeto-focal (ALTMANN, 1974) no mesmo agrupamento de *J. brasiliiana* que teve o recurso quantificado. A cada semana, as observações foram realizadas duas

vezes em cada um dos três períodos distintos do dia, cada uma com duração de duas horas, totalizando 108h. As 54 amostragens foram distribuídas entre três agrupamentos de *J. brasiliiana* da seguinte forma: agrupamento A, com 18 observações focais (6 para cada turno); agrupamento B com 12 observações focais (4 para cada turno); e agrupamento C com 24 observações focais (8 para cada turno).

As seguintes informações foram coletadas: espécie do beija-flor visitante, tempo de permanência de cada beija-flor no agrupamento, número de vezes que um beija-flor tentou explorar o agrupamento defendido, o número de interações agonísticas e espécies envolvidas em cada agressão. Os beija-flores que realizaram a defesa do agrupamento de *J. brasiliiana* tiveram quantificados separadamente o tempo gasto com alimentação e o tempo pousado (descanso/defesa).

### 3.4 Análise de Dados

Variações espaciais e temporais em relação à disponibilidade de recursos foram relacionadas ao comportamento dos beija-flores através de Análise de Covariância Multivariada (MANCOVA) com re-amostragem *Bootstrap*. A re-amostragem sobre os dados coletados gerou um modelo nulo que representa como seria a relação esperada entre as variáveis estudadas se estas ocorressem ao acaso. Este modelo nulo esperado foi comparado com o modelo observado em campo. As variáveis independentes categóricas consideradas foram os três agrupamentos de *J. brasiliiana* (espacial) e os três horários do dia (temporal) e a variável independente contínua foi o número de flores abertas (disponibilidade de recursos). Estas variáveis foram relacionadas ao comportamento dos beija-flores descritos pelas seguintes variáveis dependentes contínuas: número de invasões aos agrupamentos, tempo pousado e tempo forrageando pelo dominante. Os dados foram transformados em log<sub>10</sub> e atenderam às premissas de homocedasticidade e normalidade do teste. O teste de MANCOVA considerado foi o Traço de Pillai (*Pillai Trace*) que apresenta elevada robustez quando à distribuição normal é parcialmente atendida (GOTELLI; ELLISON, 2011).

As análises foram rodadas no programa SYSTAT versão 13 (2009).

## 4 Resultados

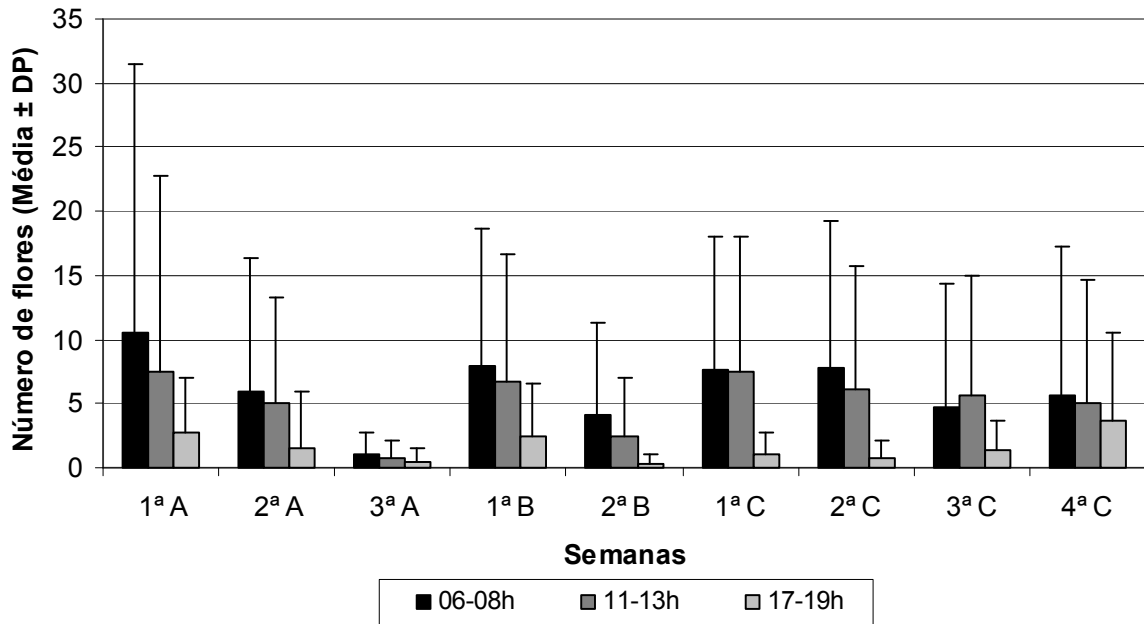
### 4.1 Disponibilidade de recursos de *J. brasiliiana*

A floração de *J. brasiliiana* iniciou no meio de dezembro e prolongou-se até a metade de maio com o maior número de indivíduos florescendo em janeiro e fevereiro. As flores observadas (n=20) tiveram antese de um dia. A abscisão das flores iniciou às 11h, acentuou-se a partir das 16h e apenas duas flores não passaram pelo processo de abscisão até as 19h.

O número de flores abertas por indivíduo de *J. brasiliiana* variou de zero até 90. As médias do número de flores abertas foram maiores entre as 06-08h, diminuindo no horário das 11-13h e com mais intensidade entre 17-19h. Houve uma exceção no agrupamento C, quando a média do número de flores abertas foi maior entre 11-13h (Fig. 1).

O volume de néctar foi amostrado em 253 flores em antese, entre elas 54,2% (n=137) produziram entre 0,1µl e 2,5µl e somente 17,4% (n=44) apresentaram mais que 2,6µl. Em 28,5% das flores (n=72) não foi constatada a presença de néctar (tab. 1). Constatou-se que 54,5% (n=55) e 61,4% (n=51) das flores amostradas no horário das 06-08h e 11-13h, respectivamente, possuíam volume de néctar entre 0,1 e 2,5µl que foi a categoria de volume de néctar predominante. Entre as 44 flores que apresentaram mais que 2,6µl, 88,6% (n=39) foram coletadas entre 06-08h, evidenciando que neste horário o volume de néctar disponível foi maior. O aumento progressivo na proporção de flores sem néctar nos três turnos (respectivamente 6,1%, 34,5% e 52,2%) evidencia a diminuição contínua do volume de néctar disponível nas flores ao longo do dia (tab. 1).

A concentração média do néctar foi  $19,9 \pm 5,9$ , variando entre zero e 32% nas 143 flores. Destas, 70,7% (n=101) tiveram concentração entre 15,1 e 25,0%, das quais, 47 flores apresentaram concentração entre 15,1 e 20,0% e 54 flores entre 20,1 e 25,0% (tab. 2). Nota-se um decréscimo ao longo do dia na proporção de flores com concentração de néctar entre 15,1 e 20,0%, enquanto as proporções de flores com concentração entre 20,1 e 25,0% foram mantidas.



**Figura 1** - Número de flores de *Justicia brasiliana* em antese por turno em cada conjuntos de dados coletados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL; Números ordinais indicam a sequência de coleta de dados no agrupamento; Letras indicam o agrupamento; Média±DP; n=40 indivíduos, somatória das duas amostragens da semana.

**Tabela 1** - Número de flores em cada categoria de volume de néctar de *Justicia brasiliana* nos três períodos do dia amostrados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL; n=253 flores.

Categorias	Todos os agrupamentos						TOTAIS	
	06-08h		11-13h		17-19h		Soma horários	
	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%
1 (0 µl)	7	6,9	29	34,9	36	52,2	72	28,5
2 (0,1-2,5µl)	55	54,5	51	61,4	31	44,9	137	54,2
3 (2,6-5,0µl)	17	16,5	1	1,2	2	2,9	20	7,9
4 (5,1-7,5µl)	12	11,9	1	1,2	0	0,0	13	5,1
5 (7,6-10,0µl)	8	7,9	0	0,0	0	0,0	8	3,2
6 (10,1-12,5µl)	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
7 (12,6-15,0µl)	2	2,0	1	1,2	0	0,0	3	1,2
<b>nº flores medidas</b>	<b>101</b>		<b>83</b>		<b>69</b>		<b>253</b>	



**Tabela 2** - Número de flores em cada categoria de concentração de néctar de *Justicia brasiliiana* nos três períodos do dia amostrados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL; n=143 flores.

Categorias (concentração)	Todos os agrupamentos						TOTAIS	
	06-08h		11-13h		17-19h		Soma horários	
	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%
1 (0-5.0%)	0	0,0	1	2,4	2	9,5	3	2,1
2 (5.1-10.0%)	4	5,0	2	4,8	3	14,3	9	6,3
3 (10.1-15.0%)	5	6,3	3	7,1	0	0,0	8	5,6
4 (15.1-20.0%)	33	41,3	12	28,6	2	9,5	47	32,9
5 (20.1-25.0%)	32	40,0	14	33,3	8	38,1	54	37,8
6 (25.1-30.0%)	6	7,5	7	16,7	4	19,0	17	11,9
7 (mais de 30.1%)	0	0,0	3	7,1	2	9,5	5	3,5
<b>nº flores medidas</b>	<b>80</b>		<b>42</b>		<b>21</b>		<b>143</b>	

#### 4.2 Utilização dos recursos florais de *Justicia brasiliiana* por beija-flores

Indivíduos de cinco espécies de beija-flores exploraram o néctar de *Justicia brasiliiana*: *Chlorostilbon lucidus* (macho e fêmea), *Thalurania glaucopis* (macho e fêmea), *Hylocharis chrysura*, *Stephanoxis lalandi* (macho, fêmea e macho jovem) e *Leucochloris albicollis*. A frequência de ocorrência variou entre as espécies e os agrupamentos, com destaque para *H. chrysura* que ocorreu nos três agrupamentos monitorados e teve uma frequência total de 61.1% (n=33) das observações focais realizadas (tab. 3).

A defesa dos recursos florais de *J. brasiliiana* por beija-flores ocorreu nos três agrupamentos monitorados em 47 das 54 amostragens. Cada agrupamento foi defendido prioritariamente por uma espécie, provavelmente o mesmo indivíduo de beija-flor. O agrupamento A foi defendido em 15 das 18 amostragens sempre por *T. glaucopis* fêmea. O agrupamento B foi defendido em oito das 12 amostragens, sempre por *H. chrysura*. O agrupamento C foi defendido em todas as 24 amostragens, das quais *C. lucidus* macho defendeu em 18 e *H. chrysura* defendeu nas últimas seis, quando *C. lucidus* macho aparentemente havia abandonado o agrupamento. Em uma única amostragem, ambas as espécies defenderam o agrupamento C.

O tempo de ocupação dos agrupamentos de *J. brasiliiana* por beija-flores dominantes foi amplamente variável. Estes indivíduos gastaram três vezes mais tempo pousados do que forrageando (tab. 6). Essa proporção foi mantida entre os turnos (Fig. 2).

Foram registradas 150 interações agonísticas entre beija-flores visitantes florais de *J. brasiliiana* em 36 das 47 amostragens em que houve defesa dos agrupamentos (tab. 4). *Thalurania glaucopis* fêmea, *C. lucidus* macho e *H. chrysura* foram capazes de expulsar os invasores de seu agrupamento em, respectivamente, 100% (n=42), 88,7% (n=47) e 50,4% (n=58) das interações em que se envolveram. Estas espécies foram claramente dominantes sobre *S. lalandi* fêmea e macho jovem e *C. lucidus* fêmea, que foram expulsos do agrupamento de recurso em, respectivamente, 100% (n=17), 100% (n=16) e 83% (n=10) das interações em que se envolveram. *Hylocharis chrysura* também atuou como subordinado em 49,6% (n=57) das interações agonísticas interespecíficas em que se envolveu (tab. 4). *Thalurania glaucopis* macho, *L. albicollis* e *S. lalandi* macho adulto foram raramente detectados (tab. 3), por isso não foi possível determinar se são capazes de defender os recursos florais produzidos por *J. brasiliiana*.

O número de vezes que os agrupamentos de *J. brasiliiana* foram invadidos por intrusos e o número de interações agonísticas observadas foram amplamente variáveis ao longo do dia e aparentemente diminuíram no decorrer do dia (tab. 5).

O comportamento dos beija-flores diferiu espacialmente, entre os três agrupamentos de *J. brasiliiana* avaliados, e temporalmente, entre os três horários do dia amostrados. Essas diferenças foram altamente influenciadas pela disponibilidade de recurso, quantificado pelo número de flores abertas.

Na análise espacial, os comportamentos dos beija-flores foram significativamente distintos entre os agrupamentos de *J. brasiliiana* (Pillai Trace=1,012;  $F_{3,35}=5,939$ ;  $P=0,000$ ). As diferenças ocorreram no número de invasões ( $F_{1,37}=2,931$ ;  $P=0,047$ ) e no tempo pousado ( $F_{1,37}=8,402$ ;  $P=0,000$ ) e forrageando ( $F_{1,37}=16,386$ ;  $P=0,000$ ) para os indivíduos que defenderam os agrupamentos de *J. brasiliiana*. Quando a análise espacial foi realizada incluindo o número de flores abertas durante as observações focais, as diferenças entre os agrupamentos foram ainda mais acentuadas (Pillai Trace=1,184;  $F_{2,35}=16,450$ ;  $P=0,000$ ) expressas no número de invasões ( $F_{1,37}=183,845$ ;  $P=0,000$ ) e no tempo pousado ( $F_{1,37}=504,344$ ;  $P=0,000$ ) e forrageando ( $F_{1,37}=879,083$ ;  $P=0,000$ ) do indivíduo que defendeu o agrupamento.

Na análise temporal, foram detectadas diferenças significativas no comportamento dos beija-flores entre os três horários do dia avaliados (Pillai Trace=1,022;  $F_{3,35}=9,105$ ;  $P=0,000$ ). As diferenças não foram significativas no número de invasões ( $F_{1,37}=1,623$ ;  $P=0,202$ ), mas foram significativas no tempo

pousado ( $F_{1,37}=13,017$ ;  $P=0,000$ ) e no tempo de forrageio ( $F_{1,37}=9,086$ ;  $P=0,000$ ) do indivíduo que defendeu o agrupamento. Quando a análise foi realizada considerando a disponibilidade de recurso, quantificada pelo número de flores abertas, as diferenças entre os três turnos foram ainda mais acentuadas (Pillai Trace=1,152;  $F_{2,35}=15,393$ ;  $P=0,000$ ). O número de invasões por intrusos mostrou-se significativo ( $F_{1,37}=72,634$ ;  $P=0,000$ ), assim como o tempo pousado ( $F_{1,37}=861,187$ ;  $P=0,000$ ) e o tempo de forrageio ( $F_{1,37}=262,810$ ;  $P=0,000$ ) do indivíduo defensor do agrupamento.

**Tabela 3** - Frequência absoluta e percentual de indivíduos de beija-flores nas 54 observações focais realizadas nos três agrupamentos de *Justicia brasiliana* monitorados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL.

Espécie visitante	Agrup. A (n=18)		Agrup. B (n=12)		Agrup. C (n=24)		Totais (n=54)	
	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%
<i>L. albicollis</i>	1	5.6	-	-	-	-	1	1.9
<i>T. glaucopis</i> (♀)	15	83.3	1	8.3	-	-	16	29.6
<i>H. chrysur</i>	9	50.0	10	83.3	14	58.3	33	61.1
<i>S. lalandi</i> (♀)	1	5.6	7	58.3	8	33.3	16	29.6
<i>S. lalandi</i> (♂)	1	5.6	-	-	1	4.2	2	3.7
<i>C. lucidus</i> (♀)	-	-	7	58.3	12	50.0	19	35.2
<i>T. glaucopis</i> (♂)	-	-	-	-	1	4.2	1	1.9
<i>S. lalandi</i> (♂jovem)	-	-	-	-	8	33.3	8	14.8
<i>C. lucidus</i> (♂)	-	-	-	-	18	75.0	18	33.3

**Tabela 4** - Matriz de interações agonísticas entre indivíduos de beija-flores visitantes de *Justicia brasiliana* nos três agrupamentos monitorados entre janeiro e fevereiro de 2010 no HBITL.

Agressor	Subordinado							Totais
	<i>H.c.</i>	<i>S.I.</i> (♀)	<i>S.I.</i> (♂jovem)	<i>C.I.</i> (♂)	<i>C.I.</i> (♀)	<i>L.a.</i>	indet.	
<i>T.g.</i> (♀)	34	0	0	0	0	1	7	<b>42</b>
<i>H.c.</i>	9	3	15	4	10	0	17	<b>58</b>
<i>C.I.</i> (♂)	23	13	1	0	2	0	8	<b>47</b>
<i>C.I.</i> (♀)	0	0	0	2	0	0	0	<b>2</b>
indet.	0	1	0	0	0	0	0	<b>1</b>
<b>Totais</b>	<b>66</b>	<b>17</b>	<b>16</b>	<b>6</b>	<b>12</b>	<b>1</b>	<b>32</b>	<b>150</b>

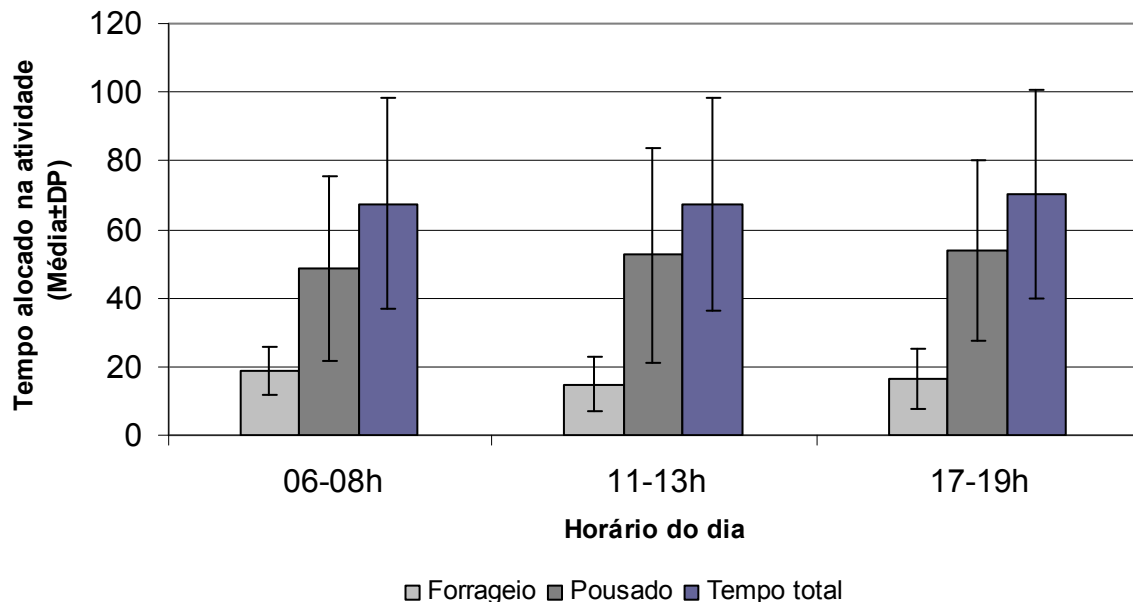
Legenda: *L.a.*=*Leucochloris albicollis*, *T.g.*=*Thalurania glaucopis*, *H.c.*=*Hylocharis chrysur*, *S.I.*=*Stephanoxis lalandi*, *C.I.*=*Chlorostilbon lucidus*, indet.=espécie indeterminada.

**Tabela 5** - Número de invasões e número de interações agonísticas realizadas pelos beija-flores durante a exploração dos recursos florais de *Justicia brasiliana* no HBITL entre janeiro e fevereiro de 2010; N=18 observações focais por turno.

Turno	06-08h			11-13h			17-19h		
	Média ±DP	mín- máx	No. Obs.	Média ±DP	mín- máx	No. Obs.	Média ±DP	mín- máx	No. Obs.
No. invasões	3,72 ±3,51	0-16	96	3,46 ±3,31	0-15	80	1,61± 1,97	0-9	39
No. interações agonísticas	3,72 ±3,51	0-11	67	3,17 ±3,31	0-10	57	1,44± 1,89	0-5	26

**Tabela 6** - Tempo (min.) alocado pousado ou forrageando pelos beija-flores que defenderam os agrupamentos de *Justicia brasiliana* no HBITL entre janeiro e fevereiro de 2010; n=18 (06-08h), n=17 (11-13h) e n=12 (17-19h).

TURNO	06-08h			11-13h			17-19h		
	Média ±DP	mín- máx	Total	Média ±DP	mín- máx	Total	Média ±DP	mín- máx	Total
Forrageio	18,7 ±6,9	7,8- 35,2	337,4	14,8 ±8,0	0- 29,7	252,4	16,4 ±9,0	5,5- 39,7	197,0
Pousado	48,8 ±26,9	11,8- 94,2	878,5	52,6 ±13,3	1,4- 99,0	893,6	53,8 ±26,5	13,0- 98,6	645,6
Tempo total	67,6 ±30,8	22,8- 109,0	1215,9	67,4 ±31,0	2,3- 110,4	1185,9	70,2 ±30,4	22,2- 120,0	842,5



**Figura 2** - Tempo (min.) alocado pousado ou forrageando pelos beija-flores que defenderam os agrupamentos de *Justicia brasiliana* no HBITL entre janeiro e fevereiro de 2010; Média±DP; n=18 (06-08h), n=17 (11-13h) e n=12 (17-19h).

## 5 Discussão

No extremo sul do Brasil, onde se realizou o presente trabalho, *Justicia brasiliiana* apresenta um período de floração que abrange o verão e início do outono. A distribuição espacial dos indivíduos é altamente agrupada, ocorrendo em áreas florestais com maior incidência de luz. O padrão de floração e a distribuição espacial dos indivíduos, a torna um importante fonte de recurso para beija-flores, para os quais proporciona um recurso espacialmente concentrado e com período de disponibilidade relativamente longo.

Embora a disponibilidade de flores na população de *J. brasiliiana* estudada ocorra por um longo período, as flores são efêmeras, abrindo ao amanhecer e passando por abscisão até o final do dia. Isso significa que *J. brasiliiana* passa a cada dia por uma renovação completa nos recursos florais que, neste estudo, simplificou a quantificação dos recursos florais.

Um claro padrão de diminuição de recursos florais ao longo do dia foi detectado, tanto no que se refere ao número de flores abertas quanto ao volume de néctar nas flores. Neste estudo, a redução do volume de néctar por flor pode ser explicado como decorrente do seu consumo pelos beija-flores que visitavam as flores com alta frequência. Este padrão de alta disponibilidade de recursos logo após o final da noite pode ser importante para os beija-flores, já que estes permanecem sem se alimentar pelo longo período noturno. A produção de néctar mais elevada no início do dia também foi registrada para outras espécies ornitófilas de bromélias (CANELA; SAZIMA, 2005; MACHADO; SEMIR, 2006), rubiáceas (COTTON, 1998; MENDONÇA; ANJOS, 2006b), acantáceas e malváceas (MCDADE; WEEKS, 2004), algumas das quais possuem flores cuja antese dura apenas um dia (COTTON, 1998; MENDONÇA; ANJOS, 2006b), como *J. brasiliiana*.

A quantidade de néctar produzida por *J. brasiliiana* é pequena se comparada com a maioria das espécies de plantas polinizadas por aves (MCDADE; WEEKS, 2004; JOHNSON; NICOLSON, 2008). Este padrão tem sido interpretado como uma estratégia que favorece a polinização cruzada através da indução do polinizador a visitar várias flores (MITCHELL; WASER, 1992; MENDONÇA; ANJOS, 2006b).

Dentre as nove espécies de beija-flores com ocorrência esperada para a região (BELTON, 1994), cinco utilizaram *J. brasiliiana*. O número de espécies registradas pode ser considerado elevado em função da reduzida escala espacial do estudo. As espécies não registradas são raras ou migratórias na área (*dados não publicados*) ou são reportadas apenas por registros históricos (BELTON, 1994).

Os três agrupamentos de *J. brasiliiana* monitorados foram defendidos por indivíduos de espécies e sexos diferentes o que sugere que houve segregação espacial entre as espécies dominantes. *Thalurania glaucopis* fêmea, *H. chrysurus* e *C. lucidus* macho defenderam ativamente os agrupamentos durante longos períodos da amostragem. Devido às características morfológicas e comportamentais observadas, como a preferência por poleiros específicos, presumivelmente foi o mesmo indivíduo que defendeu cada agrupamento durante dias sucessivos, por isso, este estudo abrange diferenças comportamentais intra e interespecífica de poucos indivíduos.

O fato de espécies e sexos diferentes terem defendido os agrupamentos indica que o padrão de dominância não é mantido somente por características como tamanho, massa e agressividade da espécie (STILES; WOLF, 1970; COTTON, 1998). Na Floresta Amazônica, as espécies que defenderam *Palicourea crocea* (Sw.) Roem. & Schult. (Rubiaceae) se alternaram de acordo com a disponibilidade dos recursos florais produzidos por essa espécie arbustiva de subosque (COTTON, 1998) assim como as espécies que defenderam os recursos produzidos por *Eucalyptus* spp. em plantações comerciais no sudeste do Brasil (ANTUNES, 2003). Estes estudos sugerem que diferentes espécies de beija-flores demandam diferentes níveis de abundância de recurso para que a defesa seja energeticamente vantajosa. O presente estudo dá suporte a esta sugestão, entretanto foi detectado que ao invés das espécies dominantes se substituírem na defesa dos recursos de acordo com o seu decréscimo no decorrer do dia, elas permanecem defendendo. A alteração significativa no tempo de alimentação e pouso por estes indivíduos é, provavelmente, uma resposta comportamental que visa manter a obtenção de energia tão alta quanto possível (GILL; WOLF, 1975).

Outra possibilidade é que o padrão de defesa dos agrupamentos seja determinado pela distribuição espacial de beija-flores na área de estudo, que é um pequeno fragmento florestal. Willmer e Corbet (1981) estudando os visitantes florais de *Justicia aurea* Schltdl. (Acanthaceae) em florestas tropicais da Costa Rica observaram que insetos e beija-flores visitantes demonstraram preferências pela

exploração do recurso em habitats específicos. Dessa forma, é possível que para que um agrupamento seja defendido é necessário que este esteja localizado em habitat adequado e incluído na área onde o indivíduo busca ativamente um recurso em uma determinada época do ano. Por exemplo, *Thalurania glaucopis*, que é uma espécie tipicamente florestal, porém pouco abundante na área (*dados não publicados*), foi dominante no agrupamento no interior do fragmento. Já *H. chrysurus* e *C. lucidus*, que tem preferência por habitats abertos, defenderam os agrupamentos localizados nas bordas do fragmento florestal. Também não se descarta a hipótese de que haja um padrão temporal na detecção e defesa dos agrupamentos de *J. brasiliensis*, onde o primeiro indivíduo que localiza o recurso passa a ter prioridade na sua exploração.

No presente estudo foi constatada a ocorrência de espécies dominantes e subordinadas. Este padrão, recorrente entre beija-flores simpátricos que exploram os mesmos recursos florais, tem sido interpretado como uma forma de segregação comportamental que favorece a coexistência de espécies (STILES; WOLF, 1970; STILES, 1981; ANTUNES, 2003).

Em todos os agrupamentos de *J. brasiliensis*, após um indivíduo de beija-flor se estabelecer como dominante ele mantém a defesa por dias consecutivos e, durante todo o período do dia, expulsa os invasores. Os indivíduos dominantes intercalaram ao longo do dia períodos de descanso e alimentação, como é conhecido para aves nectarívoras (GILL; WOLF, 1975, ANTUNES, 2003), isto sugere que foi altamente vantajoso defender os recursos de *J. brasiliensis*, mesmo no final do dia, quando sua disponibilidade foi reduzida. Os indivíduos de uma espécie de ave nectarívora da África, *Nectarinia reichenowi* (Nectariniidae) que defende agrupamentos de *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Lamiaceae) em floração satisfazem suas necessidades energéticas mais rapidamente do que aqueles que não defendem (GILL; WOLF, 1975). Este mesmo padrão tem sido reportado para beija-flores migratórios na América do Norte (CARPENTER; PATON; HIXON, 1983) e recebe suporte do presente estudo.

Os agrupamentos defendidos foram constantemente invadidos por indivíduos de diferentes espécies o que resultou em um padrão complexo de interações agonísticas e expulsões. Foi observado que o indivíduo que defende o agrupamento consegue expulsar o invasor na maioria das interações agonísticas. O indivíduo invasor consegue forragear no agrupamento de *J. brasiliensis* apenas

enquanto não é detectado. Em nenhum caso houve expulsão do indivíduo que originalmente defendia o agrupamento. As espécies subordinadas foram frequentemente observada explorando indivíduos ou pequenas agregações de *J. brasilana* espacialmente isolados, os quais não eram defendidos. Conforme sugerido por Tiebout (1993), isto ocorre provavelmente porque estas espécies possuem adaptações comportamentais que as torna capazes de satisfazer as demandas energéticas com uma estratégia de exploração de recursos que não inclui defesa, diferentemente daquela adotada pelos beija-flores dominantes.

Entretanto, o comportamento das espécies subordinadas, quantificado pelo número de invasões, também foi significativamente afetado pela disponibilidade de recursos. Constatou-se que as invasões aos agrupamentos defendidos declinam ao longo do dia, o que sugere que a quantidade de energia obtida durante as tentativas de explorar um agrupamento defendido com recursos pouco abundantes não compensa os gastos energéticos da interação agonísticas com o beija-flor dominante.



## 6 Conclusões

Este estudo demonstra que os beija-flores respondem às variações espaço-temporais na disponibilidade de recursos florais produzidos por *Justicia brasiliana* na mata do HBITL. Estas aves alteram o comportamento provavelmente para manter a obtenção de energia tão elevada quanto possível, utilizando-se de duas estratégias comportamentais distintas: a defesa de recursos espacialmente concentrados e a utilização de recursos mais esparsos no espaço sem defendê-los. Beija-flores de diferentes espécies e sexos defendem ativamente agrupamentos de *Justicia brasiliana*, estimulados pela distribuição espacial agregada e elevada produção de recursos florais de *J. brasiliana* e, provavelmente, são influenciados pelas diferenças entre os habitats onde estes estão inseridos. A defesa destes recursos ocorre ao longo do dia e por dias consecutivos. De outra forma, indivíduos de diferentes espécies invadem constantemente estes agrupamentos defendidos e são expulsos pelo indivíduo dominante, gerando um padrão complexo de interações agonísticas altamente influenciado pela disponibilidade de recursos florais. Além disso, aparentemente estas espécies exploram indivíduos de *J. brasiliana* isolados ou pequenos agrupamentos, sem defendê-los. Finalmente, acredita-se que os mecanismos de segregação espacial, temporal e comportamental descritos favoreçam a coexistência das cinco espécies de beija-flores partilhando um mesmo recurso floral no HBITL.

## 7 Referências

ALTMANN, Jeanne. Observational study of behavior: sampling methods. **Behavior**, v.49, p.227-265, 1974.

ANTUNES, Alexandre Z. Partilha de néctar de *Eucalyptus* spp., territorialidade e hierarquia de dominância em beija-flores (Aves: Trochilidae) no sudeste do Brasil. **Ararajuba**, v.11, n.1, p.39-44. 2003.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.; HARPER, J. **Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas**. 4.ed. Porto Alegre: Ed. Artmed, 2007. 752p.

BELTON, William. **Aves do Rio Grande do Sul: distribuição e biologia**. São Leopoldo: Ed. da UNISINOS, 1994. 584p.

BENCKE, Glayson Ariel. **Lista de referência das Aves do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, 2001. 104p. (Publicações Avulsas da FZB, 10).

CALLEGARI-JACQUES, Sidia Maria. **Bioestatística: princípios e aplicações**. Porto Alegre: Ed. Artmed, 2003. 255p.

CANELA, M. B. F.; SAZIMA, M. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in the southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. **Plant Biology**, n.7, p.411-416, 2005.

CARPENTER, F. L.; PATON, D. C.; HIXON, M. A. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. 1983. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. v.80, p.7259-7263, 1983.

COSTA, R.; COSTA, R. Expansão da distribuição geográfica do beija-flor-preto-de-rabo-branco, *Melanotrochilus fuscus* no Rio Grande do Sul. **Atualidades Ornitológicas**, v.116, 2003.

COTTON, Peter A. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. **Ibis**, n.140, p.512-521, 1998.

COTTON, Peter A. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. **Ibis**, v.149, p.135-142, 2007.

DAMIANI, Rodrigo Vargas. Primeiro registro de *Phaethornis pretrei* (Aves, Trochilidae) para o Rio Grande do Sul, Brasil. **Biotemas**, v.22, n.2, p.199-202, 2009.

DÖLL, S.; HENSEN, I.; SCHMIDT-LEBUHN, A. N.; KESSLER, M. Pollination ecology of *Justicia rusbyi* (Acanthaceae), a common understory plant in a tropical mountain forest in eastern Bolivia. **Plant Species Biology**, v.22, p. 211-216, 2007.

ESTAÇÃO AGROCLIMATOLÓGICA DE PELOTAS. Disponível em: <<http://www.cpat.embrapa.br/agromet/estacao/mensal.html>>. Acesso em: 19 fev. 2009.

EZCURRA, Cecília. El género *Justicia* (Acanthaceae) en Sudamérica Austral. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.89, n.2, p. 225-280, 2002.

ENDRESS, Peter. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press. 1998. 511p.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 2.ed. Oxford: Pergamon Press, 1979. 291p.

FEINSINGER, Peter. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecological Monographs**, v.46, p.257-91, 1976.

GARISSON, J. S. E.; GASS, C. L. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability. **Behavioral Ecology**, v.10, p.714-725, 1999.

GILL, Frank B. 1988. Foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. **Ecology**, vol.69, n.6, p.1933-1942, 1988.

GILL, F. B.; WOLF, L. Economics of feeding territoriality in the Golden-Winged Sunbird, **Ecology**, vol.56, n.2, p.333-345, 1975.

GOTELLI, Nicholas; ELLISON, Aaron M. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre: Ed. Artmed, 2011. 528p.

IBGE. **Folha SH.22 Porto Alegre e parte das folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim: geologia, geomorfologia**. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Levantamento de Recursos Naturais, 1986 v.33, 796p.

JOHNSON, S. D.; NICOLSON, S. W. Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. **Biology Letters**, v.4, p.49–52. 2008.

LACK, David. The numbers of species of hummingbirds in the West Indies. **Evolution**, v.27, p.326-337, 1973.

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**, v.29, n.3, p.379-389, 2006.

KREBS, Charles J. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. San Francisco: Benjamin Cummings, 5.ed, 2001. 816p.

KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu Editora, São Paulo, 1996. 420p.

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

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**, v.29, n.3, p.481-488, 2006.

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

MAYR, Gerald. New specimens of early Oligocene Old World hummingbird *Eurotrochilus inexpectatus*. **Journal of Ornithology**, v.148, p.105-111, 2007.

MCDADE, L. A.; WEEKS, J. A. Nectar in hummingbird pollinated Neotropical plants II: interactions with flower visitor. **Biotropica**, v.36, n.2, p.216-230, 2004.

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

MENDONÇA, L. B.; ANJOS, L. Flower morphology, nectar features, and hummingbird visitation to *Palicourea crocea* (Rubiaceae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.78, n.1, p.45-57, 2006b.

MITCHELL, R. J.; WASER, N.M. Adaptative significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. **Ecology**, v.73, p.633-638, 1992.

MORENO, José Augusto. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, 1961. 42p.

PANSARIN, Emerson R. Biologia floral de *Cleistes macrantha* (Barb. Rodr.) Schltr. (Orchidaceae: Vanilloideae: Pogoniinae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, n.1, p.73-80, 2003.

PETERSEN; E. S.; PETRY, M. V. Confirmação do beija-flor-de-tesoura (*Eupetomena macroura*) (Aves, Trochilidae) no Estado do Rio Grande do Sul. **Biotemas**, v.22, n.4, p.241-242, 2009.

PITELKA, Frank A. Territoriality and related problems in North American hummingbirds. **Condor**, v.44, p.189-204, 1942.

POULIN, B.; LEFEBVRE, G.; MCNEIL, R. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. **Ecology**, v.73, p.2295-2309, 1992.

QUINTANA-VÁZQUEZ, María de los Angeles. Notes on the pollination biology of *Justicia candidans* (Acanthaceae) in Central Sonora, México. **The Southwestern Naturalist**, v.52, n.2, p.302-305, 2007.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Ness (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, 2005.

SAZIMA, M.; MACHADO, I. C. Biologia floral de *Mutisia coccinea* St. Hil. (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.6, n.2, p.103-108, 1983.

SCHIMIDT-LEBUHN, A.; SCHWERDTFEGER, M.; KESSLER, M.; LOHAUS, G. Phylogenetic constraints vs. ecology in the nectar composition of Acanthaceae. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v.202, n.1, p.62-69, 2007.

SCHLEE JR, José Milton. **Fitossociologia arbórea em fragmento de mata de restinga arenosa no Horto Botânico Irmão Teodoro Luis, Capão do Leão, RS**. 2000. 55f. (Graduação em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

SCHUCHMANN, Karl-Ludwig. **Family Trochilidae (hummingbirds)**. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J., (Eds). Handbook of the birds of the world. v.5. Barcelona: Lynx Edicions. 1999. p.468-680.

SYSTAT Software. Trial of Systat Version 13. Chicago: Systat Incorporation, 2009.

STILES, F. Gary. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.68, n.2, p.323-351, 1981.

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

TEODORO LUIS, Irmão; BERTELS, André. **Guia dos visitantes do Horto Botânico do Instituto Agrônomo do Sul**. 1.ed, Pelotas: IAS, 1951. 98p.

TIEBOUT, Harry M. Energy management by tropical hummingbirds: responses to foraging constraint. **Ecology**, v.72, n.3 p.839-851, 1991.

TIEBOUT, Harry M. Comparative energetics of divergent foraging modes: a doubly labelled water experiment on hummingbird competition. **Animal Behaviour**, v.44, n.5, p.895-906, 1992.

TIEBOUT, Harry M. Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs for losers and winners. **Ecology**, v.74, n. 2, p.405-418, 1993

VITALI-VEIGA, M. J.; MACHADO, V. L. L. Visitantes de *Erythrina speciosa* Andr. (Leguminosae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v.17, n.2, p.369-383, 2000.

WASSHAUSEN, D. C.; SMITH, L. Acantáceas. In: REITZ, Padre Raulino. (Ed.). **Flora ilustrada catarinense**. Parte I. 1969. p.103-106.

WILLMER, P. G.; CORBET, S. A. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. **Oecologia**. v.51, p.67–78, 1981.

WOLF, Larry L. Female territoriality in a tropical hummingbird. **Auk**, v.86, p.490-504, 1969.