

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

Raquel de Oliveira Bueno

**Fatores que influenciam interações entre
beija-flores e plantas em Mata Atlântica:
disponibilidade de recursos e ajustes
morfológicos**

Tese apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação, Universidade Federal
do Paraná, para a obtenção do título
de Doutora em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Isabela Galarda Varassin

Curitiba, julho de 2012

Agradeço,

À Isabela Galarda Varassin, minha orientadora, pela figura presente, pelas boas ideias, pelas correções rápidas, por ler meu pensamento e muitas vezes chegar com a solução para minhas aflições na melhor hora. Também, pelo exemplo de como conciliar as funções de mãe e profissional. Isa, te respeito e admiro muito!

Aos colegas de trabalho Débora, Elizabete, Elton e Paulo que assumiram minhas aulas durante o período de afastamento e por todo apoio no período sem afastamento.

À Sueli e ao Eduardo, que me emprestaram sua casa incondicionalmente, com direito a chave da porta da frente, e acesso irrestrito. Obrigada por todo apoio, pela recepção, pelo carinho de família que recebi todo o período que estive em Curitiba.

Ao Paulo, meu maridão amado, que esteve sempre ao meu lado dividindo toda ansiedade, todas as aflições e por me oferecer a segurança e conforto de um lar feliz. Também por compartilhar comigo a alegria de ter ao nosso lado a nossa pequerrucha, Luísa, que enche nossas vidas de amor.

Ao Paulo ainda, por me ajudar a compreender a essência das análises estatísticas da tese.

Aos meus familiares, mãe, sogra, irmão e cunhados que formam a base sólida da minha família. Em especial minha mãe, a quem dedico todos os frutos que colhi, pela sábia educação que tive, principalmente pela importância que sempre deu aos meus estudos, mesmo sem ter concluído os seus.

Ao Christopher Kuroda pelo auxílio no trabalho de campo.

À UTFPR Câmpus Campo Mourão, por me conceder afastamento das atividades de trabalho para investir na conclusão desse doutorado.

Aos amigos que fiz na cidade de Campo Mourão, onde moro e trabalho tem seis anos, que compartilharam todo o processo desse doutorado, sendo que alguns deles também estavam passando por isso e pudemos dividir as angústias.

À filosofia Seicho-No-Ie, ao mestre Masaharu Taniguchi (*in memoriam*) e aos amigos que compartilham desse modo de vida que acredita que tudo vai dar certo sempre!

Dedico,

Ao Paulo e Luísa, minha família que tanto amo.

Sumário

Resumo	1
Abstract	4
Introdução geral	7
Referências bibliográficas	9

Capítulo I

Disponibilidade de recursos e as taxas de visitação floral por beija-flores em Floresta Estacional Semidecidual, Paraná

Resumo	13
Abstract	14
Introdução	15
Material e Métodos	16
Resultados	21
Discussão	22
Agradecimentos	27
Referências Bibliográficas	28
Lista de tabelas	35
Legenda das figuras.....	42
Anexos.....	45

Capítulo II

Restrições fenotípicas em uma rede de interação beija-flor - planta, Campo Mourão, Paraná

Resumo	47
---------------------	-----------

Abstract	48
Introdução	49
Material e Métodos.....	50
Resultados	54
Discussão	55
Referências bibliográficas.....	58
Lista de tabelas	63
Legenda das figuras.....	67
Anexos.....	71
Capítulo III	
O efeito de traços correspondentes nas redes de interação beija-flor planta	
Resumo	76
Abstract	77
Introdução	79
Material e Métodos.....	80
Discussão	84
Referências Bibliográficas	86
Lista de tabelas	90
Legenda das figuras.....	94
Anexos.....	102
Considerações finais	107

Resumo

As interações entre plantas e beija-flores podem ser influenciadas pela disponibilidade de néctar e morfologia floral, por características locais da rede de polinização e apresentar padrões de interações em um panorama mais geral. Este estudo tratou das interações entre plantas e beija-flores em diversas escalas, em busca de avaliar os determinantes das interações entre estes dois parceiros mutualísticos. Para este fim, foram propostas três questões centrais, abordadas em três capítulos. O primeiro capítulo objetivou verificar como ocorre a variação na produção de néctar ao longo da antese das flores ornitófilas e se a produção de néctar interfere na taxa de visitas dos beija-flores a essas flores, também se a produção de néctar é afetada pelo tamanho das flores ornitófilas e se o número de flores produzido pelas plantas interfere na taxa de visitação dos beija-flores. O segundo capítulo objetivou caracterizar a rede de interações beija-flor – planta deste estudo e verificar se as propriedades desta rede e das espécies desta rede estão relacionadas com comprimento das corolas das flores ornitófilas e com o comprimento do bico dos beija-flores visitantes destas flores. No terceiro capítulo procurou ainda numa área geográfica mais ampla da Mata Atlântica, verificar se os beija-flores visitam flores com tamanhos de corola compatíveis com os tamanhos de seus bicos e verificar qual morfologia de bico dos beija-flores está dirigindo a evolução desta interação. Este estudo foi conduzido no Parque Estadual Lago Azul (PELA), Campo Mourão, PR. No capítulo I, que tratou da disponibilidade de recursos em flores de plantas ornitófilas e a relação com as taxas de visitação dos beija-flores do PELA, foram feitas extrações de néctar nas flores a cada duas horas e a dinâmica de produção, volume e concentração foram medidos. As flores foram medidas e pesadas e a influência do tamanho da flor na produção do néctar foi verificada. O volume de néctar produzido variou, mas a concentração se manteve relativamente constante ao longo da

manhã. Flores com maiores diâmetros do cálice e/ou biomassa produziram mais néctar em três das cinco espécies estudadas. Nove espécies de beija-flores visitaram as flores ornitófilas, sendo apenas uma espécie da subfamília Phaethornithinae. As espécies de Trochilinae foram as que tiveram maior taxa de visitação. A taxa de visitação dos beija-flores não variou nem teve relação com a dinâmica de produção do néctar. A atividade dos beija-flores nas plantas parece ser pouco relacionada com a quantidade e qualidade do néctar produzido ao longo do período, mas pode ser afetada pelo número de flores disponíveis na comunidade. No capítulo II foi discutido sobre as restrições fenotípicas da rede de interações beija-flor – planta do PELA e para isso observações focais foram realizadas em sete espécies de plantas ornitófilas e a partir de uma matriz de presença e ausência alguns parâmetros da rede de interações do PELA foram analisados. Medidas dos bicos dos beija-flores foram retiradas da literatura e comparadas com o comprimento das corolas (funcional e do tubo) e medidas de traços florais foram tomadas para análise de sinal filogenético. A rede do PELA foi pequena, composta de sete espécies de plantas e de nove espécies de beija-flores. A rede não foi aninhada, apresentou alta conectância, e, *Hylocharis chrysur* e *Erythrina crista-galli* foram as espécies mais centrais. As espécies com corolas funcionalmente pequenas receberam desde poucas a muitas visitas, enquanto espécies com corolas funcionalmente maiores tiveram menos visitas por hora. A relação entre o comprimento do bico dos beija-flores e tamanhos de corola foi ausente. Os beija-flores usaram flores mais aparentadas quando considerado o diâmetro da base do cálice da flor como um traço floral. E por fim, no capítulo III foi discutido sobre o efeito de traços correspondentes da interação beija-flor – planta na Mata Atlântica, onde foram utilizadas 11 redes de interação da Mata Atlântica. Para avaliar o efeito de traços correspondentes foi calculada a média da diferença entre o comprimento da corola de flores visitadas e o comprimento do bico

dos beija-flores. As redes analisadas tiveram diferentes tamanhos, a maioria delas foi aninhada. A conectância e o aninhamento relativos não foram influenciados pelo o tamanho da rede, como esperado. Na maioria das redes, os graus médios das plantas foram maiores que dos beija-flores, indicando maior generalidade nas plantas. Os menores graus médios ocorreram nas menores redes, como esperado já que o tamanho da rede influencia o número de interações. Esse efeito não foi observado no grau médio dos beija-flores. As corolas menores foram visitadas por beija-flores com bicos maiores e menores que essas corolas. As corolas mais longas foram visitadas por beija-flores com bicos menores que as corolas. O número de parceiros de interações das plantas (grau) não foi relacionado ao comprimento das corolas, exceto em uma rede. O número de parceiros de interação dos beija-flores (grau) não foi relacionado aos comprimentos dos bicos na maioria das redes. O grau das plantas não foi relacionado à variação do bico do beija-flor bico, que significa que plantas com poucos ou muitos parceiros de interação (grau) foram visitadas por beija-flores com a mesma variação de comprimento bico. Em apenas uma rede, plantas com flores mais especializadas (espécies com menor grau) foram visitadas por beija-flores com comprimentos de bico mais variados. O grau dos beija-flores não foi relacionado à variação do comprimento da corola, o que significa que beija-flores com poucos ou muitos parceiros de interação (grau) visitaram corolas com a mesma variação de comprimento. O tamanho da corola parece não limitar o número de espécies de beija-flor interagindo.

Abstract

The interactions between plants and hummingbirds can be influenced by the availability of nectar and floral morphology, by local features of network of pollination and present patterns of interactions in a more general view. This study dealt with the interactions between plants and hummingbirds in various scales, seeking to assess the determinants of the interactions between these two mutualistic partners. To this end, three key issues were proposed and they were addressed in three chapters. The first chapter aimed at verifying how the variation in nectar production along the anthesis of ornithophilous flowers occurs and if the nectar production interferes with the rate of visits by hummingbirds to the flowers, also and if the nectar production is affected by the size of the ornithophilous flowers, and if the number of flowers produced by plants interferes with the visitation rate of hummingbirds. The second chapter aimed to characterize the network of the hummingbird - plant interactions in this study and to verify if the properties of this network and the species of this network are related to the length of the ornithophilous flower corollas and the length of the beak of the hummingbird visiting these flowers. The third chapter also sought a wider geographical area of the Atlantic Forest, to check if hummingbirds visit flowers with corolla sizes compatible with the sizes of their beaks and verify what beak morphology of hummingbirds are driving the evolution of this interaction. This study was conducted at Parque Estadual Lago Azul (PELA), Campo Mourão, PR. In Chapter I, which dealt with the availability of resources in flowers of Ornithophilous plants compared with the visitation rates of hummingbirds in PELA, extractions of nectar were made in the flowers every two hours and the dynamics of production, volume and concentration were measured. The flowers were measured and weighed and the influence of flower size in the production of nectar was checked. The volume of produced nectar varied, but the concentration remained

relatively constant throughout the morning. Flowers with larger diameters of the calyx and / or biomass produced more nectar in three of the five species. Nine species of hummingbirds visited the ornithophilous flowers, being only one species of the subfamily Phaethornithinae. Trochilinae species were those that had the highest rate of visitation. The visitation rate of hummingbirds do not varied, nor was related to the dynamics of nectar production. The activity of hummingbirds in plants seems to be somewhat related to the quantity and quality of nectar produced over the period, but it may be affected by the number of flowers available in the community. In Chapter II the phenotypic constraints on the hummingbird - plant network interactions of PELA were discussed, and for this, focal observations were made in seven species of ornithophilous plants and from a presence and absence matrix some parameters of the network of interactions of PELA were analyzed. Measurements of the beaks of hummingbirds were taken from literature and compared with the length of the corolla (functional and tube) and measures of floral traits were taken for analysis of phylogenetic signal. PELA network was small, consisting of seven species of plants and nine species of hummingbirds. The network was not nestedness, it showed high connectance, and *Hylocharis chrysura* and *Erythrina crista-galli* were the most central species. The species with functionally small corollas received from a few to many visits, while species with functionally larger corollas had fewer visits per hour. The relation between the length of the beak of hummingbirds and the sizes of corolla was absent. The hummingbirds used flowers more closely related when considering the diameter of the base of the calyx of the flower as a floral trait. Finally, in Chapter III the effect of traces of the corresponding interaction hummingbird - plant in the Atlantic Forest was discussed, where they 11 networks of interaction of the Atlantic Forest were used. To evaluate the effect of the corresponding traces the normalized average of the difference

between the length of the corolla of flowers was calculated of the visited flowers and the length of the beak of the hummingbird. The analyzed networks had different sizes, most of them were nestedness. Relative connectance and the nestedness were not influenced by network size. In most networks, the average degrees of the plants were higher than the hummingbirds, indicating higher generality in plants. The lowest average degrees occurred in smaller networks, as expected since the network size influences the number of interactions. This effect was not observed in the average degree of hummingbirds. The smaller corollas were visited by hummingbirds with larger and smaller beaks than those corollas. The longer corollas were visited by hummingbirds with beaks smaller than the corollas. As the corollas increased in size, the differences between corolla and beak reduced indicating that there was a morphological fit between the beak and the corolla. The size of the corolla does not seem to limit the number of hummingbird species interacting. The number of interacting partners of a plant (degree) was not related to corolla length, except in one network. The number of interacting partners of a hummingbird (degree) was not related to beak length in most networks. Plant degree was not related to the variation of hummingbird beaks that is the plants with many or few interaction partners (degree) were visited by hummingbirds with the same variation in beak length. Hummingbird degree was not related to the variation of corolla length that is hummingbirds with many or few interaction partners (degree) visited by hummingbirds with the same variation in corolla length.

Introdução geral

Beija-flores são os principais polinizadores vertebrados da região neotropical (Bawa 1990) e utilizam o néctar como principal fonte de recurso (Buzato et al., 2000; Araujo e Sazima, 2003). As plantas que apresentam flores com características que conferem atratividade aos beija-flores e néctar com volume e concentração ideais para a nutrição e adequadas à retirada foram chamadas de ornitófilas por Faegri e van der Pijl (1982). A relação entre beija-flores e flores envolve mecanismos de busca/oferta de recurso onde os beija-flores podem explorar manchas de recurso ou visitar repetidas vezes uma rota determinada (Rathcke, 1992; Feinsinger e Colwell, 1978). Associado a isso, as plantas desenvolveram estratégias para disponibilizar o recurso de maneira a otimizar o processo de polinização, assim, muitas vezes há variação na quantidade de néctar produzido por flor induzindo o beija-flor a visitar várias flores levando favorecendo o fluxo gênico entre plantas diferentes (Rathcke, 1992).

A relação de mutualismo estabelecida entre organismos faz com que as espécies envolvidas nesta relação formem um complexo sistema chamado redes de interações. As redes de interações entre beija-flores e plantas ainda são pouco estudadas e a forma como são estruturadas depende da composição da comunidade, do tamanho da comunidade, e da qualidade da interação ocorrida (Jordano, 1987; Jordano et al., 2003; Bascompte et al., 2003; Olesen e Jordano, 2002). Em redes de interação beija-flor - planta, o estudo da interação entre os bicos dos beija-flores e as corolas das flores que estes visitam pode nos dar um panorama de como essa relação está estruturada atualmente e nos dá subsídios para uma previsão de qual caminho essa relação está seguindo em termos evolutivos. Alguns estudos feitos em diferentes locais da Mata Atlântica serviram de fonte de dados para ampliar essa investigação sobre o encaixe morfológico bico-corola numa escala geográfica maior.

Considerando isso, este estudo teve como objetivo oferecer informações sobre a disponibilidade de recursos em flores de plantas ornitófilas e a relação com as taxas de visitação dos beija-flores em um fragmento de formação Estacional Semidecidual da Mata Atlântica. Também objetivou caracterizar a rede de interações beija-flor – planta deste fragmento florestal, e avaliar se as propriedades da rede deste fragmento e das espécies estão relacionadas com comprimento das corolas das flores ornitófilas e com o comprimento do bico dos beija-flores visitantes destas flores. O estudo dessa interação foi estendido para a Mata Atlântica incluindo mais 10 redes com o objetivo de verificar se os beija-flores visitam flores com tamanhos de corola compatíveis com os tamanhos de seus bicos e assim tentar elucidar quais espécies de beija-flores estão dirigindo a evolução desta interação.

Referências bibliográficas

- Araujo, A.C. and Sazima, M., 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198, 427–435.
- Bascompte, J., Jordano, P., Meli, C. J. and Olesen, J. M., 2003. The Nested Assembly of Plant-Animal Mutualistic Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA* 100: 9383-9387.
- Bawa, K.S., 1990. Plant-pollinator interactions in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- Buzato, S., Sazima, M., and Sazima I., 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32, 824–841.
- Faegri, K. and van der Pijl, L., 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon, New York.
- Feinsinger, P. and Colwell, R.K., 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18, 779–795.
- Rathcke B.J., 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter, M.D., Ohgushi, K.T., Price, P.W. (Eds.), *Effects of resource distribution on animal–plant interactions*. Academic Press, San Diego, pp. 113–138.
- Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J. and Olesen, J. M., 2003., Invariant Properties in Coevolutionary Networks of Plant-Animal Interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.

Olesen, J.M., and Jordano, P., 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.

Capítulo I

Disponibilidade de recursos e as taxas de visitação

floral por beija-flores em Floresta Estacional

Semidecidual, Paraná

Disponibilidade de recursos e as taxas de visitação floral por beija-flores em Floresta Estacional Semidecidual, Paraná

Raquel de Oliveira Bueno^{1,2*} e Isabela Galarda Varassin³

¹ *Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná.*

² *Universidade Tecnológica Federal do Paraná Campus Campo Mourão-Laboratório de Ecologia. email: raquelbueno@utfpr.edu.br*

³ *Departamento de Botânica, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná. isagalarda@gmail.com*

* corresponding author: *Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Campus Campo Mourão-Laboratório de Ecologia. CxP. 271. CEP: 87301-006. Email: raquelbueno@utfpr.edu.br. Fone: +55(44)35181400, Fax: +55(44)35181405*

Resumo

A dinâmica da produção do néctar, sua concentração e volume influenciam o número de visitas às flores. Além disto, flores maiores e maior quantidade de flores da mesma espécie podem atrair mais visitantes. Este trabalho teve o objetivo de verificar como ocorre a variação na produção de néctar ao longo da antese das flores ornitófilas e se a oferta de recursos afeta a taxa de visitação dos beija-flores. Oito espécies ornitófilas, a maioria de porte arbóreo, foram encontradas no PELA, das quais cinco foram utilizadas para avaliar a produção de néctar. Extrações de néctar foram feitas nas flores a cada duas horas e a dinâmica de produção, volume e concentração foram medidos. As flores foram medidas e pesadas e a influência do tamanho da flor na produção do néctar foi verificada. O volume de néctar produzido variou, mas a concentração se manteve relativamente constante ao longo da manhã. Flores com maiores diâmetros do cálice e/ou biomassa produziram mais néctar em três das cinco espécies estudadas. Nove espécies de beija-flores visitaram as flores ornitófilas, sendo apenas uma espécie da subfamília Phaethornithinae. As espécies de Trochilinae foram as que tiveram maior taxa de visitação. A taxa de visitação dos beija-flores variou, mas esta não teve relação com a dinâmica de produção do néctar. A atividade dos beija-flores nas plantas parece ser pouco relacionada com a quantidade e qualidade do néctar produzido ao longo do período, mas pode ser afetada pelo número de flores disponíveis na comunidade. O comportamento de forrageio destas aves ou seu uso do ambiente devem concorrer para explicar as distintas taxas de visitação às flores.

Palavras-chave: produção de néctar, mata atlântica, taxa de visitação, disponibilidade de recurso, tamanho das flores.

Abstract

The dynamics of concentration and volume of flower nectar production influence floral visitation rate. Moreover, larger and more flowers may attract more visitors. This work aimed to verify how the variation in the nectar production in ornithophilous flowers throughout anthesis occurs and if the availability of resources affects the hummingbird visitation rate. Among the eight ornithophilous species recorded in the Parque Estadual Lago Azul (PELA), most of which were trees, five were studied to evaluate nectar production. Extractions of nectar were made in flowers every two hours and volume and concentration were measured. Flowers were measured and weighed and the influence of flower size on the nectar production was verified. Nectar volume varied but the concentration remained relatively constant throughout the morning. Flowers with larger calyx diameters and/or greater biomass produced more nectar in three of the five species. Nine species of hummingbirds visited these ornithophilous flowers, and only one was a hummingbird of the subfamily Phaethornithinae. The species of Trochilinae had the highest visitation rates. The hummingbird visitation rates varied, but this was not related to the dynamics of nectar production. The relationship between hummingbird activity in plants and the quantity and quality of nectar produced over the period was weak, but the number of flowers available in the community may affect hummingbird activity instead. The foraging behavior of these birds or the use of their environment may help explain the different flower visitation rates.

Keywords: nectar production, Atlantic Forest, visitation rate, resource availability, flower size.

Introdução

O néctar é o principal recurso floral utilizado por beija-flores (Endress, 1994; Buzato et al., 2000; Araujo e Sazima, 2003) e as flores descritas como ornitófilas (cf. Faegri e Pijl, 1979) possuem néctar com concentração de açúcares entre 20-25%, adequado para conferir a energia necessária aos beija-flores (Roberts, 1996; Johnson e Nicolson, 2008) e sem comprometer sua eficiência de retirada da flor (Corbet, 1990), simultaneamente. Apesar do néctar ser uma solução complexa (Petanidou, 2007; Nicolson e Thornburg, 2007), os atributos mais estudados têm sido sua quantidade e sua concentração (Petanidou, 2007). A dinâmica da produção de néctar é regida pelos padrões temporais de produção e reabsorção de néctar (Pacini e Nepi, 2007), influenciando sua disponibilidade, que também é afetada pela remoção pelos forrageadores (Nicolson e Thornburg, 2007). A produção do néctar pode sofrer influência de alguns fatores externos como condições de temperatura, idade da flor e umidade do ambiente (Búrquez e Corbet, 1998; Petanidou, 2007), e pode ser também influenciada pelo tamanho da flor, sendo que espécies com flores grandes exibem alta taxa de produção de néctar (Rathcke, 1992), assim como indivíduos com flores maiores dentro da mesma espécie exibem maior produção de néctar (Fischer e Leal, 2006).

Flores com maiores taxas de produção de néctar podem ser beneficiadas com visitas mais frequentes (Rathcke, 1992, Stout e Goulson, 2002; Fischer e Leal, 2006; Longo e Fischer, 2006), podendo levar ao aumento do sucesso reprodutivo dos indivíduos que experimentam mais visitas (Real e Rathcke, 1991). A disponibilidade de recurso pode influenciar muitos aspectos do comportamento do polinizador como frequência de visitas, o número de flores visitadas e o tempo de permanência em cada flor (Rathcke, 1992). Em contrapartida, forrageadores podem influenciar a taxa de

produção de néctar através da remoção do néctar, a qual é estimulada em algumas espécies e reduzida em outras (Rathcke, 1992; Pacini e Nepi, 2007).

Este trabalho teve como objetivo testar as seguintes hipóteses: 1) há variação na produção de néctar (volume e concentração) no período da manhã nas espécies ornitófilas?; 2) a produção de néctar é afetada pelo tamanho do cálice das flores das espécies ornitófilas?; 3) como se comporta a atividade dos beija-flores ao longo da manhã nas espécies ornitófilas? 4) o número de flores produzido pelas espécies *Aechmea distichantha* e *Erythrina crista-galli* interfere na taxa de visitação dos beija-flores?

Material e Métodos

Área de estudo

Este trabalho foi realizado no Parque Estadual Lago Azul (PELA) localizado nos municípios de Campo Mourão e Luiziana, Paraná (52° 20' W e 24° 04' S). A área total do PELA é de 1.749 ha, com área de vegetação compreendendo a 670 ha, o restante correspondente ao reservatório da Usina Mourão, pertencente à Companhia de Energia Hidrelétrica (COPEL) e que está incorporado ao Parque. O clima do PELA enquadra-se no tipo “Cfa” – Subtropical Úmido Mesotérmico, com verões quentes e geadas pouco frequentes, segundo a classificação de Köppen (1948). A tendência de concentração das chuvas é nos meses correspondentes ao verão, sem estação seca definida. A temperatura média anual corresponde a 17,2°C e os índices pluviométricos em torno de 1450 mm anuais (Plano de Manejo, 2005).

A cobertura vegetal nativa da região de Campo Mourão é formada por Floresta Estacional Semidecidual Montana, Floresta Ombrófila Mista Montana e áreas de

transição entre as mesmas (Roderjan et al., 2002), com pequenos fragmentos de Cerrado (Hatschbach e Ziller 1995).

Coleta de dados

A coleta de dados ocorreu entre janeiro de 2010 e janeiro de 2011. As observações focais na espécie *Pyrostegia venusta* foram feitas em agosto de 2011. Alguns dados preliminares referentes à produção de néctar foram coletados em agosto-setembro de 2008. Foram selecionadas para o estudo cinco das espécies ornitófilas encontradas em trilhas preexistentes, representando 36000 m² de área amostral, e às bordas do Parque, representando 45000 m² de área amostral. Para o cálculo da área amostral foi considerado o comprimento das trilhas/bordas multiplicado a 3 metros adentrando a mata, para cada lado. Essas espécies foram coletadas e sua identificação feita a partir de comparação com exemplares existentes no Herbário da Universidade Tecnológica Federal – Campus Campo Mourão (HCF), segundo classificação taxonômica APG III (2009). A fenofase de floração das espécies estudadas foi acompanhada durante o ano de 2010, nas mesmas plantas utilizadas para a coleta de dados de néctar. Para determinação do período de floração das espécies ornitófilas, foi realizada uma visita mensal à área de estudo e a presença ou ausência de flores foi registrada nos indivíduos presentes na área amostral, sendo considerado em floração quando pelo menos um indivíduo da espécie estivesse florido.

Para estimar a dinâmica de produção de néctar, botões foram ensacados em pré antese e no dia seguinte, a partir dos horários entre 6:30-7:30h, as flores foram desensacadas e o néctar coletado em intervalos regulares de duas horas até que três coletas fossem efetuadas. Entre uma coleta e outra, a flor foi novamente ensacada.

Dessa forma, cada período entre o início de uma coleta e o início da outra coleta foi considerado uma classe de horário, resultando em três classes (H1, H2 e H3). A escolha por três classes de horário se deu pela ocorrência de esgotamento do néctar na terceira coleta em algumas espécies. Além disto, mais coletas poderiam causar danos à flor que poderiam interferir na dinâmica de produção. O néctar foi coletado com o auxílio de capilares, microseringa Exmire[®] 10µl (precisão 0,1µl) ou microseringa SGE[®] 50µl (precisão 1µl), dependendo das dimensões da flor e da quantidade de néctar produzido pela flor. A concentração de solutos no néctar foi medida com o auxílio de refratômetro de bolso Atago[®] (precisão 1% Brix). Com base no volume de néctar coletado, foi calculado: 1) o volume de néctar produzido, que consiste na soma das médias dos volumes coletados de cada flor em cada classe de horário; e 2) a taxa de produção do néctar, que consiste na quantidade de néctar produzido pelas flores nos intervalos horários de cada coleta. A variação da concentração do néctar e do volume dentro de cada classe de horário foram medidas através do coeficiente de variação (CV) que consiste na seguinte fórmula: $(\text{desvio padrão}/\text{média}) \times 100$. Para verificar se houve diferença entre as classes de horário quanto à produção do néctar e à concentração de solutos, as médias foram comparadas por análises de variância, depois de testadas as normalidades. Devido à acessibilidade dificultada, as coletas de néctar na espécie *Pyrostegia venusta* foram feitas em indivíduos externos ao Parque, à distância máxima de 10 quilômetros do Parque.

Para avaliar o efeito do tamanho do cálice das flores sobre a produção de néctar foram tomadas três medidas da flor, o diâmetro do ápice do cálice, o diâmetro da base do cálice e a biomassa floral. A biomassa floral forneceu valores de controle do tamanho das demais peças florais. Para *Justicia brasiliana* foi feita apenas uma medida de diâmetro na região central do cálice por ser este de tamanho muito reduzido. Após as

retiradas de néctar as flores foram coletadas e medidas com auxílio de paquímetro (precisão 0,05 mm). Para obtenção da biomassa seca as flores foram desidratadas em estufa à temperatura constante de 60°C por um período de 24 horas, e pesadas em balança de precisão ($\pm 0,005$). A variação do volume total produzido e da taxa de produção de néctar em relação à biomassa, ao diâmetro do ápice do cálice e ao diâmetro da base do cálice, para cada espécie de planta foi analisada por regressão linear múltipla. Quando duas variáveis foram correlacionadas, uma delas não foi incluída na análise. A espécie *Aechmea distichantha* teve as três variáveis correlacionadas, assim, uma delas foi escolhida e testada por regressão linear simples (conforme tabela 3).

As observações focais dos beija-flores visitantes foram feitas em cinco das oito espécies ornitófilas estudadas no PELA. As populações de *Erythrina crista-galli* e de *Erythrina speciosa* eram compostas de oito indivíduos, e de *Pyrostegia venusta* de cinco indivíduos. Para *Aechmea distichantha* e *Justicia brasiliana* foi medida a área de ocupação das manchas por ser a primeira de crescimento clonal e a segunda por ter os indivíduos se entrelaçado dificultando a contagem. Três manchas de *A. distichantha* foram observadas (área aproximada de cada mancha 200 m², 50 m² e 30 m²). A mancha de *J. brasiliana* ocupou uma área aproximada de 150 m².

Os beija-flores foram registrados por observação direta ou com auxílio de binóculo Nikon 10x50. As observações focais foram realizadas pela manhã e tiveram duração de 4 h a 5 h por dia, compreendendo os horários de 7:00h - 7:30h às 12:00h. O período total de observações variou entre 11 e 30 horas para cada espécie de planta (Tabela 4). Para testar as diferenças das taxas de visitas entre as classes de horário, as observações focais foram distribuídas de modo que cada classe fosse representada com número aproximado de horas observadas, exceto na primeira classe nas espécies *Erythrina speciosa* e *P. venusta* isso não foi possível. Durante as observações foram

anotados a hora em que o beija-flor efetuava a visita, a espécie de beija-flor visitante e, quando possível, o número de flores em que o beija-flor coletava néctar a cada visita efetuada. A legitimidade das visitas não foi considerada. As espécies de beija-flores foram identificadas com o auxílio de guias de identificação (Sick, 2001; Souza, 2004) e classificados conforme a lista de espécies do CRBO (2011). A taxa de visitação dos beija-flores foi calculada pelo número de visitas que cada espécie fez a determinada população de plantas ou mancha de plantas a cada hora. Foi considerado uma visita, portanto, desde a chegada do beija-flor à população/mancha até sua saída da população/mancha. A diferença das taxas de visitação entre as classes de horário foi testada por análise de variância não paramétrica (Kruskal-wallis).

Em *Erythrina crista-galli* e *Aechmea distichantha* foi avaliado o efeito da disponibilidade de flores sobre a taxa de visitação dos beija-flores. O número de flores abertas e de inflorescências com flores abertas, respectivamente, foi contado em oito indivíduos de *E. crista galli* e nas três manchas de *A. distichantha* em paralelo às observações de visitantes florais. Nas outras espécies da comunidade não foi possível a observação focal em períodos com diferentes quantidades de flores. O efeito da disponibilidade floral (flores ou inflorescências) sobre a taxa de visitação dos beija-flores foi avaliada por análise de regressão. As análises estatísticas deste estudo foram feitas utilizando o programa Bioestat 5.0 (Ayres et al., 2007).

Resultados

Na área de estudo do PELA, foram registradas oito espécies ornitófilas, sendo elas *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae), *Erythrina crista-galli*, *E. falcata*, *E. speciosa* (Fabaceae), *Helicteres brevispira* (Malvaceae), *Justicia brasiliana*, *Ruellia angustiflora* (Acanthaceae) e *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae). No presente estudo *E. falcata*, *H. brevispira* e *R. angustiflora* foram consideradas para os dados fenológicos e não foram avaliadas quanto a produção de néctar e a frequência de visitantes devido à quantidade insuficiente de indivíduos ou inacessibilidade dos mesmos. Ao longo de todo o ano de 2010, houve produção de flores pelas plantas ornitófilas, com maior número de espécies florescendo nos meses de agosto a outubro (Tabela 1).

A concentração de solutos do néctar das espécies ornitófilas do PELA variou entre 17,7 e 28,8% (Tabela 2). Para *Pyrostegia venusta* a concentração aumentou e para *Aechmea distichantha* e *Erythrina speciosa* diminuiu (Tabela 2) A variação da concentração do néctar, para cada espécie, permaneceu estável durante o período da manhã, com coeficientes de variação (CV) entre 4 e 11,9%, exceto para *Erythrina crista-galli*, cujo CV variou de 10,3 a 49,6% (Tabela 2).

Erythrina crista-galli foi a espécie que mais produziu néctar ($154,3 \pm 37,0 \mu\text{l}$) enquanto que *Justicia brasiliana* foi quem menos produziu ($8,1 \pm 4,2 \mu\text{l}$), somados os valores médios das três retiradas (Tabela 2). As flores de todas as espécies sempre apresentaram mais néctar na primeira classe de horário (Tabela 2). A variação do volume de néctar produzido foi grande, estando os CVs entre 25,3 a 235,6 %. *Erythrina crista-galli* apresentou a maior taxa de produção de néctar ($4,9 \pm 2,7 \mu\text{l.h}^{-1}$) enquanto *J. brasiliana* apresentou a menor taxa ($0,2 \pm 0,3 \mu\text{l.h}^{-1}$). As taxas de produção variaram durante o período da manhã em *Aechmea distichantha*, *J. brasiliana* e *Pyrostegia venusta* (Tabela 2).

Flores com maiores diâmetros da base do cálice e biomassa produziram maior volume de néctar na espécie *Erythrina speciosa* e com maiores diâmetros da base do cálice em *Aechmea distichantha*. Flores com maior biomassa em *Pyrostegia venusta* tiveram maior taxa de produção do néctar (Tabela 3, Anexo 1).

As cinco espécies ornitófilas do PELA observadas quanto aos visitantes florais foram visitadas por nove espécies de beija-flores (Tabela 4), sendo elas *Amazilia* sp., *Amazilia lactea*, *Anthracothorax nigricollis*, *Chlorostilbon lucidus*, *Florisuga fusca*, *Hylocharis chrysura*, *Leucochloris albicollis*, *Phaethornis pretrei* e *Stephanoxis lalandi*. *Erythrina crista-galli* foi visitada pelo maior número de espécies de beija-flores, seis.

As espécies de plantas observadas foram visitadas com maior frequência por uma espécie diferente de beija-flor (tabela 4). A espécie *Erythrina crista-galli* teve maior taxa de visitaç o no final da manh a ($H=14,12$; $Gl=4$; $p=0,007$), as demais espécies n o apresentaram diferen as entre as classes de hor rio (*A. distichantha*: $H=5,01$; $Gl=4$; $p=0,29$; *E. speciosa*: $H=2,31$; $Gl=3$; $p=0,51$; *J. brasiliana*: $H=3,51$; $Gl=4$; $p=0,48$; *P. venusta*: $H=1,81$; $Gl= 3$; $p=0,61$) (figura 1). A taxa de visita o dos beija-flores de *E. crista-galli* n o foi influenciada pelo volume nem pela concentra o do n ctar durante a manh a (Tabela 2), exceto em *Pyrostegia venusta* cujas taxas de visita o foram afetadas pela concentra o do n ctar. Por outro lado, a taxa de visita o dos beija-flores foi influenciada pelo n mero de infloresc ncias dispon veis em *Aechmea distichantha* ($R^2=0,66$; $GL=6$; $F=9,81$; $p=0,03$) e pelo n mero de flores abertas em *Erythrina crista-galli* ($R^2=0,80$; $GL=7$; $F=24,15$; $p=0,003$) (Figura 2).

Discuss o

A flora o das plantas ornitófilas do PELA, ao n vel populacional,   do tipo estendida (Newstrom et al., 1994), com dura o entre quatro a cinco meses, comum

para espécies ornitófilas (Buzato et al., 2000; Araújo et al., 2011). Houve flores disponíveis durante todo o período amostral, de modo que as populações ornitófilas do PELA fornecem recurso alimentar aos beija-flores ao longo de todo ano. A maioria das espécies floresceu no início da estação úmida, o que parece comum para as espécies ornitófilas da Mata Atlântica (Araujo, 1996; Buzato et al., 2000).

Composição da comunidade

Espécies arbóreas tiveram a participação de 37,5% na composição relativa das espécies ornitófilas do PELA, distintamente do que ocorre em Mata Atlântica de formação Ombrófila Densa, onde, em geral, as espécies ornitófilas são predominantemente epífitas e lianas (Buzato et al., 2000; Araujo et al., 2004; Canela, 2006). A formação vegetacional do PELA é Estacional Semidecidual, com característica mais seca, onde o epifitismo é naturalmente menor (Roderjan et al., 2002; Kersten, 2010). A baixa proporção de epífitas ornitófilas, em especial Bromeliaceae, pode ser a provável causa do pequeno número de espécies ornitófilas encontradas na área do PELA, embora haja comunidades onde arbustos formam o maior grupo de ornitófilas (Rodrigues e Araujo, 2011). Em áreas mais secas como o Cerrado (Araújo et al., 2011), os capões do Pantanal sul-matogrossense (Araujo e Sazima, 2003) e florestas da caatinga (Leal et al., 2006) existem menos espécies ornitófilas do que em Mata Atlântica nas altitudes moderadas (Buzato et al., 2000; Araujo, 1996; Canela, 2006), culminando com poucos registros de Bromeliaceae e menor participação de árvores (Araújo et al., 2011; Leal et al., 2006; Araujo e Sazima, 2003). Na Floresta Atlântica, apenas os campos de altitude (Freitas e Sazima, 2006) apresentam flora ornitófila mais pobre.

A riqueza de beija-flores do PELA foi baixa quando comparada a outros ambientes de Mata Atlântica (Buzato et al., 2000; Araujo, 1996), o que parece coerente com a pequena quantidade de plantas ornitófilas registrada neste estudo, como também observado em capões do Pantanal Sul (Araujo e Sazima, 2003), cerrado (Araújo et al., 2011) e caatinga (Leal et al., 2006). No entanto, o principal determinante local da riqueza de beija-flores é a quantidade de recurso disponível na comunidade (número de flores, por exemplo) e não a diversidade de plantas (Abrahamczyk e Kessler, 2010). Os beija-flores talvez utilizem néctar de plantas não-ornitófilas no PELA (Araujo, 1996; Araujo e Sazima, 2003; Rodrigues e Araujo, 2011) entretanto, isso não foi investigado neste estudo.

Hylocharis chrysurus (Trochilinae) foi a espécie mais generalista da comunidade, visitando todas as plantas ornitófilas observadas. O mesmo ocorreu nos capões do Pantanal (Araujo e Sazima, 2003), enquanto que em alguns locais da Mata Atlântica este papel foi desempenhado por espécies de Phaethornithinae (Buzato et al., 2000; Abreu e Vieira, 2004). Esta mudança na participação das duas subfamílias como papel principal pode ser decorrência da maior preferência por ambientes florestais mais fechados e de subosque por Phaethornithinae (Bleiweiss, 1998), e sua dependência por bromélias, abundantes no subosque da Floresta Atlântica (Varassin e Sazima, submetido) ou ainda de suas distintas distribuições biogeográficas (McGuire et al. 2007).

Varição na disponibilidade de recursos para beija-flores

A concentração de néctar das espécies ornitófilas deste estudo correspondem aos valores encontrados em espécies visitadas por beija-flores (Pyke e Waser, 1981; Araujo

et al., 2004; McDade e Weeks 2004a,b). O aumento de concentração de néctar ao longo da antese, como o encontrado em *Pyrostegia venusta*, pode ser explicado por evaporação ou reabsorção de água (Pacini e Nepi, 2007; Corbet e Willmer, 1980; Varassin et al., 2001). Por outro lado, em *Aechmea distichantha* e *Erythrina speciosa* ocorreu diminuição de concentração do néctar a partir da primeira classe de horário, que pode ocorrer por reabsorção dos açúcares (Nicolson e Nepi, 2005; Nepi et al., 2001; Nicolson, 1995; Pacini e Nepi, 2007; Varassin et al., 2001) ou maior produção de água (Pacini e Nepi, 2007; Johnson e Nicolson, 2008). A reabsorção de açúcares pode regular a concentração do néctar mantendo a viscosidade ideal para cada tipo de polinizador (Pacini e Nepi, 2007). De fato, a concentração de néctar variou menos que o volume, o que parece ser comum em espécies ornitófilas (McDade e Weeks 2004a; Varassin et al., 2001; Nicolson e Nepi, 2005). Além disso, a reabsorção do néctar pode ser um mecanismo para reaver os recursos investidos em sua produção (Pacini e Nepi, 2007; Nepi et al., 2001), realocando-os no desenvolvimento de sementes, por exemplo (Búrquez e Corbet, 1991). Por outro lado, a própria amostragem, com repetidas retiradas do néctar na flor, pode ter ocasionado as altas variações de volume especialmente na última classe de horário, pois, quando ocorre remoção de néctar o coeficiente de variação pode ser até três vezes superior ao de flores onde o néctar é apenas acumulado (McDade e Weeks, 2004b). O volume de néctar foi bastante variável entre as classes de horário, que pode ser verificado pela variabilidade dos CVs. Esta variabilidade de volume de néctar contribui para que polinizadores como beija-flores visitem poucas flores de cada planta, podendo reduzir a geitonogamia (Biernaskie et al. 2002).

Em geral, as dimensões da flor afetaram o volume produzido ou a taxa de produção de néctar. Dentre os atributos florais avaliados, o diâmetro do cálice da flor foi o mais relacionado com a produção de néctar, pois, em geral, abriga o ovário floral com

nectário em forma de disco em Eudicotiledôneas (Endress, 1994) e geralmente em septos nas Bromélias (Souza e Lorenzi, 2005). Entretanto, o maior diâmetro do cálice pode ser devido apenas ao maior diâmetro do ovário da flor.

As maiores taxas de visitação dos beija-flores em *Erythrina crista-galli* e *Aechmea distichantha* com o aumento da disponibilidade de flores e inflorescências, está associada com o aumento do display floral, ou seja, da atratividade da mancha de recurso (Grindeland et al., 2005; Thompson, 2001). Plantas com mais flores (Montenegro e Cavieres, 2006; Thompson, 2001) e mais inflorescências (Schemske, 1980) podem apresentar maior sucesso reprodutivo, em virtude do maior número de visitas por polinizadores (Hegland e Boeke, 2006). Por outro lado, aumentam as chances de ocorrer geitonogamia pela saciação do polinizador em uma única planta impedindo o fluxo de pólen a outras plantas (Mitchell et al. 2004). Em grandes *displays* florais pode ocorrer aumento da fecundidade da planta, mas com perda de sucesso reprodutivo masculino, ou seja, menor variabilidade genética de pólen (Karron e Mitchell, 2012).

A taxa de visitação das espécies de beija-flores aumentou no final da manhã apenas para *Erythrina crista-galli*. As visitas iniciais podem não ter sido suficientes para esgotar todo o néctar das flores desta espécie, havendo ainda recurso suficiente para as visitas mais tardias. Essa variação parece não ter sido provocada pela dinâmica de produção do néctar (volume e concentração) no mesmo período, tendo em vista que, tanto a concentração de solutos como o volume do néctar desta espécie, sofreram diminuição (veja tabela 2).

As espécies de plantas foram visitadas com maior frequência por espécies diferentes de beija-flor, o que pode representar partição de recursos entre as espécies de beija-flores do Parque. Esse fato pode estar associado aos diferentes comprimentos de

bicos dos beija-flores visitantes e sua relação com os comprimentos de corolas das flores visitadas (Bueno e Varassin, dados não publicados), levando o beija-flor a visitar mais as flores com comprimentos de corolas compatíveis aos seus comprimentos de bico.

As espécies ornitófilas presentes no PELA fornecem recurso aos beija-flores ao longo de todo o ano. O néctar das espécies estudadas varia mais em volume que em concentração de solutos, tanto dentro das classes de horário, quanto ao durante o período da manhã. As flores com cálices maiores produzem mais néctar nas espécies estudadas. Somente *Erythrina crista-galli* apresentou variação na taxa de visitas, que foi maior ao final da manhã, apesar de menor concentração e volume nesse horário. A atividade dos beija-flores nas espécies estudadas parece ser menos relacionada com a quantidade e qualidade do néctar produzido ao longo do período, mas principalmente ao número de flores disponível nessas plantas (Abrahamczyk e Kessler, 2010). Além disto, o comportamento de forrageio destas aves (Feinsinger e Colwell, 1978), o uso diferencial de hábitat (Feinsinger e Colwell 1978, Stiles, 1975) e a densidade local dos beija-flores, devem afetar as taxas observadas de visitação.

Agradecimentos

À direção do Parque Estadual Lago Azul por conceder permissão de pesquisa no local. À Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR) pela utilização de espaço físico e equipamentos de laboratório. Ao professor Marcelo Galeazzi Caxambu, curador do Herbário (HCF), pelo auxílio na identificação das espécies vegetais. A Miriam Kaehler, Maria Regina Boeger e Fernando Passos pela leitura crítica em versão anterior do manuscrito.

Referências Bibliográficas

- Abrahamczyk, S., Kessler, M., 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *J. Ornithol.* 151, 615–625.
- Abreu, C.R.M., Vieira, M.F., 2004. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. *Lundiana* 5, 129–134.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105–121.
- Araujo, A.C., 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Msc. Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil..
- Araujo, A.C., Fischer, E., Sazima, M., 2004. As bromélias na região do Rio Verde. In: Marques, O.A.V., Duleba, W. (Eds.), *Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna.* Holos Editora, Ribeirão Preto, pp. 162–171.
- Araujo, A.C., Sazima, M., 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198, 427–435.
- Araújo, F.P., Barbosa, A.A.A., Oliveira, P.E., 2011. Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. *Flora* doi:10.1016/j.flora.2011.04.001
- Ayres, M., Ayres Junior, M., Ayres, D.L., Santos, A.A.S., 2007. Programa BioEstat 5.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, Manaus.

- Biernaskie, J.M., Cartar, R.V., Hurly, T.A., 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos* 98, 98–104.
- Bleiweiss, R., 1998. Origin of hummingbird faunas. *Biol. J. Linn. Soc.* 65, 77–97.
- Bueno, R. O., and Varassin, I. G., 2012. Restrições fenotípicas em uma rede de interação beija-flor - planta, Campo Mourão, Paraná. In: Bueno, R. O., Fatores que influenciam o estabelecimento de interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos. Tese de doutorado. 105 p.
- Búrquez, A., Corbet S.A., 1991. Do flowers reabsorb nectar? *Funct. Ecol.* 5, 369–379.
- Búrquez, A., Corbet, S.A., 1998. Dynamics of production and exploitation of nectar: lessons from *Impatiens glandulifera* Royle. In: Bahadur, B. (Ed.), *Nectary biology. Structure, function and utilization*. Dattsons, Nagpur, pp. 130–152.
- Buzato, S., Sazima, M., Sazima, I., 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32, 824–841.
- Canela, M.B.F., 2006. Interações entre plantas e beija-flores numa comunidade de floresta Atlântica montana em Itatiaia, RJ. Ph.D Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. 2011. Listas das Aves do Brasil. 10^a Edição. Disponível em <<http://www.cbro.org.br>>. Acesso em: 20/10/2011.
- Corbet S.A., 1990. Pollination and the weather. *Israel J. Bot.* 39, 13–30
- Corbet, S.A., Willmer, P.G., 1980. Pollination of the yellow passionfruit: Nectar, pollen and carpenter bees. *J. Agric. Sci.*, 95, 655–666.
- Endress, P.K., 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Faegri, K., van der Pijl, L., 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon, New York.
- Feinsinger, P., Colwell, R.K., 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18, 779–795.
- Fischer, E., Leal, I.R., 2006. Success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the Central Amazon. *Braz. J. Biol.* 66, 747–754.
- Freitas, L., Sazima, M., 2006. Pollination biology in a tropical high altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 93, 465–516.
- Grindeland, J.M., Sletvold, N., Ims, R.A., 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Funct. Ecol.* 19, 383–390.
- Hatschbach, G.G., Ziller, S.R., 1995. Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas de Extinção no estado do Paraná, Curitiba, Secretaria Estadual do Meio ambiente de Curitiba, Biblioteca Nacional do Paraná.
- Hegland, S.J., Boeke, L., 2006. Relationship between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecol. Ent.* 31, 532–538.
- Holmquist, K.G., Mitchell, R.J., Karron, J.D., 2012. Influence of pollinator grooming on pollen-mediated gene dispersal in *Mimulus ringens* (Phrymaceae). *Plant Species Biol.* 27, 77–85.
- Johnson, S.D., Nicolson, S.W., 2008. Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biol. Lett.* 4, 49–52.
- Karron, J.D., Mitchell, R.J. 2012. Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. *Ann. Botany*, doi:10.1093/aob/mcr193.

- Kersten, R.A., 2010. Epífitas vasculares - Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea* 37, 9–38.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Econômica, México.
- Leal, F.C., Lopes, A.V., Machado, I.C., 2006. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Rev. Brasil. Bot.* 29, 379–389.
- Longo, J.M., Fischer, E., 2006. Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal. *Rev. Brasil. Bot.* 29, 481–488
- McDade, L.A., Weeks, J.A., 2004a. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants II: interactions with flower visitors. *Biotropica* 36, 216–230
- McDade, L.A., Weeks, J.A., 2004b. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36, 196–215.
- McGuire, J.A., Witt, C.C., Altshuler, D.L., and Remsen, J.V., 2007. Phylogenetic Systematics and Biogeography of Hummingbirds: Bayesian and Maximum Likelihood Analyses of Partitioned Data and Selection of an Appropriate Partitioning Strategy. *Syst. Biol.* 56(5): 837–856.
- Mitchell, R.J., Karron, J.D., Holmquist, K.G, Bell, J.M., 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Funct. Ecology* 18, 116–124.
- Molina-Montenegro, M.A., Cavieres, L.A., 2006. Effect of density and flower size on the reproductive success of *Nothoscordum graminum* (Alliaceae). *Gayana Bot.* 63, 93–98.

- Nepi, M., Guarnieri, M., Pacini, E., 2001. Nectar secretion, reabsorption, and sugar composition in male and female flowers of *Cucurbita pepo*. *Int. J. Plant Sci.* 162, 353–358.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26, 141–159.
- Nicolson, S.W., 1995. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). *Funct. Ecol.* 9, 584–588.
- Nicolson, S.W., Nepi, M., 2005. Dilute nectar in dry atmospheres: nectar secretion patterns in *Aloe castanea* (Asphodelaceae). *Int. J. Plant Sci.* 166, 227–233.
- Nicolson, S., Thornburg, R.W., 2007. Nectar Chemistry. In: Nicolson, S., Nepi, M., Pacini, E., (Eds.), *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht. pp. 215–264.
- Pacini, E., Nepi, M., 2007. Nectar production and presentation. In: Nicolson, S., Nepi, M., Pacini, E., (Eds.), *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht. pp. 167–214.
- Petanidou, T., 2007. Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in Mediterranean habitats. In: Nicolson, S., Nepi, M., Pacini, E., (Eds.), *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht. pp. 343–375.
- Plano de Manejo do Parque Estadual Lago Azul, 2005. Instituto Ambiental do Paraná / Diretoria de Biodiversidade e Áreas Protegidas. Curitiba.
- Pyke, G.H., Waser, N.M., 1981. The production of diluted nectar by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13, 260–270.
- Rathcke B.J., 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter, M.D., Ohgushi, K.T., Price, P.W. (Eds.), *Effects of resource distribution on animal–plant interactions*. Academic Press, San Diego, pp. 113–138.

- Real, L., Rathcke, B.J., 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72, 149–155.
- Roberts, W.M., 1996. Hummingbird's nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. *Anim. Behav.* 52, 361–370
- Roderjan, C.V., Galvão, F., Kuniyoshi, Y.S., Hatschback, G., 2002. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. *Ciência e Ambiente* 24, 75–92.
- Rodrigues, L.C. and Araujo, A.C., 2011. The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brazil. *Braz. J. Biol.* 71(3), 611-622.
- Schemske, D.W., 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34, 489–493.
- Sick, H., 2001. *Ornitologia brasileira*. 4th. ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro
- Souza, V.C., Lorenzi, H., 2005. *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Souza, D.G.S., 2004. *Todas as aves do Brasil: guia de campo para identificação*. 2. ed. Dall, Feira de Santana.
- Stiles, F.G., 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56, 285–301.
- Stout, J.C., Goulson, D., 2002. The influence of nectar secretion rates on the responses of bumblebees (*Bombus* spp.) to previously visited flowers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52, 239–246.
- Thomson, J. D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollinator stem? *Oecologia*. 126, 386-394 .

Varassin, I.G., Sazima, M., Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in Atlantic Forest (submitted).

Varassin, I.G., Trigo, J.R., Sazima, M., 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. Bot. J. Linn. Soc. 136, 139–152.

Lista de tabelas

Tabela 1. Período de floração das espécies ornitófilas estudadas do Parque Estadual

Lago Azul, Campo Mourão, Paraná, no ano de 2010.

Espécie /Hábito	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Aechmea distichantha</i> Lem. / rupícola, epífita												
<i>Erythrina crista-galli</i> L. / arbórea												
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews / arbórea												
<i>Erythrina falcata</i> Benth. / arbórea												
<i>Helicteres brevispira</i> A. St.-Hill / arbustiva												
<i>Justicia brasiliiana</i> Roth / arbustiva												
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers / liana												
<i>Ruellia angustifolia</i> (Nees) Lindau ex Rambo / herbácea												
Total de espécies floridas	2	2	2	2	1	4	4	6	7	6	2	1

1 **Tabela 2.** Variação da concentração, do volume, do coeficiente de variação e da taxa de produção de néctar, por flor, das flores ornitófilas do
 2 Parque Estadual Lago Azul, Campo Mourão, Paraná. Média e desvio padrão, número de amostras (flores). Concentração e volume foram
 3 amostrados em três classes de horário (H1, H2 e H3) e a taxa de produção foi estimada nos intervalos entre as classes (H1-H2 e H2-H3). Para a
 4 análise de variância não paramétrica estão indicados apenas os horários cujas medianas apresentaram diferenças significativas. Letras diferentes
 5 indicam diferenças significativas (a, b ou c).

Espécie (número de indivíduos amostrados)		H1	H2	H3	Análise de variância	Valores médios
<i>Aechmea distichantha</i> (2 manchas)	concentração (%)	26.23 (± 1.63) / 95 (a)	24.47 (± 2.73) / 86 (b)	23.21 (± 2.38) / 73 (c)	$H=71.62$ $p < 0.0001$ GL=2	24.64 \pm 2.57
	volume (μl)	19.82 (± 14.37) / 103 (a)	9.16 (± 5.09) / 101 (b)	5.66 (± 4.46) / 98 (c)	$H=113.93$ $p < 0.0001$ GL=2	33.86 \pm 16.62
	Coeficiente de variação (%) concentração/volume	6.2 / 72.5	11.2 / 55.5	10.2 / 78.9		
	taxa de produção ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$)		4.59 (± 2.79) 105	2.68 (± 2.30) 105	$U=3191,5$; $p < 0.0001$	3.64 \pm 2.07
<i>Erythrina crista-galli</i> (4)	concentração (%)	21.02 ($\pm 2,16$) / 48	19.17 (± 4.52) / 36	17.73 (± 6.56) / 32	$H=5.42$ $p = 0.066$ GL=2	18.80 \pm 5.52

	volume (µl)	138,46 (±35,02) /48 (a)	8,96 (±7,13) / 48 (b)	6,89 (±6,57) /48 (b)	$H=96.22$ $p < 0.0001$ GL=2	154.31 ± 37.04
	Coefficiente de variação (%) concentração/volume	10.3/ 25.3	23.6/ 79.6	49.6/ 95.3		
	taxa de produção (µl.h ⁻¹)		4.49 (±35,02) /48	3.66 (±35,02) /48	$U=1000,5$ $p = 0.2662$	4.08 ± 2.75
<i>Erythrina speciosa</i> (10)	concentração (%)	28,79 (±2,07) 93 (a)	26,12 (±3,10) 58 (b)	26,43 (±2,20) 37 (b)	$H=39.46$ $p < 0.0001$ GL=2	27.12 ± 2.76
	volume (µl)	24,66 (±15,37) 95 (a)	3,72 (±4,07) 94 (b)	2,46 (±2,66) 84 (b)	$H=152.22$ $p < 0.0001$ GL=2	30.52 ± 16.32
	Coefficiente de variação (%) concentração/volume	7.2/ 62.3	11.9/ 109.3	8.3/ 107.9		
	taxa de produção (µl.h ⁻¹)		2,30 (±2,74) 94	1,60 (±1,90) 82	$U=3265$ $p = 0.0807$	1.86 ± 1.69
<i>Justicia brasiliiana</i> (10)	concentração (%)	24.09 (±1.84) 82 (a)	23.62 (±3.06) 7 (a)	23.75 (±0.96) 4 (a)	$H=0.44$ $p = 0.8014$ GL=2	23.82 ± 1.91
	volume (µl)	7.34 (±3.93) 91 (a)	0.53 (±0.91) 91 (b)	0.24 (±0.56) 91 (b)	$H=175.12$ $p < 0.0001$ GL=2	8.11 ± 4.20
	Coefficiente de variação (%) concentração/volume	7.6/ 53.5	13.0/ 171.4	4.0/ 235.6		

	taxa de produção ($\mu\text{l.h}^{-1}$)		0.29 (± 0.51) 91	0.12 (± 0.28) 91	$U = 3332$ $p = 0.0229$	0.21 ± 0.35
<i>Pyrostegia venusta</i> (12)	concentração (%)	23.42 (± 2.21) 93 (a)	24.48 (± 1.87) 47 (a,b)	25.20 (± 1.69) 70 (b)	$H = 23.39$ $p < 0.0001$ GL=2	24.37 ± 2.11
	volume (μl)	15.30 (± 10.47) 97 (b,c)	4.85 (± 8.95) 93 (a)	3.92 (± 3.09) 94 (a)	$H = 102.38$ $p < 0.0001$ GL=2	23.16 ± 13.29
	Coeficiente de variação (%) concentração/volume	9.4/ 68.4	7.6/ 184.4	6.7/ 78.7		
	taxa de produção ($\mu\text{l.h}^{-1}$)		0.46 (± 0.89) 100	0.31 (± 0.26) 100	$U = 3897$ $p = 0.0288$	0.38 ± 0.48

Tabela 3. Variação do volume de néctar produzido (VP) por flor e da taxa de produção de néctar (TP) da flor no período da manhã em função das variáveis de tamanho do cálice da flor: diâmetro do ápice do cálice, diâmetro da base do cálice e biomassa das plantas ornitófilas do PELA, Campo Mourão-Paraná. Regressão linear múltipla, exceto para *Aechmea distichantha*, testada por regressão linear simples. Os números representam os valores de t (F , para *A. distichantha*) para as relações com p significativo, onde: ** $p < 0.001$; * $p < 0.05$; ns=não significativo; x=variáveis morfométricas não utilizadas na análise por serem correlacionadas a uma das outras medidas.

Variáveis de tamanho	<i>A.distichantha</i>		<i>E.crista-galli</i>		<i>E. speciosa</i>		<i>J.brasiliana</i>		<i>P. venusta</i>	
	VP	TP	VP	TP	VP	TP	VP	TP	VP	TP
D. Ápice Cálice	x	x	ns	ns	x	x	ns	ns	x	x
D. Base Cálice	6.14*	ns	x	x	4.98**	ns	x	x	ns	1.94*
Biomassa	x	x	ns	ns	-2.35*	ns	ns	ns	ns	ns
R^2	0.12	-	-	-	0.39	-	-	-	-	0.10

Tabela 4. Taxa de visitação dos beija-flores (numero de visitas por hora) e total de horas observadas, em cada espécie ornitófila do PELA, Campo Mourão, Paraná.

Beija-flores	Taxa de visitação (visitas de beija-flor/hora)				
	<i>Aechmea distichantha</i>	<i>Erythrina crista-galli</i>	<i>Erythrina speciosa</i>	<i>Justicia brasiliana</i>	<i>Pyrostegia venusta</i>
<i>Amazilia</i> sp.	0.48	1.54	0.18	1.43	0.18
<i>Amazilia lactea</i> (Lesson, 1832)	-	0.25	-	-	-
<i>Anthracothorax nigricollis</i> (Vieillot, 1817)	-	1.9	1.02	-	-
<i>Chlorostilbon lucidus</i> (Shaw, 1812)	2.78	-	-	2.57	-
<i>Florisuga fusca</i> (Vieillot, 1817)	-	0.21	5.67	-	0.09
<i>Hylocharis chrysura</i> (Shaw, 1812)	3.1	4.46	2.23	1.02	0.18
<i>Leucochloris albicollis</i> (Vieillot, 1818)	-	-	-	-	0.36
<i>Phaethornis pretrei</i> (Lesson &	0.61	1.54	-	0.07	-

Delattre, 1839)					
<i>Stephanoxis</i>	3.23	-	-	-	-
<i>lalandi</i> (Vieillot, 1818)					
Total de horas observadas	30.9	27.3	16.6	26.5	11.2

Legenda das figuras

Fig 1. Taxa de visitação dos beija-flores (número de visitas / hora) nas plantas ornitófilas no PELA, Campo Mourão, Paraná. Sendo: *Amazilia sp.* (A.sp.), *Amazilia lactea* (Al), *Anthracothorax nigricollis* (An), *Chlorostilbon lucidus* (Cl), *Florisuga fusca* (Ff), *Hylocharis chrysura* (Hc), *Leucochloris albicollis* (La), *Phaethornis pretrei* (Pp) e *Stephanoxis lalandi* (Sl).

Fig 2. Taxa de visitação logaritmizada de beija-flores (número de visitas / hora) em relação ao log do número de flores de *Erythrina crista-galli* e ao log do número de inflorescências de *Aechmea distichantha* no PELA em Campo Mourão, Paraná.

Taxa de visitação dos beija-flores

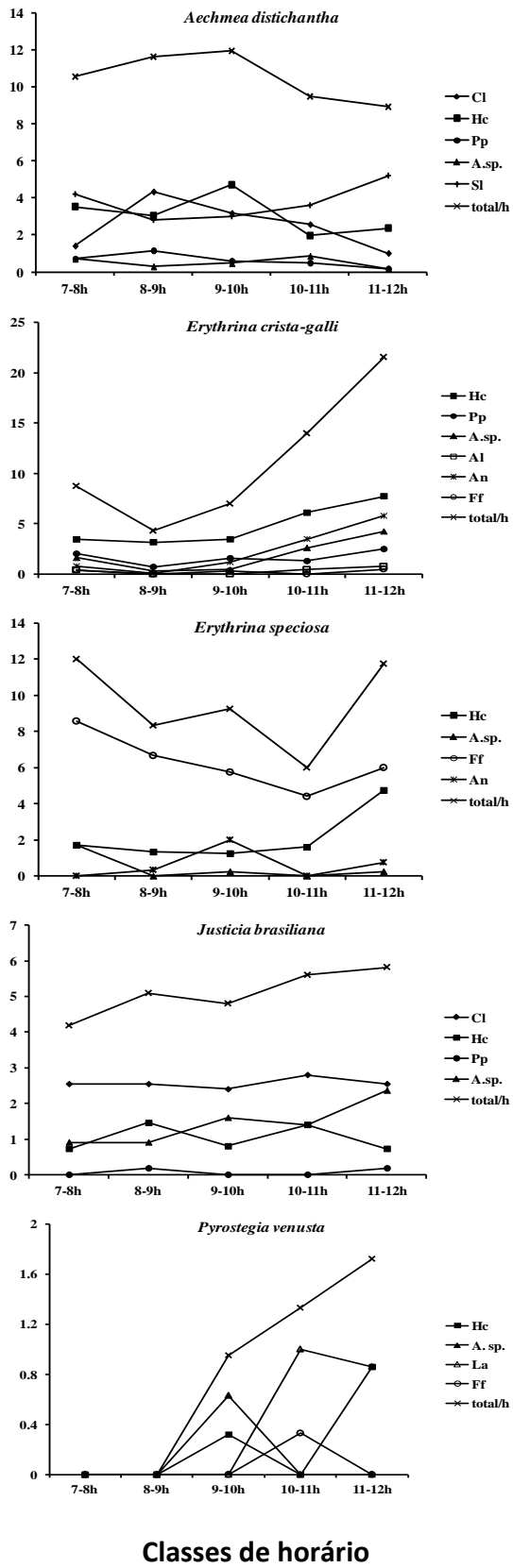


Figura 1

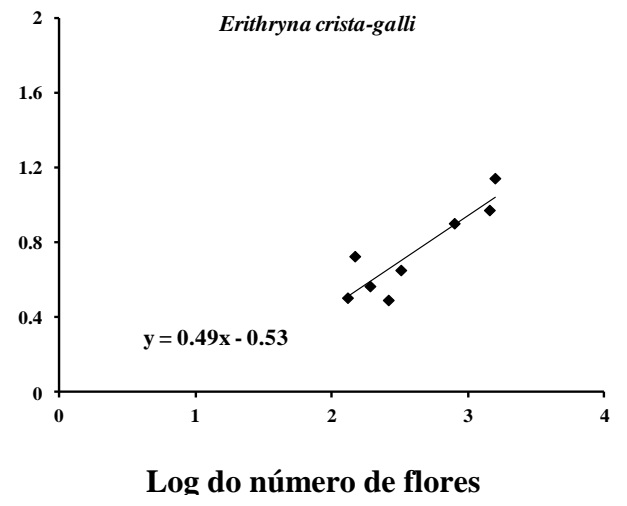
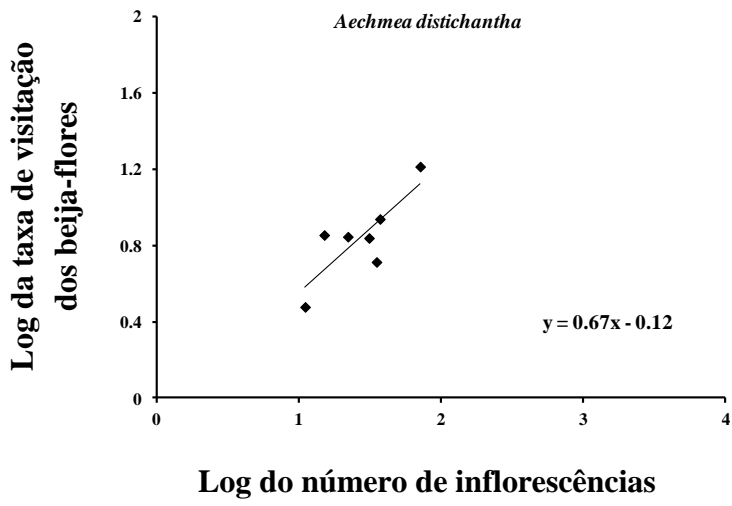


Figura 2

Anexos

Anexo 1. Medidas das dimensões das flores ornitófilas do PELA, Campo Mourão - Paraná

Espécie	Número de plantas/manchas	Diâmetro do Ápice do Cálice (cm) Média (desvio-padrão) número de flores	Diâmetro da Base do Cálice (cm) Média (desvio-padrão) número de flores	Biomassa (g) Média (desvio-padrão) número de flores
<i>Aechmea distichantha</i>	3 manchas	0.36 (± 0.03) 46	0.46 (± 0.04) 46	0.035 (± 0.004) 46
<i>Erythrina crista-galli</i>	4 indivíduos	1.12 (± 0.09) 45	0.50 (± 0.06) 45	0.211 (± 0.018) 45
<i>Erythrina speciosa</i>	10 indivíduos	0.75 (± 0.03) 70	0.49 (± 0.02) 70	0.066 (± 0.008) 70
<i>Justicia brasiliana</i>	1 mancha	0.17 (± 0.02) 37	-	0.008 (± 0.002) 37
<i>Pyrostegia venusta</i>	12 indivíduos	0.73 (± 0.07) 76	0.34 (± 0.02) 76	0.075 (± 0.012) 76

Capítulo II

Restrições fenotípicas em uma rede de interação beija-flor - planta, Campo Mourão, Paraná.

Restrições fenotípicas em uma rede de interação beija-flor - planta, Campo Mourão, Paraná.

Raquel de Oliveira Bueno¹, Isabela Galarda Varassin^{1,2}

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação - UFPR; ² Universidade Federal do Paraná - Laboratório de Ecologia Vegetal. Email: quelloliveira@gmail.com

Resumo

O estabelecimento de interações entre beija-flores e plantas acontece em linhagens derivadas de Angiospermas e aparentemente envolveu uma série de adaptações morfológicas das flores. Além disto, com relação à capacidade de acesso às flores, beija-flores de bico longo são geralmente considerados generalistas enquanto que beija-flores de bico curto especialistas, indicando restrições no uso dos recursos. O objetivo deste estudo foi avaliar se as propriedades das espécies na rede de interações ao nível das espécies é afetada por alguma restrição fenotípica, se beija-flores visitam corolas com tamanhos compatíveis com seus tamanhos de bico e, se estas visitas apresentam associação com traços florais que apresentem sinal filogenético. O trabalho foi realizado no Parque Estadual Lago Azul (PELA) em Campo Mourão, Paraná. Observações focais foram realizadas em sete espécies de plantas ornitófilas e a partir de uma matriz de presença e ausência alguns parâmetros da rede de interações do PELA foram analisados. Medidas dos bicos dos beija-flores foram retiradas da literatura e comparadas com o comprimento das corolas (funcional e do tubo) e medidas de traços florais foram tomadas para análise de sinal filogenético. A rede do PELA foi pequena, composta de sete espécies de plantas e de nove espécies de beija-flores. A rede não foi aninhada, apresentou alta conectância, e, *Hylocharis chrysura* (Trochilidae) e *Erythrina crista-galli* (Fabaceae) foram as espécies mais centrais. As espécies com corolas funcionalmente pequenas receberam desde poucas a muitas visitas, enquanto espécies com corolas funcionalmente maiores tiveram menos visitas por hora. A relação entre comprimento do bico dos beija-flores e tamanho de corola foi ausente. Os

beija-flores usaram flores de espécies filogeneticamente mais aparentadas quando considerado o diâmetro da base do cálice da flor como um traço floral. Alta conectância e ausência de aninhamento podem ser efeito do tamanho da rede, que é pequena.

Palavras-chave: redes de interação, beija-flores, restrições fenotípicas, plantas ornitófilas

Abstract

The establishment of interactions between hummingbirds and plants occurs in lineages derived from Angiosperms and apparently involved a series of morphological adaptations of flowers. Furthermore, short beak hummingbirds are generally considered generalists, while long beak hummingbirds are specialists, indicating restrictions on the use of resources. The aim of this study was to evaluate whether the species properties in the interaction network is affected by any phenotype restriction, if hummingbirds visit corollas with sizes compatible with their beak sizes, and if these visits are associated with floral traits which show phylogenetic signal. The study was conducted at Parque Estadual Lago Azul (PELA) in Campo Mourão, Paraná. Focal observations were performed in seven species of ornithophilous plants and from a matrix of presence and absence some parameters of the network of interactions (PELA) were analyzed. Measurements of the beaks of hummingbirds were taken from literature and compared with the length of the corolla (functional and tube) and measures of floral traits were taken for analysis of phylogenetic signal. PELA network was small, consisting of seven species of plants and nine species of hummingbirds. The network was not nested, showed high connectance, and *Hylocharis chrysura* (Trochilidae) and *Erythrina crista-galli* (Fabaceae) were the most central species. The species with functionally small corollas received from a few to many visits, while species with functionally larger corollas had fewer visits per hour. The relation between length of the beak of the hummingbirds and corolla size was absent. The hummingbirds used more flowers from phylogenetically related species when considering the diameter of the base of the calix of the

flower as a floral trait. High connectance and absence of nestedness may be the effect of the network size, which is a small one.

Key words: interaction networks, hummingbirds, phenotypical restrictions, ornithophilous plants

Introdução

O estabelecimento de interações entre beija-flores e plantas aconteceu em várias linhagens de angiospermas (Fleming e Muchhala 2008) e em muitos casos essas plantas ornitófilas derivam de linhagens polinizadas por abelhas (Cronk e Ojeda 2008). Esta transição de sistemas de polinização aparentemente envolveu uma série de adaptações morfo-fisiológicas das flores, ou aumentando a atratividade destas para beija-flores ou reduzindo a participação de abelhas nas interações, como a presença de atributos como corolas tubulares, predominância de cores vermelhas e grande produção de néctar (Cronk e Ojeda 2008, Thompson & Wilson 2008). Assim, nestas redes de interação é possível reconhecer tanto a ocorrência de complementaridade de traços como convergência (Thompson 2005, Guimarães et al. 2011).

Apesar das plantas ornitófilas representarem um importante componente das comunidades vegetais (Feinsinger 1983, Morellato & Sazima 1992), e os beija-flores serem os principais polinizadores vertebrados dos neotrópicos (Bawa 1990, Buzato *et al.* 2000) poucos estudos tem focado as características das redes de interações beija-flor – planta (Rocca-de-Andrade 2006, Piacentini e Varassin 2007, Dalsgaard et al. 2008, 2009). No Brasil, alguns estudos descrevem a estrutura das redes de interações (Rodrigues 2011, Machado 2012, Barbosa-Filho 2011, Bogiani 2012), mas poucos investigam a associação das métricas da rede às informações biológicas da rede, em especial nos domínios da Mata Atlântica (Danielli-Silva et al 2012, Piacentini e Varassin 2007, Kohler 2011).

As características da rede de interações se devem aos processos biológicos e evolutivos que ocorrem nas comunidades (Thompson 2005, Guimarães et al. 2011). Por exemplo, o tamanho do beija-flor e o comprimento de seu bico podem estar associados à morfologia das flores que estes visitam, visando a retirada do recurso de forma mais eficiente ou necessidade de maior quantidade de recursos. Estudos em regiões de maiores altitudes têm verificado maior grau de especialização em beija-flores maiores, em relação aos beija-flores menores, que sobrepõe sua dieta com flores usadas por insetos (Dalsgaard et al. 2008, 2009). Beija-flores tropicais estão inseridos em comunidades com grande diversidade de recursos e nichos alimentares mais especializados (Fleming e Muchhala, 2008), dessa forma contendo flores com fenótipos mais especializados que podem selecionar os seus visitantes florais (Cronk e Ojeda, 2008).

Para avaliar se a estrutura da rede ao nível das espécies é afetada por alguma restrição fenotípica, foi escolhida uma rede de interação para esta investigação mais detalhada. Foi avaliado se as propriedades da rede do Parque Estadual de Lago Azul (PELA) e as propriedades das espécies estão relacionadas com comprimento (funcional e do tubo) da corola e com o comprimento do bico dos beija-flores.

Material e Métodos

Área de estudo

Este trabalho foi realizado no Parque Estadual Lago Azul (PELA) localizado nos municípios de Campo Mourão e Luiziana no estado do Paraná (52°20'W e 24°04'S). A área total do PELA é de 1.749 ha, com área de vegetação compreendendo a 670 ha, o restante correspondente ao reservatório da Usina Mourão, incorporado ao Parque. Há tendência de concentração das chuvas nos meses correspondentes à estação verão, sem estação seca definida. A temperatura média anual corresponde a 17,2°C e os índices pluviométricos em torno de 1450 mm anuais (Plano de Manejo, 2005). A

cobertura vegetal nativa da região de Campo Mourão é formada por Floresta Estacional Semidecidual Montana, Floresta Ombrófila Mista Montana e áreas de transição entre as mesmas (Roderjan *et al.* 2002), com pequenos fragmentos de Cerrado (Hatschbach & Ziller 1995).

Coleta de dados

A coleta de dados ocorreu entre janeiro de 2010 e janeiro de 2011. As observações focais em *Pyrostegia venusta* e *Erythrina falcata* foram realizadas em agosto e setembro de 2011. As espécies ornitófilas encontradas em trilhas preexistentes e às bordas do PELA foram registradas. Os beija-flores visitantes das flores ornitófilas foram observados e identificados com auxílio de guias de identificação (Sick, 2001; Souza, 2004). As observações ocorreram todas no período da manhã, com auxílio de binóculo Nikon 10x50, quando necessário. As espécies vegetais avaliadas neste estudo foram *Aechmea distichantha*, *Erythrina crista-galli*, *Erythrina speciosa*, *Erythrina falcata*, *Helicteres brevispira*, *Justicia brasiliana* e *Pyrostegia venusta*. A taxa de visitação dos beija-flores (Anexo 1) foi calculada pelo número de visitas que cada espécie de beija-flor fez a determinada população de plantas (conjunto focal de indivíduos da espécie) a cada hora.

Os comprimentos dos bicos das espécies dos beija-flores (Tabela 1) foram obtidos da literatura (Ruschi, 1979) e foram considerados curtos os bicos de comprimento menor ou igual a 20 milímetros, médios os bicos de comprimento entre 21 e 23 milímetros e grandes os bicos de comprimento igual ou superior a 30 milímetros. Para a espécie não identificada *Amazilia* sp. foi considerado o tamanho do bico da espécie *Amazilia versicolor*. Medidas dos comprimentos das corolas foram obtidas por meio de paquímetro (precisão 0,05 mm) e as médias foram calculadas (Anexo 2). Foram consideradas dois tipos de medidas de comprimento das corolas: a) comprimento funcional da corola, que representa o comprimento da corola onde efetivamente os beija-flores poderiam acessar o néctar. Assim, flores com fenda no tubo da corola foram medidas do final da fenda até a base do cálice; b) comprimento do tubo da corola, que representa o comprimento desde a

base do cálice até o ponto mais alto da projeção da corola. Correlações foram feitas para verificar a relação dos comprimentos funcionais e do tubo das corolas com as taxas de visitação, bem como com os tamanhos dos bicos dos beija-flores que as visitaram.

Análise da rede de interações

A partir de uma matriz de presença e ausência alguns parâmetros da rede de interações do PELA foram analisados: O tamanho da rede (M), que mede o número de componentes da rede, foi dado pelo produto de espécies de plantas (P) e de beija-flores (A) que estão em interação ($M=P*A$); a conectância (C), que é a proporção de interações que ocorrem de fato na rede, foi calculada pela razão entre o número de interações observadas (I) e o número de interações possíveis ($C = I/P*A$); o aninhamento (N) foi calculado através do software aninhado pelo método NODF (Almeida-Neto *et al.*, 2008). A matriz original foi comparada, através de 1000 aleatorizações, com a matriz gerada pelo modelo nulo tipo ER, onde a probabilidade de uma interação ocorrer é aleatória (Guimarães & Guimarães, 2006; Almeida-Neto *et al.*, 2008).

Para caracterizar as espécies que compõem a rede do PELA foram calculados o grau da espécie (k), que é o número de espécies com as quais uma dada espécie interage, e o índice de especialização das espécies (d') que compara a distribuição das interações de uma espécie em relação à disponibilidade de parceiros. Este último varia de 0 a 1, do mais generalista ao mais especializado (Blüthgen *et al.* 2006) e foi calculado a partir de uma matriz de frequências de visitas que continha as taxas de visitação dos beija-flores.

Para avaliar a importância de um nó, ou seja, de uma espécie como conectora entre diferentes partes da rede e julgar a espécie como espécie chave na rede foram calculadas a centralidade por intermédio (CI), que corresponde à fração de caminhos mais curtos entre todos os pares de espécies

na rede que passam por esta espécie, e a centralidade por proximidade (CP), que compreende a distância média de um nó de todos os outros nós, ou seja, a menor distância em número de interações entre duas espécies (Jordán et al. 2006). O cálculo destas métricas foi realizado no pacote bipartite do programa R versão 2.13.1 (R Development Core Team, 2009).

Para testar se há efeito histórico no uso de flores pelos beija-flores, foi avaliado o sinal filogenético em vários traços florais (Anexo 2) das sete espécies de plantas deste estudo. Foram consideradas as seguintes características da planta para o teste de traços florais: comprimento do cálice, diâmetro da base do cálice, diâmetro do ápice do cálice, comprimento da corola, diâmetro da base da corola, biomassa floral, volume de néctar e grau da planta. As medidas das peças florais foram tomadas com auxílio de paquímetro (± 0.05). A biomassa floral foi obtida após a secagem das flores em estufa a 60 °C e posterior pesagem em balança de precisão (± 0.001). O volume de néctar foi obtido pela soma de três retiradas sucessivas em flores previamente ensacadas, com auxílio de microseringa ou capilares (mais detalhes em Bueno e Varassin, submetido). Foi construída uma árvore filogenética por meio de comparação com dados da APG III, a partir do programa Phylocom versão 4.1 (Webb et al. 2008). Posteriormente foram feitas matrizes de dissimilaridade (distância euclidiana) para as plantas e para os traços florais utilizando o programa Multiv versão 2.4 (Pillar, 2006). Sobre esses traços florais foi aplicado o teste de Mantel utilizando o programa Bioestat 5.0 (Ayres et al., 2007) para verificar as distâncias filogenéticas dos mesmos em relação às espécies de plantas. Alguns dados não foram tomados para a espécie *Erythrina falcata*, por isso não foi utilizada nos testes de volume de néctar, o mesmo ocorreu para a espécie *Justicia brasiliana* com relação ao diâmetro do ápice do cálice.

Resultados

A rede de interações do PELA é composta por sete espécies de plantas ornitófilas e por nove espécies de beija-flores. Esta rede se caracterizou por ser pequena, com 29 interações e tamanho 63. O valor da conectância foi de 0,46 e não apresentou aninhamento (46,94 NODF; $p(\text{Er})=0,26$).

As taxas de visitação dos beija-flores às flores variaram de 0,07 visitas até 5,67 visitas por hora (Apêndice 1). As plantas interagiram com dois a seis beija-flores (grau médio=3,22) e os beija-flores com uma a seis plantas (grau médio=4,14). Duas espécies das plantas (33,3%) e três espécies dos beija-flores podem ser consideradas conectoras de rede ($\text{CI}>0$). As interações com as espécies da rede variaram mais para as plantas ($0,02 \leq \text{CP} \leq 0,24$) que para os animais ($0,01 \leq \text{CP} \leq 0,05$). A espécie de planta *Erythrina crista-galli* ($\text{CI}=0,6$; $\text{CP}=0,24$ e $k=6$) e de beija-flor *Hylocharis crysura* ($\text{CI}=0,92$; $\text{CP}=0,05$ e $k=6$) interagiram com a maioria das espécies da rede (Tabela 1, Figura 1). Por outro lado, tanto para as plantas como para os beija-flores, o grau de especialização (d') foi baixo, indicando que a rede é composta por espécies generalistas (Tabela 1).

Há diminuição da taxa de visitas por beija-flores à medida que as flores apresentam aumento de comprimentos funcionais das corolas ($R^2=0,14$; $r=-0,37$; $\text{GL}=27$; $p=0,048$) (Figura 2A), mas a taxa não varia quando considerado os comprimentos dos tubos das corolas ($R^2<0,01$; $r=0,08$; $\text{GL}=27$; $p=0,680$) (Figura 2B). Além disto, plantas com flores de corolas funcionalmente mais curtas tiveram maior amplitude nas taxas de visitas recebendo desde poucas a muitas visitas por hora (0,18 a 5,67 visitas/ hora), enquanto que flores funcionalmente maiores tiveram menor amplitude recebendo menor número de visitas por hora (0,07 a 2,57 visitas /hora) (Figura 2A). Entretanto, houve maior variação de tamanho dentro da classe das corolas funcionalmente maiores (de 1 a 2 cm $\text{CV}=91,7\%$, de 2 a 3 cm $\text{CV}=67,4\%$ e de 4 a 5 cm $\text{CV}=120,5\%$). As flores com corolas curtas e longas (funcionais e de tubo), foram visitadas tanto por beija-flores de bico longo como de bico curto ($R^2<0,01$; $r=-0,02$; $\text{GL}=26$; $p=0,910$; $R^2<0,01$; $r=-0,06$; $\text{GL}=26$; $p=0,970$, respectivamente) (Figura

2C e 2D), ou seja, não houve relação entre o comprimento da corola e o comprimento do bico dos beija-flores.

Da relação entre propriedades da rede e das espécies com características biológicas da rede, apenas centralidade por proximidade das plantas foi relacionada com o comprimento funcional da corola ($R^2=0,60$; $F=7,67$; $G1=1,5$; $p=0.04$) (Tabela 2, Figura 3), indicando que plantas que interagem mais são as de corolas funcionalmente mais curtas.

O diâmetro da base da corola está associado com relações filogenéticas das espécies ornitófilas, indicando que os diâmetros das corolas das espécies ornitófilas desta comunidade possuem uma estruturação filogenética. Nenhum outro traço floral apresentou sinal filogenético (Tabela 3).

Discussão

A rede do PELA se mostrou pequena, muito coesiva e com baixa especialização. Foi possível detectar alguma restrição fenotípica nas interações do PELA, tendo como base o menor número de visitas por hora nas flores de corolas funcionalmente maiores como também pelo fato de as plantas com mais interações serem aquelas de corolas funcionalmente mais curtas.

A rede de interações plantas - beija-flores no PELA se caracteriza por uma intensa interação entre as espécies, pois 46 % das interações possíveis foram realizadas, o que é uma proporção relativamente grande quando comparada a outras redes de polinização (Bascompte et al. 2003; Bogiani, 2012; Rodrigues, 2011; Bueno et al., não publicado). Isto se refletiu na ausência de aninhamento, pois as espécies tendem a interagir de forma relativamente igual não havendo grandes diferenças entre a espécie que estabelece muitas interações (6 no máximo) para a que estabelece poucas (1 interação), indicando alta coesividade na rede. A alta conectância e o tamanho pequeno da

rede devem-se ao fato da rede do PELA conter somente a guilda ornitófila, podendo ser considerada uma subrede especializada, com alta conectância, conforme esperado dentro de um módulo (Olesen et al. 2007; Danielli-Silva et al. 2012). A inclusão de espécies não ornitófilas na interação planta beija-flor pode conferir aninhamento à rede (Machado, 2012; Bogiani, 2012; Bueno et al. não publicado), talvez porque essas redes contenham flores de morfologias diversificadas o que permite maior variedade nas interações entre espécies generalistas-especialistas.

As características da rede de interações no PELA também se refletiram em uma baixa especialização (d') dentro da guilda tanto das plantas quanto dos beija-flores. Isto significa que ambos os parceiros tendem a usar os recursos na proporção de sua disponibilidade (Blüthgen et al. 2008). Em redes de polinização, espécies mais generalistas são usualmente espécies-chave da rede e interagem com a maioria das espécies (quando apresentam alta centralidade por proximidade), e também funcionam como conectoras de subredes (quando apresentam altos valores de centralidade por intermédio) (Martín González et al. 2010). Dentro destes critérios, *Hylocharis chrysura* e *Erythrina crista-galli* podem ser consideradas as espécies-chave da comunidade. Essa espécie de beija-flor também foi a mais importante em redes no Pantanal (Bogiani, 2012; Araujo e Sazima, 2003), mas em três outros ambientes da Mata Atlântica essa espécie não ocorreu (Buzato et al. 2000), talvez pela formação vegetacional do PELA ser mais seca e se assemelhar mais à do Pantanal, como discutido em Bueno e Varassin (submetido).

Os beija-flores tenderam a visitar as flores nas quais seus bicos fossem compatíveis com comprimento funcional da corola e não com o comprimento do tubo da corola. Isto indica certa restrição fenotípica nas interações, uma vez que plantas com corolas de comprimento funcional maiores tendem a ser menos visitadas. Realmente, flores com corolas muito grandes da Mata Atlântica recebem visitas de beija-flores com tamanhos de bico não muito diferentes do tamanho destas corolas enquanto que corolas pequenas recebem beija-flores de diversos tamanhos de bico (Bueno et al., não publicado), coerente com a restrição fenotípica aqui detectada. Esta restrição

fenotípica aparece quando utilizada a medida morfológica mais apropriada, sendo neste caso o comprimento funcional da corola ao invés do comprimento do tubo da corola. De fato, espécies polinizadas por beija-flores pequenos, que conseqüentemente possuem bico pequeno, possuem traços fenotípicos que permitem a sobreposição de uso por beija-flores (pequenos e grandes) e insetos, enquanto flores polinizadas por beija-flores grandes restringem seus polinizadores a beija-flores, com uma especialização fenotípica associada com profundidade de corola (Dalsgaard et al. 2008).

A ausência de relação entre a maioria das métricas da rede e das espécies com as informações biológicas da rede, não detectando alguma restrição fenotípica, talvez seja efeito de uma rede pequena. A restrição fenotípica que parece existir tendo em vista a taxa de visitação ser menor em corolas funcionalmente maiores, não seria uma restrição no nível de espécie porque a relação entre taxa de visitas e grau não existiu. Contudo, as plantas com corolas funcionalmente menores foram aquelas que apresentaram maior centralidade por proximidade (CP), ou seja, estas espécies estão interagindo com a maioria das espécies da rede, reforçando a ideia de sobreposição de nicho alimentar nas flores menores (Dalsgaard et al. 2008).

O diâmetro da base da corola das flores ornitófilas aparece como sinal filogenético indicando que os beija-flores estão visitando espécies mais aparentadas, e de alguma maneira, indica evolução no sentido da especialização morfológica dos beija-flores neotropicais na retirada de seu alimento (Fleming e Muchhala, 2008), apesar de três das espécies encontradas no PELA pertencerem ao mesmo gênero. Plantas mais aparentadas talvez sejam fenotipicamente mais especializadas em evitar a retirada de néctar pelas abelhas, sendo a base do tubo da corola mais estreita em plantas polinizadas por beija-flores (Cronk e Ojeda, 2008).

Assim, as redes de interação beija-flor planta podem ser muito coesas quando pequenas e apresentarem baixa especialização, quando amostradas por grupo funcional. Restrições fenotípicas em corolas de flores ornitófilas podem ser detectadas nas taxas de visitação às flores onde corolas

funcionalmente menores recebem mais visitas que corolas funcionalmente grandes. Mesmo em uma rede pequena como essa do PELA foi possível estabelecer relações entre suas propriedades e as informações biológicas, onde se pode observar que as espécies de plantas com maior número de interações foram aquelas com os menores comprimentos funcionais de corola.

Referências bibliográficas

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. and Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Araujo, A.C. and Sazima, M., 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the capões of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198: 427-435.
- Ayres, M., Ayres Junior, M., Ayres, D.L. and Santos, A.A.S., 2007. Programa BioEstat 5.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, Manaus, 324 p.
- Barbosa-Filho, W.G., 2011. Redes de interação planta-polinizador em duas fitofisionomias de cerrado na serra de maracaju, mato grosso do sul. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Campo Grande, MS.
- Bascompte J., Jordano, P., Melian, C.J. and Olesen, J.M., 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 9383-9387.
- Bawa, K.S., 1990. Plant-pollinator interactions in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.

- Blüthgen, N., Menzel, F. and Bluthgen, N., 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *Bio. Med. Central. Ecology* 6:1-12.
- Blüthgen, N., Fründ, J. Vázquez, D. P. and Menzel, F., 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89(12): 3387–3399.
- Bogiani, P. A., 2012. Rede de Interações entre beija-flores e flores no Pantanal do Miranda. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Campo Grande, MS.
- Bueno, R. O. and Varassin, I. G., Resource Availability and Flower Visitation Rate in Hummingbirds of the Seasonal Semi-Deciduous Forest of Paraná, Brazil. Submetido.
- Bueno, R. O., Danielli-Silva, A. and Varassin, I. G., 2012. O efeito de traços correspondentes nas redes de interação beija-flor planta. In: Bueno, R. O., Fatores que influenciam o estabelecimento de interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos. Tese de doutorado. 105 p.
- Buzato, S., Sazima, M. and Sazima, I., 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- Cronk, Q. and Ojeda, I., 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* 59 (4): 715–727.
- Dalsgaard, B., Martín Gonzales, A.M., Olesen, J.M., Timmermann, A., Andersen, L.H. and Ollerton, J., 2008. Pollination networks and functional specialization: a test using Lesser Antillean plant-hummingbird assemblages. *Oikos* 117(5):789-793.
- Dalsgaard, B., Martín Gonzales, A.M., Olesen, J.M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L.H. and Tossas, A.G., 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral

specialization gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159: 757-766.

Danieli-Silva, A., Souza, J. M. T., Donatti, A. J., Campos, R. P., Vicente-Silva, J., Freitas, L. and Varassin, I.G., 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos* 121: 35–43.

Feinsinger P., 1983. Coevolution and pollination. In: D. J. Futuyma & m. Slatkin (Eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 282-310.

Fleming, T.H and Muchhala, N., 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* 35: 764–780.

Guimarães, P. R., Jordano, P. and Thompson, J. N., 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters* 14: 877–885.

Guimarães, P. R. and Guimarães, P., 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling Software* 21: 1512–1513.

Hatschbach, G.G. and Ziller, S.R., 1995. *Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas de Extinção no estado do Paraná*, Curitiba, Secretaria Estadual do Meio ambiente de Curitiba, Biblioteca Nacional do Paraná.

Jordán, F., Liu, W. and Davis, A.J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112(3):535-546.

Kohler, G. U., 2011. *Redes de interação planta – beija-flor em um gradiente altitudinal de floresta atlântica no sul do Brasil*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, PR.

- Machado, A. O., 2012. Diversidade de recursos florais para beija-flores nos cerrados do triângulo mineiro e região. Tese de doutorado. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia, MG.
- Martín Gonzales A.M., Dalsgaard, B. and Olesen, J.M., 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7: 36-43.
- Morellato, L.P.C. and Sazima, M., 1992. Modos de polinização em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP). In: Seminário: Mata de Santa Genebra: Conservação e Pesquisa em uma reserva florestal urbana, Campinas.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y. and Jordano, P., 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 19891-19896.
- Piacentini V.C. and Varassin, I.G., 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23: 663-671.
- Pillar, V.D., 2006. MULTIV, Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling. User's guide versão 2.4. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.
- Plano de Manejo do Parque Estadual Lago Azul, 2005. Instituto Ambiental do Paraná / Diretoria de Biodiversidade e Áreas Protegidas. Curitiba.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

- Rodrigues, L. C., 2011. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre: composição de espécies, sazonalidade e rede de interações. Tese de doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte, MG.
- Rocca-de-Andrade, M., 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. São Paulo.
- Roderjan, C.V., Galvão, F., Kuniyoshi, Y.S. and Hatschback, G., 2002. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. *Ciência e Ambiente* 24: 75-92.
- Ruschi, A., 1979. *Aves do Brasil*. São Paulo: Editora Rios. 335 p.
- Sick, H., 2001. *Ornitologia brasileira*. 4a. ed. Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 862 p.
- Souza, D.G.S., 2004. *Todas as aves do Brasil: guia de campo para identificação*. 2. ed. Dall. Feira de Santana. 350 p.
- Thompson, J. N., 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 443 p.
- Thomson J.D. and Wilson P., 2008. Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Science* 169(1): 23–38.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D. and Kembel, S W., 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24: 2098–2100.

Lista de tabelas

Tabela 1. Métricas das espécies para a rede de interações do Parque Estadual Lago Azul, Campo Mourão, Paraná. Onde, CI=centralidade por intermédio ponderada, CP=centralidade por proximidade ponderada e d' = índice de especialização ao nível da espécie e k = grau. Ainda, para as plantas, TMV=taxa média de visitas (por hora), CFC= comprimento funcional da corola (em centímetros) e CTC= comprimento do tubo da corola (em centímetros), e, para os beija-flores, Bi=comprimento do bico (em milímetros)

		CI	CP	d'	k	TMV	CFC	CTC	Bico
Plantas	<i>Aechmea</i>	0	0.16	0.41	5	2.04	2.46	2.46	
	<i>distichantha</i>								
	<i>Erythrina</i>	0.6	0.24	0.30	6	1.65	1.38	4.43	
	<i>crista-galli</i>								
	<i>Erythrina</i>	0	0.14	0.54	2	2.50	1.30	4.60	
	<i>falcata</i>								
	<i>Erythrina</i>	0.4	0.21	0.40	4	2.28	1.32	6.98	
	<i>speciosa</i>								
	<i>Helicteres</i>	0	0.14	0.30	4	1.19	1.30	1.30	
	<i>brevispira</i>								
	<i>Justicia</i>	0	0.11	0.42	4	1.27	2.70	4.68	
	<i>brasiliana</i>								
Beija-flores	<i>Pyrostegia</i>	0	0.02	0.46	4	0.20	4.79	4.66	
	<i>venusta</i>								
	<i>Amazilia sp.</i>	0.05	0.04	0.24	5				16
	<i>Amazilia</i>	0	0.01	0.29	1				18
	<i>lactea</i>								

<i>Anthracothora</i>	0	0.04	0.36	3	24
<i>x nigricollis</i>					
<i>Chlorostilbon</i>	0	0.04	0.47	3	14
<i>lucidus</i>					
<i>Florisuga</i>	0.03	0.04	0.62	4	20
<i>fusca</i>					
<i>Hylocharis</i>	0.92	0.05	0.17	6	24
<i>crysur</i>					
<i>Leucochloris</i>	0	0.01	0.83	1	24
<i>albicollis</i>					
<i>Phaethornis</i>	0	0.04	0.24	4	33
<i>pretrei</i>					
<i>Stephanoxis</i>	0	0.04	0.50	2	12
<i>lalandi</i>					

Tabela 2. Regressões lineares das variáveis centralidade por intermédio (CI), centralidade por proximidade (CP), índice de especialização (d') e grau da espécie (k) das plantas, em relação à taxa de visitação média dos beija-flores às flores (TVM), comprimento funcional da corola das flores (CFC), comprimento do tubo da corola das flores (CTC) e, regressões das mesmas variáveis para os animais em relação ao comprimento do bico dos beija-flores (Bico).

	TVM	CFC	CTC	Bico
CI	$R^2=0.07; F=0.37;$ Gl=6; $p=0.57$	$R^2=0.21; F=1.32;$ Gl=6; $p=0.30$	$R^2=0.06; F=1.41;$ Gl=6; $p=0.29$	$R^2=0.03; F=0.25;$ Gl=8; $p=0.63$
CP	$R^2=0.51; F=5.22;$ Gl=6; $p=0.07$	$R^2=0.60; F=7.67;$ Gl=6; $p=0.04$	$R^2=0.02; F=0.11;$ Gl=6; $p=0.75$	$R^2<0.01; F<0.01;$ Gl=8; $p=0.98$
d'	$R^2=0.04; F=0.19;$ Gl=6; $p=0.68$	$R^2=0.09; F=0.49;$ Gl=6; $p=0.52$	$R^2=0.15; F=0.85;$ Gl=6; $p=0.60$	$R^2=0.03; F=0.21;$ Gl=8; $p=0.67$
k	$R^2=0.05; F=0.25;$ Gl=6; $p=0.64$	$R^2<0.01; F<0.01;$ Gl=6; $p=0.97$	$R^2=0.02; F=0.11;$ Gl=6; $p=0.75$	$R^2=0.05; F=0.37;$ Gl=8; $p=0.57$

Tabela 3. Sinal filogenético em flores de plantas ornitófilas do PELA, Campo Mourão, PR. Onde, CCal=comprimento do cálice, DACal=diâmetro do ápice do cálice, DBCal=diâmetro da base do cálice, CCor=comprimento da corola, DBCor=diâmetro da base da corola, Biom=biomassa da flor, Vol=volume de néctar, grau= grau da planta.

Traços florais								
	CCal	DACal	DBCal	CCor	DBCor	Biom	Vol	Grau
<i>r</i>	0.39	0.33	0.40	0.10	0.63	-0.12	-0.04	-0.15
<i>p</i>	0.08	0.23	0.07	0.66	0.001	0.51	0.87	0.52
G1	19	13	19	19	19	19	13	19

Legenda das figuras

Fig. 1. Rede de interações das plantas ornitófilas e seus beija-flores visitantes do PELA, Campo Mourão, Paraná. Onde A sp.= *Amazilia* sp., Al= *Amazilia lactea*, An= *Anthracotorax nigricollis*, Cl= *Chlorostilbon lucidus*, Ff= *Florisuga fusca*, Hc= *Hylocharis chrysura*, La= *Leucochloris albicollis*, Pp= *Phaethornis pretrei* e Sl= *Stephanoxis lalandi*. A espessura da linha representam a frequência da interação.

Fig. 2. Relação dos valores médios do comprimento funcional e comprimento do tubo da corola de flores de sete espécies de plantas ornitófilas do Parque Estadual Lago Azul, Campo Mourão – PR, com a taxa de visitas dos beija-flores (número de visitas dos beija-flores às plantas ornitófilas por hora) (A, B) e com o comprimento dos bicos de cada espécie de beija-flor (C, D). Em A o valor de p é 0,05, nas demais p não é significativo.

Fig. 3. Relação entre as propriedades da rede, Centralidade por intermédio (CI), centralidade por proximidade (CP), índice de especialização (d') e grau da espécie (k), das plantas e dos animais e as informações biológicas da rede (taxa média de visitação – número de visitas/ hora, comprimento da corola – funcional e do tubo- e comprimento do bico dos beija-flores), no Parque Estadual Lago Azul, Campo Mourão, Paraná. $P= 0,04$, para única correlação com valor de p significativo.

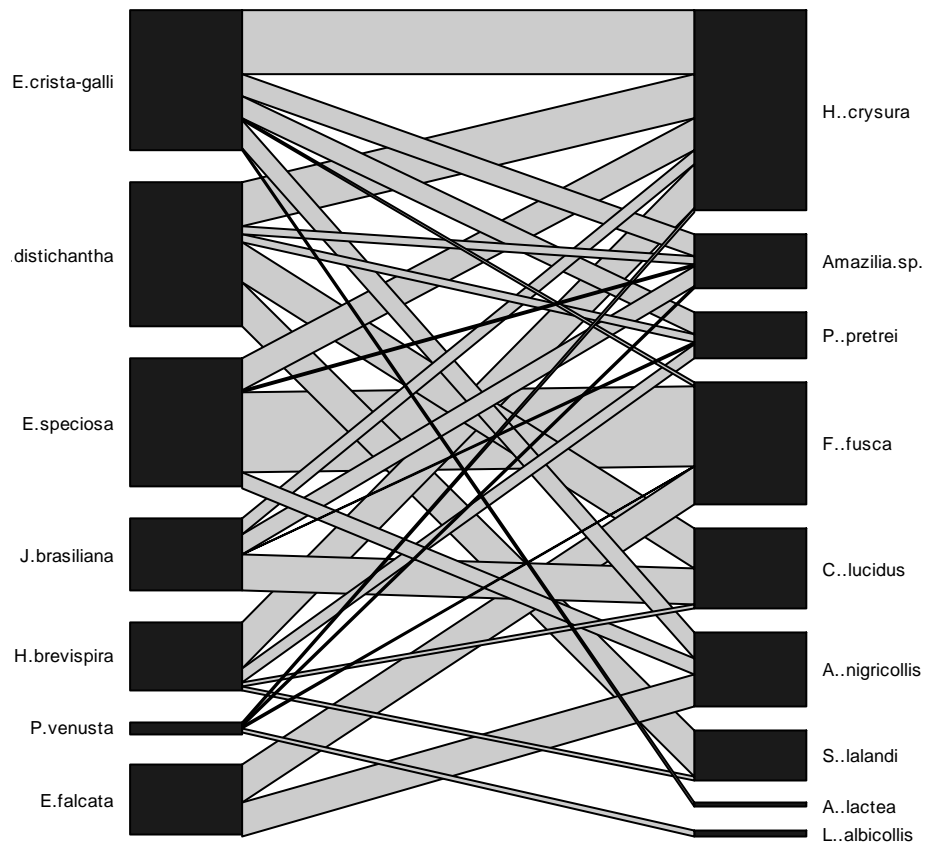


Figura 1

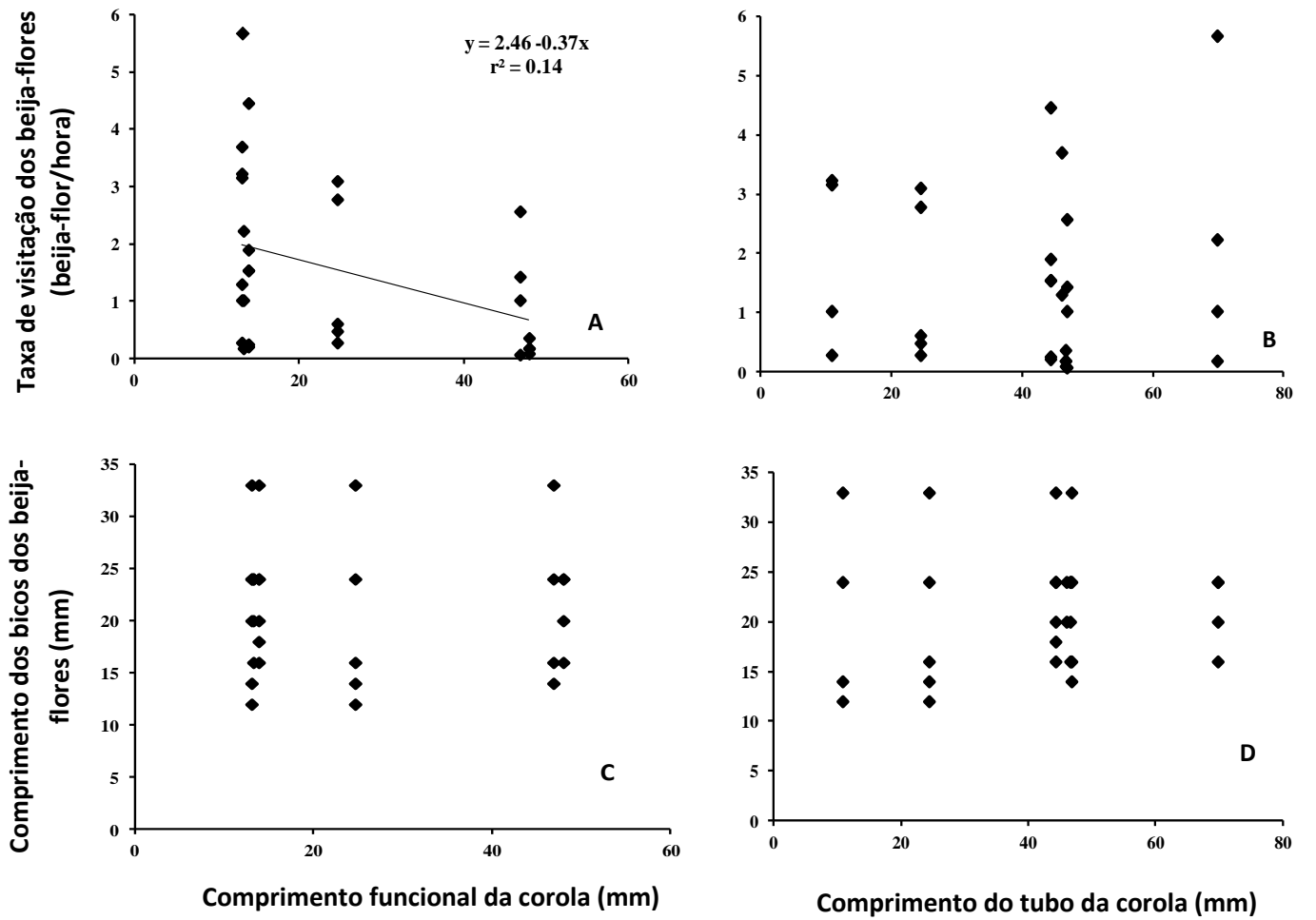


Figura 2

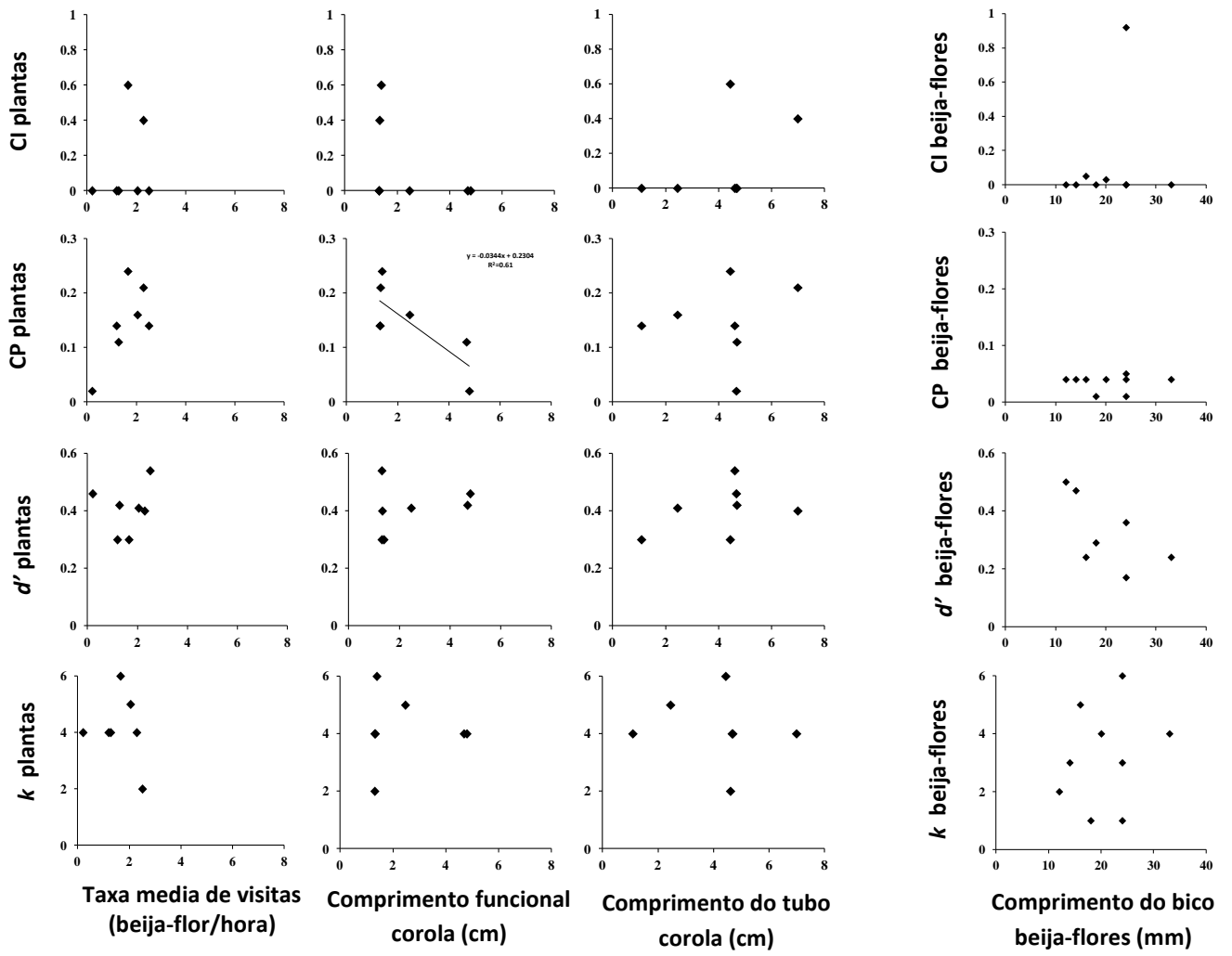


Figura 3

Anexos

Anexo 1. Taxas de visitação dos beija-flores (número de visitas/hora) às flores ornitófilas do Parque Estadual Lago Azul, Campo Mourão, PR.

Beija-flores	Plantas						
	<i>Aechmea distichantha</i>	<i>Erythrina crista-galli</i>	<i>Erythrina falcata</i>	<i>Erythrina speciosa</i>	<i>Helicteres brevispira</i>	<i>Justicia brasiliiana</i>	<i>Pyrostegia venusta</i>
<i>Amazilia sp.</i>	0.48	1.54	0	0.18	0	1.43	0.18
<i>Amazilia lactea</i>	0	0.25	0	0	0	0	0
<i>Anthracotorax nigricollis</i>	0	1.9	2.30	1.02	0	0	0
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	2.78	0	0	0	0.28	2.57	0
<i>Florisuga fusca</i>	0	0.21	2.70	5.67	0	0	0.09
<i>Hylocharis crysura</i>	3.1	4.46	0	2.23	3.16	1.02	0.18
<i>Leucochloris albicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0.36
<i>Phaethornis pretrei</i>	0.61	1.54	0	0	1.02	0.07	0

<i>Stephanoxis</i>	3.23	0	0	0	0.28	0	0
<i>lalandi</i>							
Horas de	30.9	27.3	7.0	16.6	10.7	26.5	11.2
Observação							

Anexo 2. Média e desvio padrão das dimensões das flores, da biomassa, do volume de néctar e do grau das plantas ornitófilas do PELA, bem como o número de flores utilizadas nas medidas, Campo Mourão - Paraná.

	CCal	DACal	DBCal	DBCOr	CFCor	CTtubo	Biom.	VolN	Grau
<i>Aechmea</i>	1.46	0.36	0.46	0.37	2.46	2.46	0.034	33.87	5
<i>distichantha</i>	(±0.1)	(±0.03)	(±0.04)	(±0.03)	(±0.1)	(±0.15)	(±0.004)	(±16.62)	
	68	53	68	32	52	52	67	105	
<i>Erythrina</i>	1.38	1.13	0.51	1.14	1.38	4.43	0.212	154.31	6
<i>crista-galli</i>	(±0.06)	(±0.09)	(±0.06)	(±0.09)	(±0.25)	(±0.24)	(±0.018)	(±37.03)	
	45	45	45	45	45	45	45	48	
<i>Erythrina</i>	1.30	1.3	0.60	1.30	1.30	4.60	0.293	-	2
<i>falcata</i>	(±0.03)	(±0.02)	(±0.02)	(±0.02)	(±0.05)	(±0.02)	(±0.02)		
	10	10	10	10	10	10	21		
<i>Erythrina</i>	1.32	0.75	0.49	0.84	1.32	6.98	0.068	30.52	4
<i>speciosa</i>	(±0.68)	(±0.03)	(±0.02)	(±0.05)	(±0.19)	(±0.21)	(±0.008)	(±16.32)	
	101	101	101	101	101	101	74	95	
<i>Helicteres</i>	0.47	0.5	0.38	0.38	1.30	1.08	0.022	29.70	4
<i>brevispira</i>	(±0.04)	(±0.02)	(±0.03)	(±0.02)	(±0.02)	(±0.05)	(±0.004)	(±8.71)	
	19	10	19	10	10	19	11	19	

<i>Justicia</i>	0.17	0.15	0.15	0.21	4.68	4.68	0.010	8.11	4
<i>brasiliana</i>	(0.03)	(±0.02)	(±0.02)	(±0.04)	(±0.54)	(±0.55)	(0.002)	(±4.20)	
	45	38	45	45	45	45	75	95	
<i>Pyrostegia</i>	0.73	0.56	0.35	0.28	4.79	4.79	0.076	23.16	4
<i>venusta</i>	(±0.07)	(±0.05)	(±0.02)	(±0.02)	(±0.6)	(±0.59)	(±0.012)	(±13.29)	
	79	79	79	79	79	79	91	100	

CCal=Comprimento do cálice (cm); DACal= Diâmetro do ápice do cálice (cm); DBCal= Diâmetro da base do cálice (cm); DBCor= Diâmetro da base da corola (cm); CFCor= Comprimento funcional da corola (cm); CTubo= Comprimento do tubo da corola (cm); Biom.=Biomassa (g); VolN= volume de néctar (ul).

Capítulo III

O efeito de traços correspondentes nas redes de interação

beija-flor planta

O efeito de traços correspondentes nas redes de interação beija-flor planta

Raquel de Oliveira Bueno¹, Aline Danielli-Silva¹ and Isabela Galarda Varassin²

¹Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro Politécnico, CP 19031, CEP 81531-980. Curitiba, PR, Brasil, quelloliveira@gmail.com/ aline.ecologia@gmail.com; ²Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Centro Politécnico, CP 19031, CEP 81531-980. Curitiba, PR, Brasil, isagalarda@gmail.com.

Resumo

Aninhamento, propriedades de pequeno mundo e interações assimétricas são algumas das características de redes de polinização. Mecanismos como efeitos neutros, filogenia, sobreposição espacial e temporal e fenótipos das espécies podem contribuir com esses padrões. Neste estudo nós avaliamos o efeito de traços fenotípicos correspondentes sobre algumas propriedades topológicas das redes de interação entre beija-flores e plantas usando 11 redes da Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. Para avaliar os traços correspondentes, nós calculamos a média da diferença entre tamanho da corola e bico dos beija-flores. As redes analisadas tiveram diferentes tamanhos, a maioria delas foi aninhada. Conectância e aninhamento relativos não foram influenciados pelo tamanho da rede. As menores corolas foram visitadas por beija-flores com bicos mais longos que as corolas e as maiores corolas foram visitadas por beija-flores com bicos mais curtos que as corolas. Os comprimentos de corola não limitaram o número de espécies de beija-flores interagindo. O número de parceiros de interações das plantas (grau) não foi relacionado ao comprimento das corolas, exceto em uma rede. O número de parceiros de interação dos beija-flores (grau) não foi relacionado aos comprimentos dos bicos na maioria das redes. O grau das plantas não foi relacionado à variação do bico do beija-flor

bico, que significa que plantas com poucos ou muitos parceiros de interação (grau) foram visitadas por beija-flores com a mesma variação de comprimento bico. Em apenas uma rede, plantas com flores mais especializadas (espécies com menor grau) foram visitadas por beija-flores com comprimentos de bico mais variados. O grau dos beija-flores não foi relacionado à variação do comprimento da corola, o que significa que beija-flores com poucos ou muitos parceiros de interação (grau) visitaram corolas com a mesma variação de comprimento. Em apenas uma rede beija-flores mais especializados visitaram flores com corolas de tamanhos mais variados. Algumas redes foram muito pequenas para serem avaliadas. Traços correspondentes influenciaram algumas das propriedades da rede ao nível de espécies para poucas rede indicando que nestas redes as interações não tiveram a mesma probabilidade de ocorrer.

Palavras-chave: redes de interação, tamanho da corola, tamanho dos bicos dos beija-flores, Floresta Atlântica.

Abstract

Nestedness, small world properties and asymmetrical interactions are some of the topological characteristics of pollination networks. Mechanisms as neutral effects, phylogeny, spatial and temporal overlap and species phenotypes may be behind these patterns. Here we evaluated the effect of trait matching on some topological properties of the interaction networks among hummingbirds and plants using 11 networks from the Atlantic forest, southeastern Brazil. To evaluate trait matching, we calculated the mean difference among corolla size and hummingbird beak. The networks analyzed had different sizes, most of which were nested. Relative connectance and nestedness were not affected by the network size. The shorter corollas were visited by hummingbirds with longer beaks than the corollas and the longer corollas were visited by hummingbirds with shorter beaks than the corollas. The number of interacting partners of a plant (degree) was not related

to corolla length, except in one network. The number of interacting partners of a hummingbird (degree) was not related to beak length in most networks. Plant degree was not related to the variation of hummingbird beaks that is the plants with many or few interaction partners (degree) were visited by hummingbirds with the same variation in beak length. In only one network, plants with more specialized flowers (species with a lower degree) were visited by hummingbirds with most varied beaks lengths. Hummingbird degree was not related to the variation of corolla length that is hummingbirds with many or few interaction partners (degree) visited by hummingbirds with the same variation in corolla length. In only one network most specialized hummingbirds visited flowers with most varied corollas in one network. Some networks were too small to be evaluated. Trait matching influenced some of the species network proprieties in a few networks, indicating that in those networks the interactions had not the same probability to occur.

Keywords: networks, corolla size, hummingbird beak size, Atlantic Forest.

Introdução

Estudos de comunidades usando a abordagem de redes de interações indicam que tais interações, ao contrário de ocorrerem entre pares de espécies, organizam-se, na maioria das vezes, em redes mutualísticas de forma altamente aninhada (Bascompte et al, 2003; Jordano et al., 2003; Guimarães et al. 2011). Redes de interações multiespecíficas como as envolvidas na polinização, por exemplo, são organizadas tanto por complementaridade de traços entre parceiros como por convergência (Thompson 2005; Guimarães et al. 2011).

A característica aninhada implica em duas características em redes ecológicas, primeiro, uma rede aninhada é altamente coesa, porque plantas e animais generalistas interagem entre si. Este padrão gera um denso núcleo de espécies que interagem entre si (core), que pode ser formado por um pequeno número de espécies, mas que contém uma grande fração do número total de interações da guilda analisada e que podem dirigir a evolução de todo sistema (Guimarães et al. 2011). Segundo, essas redes incorporam interações assimétricas, no sentido de que espécies especialistas tendem a interagir com as espécies mais generalistas, tanto para plantas quanto para animais (Bascompte e Jordano, 2006, Bascompte et al., 2003). A ocorrência de assimetrias na interação dos beija-flores com as plantas poderia estar na capacidade de beija-flores de bico maior em visitar flores de corolas curtas e longas, isso os tornaria as espécies mais generalistas da rede, enquanto os beija-flores de bico curto apresentariam menor número de interações e não poderiam acessar todas as corolas. Por outro lado, os bicos longos dos beija-flores são geralmente dotados de curvatura, o que poderia torná-los especialistas na retirada do néctar de flores com fenótipo adaptado a essa característica (Boch et al. 2009, Dalsgaard et al. 2008, Dalsgaard et al. 2009, Piacentini e Varassin 2007).

Entre os grupos de visitantes florais mais estudados, estão os beija-flores, responsáveis pela polinização de cerca de 85% das espécies de bromélias na Floresta Atlântica (Fischer 1994, Varassin 2002). Em alguns locais desta formação vegetacional, as bromélias representam mais de 30% das flores utilizadas como recurso alimentar pelos beija-flores (Buzato et al. 2000). Por outro lado, beija-

flores são importantes visitantes florais para outros grupos de plantas, tendo em sua dieta até 17 famílias ou 26 gêneros diferentes de plantas em uma dada localidade da Mata Atlântica (Buzato et al 2000).

Neste estudo, foram selecionadas onze redes de interações entre beija-flores e plantas da Mata Atlântica brasileira sobre as quais foram testadas duas hipóteses: 1) o comprimento do tubo da corola das flores poderia limitar o número de espécies de beija-flores interagindo com as mesmas, sendo que corolas maiores devem receber visitas de menor número de espécies, apenas daquelas com tamanhos de bico compatíveis; 2) o tamanho dos bicos pode limitar os beija-flores a visitarem somente as flores que possuam tamanhos de corolas semelhantes ao tamanho de seus bicos. Neste caso, corolas mais curtas poderiam funcionar como espécies generalistas, abrigo tanto beija-flores generalistas quanto especialistas. Além disso, foi avaliado se as redes apresentam padrão aninhado, determinando quais tamanhos de bico dos beija-flores formam o núcleo core das redes aninhadas, como indicador de quais espécies poderiam estar dirigindo a coevolução da rede (Bascompte et al. 2003, Guimarães et al. 2011).

Material e Métodos

Para testar as relações morfológicas nas redes de interações de polinização entre espécies de plantas da Floresta Atlântica e beija-flores, foram selecionados estudos de onze localidades distintas inseridas no Bioma Mata Atlântica (Tabela 1). Estes estudos apresentam as medidas do comprimento do tubo da corola das flores bem como a identificação das espécies de beija-flores que as visitam. Os comprimentos dos bicos das espécies de beija-flores, quando não fornecidos nos trabalhos, foram obtidos na literatura (Ruschi, 1979) e foram classificados em curtos os bicos com comprimento abaixo de 20 mm, médio entre 21 e 23 mm de comprimento e grande acima de 23 mm de comprimento.

Os estudos de Mendonça e Anjos (2005), Rocca (2006) e Araujo (1996) incluíam tanto as espécies ornitófilas quanto as não ornitófilas e ambas foram consideradas neste trabalho. Os estudos de Buzato et al. (2000) e Araujo (1996) não detalharam quais as espécies de plantas receberam visitas ilegítimas. Os demais estudos mencionavam essa relação de pilhagem (conforme anexo 2) e para efeito de padronização essas espécies foram mantidas nas análises deste presente estudo.

Foram criadas matrizes binárias, indicando a presença e a ausência de interação entre planta e o visitante. A partir destas matrizes foram calculadas algumas das propriedades das redes como: o tamanho das redes de interações, ou seja, o produto do número de elementos (plantas e animais) que as compõem; e a conectância (percentual das interações observadas), calculada pela razão entre o número de interações efetivas e possíveis. Para calcular a probabilidade que a conectância observada ocorresse ao acaso, foram geradas 1000 matrizes aleatórias através do modelo nulo tipo 2, onde a probabilidade de uma interação ocorrer é ponderada pelo número de ocorrências de interações de cada espécie. O aninhamento das matrizes foi estimado através do programa NODF, um subprograma do Aninhado (Guimarães e Guimarães 2006, Almeida-Neto et al. 2008). Para calcular a probabilidade que o aninhamento observado ocorresse ao acaso, foram geradas 1000 matrizes aleatórias também através do modelo nulo tipo 2 (CE).

Para possibilitar a comparação entre redes que variam em tamanho e em número de interações, foi adotada a medida de aninhamento relativo (N^*) e conectância relativa (C^*) onde $N^* = (N - N_R)/N_R$, onde N = aninhamento observado e N_R = aninhamento médio de redes geradas ao acaso (Bascompte et al. 2003), e $C^* = (C - C_R)/C_R$, onde C = conectância observada e C_R = conectância média de redes geradas ao acaso. Para os cálculos de N_R e C_R e, foram usadas os mesmos valores de conectância e aninhamento das redes geradas ao acaso usadas para avaliar se estes valores diferem do acaso, descrito no parágrafo anterior. Para o cálculo de N_R , a aleatorização do modelo nulo adotado manteve a conectância, não permitindo a recolocação do mesmo par de interação. Para o cálculo de C_R , a aleatorização do modelo nulo adotado não manteve a conectância

porque permitiu recolocação do mesmo par de interação, caso contrário não se poderia calcular uma conectância ao acaso.

Para testar a hipótese de que o comprimento do tubo da corola das plantas limita o número de espécies de beija-flores interagindo com as mesmas, foi aplicado o teste de regressão linear entre os comprimentos das corolas e os graus das plantas. Para verificar se os beija-flores com comprimentos de bico menores são limitados a visitar apenas espécies que possuem menor tamanho de corola, foi calculada a média das diferenças entre os comprimentos de corola e de bico. A diferença entre comprimento de corola e de bico parece fornecer a medida mais relevante ao ajuste morfológico, por exemplo, uma diferença de 10 mm entre a corola e o bico em uma corola pequena, de 10 mm, revela beija-flor de bico grande visitando flor de corola pequena, enquanto uma diferença de 10mm em uma corola de 40mm revela beija-flor de bico pequeno visitando flor de corola grande.

O núcleo das espécies core das redes aninhadas (aquelas que representam o núcleo da rede assimétrica, e que detém o maior número de interações) foi determinado considerando que pertenceriam ao núcleo core da rede as espécies com mais interações e que somadas reunissem pelo menos cinquenta por cento do total das interações.

Para verificar se beija-flores mais especialistas restringem-se a visitar flores com tamanhos similares de corolas, foi calculado o grau de cada espécie de beija-flor em cada comunidade e testado por regressão linear com o erro padrão das corolas. Da mesma forma, para testar se flores mais especialistas são visitadas por beija-flores de tamanhos de bico com pouca variação de tamanho, foi calculado o grau de cada espécie de planta e testado com o erro padrão dos comprimentos dos bicos dos beija-flores que as visitaram. O erro padrão permite detectar, por exemplo, se plantas especialistas estão recebendo visitas de beija-flores também especialistas, caso tenham bicos de mesmo tamanho.

Resultados

O tamanho das redes de interação plantas e beija-flores na Floresta Atlântica variou muito, sendo Viçosa a região com a menor rede de interações, 25, com um quinto do tamanho de Carlos Botelho, a maior rede (Tabela 2). A conectância (C) em geral foi alta, sempre maior que o esperado ao acaso, e a conectância relativa não foi afetada pelo tamanho da rede ($R^2 = 0.12$; $F = 2.40$; $GL = 9$; $p > 0.05$) (Figura 1A). Todas as localidades, exceto Campo Mourão e Ribeirão Grande, apresentaram padrão aninhado de interações (Tabela 2). O aninhamento relativo não foi influenciado pelo tamanho da rede ($R^2 = 0.18$; $F = 2.83$; $GL = 7$; $p > 0.05$) (Figura 1B) nem pela conectância relativa ($R^2 = 0.01$; $F = 0.91$; $GL = 7$; $p > 0.05$). O núcleo core das redes aninhadas, composto das espécies responsáveis por 50 por cento das interações em cada rede, foi representado pelas espécies de beija-flor com bicos maiores ou iguais a 17 mm, ou seja, os beija-flores de bicos muito curtos estão ausentes nesse grupo (Tabela 3).

O comprimento da corola das flores pareceu não limitar o número de espécies de beija-flores que interagem nas localidades do estudo. Apenas na área LO foi observado que corolas grandes receberam mais espécies visitantes (Figura 2, Anexo 1). Beija-flores com bicos maiores visitaram mais espécies de plantas nas áreas CA, CU e MO, que beija-flores com bicos menores (Figura 3, Anexo 1). As flores das espécies da Mata Atlântica receberam visitas tanto de beija-flores com bicos maiores quanto com bicos menores que suas corolas. Sendo que, as espécies de plantas com corolas entre 20 e 30 mm foram visitadas por beija-flores de bicos maiores que suas corolas e, acima deste comprimento, foram visitadas por beija-flores de bicos menores que suas corolas (Figura 4, Anexo 1).

Plantas com menor grau foram visitadas por beija-flores com maior variação de tamanhos de bico apenas na comunidade CB, indicando que nesta comunidade a especialização das plantas se reflete em uma variedade de tamanho do bico do beija-flor (Figura 5, Anexo 1). Da mesma forma,

beija-flores com menor grau na comunidade RG, visitaram flores com maior variação de tamanhos de corola (Figura 6, Anexo 1).

Discussão

As redes beija-flor – planta da Mata Atlântica variaram de tamanho, mais da metade tiveram alta conectância e apresentaram-se aninhadas porém o tamanho não afetou a conectância e o aninhamento relativos. Nas redes aninhadas, a maioria das espécies de beija-flores mais generalistas foram as de bico médio e grande. O comprimento da corola das flores não limitou o número de espécies de beija-flores visitantes, ao passo que em três das comunidades, beija-flores com os menores bicos visitaram menos espécies de plantas que beija-flores de bicos maiores. As flores das espécies da Mata Atlântica receberam visitas de beija-flores com bicos maiores e menores que suas corolas. Em apenas uma das comunidades, plantas com menor grau (mais especialistas) foram visitadas por beija-flores com bicos de tamanhos mais variados, e também, em uma das comunidades beija-flores com menor grau visitaram flores com tamanhos de corola mais variados.

Para as localidades estudadas, exceto CM e RG, as interações de polinização por beija-flores seguem o padrão aninhado esperado para redes mutualísticas (Bascompte et al. 2003), reforçando a mesma organização aninhada observada entre beija-flores e bromélias (Piacentini & Varassin 2007). A ausência de aninhamento nas áreas CM e RG coincide com as áreas cujas redes são pequenas, de tamanho 63 e 112, respectivamente, mas as duas menores redes deste estudo, com tamanho 25 e 42 respectivamente, são aninhadas. Como o número de interações, por sua vez, aumenta com o número de espécies (Bascompte et al. 2003; Olesen et al. 2006; Olesen e Jordano 2002), talvez essas áreas contenham número insuficiente de espécies para se detectar aninhamento.

Os beija-flores core das redes da Mata Atlântica, exceto os de bico bem pequenos, teriam maior papel na seleção de traços (Bascompte et al. 2003), caso tenham um papel equivalente ao

encontrado por Guimarães et al. (2011) para as espécies denominadas supergeneralistas, ou seja diminuindo o “menor caminho” entre as interações. Apesar de não serem supergeneralistas, as espécies core em questão podem ter papel equivalente, tendo em vista às altas conectâncias ($>$ ou igual a 0.30 em seis das 11 redes, Tabela 2) das redes beija-flor - planta em relação a outras redes de polinização ($<$ 0.30 em todas as 28 redes apresentadas em Jordano et al. 2006).

A grosso modo, as plantas receberam visitas de todos os beija-flores disponíveis. Se as plantas tendem a não selecionar seus polinizadores através do comprimento de suas corolas, terão assim o benefício de maior número de potenciais polinizadores. Neste estudo, as redes são mais ricas em plantas que animais, distintamente do usual (Vázquez et al 2009), então é possível que, apesar dos beija-flores visitarem todos os tamanhos de corola, em virtude de sua menor riqueza em relação às plantas, ainda haja algumas espécies de corola longa que sejam menos visitadas (Bueno e Varassin, dados não publicados).

As espécies de plantas com corolas entre 20 e 30 mm são visitadas por beija-flores de bicos maiores que suas corolas e acima disto são visitadas por beija-flores de bicos menores que suas corolas. A morfologia floral não parece ser tão restritiva às interações com beija-flores uma vez que nem o comprimento nem a curvatura da corola em bromélias restringem as visitas destes animais (Capucho et al 2006). A labilidade dos beija-flores permite que estes visitem uma diversidade de comprimentos e formas florais. Essa labilidade deriva da radiação dessas aves aos ambientes do Novo Mundo onde existe diversidade de nichos especializados (Fleming e Muchhala, 2008), da mesma forma como ocorre na Mata Atlântica. Outros traços florais além do comprimento da corola podem influenciar na interação, já que em algumas plantas com flores de corolas com tubos longos possam apresentar corolas funcionalmente menores (Bueno e Varassin, dados não publicados), ou seja, terem corola larga ou com fendas que possibilitem aos beija-flores de bico mais curto alcançarem o néctar no interior do tubo. Nas espécies com as corolas menores é possível que as

interações caminhem no sentido de generalizar os grupos de polinizadores, sobrepondo inclusive com a polinização por insetos, conforme observado por Dalsgaard et al. (2008).

Para uma descrição mais detalhada do sistema de polinização por beija-flores são necessários estudos que descrevam melhor as interações, e que acompanhem a frequência de visitação nas plantas, como proposto em Bueno e Varassin (dados não publicados) onde o comprimento funcional das corolas foram correlacionados às taxas de visitação por hora mas não correlacionados ao grau dos beija-flores. A sazonalidade dos beija-flores é um fator que também deve ser levado em consideração. Tais dados poderiam esclarecer melhor os mecanismos que regem o aninhamento destas redes ecológicas.

Referências Bibliográficas

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. and Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Araujo, A.C., 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Bascompte, J. and Jordano, P., 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. In: Pascual, M. and Dunne, J. (eds.). *Ecological networks*. Oxford University Press, Oxford, US. p. 143-159.
- Bascompte, J., Jordano, P., Meli, C. J. and Olesen, J. M., 2003. The Nested Assembly of Plant-Animal Mutualistic Networks. *Proceedings National Academic Sciences of the United State of America* 100: 9383-9387.

- Braz, D. M., Vieira, M. F. and Carvalho-Okano, R. M., 2000. Aspectos reprodutivos de espécies de Acanthaceae Juss. de um fragmento florestal do município de Viçosa, Minas Gerais. *Revista Ceres*. 47(270): 229-239.
- Bueno, R. O. and Varassin, I. G., Restrições fenotípicas em uma rede de interação beija-flor - planta, Campo Mourão, Paraná. In: Bueno, R. O., Fatores que influenciam o estabelecimento de interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos. Tese de doutorado.
- Buzato, S., Sazima, M. and Sazima, I., 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32(4):824-841.
- Dalsgaard, B., Martín Gonzales, A.M., Olesen, J.M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L.H. and Tossas, A.G., 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia* 159: 757-766.
- Dalsgaard, B., Martín Gonzales, A.M., Olesen, J.M., Timmermann, A., Andersen, L.H. and Ollerton, J., 2008. Pollination networks and functional specialization: a test using Lesser Antillean plant-hummingbird assemblages. *Oikos* 117(5):789-793.
- Fischer, E. A., 1994. Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de mata atlântica, litoral de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Fleming, T.H. and Muchhala, N., 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* 35: 764–780.

- Guimarães, P. R., Jordano, P. and Thompson, J. N., 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters* 14: 877–885.
- Guimarães, P.R. and Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513.
- Jordano, P., Bascompte, J. and Olesen, J. M., 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser, N. M. and Ollerton, J. (eds.). *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization* The University Chicago Press, Chicago. p. 173-199.
- Jordano, P., Bascompte, J. and Olesen, J. M., 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Kaehler, M., Varassin, I. G. and Goldenberg, R., 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 28 (2): 219-228.
- Lopes, A. V. F., 2002. Polinização por beija-flores em remanescente da Mata Atlântica pernambucana, nordeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- Machado, C. G. and Semir, J., 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1): 163-174.
- Mendonça, B. L. and Anjos, L. 2005. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22 (1): 51–59.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. and Jordano, P., 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*, 240, 270–276.

- Olesen, J.M., and Jordano, P., 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.
- Piacentini V.C. and Varassin, I.G. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23: 663-671.
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rocca-de-Andrade, M. A., 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- Ruschi, A. 1979. Aves do Brasil. Editora Rios. São Paulo. 335 p.
- Thompson, J. N., 2005. The geographic mosaic of coevolution. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 443 p.
- Varassin, I. G., 2002. Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e Seus polinizadores em Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- Vázquez, D. P. Chacoff, N.P. and Cagnolo, L., 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8): 2039–2046

Lista de tabelas

Tabela 1. Redes de interação beija-flor–planta de 11 localidades em Floresta Atlântica.

Autor	Município/Estado	Área do estudo/características das plantas do estudo utilizadas nas análises	Abreviatura da área
Bueno e Varassin (não publicado)	Campo Mourão-PR	Parque Estadual Lago Azul/sete espécies ornitófilas	CM
Buzato et al. 2000	Campos do Jordão-SP	Serra da Mantiqueira/27 espécies ornitófilas	CJ
Buzato et al. 2000	Caraguatatuba-SP	Serra do Mar/ 30 espécies ornitófilas	CA
Buzato et al. 2000	Cunha-SP	Serra do Mar/ 20 espécies ornitófilas	CU
Mendonça e Anjos, 2005	Londrina-PR	Área urbana/10 espécies ornitófilas e 12 não-ornitófilas	LO
Kaehler et al. 2005	Morretes-PR	Parque Estadual do Pico do Marumbi/cinco bromélias ornitófilas	MO
Machado & Semir, 2006	Ribeirão Grande-SP	Parque Estadual Intervales/14 bromélias ornitófilas	RG
Lopes, 2002	São Lourenço da Mata-PE	Estação Ecológica do Tapacurá/24 espécies ornitófilas	SL
Rocca 2006	São Miguel Arcanjo, Capão Bonito e Sete	Parque Estadual Carlos Botelho/ 31 espécies ornitófilas e nove não-	CB

	Barras- SP	ornitófilas	
Araujo, 1996	Ubatuba-SP	Parque Estadual da Serra do Mar/18 espécies ornitófilas e 15 não- ornitófilas	UB
Braz et al., 2000	Viçosa-MG	Reserva Florestal Mata do Paraíso/ cinco espécies de Acanthaceae ornitófilas	VI

Tabela 2. Número de espécies da rede (S), Tamanho da rede (M), razão animal planta, conectância (C), conectância padronizada (C*), aninhamento (N) e aninhamento padronizado (N*) de 11 redes de interação beija-flor–planta.

Área de Estudo**	S	M	Razão animal/planta	C	C*	N	N*
CM	16	63	9/7	0.46	0.24*	52.95	-
CJ	31	108	4/27	0.58	0.31*	66.91*	0.13
CA	42	360	12/30	0.16	0.14*	38.34*	0.54
CB	53	520	13/40	0.20	0.22*	57.28*	0.85
CU	26	120	6/20	0.42	0.31*	69.72*	0.35
LO	28	180	10/18	0.30	0.22*	56.80*	0.41
MO	13	42	7/6	0.40	0.23*	80.56*	0.51
RG	22	112	8/14	0.25	0.13*	42.83	-
SL	33	200	8/25	0.27	0.19*	48.07*	0.38
UB	45	396	12/33	0.23	0.16*	36.94*	0.24
VI	10	25	5/5	0.56	0.28*	85.00*	0.37

* indica $p < 0.05$

**CM, Campo Mourão; CJ, Campos do Jordão; CA, Caraguatatuba; CB, Carlos Botelho; CU, Cunha; LO, Londrina; MO, Morretes; RG, Ribeirão Grande; SL, São Lourenço da Mata; UB, Ubatuba; VI, Viçosa.

Tabela 3. Comprimentos dos bicos dos beija-flores (em milímetros) das redes aninhadas da Mata Atlântica, Brasil, que pertencem e não pertencem ao núcleo core de interações, ao se somar as espécies com mais interações até completar cinquenta por cento do total.

	Pertencem ao núcleo core	Não pertencem ao núcleo core
CA	35, 19	33, 24, 22, 21, 19, 17.5, 14, 13
CB	35.5, 19	33, 24, 22, 21, 18, 13.5
CJ	36, 21.56	18, 12
CU	33, 22	19, 14, 13
LO	21, 19, 18	35, 31, 22, 21, 19, 18
MO	36, 24, 17	24, 18, 16, 14
SL	24, 21	35, 33.3, 22, 19.6, 18.5, 14.3
UB	34.42, 21.75, 19.38	32.64, 24.97, 23.37, 22.57, 22.36, 22.2, 17.35, 17.16, 13.83
VI	24, 22, 17	19, 31.5

Legenda das figuras

Fig.1. Relação entre o número de espécies da rede e conectância padronizada (A) e aninhamento padronizado (B) das redes beija-flor - planta da Mata Atlântica, Brasil.

Fig. 2. Variação do grau das plantas em relação ao comprimento das corolas das flores de redes da Mata Atlântica, Brasil. Sendo: CA=Caraguatatuba, CB= Carlos Botelho, CJ= Campos do Jordão, CM=Campo Mourão, CU=Cunha, LO=Londrina, MO=Morretes, SL= São Lourenço, RG= Rio Grande, UB=Ubatuba e VI=Viçosa. LO: $p=0,01$; para as demais comunidades os valores de p não foram significativos.

Fig. 3. Variação do grau dos beija-flores em relação ao comprimento de seus bicos de redes da Mata Atlântica, Brasil. Sendo: CA=Caraguatatuba, CB= Carlos Botelho, CJ= Campos do Jordão, CM=Campo Mourão, CU=Cunha, LO=Londrina, MO=Morretes, SL= São Lourenço, RG= Rio Grande, UB=Ubatuba e VI=Viçosa. CA, CU e MO: $p<0,05$; para as demais comunidades os valores de p não foram significativos

Fig. 4. Relação entre a média da diferença entre o comprimento da corola e o comprimento do bico e o comprimento da corola das 11 redes de interações mutualísticas da Mata Atlântica, Brasil. Sendo: CA=Caraguatatuba, CB= Carlos Botelho, CJ= Campos do Jordão, CM=Campo Mourão, CU=Cunha, LO=Londrina, MO=Morretes, SL= São Lourenço, RG= Rio Grande, UB=Ubatuba e VI=Viçosa. CA, CB, CJ, CU, CM, LO, RG, SL e UB: $p < 0,001$; VI: $p<0,05$ e MO o valor de p não foi significativo.

Fig. 5. Variação do erro padrão dos comprimentos de bico dos beija-flores em relação ao grau das plantas de 11 redes da Mata Atlântica, Brasil. Sendo: CA=Caraguatatuba, CB= Carlos Botelho, CJ= Campos do Jordão, CM=Campo Mourão, CU=Cunha, LO=Londrina, MO=Morretes, SL= São Lourenço, RG= Rio Grande, UB=Ubatuba e VI=Viçosa. CB: $p < 0,05$; para as demais comunidades os valores de p não foram significativos

Fig. 6. Variação do erro padrão dos comprimentos de corolas das flores em relação ao grau dos beija-flores de 11 redes da Mata Atlântica, Brasil. Sendo: CA=Caraguatatuba, CB= Carlos Botelho, CJ= Campos do Jordão, CM=Campo Mourão, CU=Cunha, LO=Londrina, MO=Morretes, SL= São Lourenço, RG= Rio Grande, UB=Ubatuba e VI=Viçosa. RG: $p < 0,05$, para as demais comunidades os valores de p não foram significativos

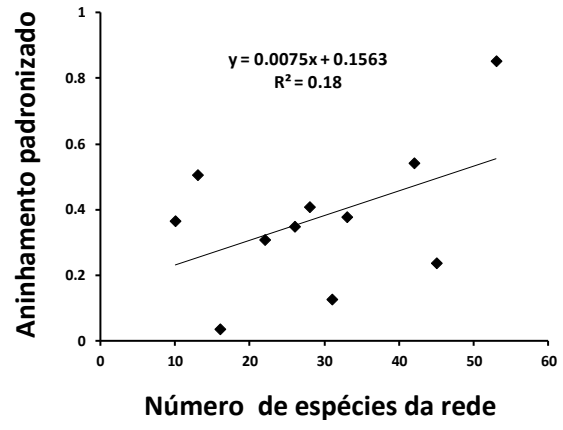
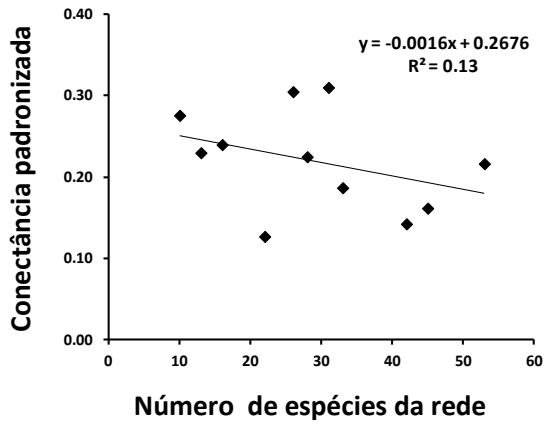


Figura 1

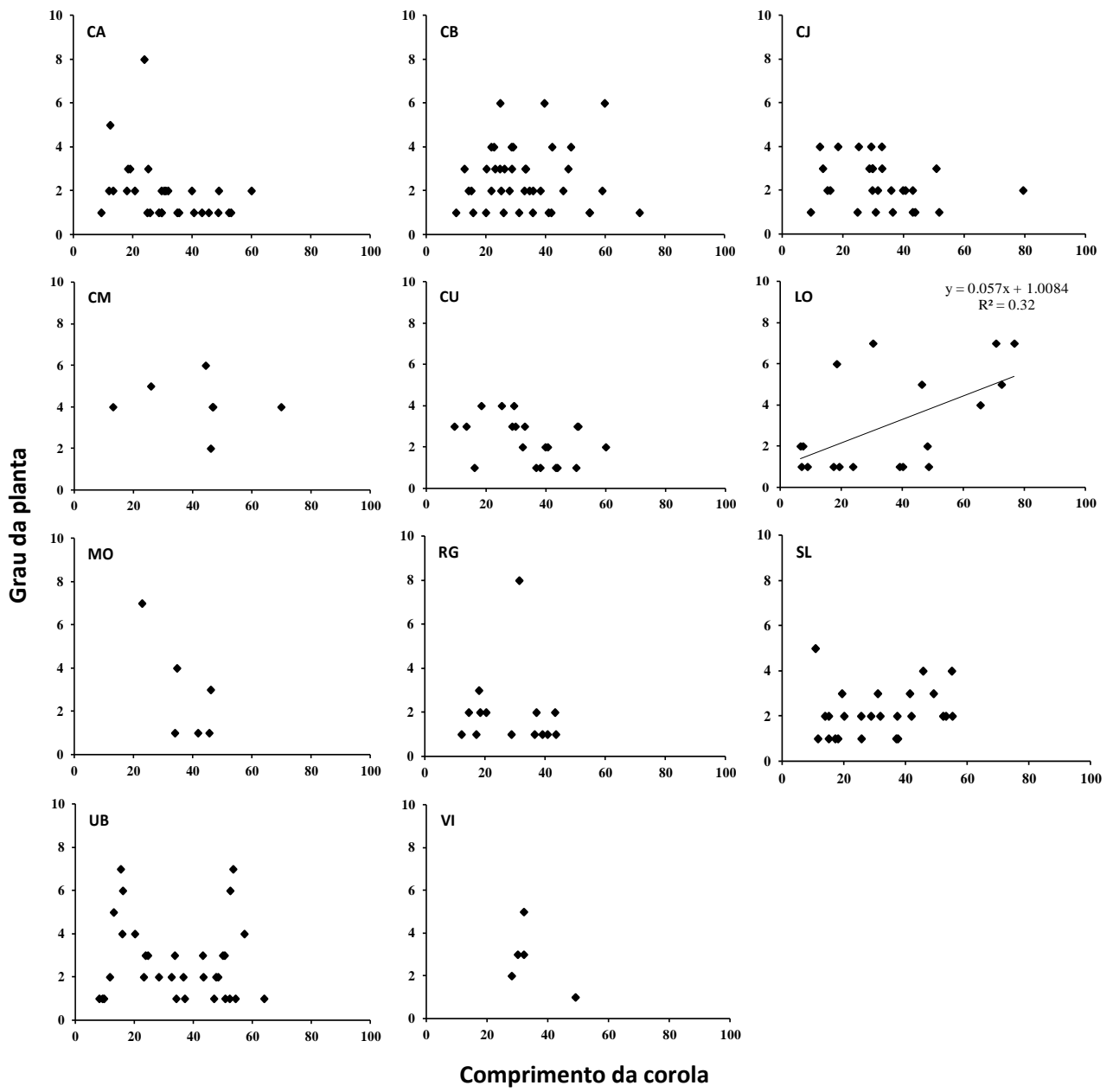


Figura 2

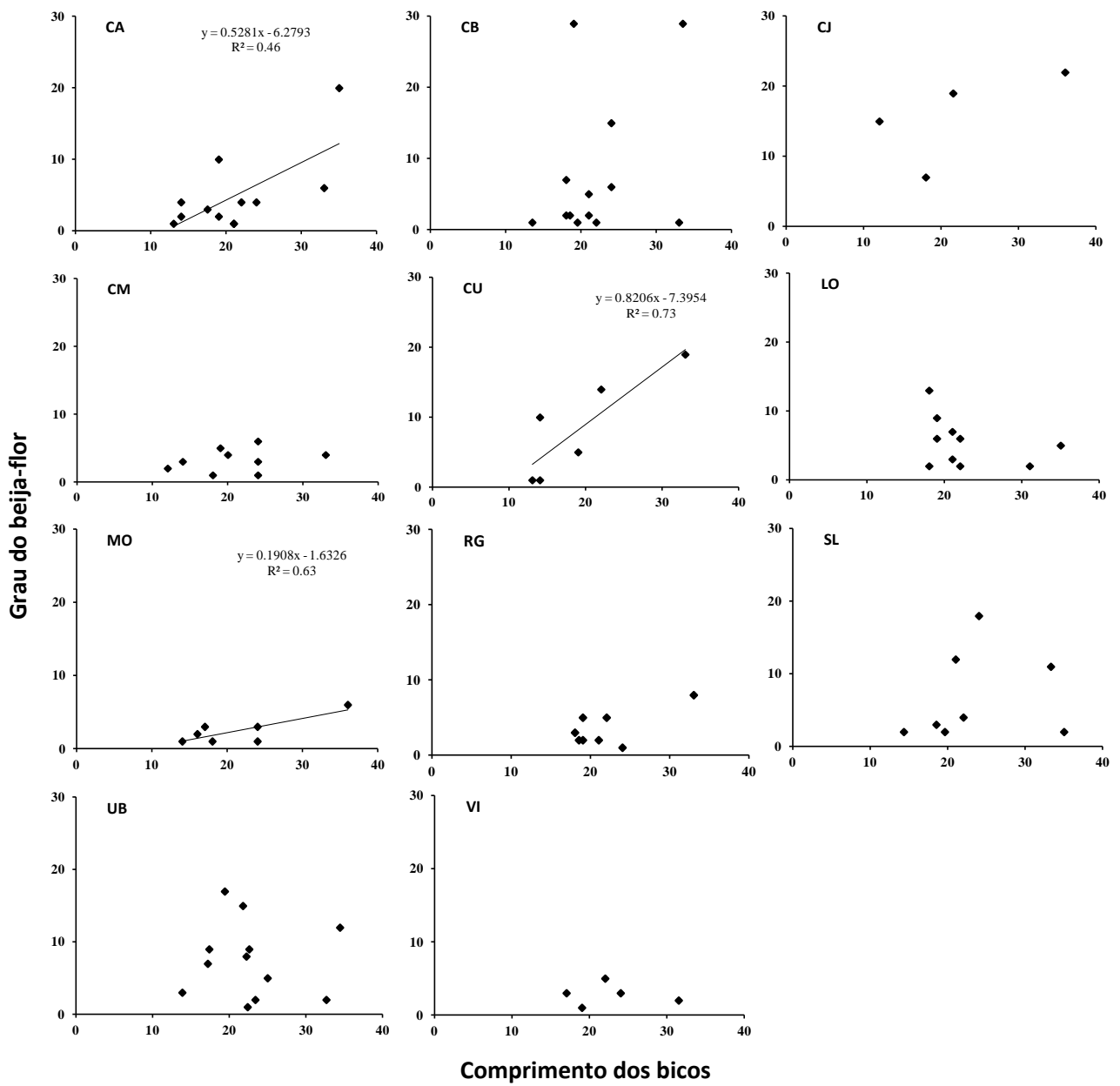


Figura 3

Média da diferença entre corola das flores e bico dos beija-flores

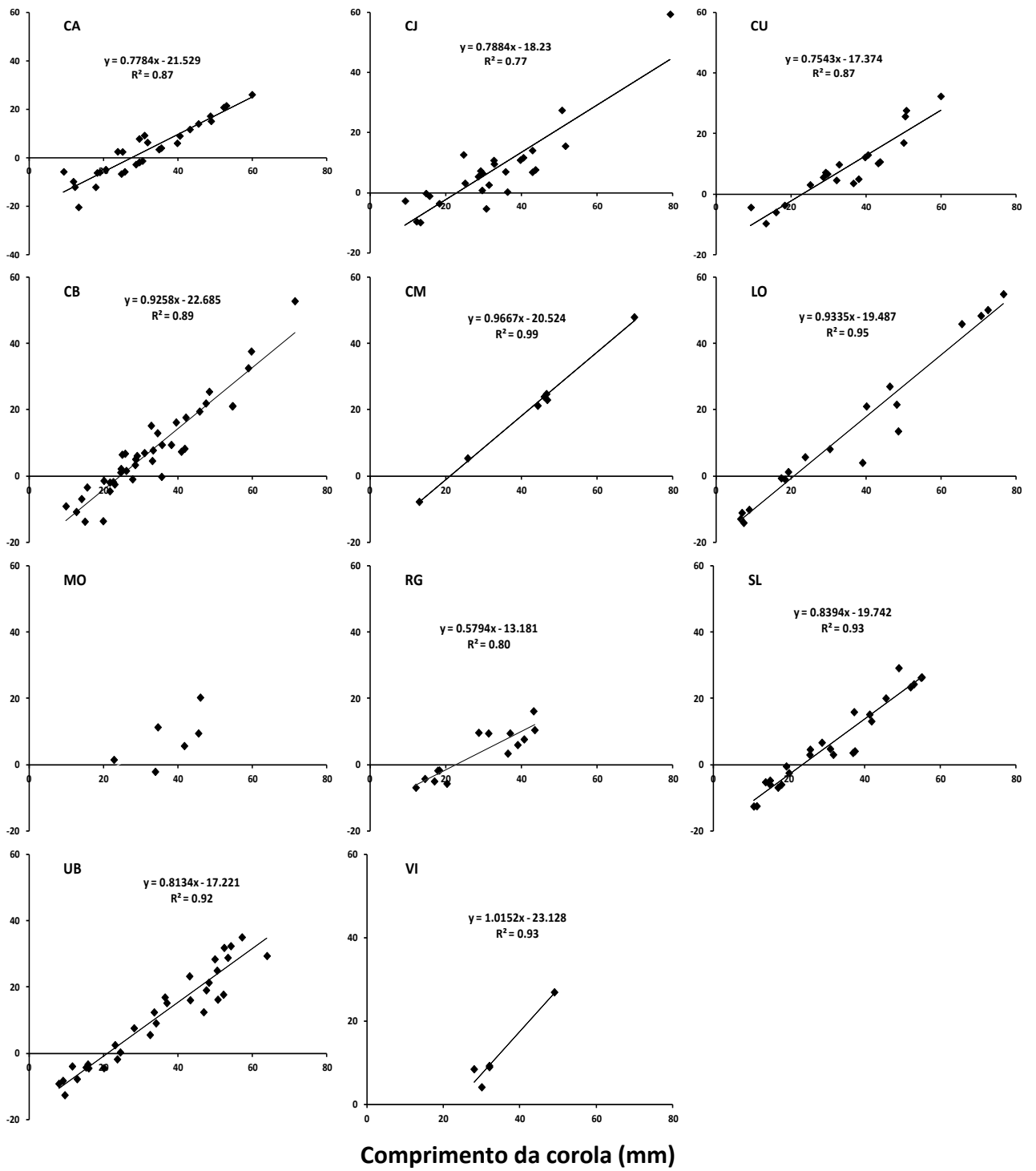


Figura 4

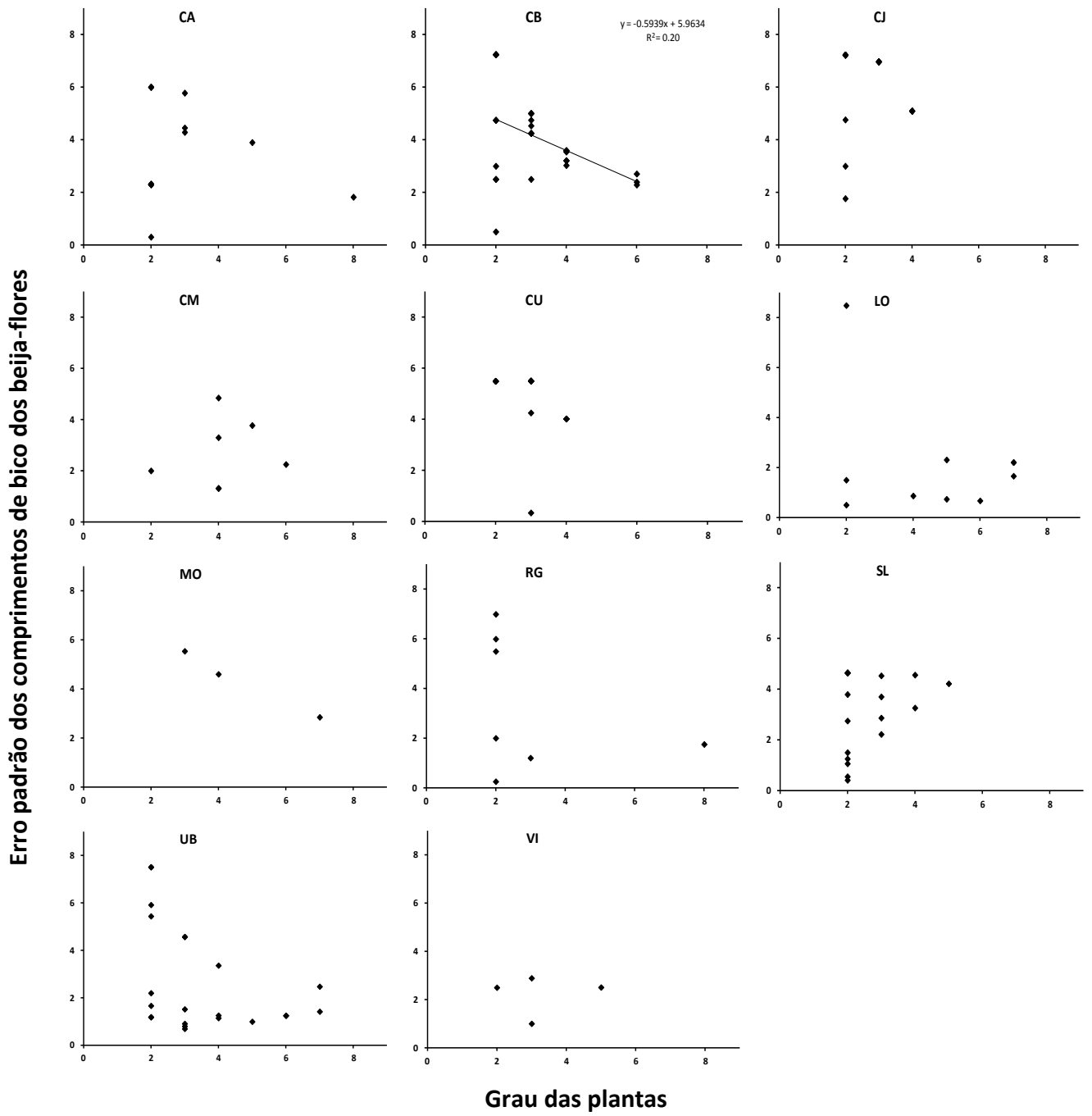


Figura 5

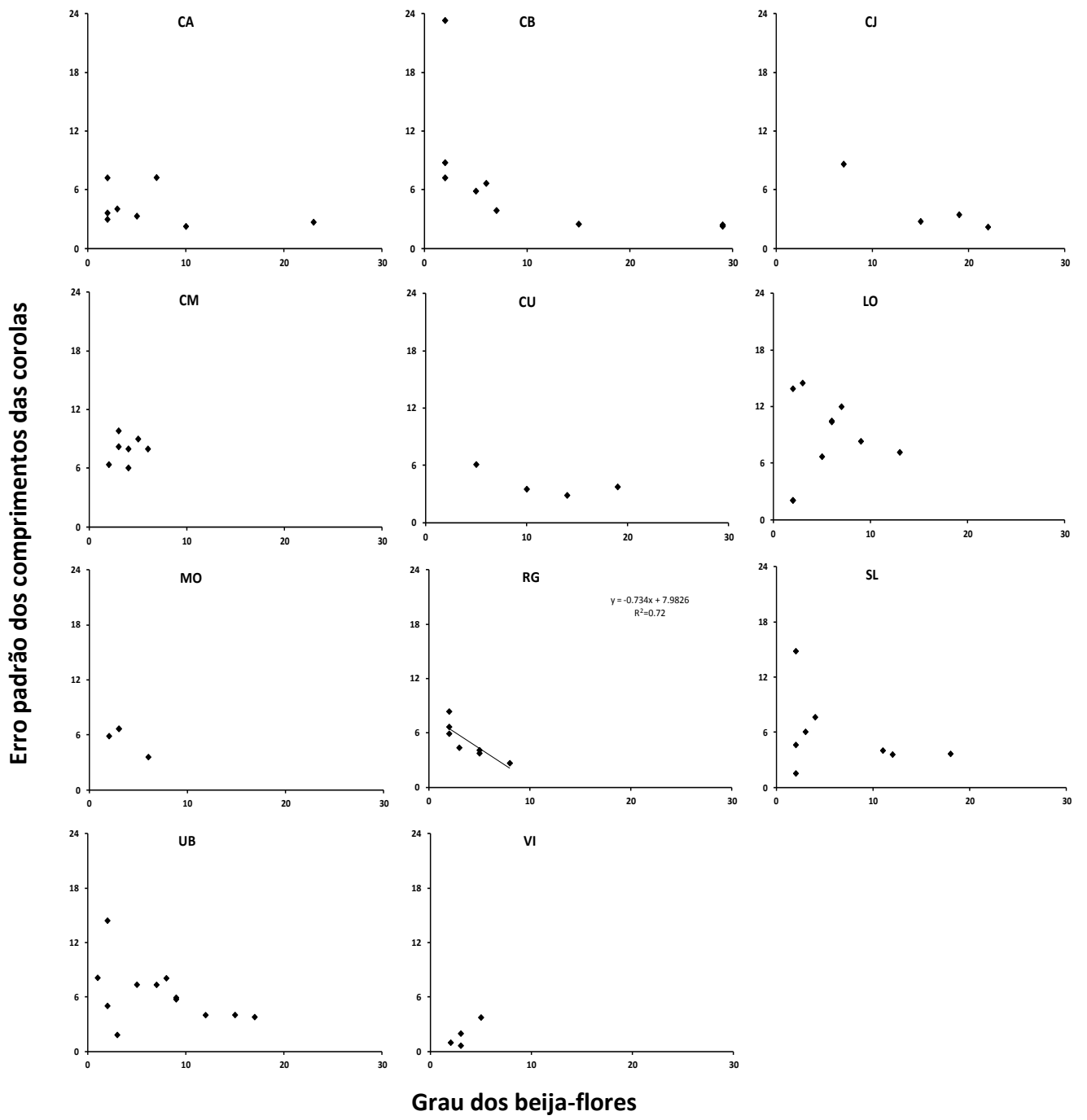


Figura 6

Anexos

Anexo 1. Regressões lineares entre: grau das plantas e comprimento da corola (GP x CC), entre grau dos beija-flores e comprimento de seus bicos (GBF x CB), entre a média da diferença entre corola e bico normalizada e comprimento da corola (MDCB x CC), entre o grau da planta e erro padrão dos comprimentos de bicos dos beija-flores (GP x EPBF), e, entre o grau dos beija-flores e erro padrão das corolas (GBF x EPC), das 11 redes beija-flor - planta da Mata Atlântica, Brasil.

Área de Estudo*	(GP x CC)	GBF x CB	MDCB x CC	(GP x EPBF)	(GBF x EPC)
CM	$R^2 = 0.02;$ $F = 0.11;$ $GL = 1,5;$ $p = 0.09$	$R^2 = 0.08;$ $F = 0.66;$ $GL = 1,7;$ $p = 0.55$	$R^2 = 0.95;$ $F = 93.01;$ $GL = 1,5;$ $p < 0.0002$	$R^2 = 0.03;$ $F = 0.14;$ $GL = 1,5;$ $p = 0.72$	$R^2 = 0.04;$ $F = 0.19;$ $GL = 1,6;$ $p = 0.68$
CJ	$R^2 = 0.07;$ $F = 1.91;$ $GL = 1,25;$ $p = 0.18$	$R^2 = 0.42;$ $F = 1.20;$ $GL = 1,2;$ $p = 0.35$	$R^2 = 0.64;$ $F = 43.53;$ $GL = 1,25;$ $p < 0.0001$	$R^2 = 0.02;$ $F = 0.33;$ $GL = 1,18;$ $p = 0.58$	$R^2 = 0.83;$ $F = 10.00;$ $GL = 1,2;$ $p = 0.09$
CA	$R^2 = 0.12;$ $F = 3.82;$ $GL = 1,28;$ $p = 0.06$	$R^2 = 0.46;$ $F = 8.47;$ $GL = 1,10;$ $p = 0.01$	$R^2 = 0.78;$ $F = 98.31;$ $GL = 1,28;$ $p < 0.00001$	$R^2 < 0.01;$ $F = 0.11;$ $GL = 1,14;$ $p = 0.74$	$R^2 = 0.12;$ $F = 0.80;$ $GL = 1,6;$ $p = 0.59$

CB	$R^2 < 0.01$;	$R^2 = 0.12$;	$R^2 = 0.82$;	$R^2 = 0.20$;	$R^2 = 0.32$;
	$F < 0.01$;	$F = 1.54$;	$F = 167.96$;	$F = 6.64$;	$F = 3.30$;
	GL = 1,38;	GL = 1,11;	GL = 1,38;	GL = 1,27;	GL = 1,7;
	$p = 0.97$	$p = 0.24$	$p < 0.00001$	$p = 0.01$	$p = 0.11$
CU	$R^2 = 0.15$;	$R^2 = 0.73$;	$R^2 = 0.86$;	$R^2 = 0.16$;	$R^2 = 0.50$;
	$F = 3.11$;	$F = 10.96$;	$F = 107.63$;	$F = 2.52$;	$F = 1.97$;
	GL = 1,18;	GL = 1,4;	GL = 1,18;	GL = 1,13;	GL = 1,2;
	$p = 0.09$	$p = 0.03$	$p < 0.00001$	$p = 0.13$	$p = 0.29$
LO	$R^2 = 0.32$;	$R^2 = 0.12$;	$R^2 = 0.88$;	$R^2 = 0.09$;	$R^2 < 0.01$;
	$F = 7.46$;	$F = 1.13$; GL	$F = 116.39$;	$F = 0.77$;	$F = 0.03$;
	GL = 1,16;	= 1,8;	GL = 1,16;	GL = 1,8;	GL = 1,8;
	$p = 0.01$	$p = 0.32$	$p < 0.00001$	$p = 0.59$	$p = 0.86$
MO	$R^2 = 0.01$;	$R^2 = 0.63$;	$R^2 = 0.30$;	$R^2 = 0.99$;	$R^2 = 0.74$;
	$F = 0.03$;	$F = 8.53$;	$F = 1.71$;	$F = 84.98$;	$F = 5.66$;
	GL = 1,4;	GL = 1,5;	GL = 1,4;	GL = 1,1;	GL = 1,2;
	$p = 0.87$	$p = 0.03$	$p = 0.26$	$p = 0.07$	$p = 0.14$
RG	$R^2 < 0.01$;	$R^2 = 0.43$;	$R^2 = 0.81$;	$R^2 = 0.11$;	$R^2 = 0.72$;
	$F = 0.02$;	$F = 4.60$;	$F = 51.92$;	$F = 0.62$;	$F = 12.85$;

	GL = 1,12;	GL = 1,6;	GL = 1,12;	GL = 1,5;	GL = 1,5;
	$p = 0.88$	$p = 0.07$	$p < 0.00001$	$p = 0.53$	$p = 0.02$
SL	$R^2 = 0.05;$	$R^2 = 0.04;$	$R^2 = 0.86;$	$R^2 = 0.11;$	$R^2 = 0.14;$
	$F = 1.26;$	$F = 0.28;$	$F = 147.20;$	$F = 1.90;$	$F = 1.01;$
	GL = 1,23;	GL = 1,6;	GL = 1,23;	GL = 1,16;	GL = 1,6;
	$p = 0.27$	$p = 0.62$	$p < 0.00001$	$p = 0.18$	$p = 0.36$
UB	$R^2 < 0.01;$	$R^2 < 0.01;$	$R^2 = 0.89;$	$R^2 = 0.16;$	$R^2 = 0.21;$
	$F = 0.29;$	$F = 0.01;$	$F = 247.75;$	$F = 3.78;$	$F = 2.62;$
	GL = 1,30;	GL = 1,10;	GL = 1,30;	GL = 1,20;	GL = 1,10;
	$p = 0.60$	$p = 0.90$	$p < 0.00001$	$p = 0.06$	$p = 0.13$
VI	$R^2 = 0.31;$	$R^2 < 0.01;$	$R^2 = 0.78;$	$R^2 < 0.01;$	$R^2 = 0.79;$
	$F = 1.34;$	$F = 0.02;$	$F = 10.55;$	$F = 0.02;$	$F = 7.58;$
	GL = 1,30;	GL = 1,3;	GL = 1,3;	GL = 1,2;	GL = 1,2;
	$p = 0.33$	$p = 0.89$	$p = 0.04$	$p = 0.90$	$p = 0.11$

*CM, Campo Mourão; CJ, Campos do Jordão; CA, Caraguatatuba; CB, Carlos Botelho; CU, Cunha; LO, Londrina; MO, Morretes; RG, Ribeirão Grande; SL, São Lourenço da Mata; UB, Ubatuba; VI, Viçosa.

Anexo 2. Comprimentos de corolas das plantas utilizadas por beija-flores em visitas ilegítimas e os comprimentos de bicos dos beija-flores que interagiram ilegitimamente com as flores dessas plantas, para cada estudo utilizado no presente trabalho.

Estudos utilizados no trabalho	Visitas ilegítimas recebidas pelas plantas		Comprimento da corola utilizado
	comprimento corola (mm)	comprimento do bico do beija-flor (mm)	
Rocca, 2006	42,1 (ornitófila)	(33,5; 19; 24; 21)	comprimento efetivo
	58,9 (não-ornitófila)	(33,5; 19)	
	32,8 (não-ornitófila)	(19; 24)	
	59,7 (não-ornitófila)	(33,5; 19; 24; 21; 13,5; 21)	
Braz et al. 2000	49 (ornitófila)	(22)	comprimento do tubo
	32 (ornitófila)	(17; 22; 24)	
Buzato et al. 2000	32,7 (ornitófila)	(12 - maioria pilhagem)	comprimento efetivo
Araujo, 1996	não apresentado no estudo		comprimento efetivo
Lopes, 2002	55,1 (ornitófila)	(24)	comprimento efetivo
	45,6 (ornitófila)	(24)	
	41,8 (ornitófila)	(24)	

Machado e Semir, 2006		todas visitas legítimas	comprimento tubo
Mendonça e Anjos, 2005	46,3 (ornitófila)	(18; 19)	não informado no estudo
	72,4 (não ornitófila)	(18)	
	65,5 (não ornitófila)	(19)	
	48,1(ornitófila)	(18)	
Kaehler, 2005	46 (ornitofila)	(17; 24; 36)	
Bueno e Varassin, não publicado	46,8 (ornitófila)	(14)	comprimento efetivo

Considerações finais

O estudo apresentado demonstrou aspectos importantes da oferta de recursos florais para os beija-flores visitantes e como os caracteres morfológicos podem afetar na interação beija-flor – planta, levando a uma convergência de traços dentro desta interação.

As redes de interação beija-flor – planta do PELA foi muito pequena e não apresentou aninhamento. A área da Mata Atlântica está reduzida a 11 % do seu total original (Ribeiro et al. 2009) e este estudo demonstrou que redes pequenas, perdem complexidade e por ter alta conectância se fecham em um pequeno módulo tornado o sistema frágil a perturbações.

Os beija-flores da Mata Atlântica estão apresentando labilidade em seu comportamento de interação com as flores, buscando recurso nas flores independentemente do comprimento de suas corolas.