

Composição e comportamento de aves nectarívoras em *Erythrina falcata* (Leguminosae) durante duas florações consecutivas com intensidades diferentes

Izar A. Aximoff^{1,2} e Leandro Freitas¹

¹ Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Pacheco Leão, 915, Jardim Botânico, 22460-030, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Autor para correspondência: E-mail: izar.aximoff@gmail.com

Recebido em 24/11/2008. Aceito em 04/11/2009.

ABSTRACT: Composition and behaviour of avian nectarivores in *Erythrina falcata* (Leguminosae) in two consecutive flowerings that differed in intensity. A positive correlation between plant resource quantity and frequency of vertebrate consumers has been found in some studies. We here evaluated the relationship between flowering intensity and richness and behavior of floral visitors in an ornithophilous species for two consecutive years. *Erythrina falcata* Benth. is a common deciduous tree in some Neotropical rainforests and set thousands of flowers at each reproductive season. We registered high variation in floral resource (nectar) availability between the two years, and these were concomitant to differences on composition, frequency of visits and behavior of nectarivore birds. Two out twelve trees flowered – with low intensity – in 2004; however, ten of them flowered in 2005. Flowering last two and five months, respectively, in 2004 and 2005. Six nectarivore avian species were registered in 2004, and ten in 2005. The daily distribution of frequency of floral visits differed significantly between the two years for the three main pollinator species. Hummingbirds carried out 80% of legitimate visits (possible pollination of flowers) in 2004, and this value fell to 54% in 2005. Flowers that were illegitimately visited (joining predation and nectar theft/robbery) represented 82% (14,398) of visits during the two years. The high production of flowers and low fruit set may be linked to florivore satiation. Moreover, as the abundance of floral resources influences both composition and behavior of nectarivores, changes in environment factors that regulate flowering, such as climate, may negatively affect populations of anthophilous animals.

KEY-WORDS: Icteridae, Psittacidae, Trochilidae, Atlantic Forest, plant-animal interaction, pollination.

RESUMO: Alguns estudos têm encontrado correlação positiva entre a quantidade de recursos e a quantidade de consumidores vertebrados. Neste estudo, a relação entre a intensidade de floração e a riqueza e comportamento dos visitantes florais de uma espécie ornitófila foi avaliada em dois anos consecutivos. *Erythrina falcata* Benth. é uma árvore decídua comum em florestas úmidas do neotrópico, que produz milhares de flores em cada episódio reprodutivo. Foi registrada grande variação na quantidade de recursos florais (*i.e.*, néctar) entre os dois anos, concomitante a diferenças na composição, frequência de visitas e comportamento dos pássaros nectarívoros. Dos doze indivíduos acompanhados, dois floresceram com baixa intensidade em 2004, enquanto que em 2005, dez indivíduos floresceram. A duração da floração foi de dois e cinco meses, respectivamente em 2004 e 2005. Seis espécies de aves nectarívoras foram registradas em 2004, enquanto que em 2005 foram dez. Os três principais polinizadores apresentaram diferenças significativas na frequência de visitas ao longo das horas do dia entre os anos. Em 2004, os beija-flores foram responsáveis por 80% das visitas legítimas (flores polinizadas) e este valor caiu para 54% em 2005. As flores visitadas ilegitimamente (predadas ou com néctar roubado) corresponderam a 82% do total (14.398 visitas) para os dois anos de estudo. A alta produção de flores e a baixa frutificação podem estar relacionadas ao fenômeno de saciação de florívoros. Uma vez que a abundância de recurso floral influencia a composição e o comportamento dos nectarívoros, mudanças em fatores ambientais reguladores da floração, tais como clima, podem ter conseqüências na dinâmica das populações de animais antófilos.

PALAVRAS-CHAVE: Icteridae, Psittacidae, Trochilidae, Mata Atlântica, interações planta-animal, polinização.

A forma como os animais respondem à variação na disponibilidade de recursos é um tema importante tanto no âmbito da etologia como da ecologia (Feinsinger, 1976; Stiles, 1977; Levey, 1988; Loiselle e Blake, 1993), uma vez que pode influenciar a estrutura e a dinâmica das populações de animais e das plantas. A diversidade e o comportamento dos nectarívoros, por exemplo, são influenciados pela quantidade de recursos florais (*i.e.*, néctar) (Ramsey, 1989; Inouye, 2000; Cotton, 2006; Abe e

Hasegawa, 2008; Symes *et al.* 2008). Por sua vez, a quantidade e a qualidade de néctar podem variar no tempo e no espaço (Stiles, 1977), sendo que flutuações sazonais ou escassez de recursos levam pássaros nectarívoros a buscar por fontes energéticas abundantes ou alterar sua dieta alimentar (Moegenburg e Levey, 2003).

A fenodinâmica das plantas é uma característica supostamente regulada por fatores bióticos e abióticos (Morrellato *et al.* 1989; van Schaik *et al.* 1993; Callado *et al.*

2001; Cruz *et al.* 2007). Assim, variações temporais em certos fatores, por exemplo, nas condições meteorológicas, podem acarretar alterações na sincronia e na intensidade das fenofases (Morellato *et al.* 1989; Cruz *et al.* 2006). Quando essas variações determinam alterações na floração é possível avaliar os efeitos da disponibilidade de flores no conjunto de visitantes florais (Inouye *et al.* 2002; Cruz *et al.* 2007; Brealey *et al.* 2007; Abe e Hasegawa, 2008). Especificamente, a quantidade de néctar disponível em plantas ornitófilas pode ser influenciada por condições climáticas (Ford e Paton, 1982), o que pode afetar o comportamento dos pássaros que buscam por este recurso (Blake e Loiselle, 1991). A relação entre aves e disponibilidade de recurso alimentar tem sido estudada nos trópicos, particularmente para frugívoros (Levey, 1988; Loiselle e Blake, 1991; Moegenburg e Levey, 2003), mas também para insetívoros (Poulin *et al.* 1993) e nectarívoros (Feinsinger, 1976; Stiles, 1980). Contudo, para a América do Sul, estudos nesse tema envolvendo nectarívoros são raros (Malizia, 2001).

Diversos estudos têm mostrado que aves atuam como polinizadores (Vicentini e Fischer, 1999; Agostini *et al.* 2006; Rocca e Sazima, 2008) e também como florívoros (Galletti, 1993; Ragusa-Netto, 2002, 2005) de espécies do Neotrópico. Dentre as plantas arbóreas ornitófilas, incluindo tanto a polinização por aves como por beija-flores, as espécies de *Erythrina* são possivelmente as mais bem estudadas (*e.g.*, Morton, 1979; Galetto *et al.* 2000; Cotton, 2001; Ragusa-Netto, 2002; Almeida e Alves, 2003; Etcheverry e Trucco-Aleman, 2005; Sazima *et al.* 2005; Mendonça e dos Anjos, 2006). Espécies arbóreas desse gênero tipicamente produzem milhares de flores, secretoras de néctar e visualmente muito atrativas, as quais são visitadas por aves de distintos grupos e com comportamento de forrageamento diverso.

O objetivo deste trabalho foi registrar a composição de espécies e a frequência e comportamento de forrageamento das aves nectarívoras visitantes de *Erythrina falcata* em uma área de Mata Atlântica Montana, durante dois eventos de floração, os quais diferiram drasticamente em intensidade. A principal expectativa do estudo era que no ano com intensidade de floração baixa haveria uma redução na riqueza de espécies visitantes e aumento relativo da florivoria, já que a escassez de recursos poderia levar, respectivamente, a um desinteresse por parte dos visitantes e a um comportamento mais agressivo para obtenção do recurso dos demais visitantes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Itatiaia – PNI (22°15' e 22°30'S; 44°30' e 44°45'W),

localizado na região sudeste do Brasil, no sudoeste do estado do Rio de Janeiro, nos municípios de Resende e Itatiaia, e ao sul de Minas Gerais, em Bocaina de Minas e Itamonte, abrangendo uma área de cerca de 30.000 ha. Em relação ao relevo, o Maciço do Itatiaia faz parte das elevações da cadeia montanhosa da Serra da Mantiqueira, que está inserida no domínio da Mata Atlântica (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). O gradiente altitudinal de mais de 2.000 m (altitude máxima de 2.792 m), permite que a formação florestal do PNI seja classificada de acordo com determinadas faixas altimétricas (Segadas-Vianna, 1965), sendo que este estudo foi desenvolvido em área de Floresta Ombrófila Densa Montana (Velooso *et al.* 1991; Guedes-Bruni, 1998), a cerca de 1.100 m de altitude.

O clima para essa cota altitudinal é do tipo “Cfb” *sensu* Köppen (1948). A precipitação anual é superior a 1.500 mm, sendo que de acordo com a última normal climatológica (1961 e 1990), a estação seca se concentra entre os meses de maio e setembro com menos de 50 mm de chuva e temperaturas médias variando de 12,1°C a 24,7°C, enquanto a estação chuvosa começa em outubro e se estende até abril, apresentando pluviosidade maior que 100 mm e temperaturas médias entre 24,7°C e 30,9°C, definindo assim uma ligeira estacionalidade climática.

Planta Estudada

Erythrina falcata é uma árvore decídua e de grande porte (altura em torno de 20 m), que está distribuída em vários países da América do Sul, tais como Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai e Peru (Burkart, 1987). Em Itatiaia ocorre em ambientes florestais úmidos como encostas montanhosas e bordas de rios, em altitudes entre 900 e 1.600 m (Morim, 2006). Apresenta flores grandes do tipo papilionóide (Endress, 1994), de cor vermelho-alaranjada, dispostas em centenas de inflorescências. De acordo com Etcheverry e Trucco-Aleman (2005), cada árvore produz em média cerca de 220 mil flores ao longo de um evento de floração. As flores em antese permanecem fechadas, com o vexilo fundido às outras pétalas. Apenas mediante visitas legítimas dos polinizadores, a flor é aberta e os órgãos reprodutivos são expostos (ver Etcheverry e Trucco-Aleman, 2005).

Coleta de Dados

Para o estudo da fenologia reprodutiva (floração e frutificação), foram selecionados indivíduos (n = 12) com altura e diâmetro similares. Dos indivíduos encontrados, nove estavam distribuídos ao longo de uma trilha de cerca de 2 km, conhecida localmente como Trilha do Hotel Simon, sendo que os indivíduos restantes estavam localizados em áreas próximas. A distância mínima e máxima

entre indivíduos foi, respectivamente, de 10 m e 800 m. A presença de flores e frutos foi registrada mensalmente de março de 2004 a fevereiro de 2006. A intensidade da floração e frutificação foi estimada por uma escala semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4), representadas por intervalos de 25% (1 = 1 a 25%; 2 = 26 a 50%; 3 = 51 a 75%; 4 = 76 a 100%) (Fournier, 1974). O percentual de intensidade mensal das fenofases foi determinado somando os valores categóricos de todos os indivíduos e dividindo pelo maior valor possível de intensidade (Bencke e Morellato, 2000).

O mecanismo de polinização e os visitantes florais foram estudados diretamente na copa das árvores, que foram acessadas mediante o uso de técnicas de escalada. Em 2004, as observações foram feitas nas duas árvores que floresceram e em 2005 foram utilizadas as mesmas do ano anterior e adicionados outros três indivíduos. Os registros foram feitos em intervalos mínimos de duas horas de observação em cada indivíduo focal, com início do primeiro intervalo às 06h30min e término do último intervalo às 16h30min. Durante 40 horas acumuladas de observação foram registrados: (a) espécies visitantes; (b) forma de visita (legítima – quando o animal em busca do néctar entrava em contato com os órgãos reprodutivos; ilegítima – quando o animal pilhava o néctar ou predava a flor) e comportamento (polinizador primário – espécies capazes de abrir as flores e realizar as primeiras visitas legítimas; polinizador secundário – demais espécies que visitavam de forma legítima as flores já abertas); (c) número de visitas ao indivíduo focal; (d) número de flores visitadas por minuto (para o cálculo total de flores visitadas); (e) duração de cada visita ao indivíduo focal; (f) número de indivíduos por espécie visitando a árvore simultaneamente. O número total de flores visitadas por cada espécie foi estimado da seguinte forma: (número de visitas) x (número médio de flores visitadas por minuto) x (duração média de cada visita) x (número médio de indivíduos por visita).

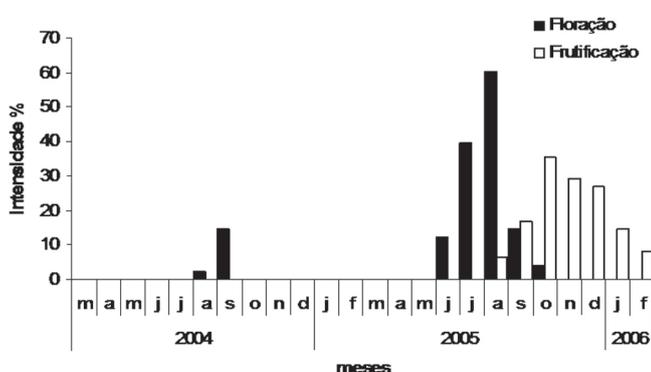


FIGURA 1: Percentual de intensidade de floração e frutificação de *Erythrina falcata*, registrado durante dois anos no Parque Nacional do Itatiaia, sudeste do Brasil.

FIGURE 1: Percentual of flowering and fruiting intensity of *Erythrina falcata* in two years at Itatiaia National Park.

Análise dos Dados

Para comparar as curvas de precipitação dos anos estudados e da última normal climatológica (1961-1990), e a frequência de visitas dos principais polinizadores ao longo do dia entre os dois anos de estudo, foi utilizado o teste paramétrico de Kolmogorov-Smirnov (K-S) com significância de $\alpha = 0,05$, através do Programa Biostat 4 (Ayres *et al.* 2005). A identificação dos pássaros foi feita no campo, com base em um guia específico (Souza, 2004). Algumas fotos dos animais foram encaminhadas a especialista para confirmação das identificações.

RESULTADOS

Fenologia

Em 2004, a floração ocorreu de agosto e setembro (Figura 1), sendo que apenas dois indivíduos floresceram (16,7%). Um desses floresceu apenas em setembro, enquanto o outro floresceu durante os dois meses. Em 2005, onze indivíduos floresceram de junho a outubro com duração de $2,5 \pm 0,8$ meses (média \pm DP) por indivíduo. O maior número de indivíduos florescendo simultaneamente ocorreu em julho e agosto (10 árvores). Em setembro, apenas um indivíduo ainda permanecia florido. Frutificação ocorreu somente após a floração de 2005 e se estendeu de agosto a fevereiro de 2006 (Figura 1). Dos onze indivíduos que floresceram naquele ano, dez frutificaram. A frutificação durou $4,2 \pm 1,9$ meses por indivíduo. O pico de floração em 2005 foi cerca de quatro vezes mais intenso que em 2004 (Figura 1).

As curvas de precipitação mensal dos anos estudados e da última normal climatológica (1961-1990) não diferiram significativamente (K-S; $D_{max} = 0,00$; $p > 0,05$). Porém, a precipitação registrada no mês de julho de 2004 (84,8 mm) foi quatro vezes maior que a média para este mês da última normal climatológica (22,2 mm) e cerca de três vezes maior que o valor registrado em 2005 (33,9 mm).

Visitantes Florais

Riqueza – Em 2004 foram registradas seis espécies de aves, sendo um Psittacidae *Pyrrhura frontalis*, um Coerebidae *Coereba flaveola*, um Icteridae *Cacicus haemorrhous* e três Trochilidae *Chytolaema rubricauda*, *Leucochloris albicollis*, *Thalurania glaucopis*. No ano seguinte foram registradas mais quatro espécies, sendo dois Thraupidae: *Dacnis cayana*, *D. nigripes*, um Icteridae *Cacicus chrysopterus* e um Trochilidae *Florisuga fusca* (Tabela 1 e Figura 2). As abelhas *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* foram visitantes florais pouco comuns, que não tiveram

TABELA 1: Composição de espécies e comportamento dos visitantes florais de *Erythrina falcata* no Parque Nacional do Itatiaia. Dados combinados da floração de 2004 e 2005. Comportamento de visita: PF = predador floral; PP = polinizador primário; PS = polinizador secundário; LN = ladrão de néctar.

TABLE 1: Species composition and behaviour of flower visitors of *Erythrina falcata* in Itatiaia National Park. Merged data of 2004 and 2005 flowering. Behaviour: PF = flower predator; PP = primary pollinator; PS = secondary pollinator; LN = nectar robber.

Visitantes florais		Comportamento de visita	Frequência relativa de visitas (%)	Flores visitadas (%)	Duração da visita (min.)**	Indivíduos por visita**
Família/Espécie						
Pássaros						
Psittacidae	<i>Pyrrhura frontalis</i>	PF	14,6	70,4	13.7 ± 9.6	4.8 ± 3.9
Coerebidae	<i>Coereba flaveola</i>	PS, LN	6,5	2,0	3.9 ± 2.3	1.9 ± 1.0
Thraupidae	<i>Dacnis cayana</i> *	PS, LN	4,9	3,8	5.3 ± 2.4	2.4 ± 1.1
	<i>Dacnis nigripes</i> *	PS, LN	4,3	1,0	5.0 ± 4.2	2.0 ± 1.0
Icteridae	<i>Cacicus chrysopterus</i> *	PP, PF	2,7	4,6	8.6 ± 4.2	4.0 ± 1.4
	<i>Cacicus haemorrhous</i>	PP, PF	17,8	8,3	6.7 ± 4.6	3.4 ± 2.8
Beija-flores						
Trochilidae	<i>Florisuga fusca</i> *	PS	3	0,1	1.5 ± 0.6	1.0 ± 0
	<i>Leucochloris albicollis</i>	PP, LN	27	7,0	3.3 ± 1.9	1.9 ± 1.1
	<i>Thalurania glaucopis</i>	PS	2,2	0,1	1.5 ± 0.6	1.0 ± 0
	<i>Clytolaema rubricauda</i>	PS	17	0,3	2.5 ± 1.6	1.0 ± 0

* Espécies registradas apenas em 2005.

* Registered species only in 2005.

**média ± SD.

**mean ± SD.

seu comportamento estudado em detalhe, por conta da dificuldade de observação e provável baixa relevância na polinização e predação das flores.

Forma de visita e comportamento – As flores foram visitadas de forma legítima (potencialmente polinizadas) e ilegítima (predadas ou pilhadas). Das dez espécies de visitantes florais, seis espécies visitaram tanto de forma legítima (V_{leg}), quanto ilegítima (V_{ileg}), três apenas ilegitimamente e uma atuou exclusivamente como predadora floral (florívora) (Tabela 1). O número de visitas ilegítimas

correspondeu a cerca de 82% do total de flores visitadas nos dois anos ($V_{leg} = 3.162$, $V_{ileg} = 14.398$, Tabela 2).

Pyrrhura frontalis, que visitou apenas ilegitimamente, foi responsável por predação 72% das flores. Esta espécie foi a que visitou as plantas com grupos maiores e por mais tempo (Tabela 1), sendo que grupos de mais de 20 indivíduos dessa espécie foram frequentemente avistados na copa, forrageando por períodos de cerca de 30 min. Arrancavam as flores com bico e as seguravam com um dos pés enquanto sorviam o néctar na base da flor. Ao

TABELA 2: Quantidade de flores visitadas de maneira legítima e ilegítima pelos visitantes florais de *E. falcata* durante dois anos de estudo no Parque Nacional do Itatiaia.

TABLE 2: Quantity of flowers visited by legitimate and illegitimate ways in *E. falcata* in two years of study in Itatiaia National Park.

Visitantes florais		Frequência relativa de visitas (%)		Legítima		Ladrão de néctar		Florívoria	
Família	Espécie	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005
Pássaros									
Psittacidae	<i>Pyrrhura frontalis</i>	27	15					2.550	10.125
Coerebidae	<i>Coereba flaveola</i>	2	6	10	216	53	72		
Thraupidae	<i>Dacnis cayana</i>		5		256		288		
	<i>Dacnis nigripes</i>		4		90		54		
Icteridae	<i>Cacicus chrysopterus</i>		3		160		60		440
	<i>Cacicus haemorrhous</i>	13	18	70	495			32	693
Beija-flores									
Trochilidae	<i>Florisuga fusca</i>		2		16				
	<i>Leucochloris albicollis</i>	39	27	354	1.000	31			
	<i>Thalurania glaucopis</i>	19	17	70	372				
	<i>Clytolaema rubricauda</i>	2	3	5	48				
Total				509	2.653	84	474	2.582	11.258



FIGURA 2: Visitantes florais de *Erythrina falcata* no Parque Nacional do Itatiaia. (A) *Cacicus haemorrhous*; (B) *Cacicus chrysopterus*; (C) *Dacnis cayana*; (D) *Pyrrhura frontalis*; (E) *Thalurania glaucopis*; (F) *Leucochloris albicollis* e (G) *Coereba flaveola*. Escala (barras) = 4 cm.

FIGURE 2: Flower visitors of *Erythrina falcata* in the Itatiaia National Park. (A) *Cacicus haemorrhous*; (B) *Cacicus chrysopterus*; (C) *Dacnis cayana*; (D) *Pyrrhura frontalis*; (E) *Thalurania glaucopis*; (F) *Leucochloris albicollis* e (G) *Coereba flaveola*. Scale (bars) = 4 cm.

final do processo, a flor era descartada, caindo sob a copa da árvore. As outras espécies que atuaram em parte das visitas como florívoros (*C. haemorrhous* e *C. chrysopterus*) apresentaram comportamento semelhante ao de *P. frontalis*. Os visitantes que atuaram como ladrões de néctar faziam ou utilizavam pequenas perfurações na base das pétalas na tentativa de alcançar o recurso.

Apenas três espécies de visitantes florais: *C. haemorrhous*, *C. chrysopterus* e *L. albicollis* foram capazes de abrir as flores de *E. falcata* regularmente, sendo então consideradas como polinizadores primários. Em 2004, *C. haemorrhous* e *L. albicollis* foram responsáveis por 83% das visitas legítimas. No ano seguinte, essas duas espécies somadas a *C. chrysopterus* realizaram 62% das visitas legítimas. As espécies que visitaram de forma legítima o maior número de flores durante os dois anos de estudo, consideradas então como os principais polinizadores, foram respectivamente *Leucocloris albicollis*, *Thalurania glaucopis* e *Cacicus haemorrhous*. Essas espécies foram as que apresentaram comportamento territorialista mais frequentemente, defendendo grupos de flores. Para *L. albicollis* foram registrados disputas territoriais intra-específicas ($n = 21$, 2004; $n = 12$, 2005) e inter-específicas, com perseguições a *T. glaucopis* ($n = 27$, 2004; $n = 9$, 2005). *Cacicus haemorrhous* espantou espécies de visitantes menores ($n = 14$, 2004; $n = 10$, 2005) além de casos de disputas intra-específicas ($n = 8$, 2004; $n = 12$, 2005).

Varição entre anos – Para cada uma das três principais espécies houve diferença significativa nos horários e na frequência de visitas entre anos (K-S; *C. haemorrhous*, $D_{max} = 0.00$; *T. glaucopis*, $D_{max} = 0.00$; *L. albicollis*, $D_{max} = 0.253$; $p < 0,05$) (Figura 3). *Thalurania glaucopis* em 2004 visitou 70% das flores a partir de 10h30min, enquanto que em 2005 as flores visitadas neste período foram 48% do total. *Leucocloris albicollis* visitou 61% das flores após 13h30min em 2004. No ano seguinte para o mesmo período foram visitadas 36% das flores. Em relação a *C. haemorrhous*, 100% das visitas em 2004 foram realizadas até as 10h30min, enquanto que em 2005 neste período as visitas foram reduzidas a 61%. Em 2004 as espécies visitavam em horários específicos, tendo sido registradas visitas interespecíficas num mesmo horário apenas duas vezes. Em 2005, em nove dos dez horários de observação, foram registradas visitas das três espécies. Além disso, essas espécies foram responsáveis por 97% e 70% das visitas legítimas, respectivamente, em 2004 e 2005 (Tabela 2). A frequência relativa de visitas de *L. albicollis* foi de 39% em 2004 e 27% em 2005. Em 2004 aproximadamente 10% das flores visitadas por esta espécie foram de maneira ilegítima. Esse tipo de visita não foi registrado para essa espécie em 2005 e para os demais beija-flores nos dois anos (Tabela 2). Do total de flores visitadas de maneira legítima em 2004, mais de 80% destas visitas foram realizadas por beija-flores. Em 2005 esse grupo foi

responsável por 54% das visitas legítimas. As três espécies de pássaros visitantes florais registradas apenas em 2005 foram responsáveis por 7% das visitas ilegítimas e 20% das legítimas, para este mesmo ano.

A porcentagem de visitas legítimas e ilegítimas em 2004 foi respectivamente 19,1% e 80,9%, enquanto que em 2005 foi 22,6% e 77,4%. O número total de visitas ($V_{2004} = 3.175$, $V_{2005} = 14.385$) e o número de visitas legítimas ($V_{2004} = 509$; $V_{2005} = 2.666$) e ilegítimas ($V_{2004} = 2.653$; $V_{2005} = 11.732$) foram aproximadamente cinco vezes maior em 2005 do que em 2004.

DISCUSSÃO

A baixa atividade e intensidade de floração de *E. falcata* em 2004 parece não corresponder ao padrão desta espécie. O atraso para o início da floração, somado à pequena duração desta fenofase e aborto de muitos botões, podem ter sido conseqüência da precipitação acima do normal ocorrida no mês de julho de 2004. Em 2005,

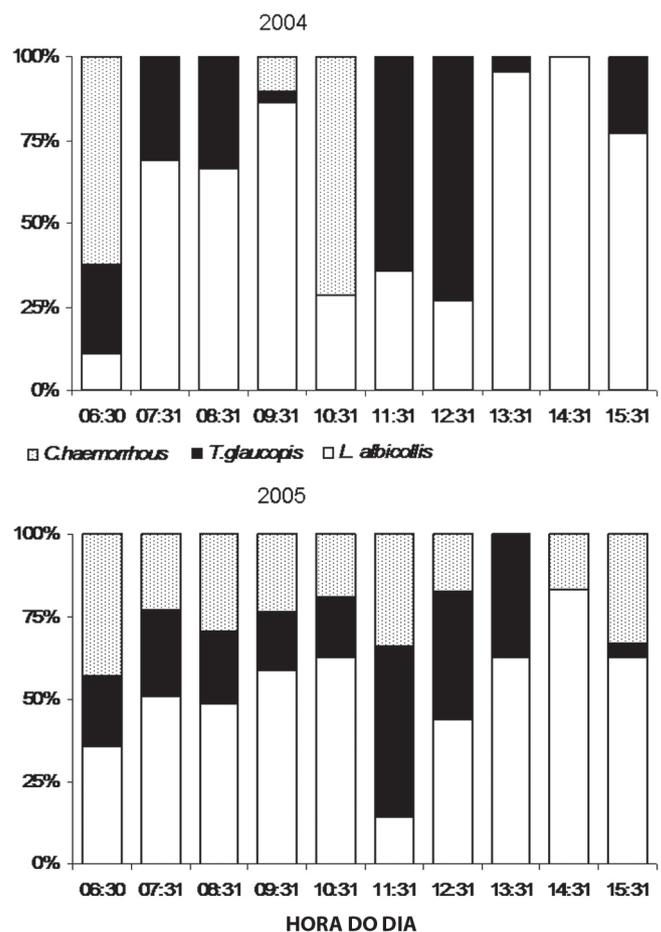


FIGURA 3: Porcentagem relativa de visitas das três principais espécies de polinizadores de *Erythrina falcata* ao longo das horas do dia para dois anos de estudo.

FIGURE 3: Relative percentage of visits of the three main pollinators of *Erythrina falcata* among hours of the day during two years.

quando a quantidade de precipitação foi da mesma ordem da média da normal climatológica, mais de 90% dos indivíduos amostrados no Itatiaia floresceu, o que coincide com os valores registrados para uma população dessa espécie na Argentina (Etcheverry e Trucco-Aleman, 2005). Mudanças em fatores climáticos podem influenciar a fenologia de floração de determinadas espécies (Saavedra *et al.* 2003), principalmente nos trópicos, onde existe forte correlação desses fatores com a atividade e intensidade das fenofases (Morellato *et al.* 1989, Callado *et al.* 2001, Cruz *et al.* 2007). Mais além, meses de seca após a estação úmida induzem a floração de muitas espécies arbóreas (Sakai *et al.* 2006, Brealey *et al.* 2007) e particularmente para espécies decíduas, chuvas na estação seca podem comprometer a floração (Borchert *et al.* 2002).

O pequeno número de flores disponíveis e a grande distância entre os indivíduos de *E. falcata* que floresceram em 2004, no Itatiaia, indica que houve uma drástica redução na oferta de recursos energéticos florais (*i.e.*, néctar) em relação ao comumente produzido por esta população. Essa abundância floral baixa supostamente diminuiu a atratividade de *E. falcata*, para os visitantes florais, que se refletiu na riqueza mais baixa de visitantes florais. Mudanças na dieta de pássaros em resposta a flutuações sazonais no recurso alimentar são comuns e vários estudos já registraram que a quantidade de néctar disponível na floração está associada à riqueza e ao comportamento dos visitantes florais (*e.g.*, Ramsey, 1989, Cotton, 2006, Abe e Hasegawa, 2008, Symes *et al.* 2008).

A variação no comportamento e nos horários de forrageio e a baixa frequência dos principais polinizadores de *E. falcata* em 2004 podem também estar relacionadas ao desinteresse pelo pouco recurso ofertado, passando então a utilizá-los de forma esporádica ao longo do dia. A escassez de recurso faz com que nectarívoros busquem por fontes energéticas mais abundantes (Moegenburg e Levey, 2003). A frequência de visitas realizadas pelos três principais polinizadores em 2004, ocorreu em horários pouco sobrepostos quando comparados com 2005. Este fato pode estar relacionado com a diminuição dos riscos de encontros agonísticos, os quais foram mais frequentes em 2004. O acesso ao néctar por assembléias de espécies é muitas vezes determinado por interações em que as espécies mais agressivas levam vantagem na busca pelo recurso energético (Ford e Paton, 1982).

Apesar das variações entre anos no comportamento e frequência de visitas, os principais polinizadores (*L. albicollis*, *C. haemorrhous* e *T. glaucopsis*) estiveram presentes durante os dois anos de estudo, o que pode indicar alguma dependência destas espécies pelos recursos ofertados por *E. falcata* em Itatiaia, onde esta é uma das únicas e a mais abundante espécie arbórea ornitófila (I. Aximoff, *obs. pess.*). Além disso, o incremento no número de flores polinizadas com a adição de outras espécies de visitantes em 2005, também não causou mudanças na importância

dos três principais polinizadores. Contudo, ao analisarmos separadamente a presença das visitas legítimas de pássaros e beija-flores, verificamos que o número de flores visitadas por este último grupo variou de 85% em 2004, para 54% em 2005. Assim, essa parece ter sido uma das principais mudanças relacionadas à maior riqueza de visitantes registrada em 2005. De certa forma, esses valores são esperados, já que das quatro espécies de visitantes florais adicionadas em 2005, três eram passeriformes.

O aumento na riqueza de visitantes das flores de *E. falcata* em 2005 pode também ter sido influenciado por visitas de espécies que costumam forragear em bandos mistos, tais como *Cacicus chrysopterus*, a qual não foi registrada no ano anterior. Esta espécie de Icteridae que comumente forrageia dessa forma (Pizo, 1996), é uma das três espécies que consegue abrir as flores para acessar o néctar (*i.e.*, polinizador primário). Muitas espécies ornitófilas tropicais têm sido associadas com a polinização por espécies de Icteridae (Cotton, 2001; Ragusa-Netto, 2002; Etcheverry e Trucco-Aleman, 2005; Agostini *et al.* 2006; Rocca e Sazima, 2008). Alguns pássaros deste grupo são capazes de realizar movimentos específicos com bico, conhecidos como “técnica de espaçar” (Morton, 1979), que permitem que eles consigam abrir as flores e contatar os órgãos reprodutivos. No entanto, a baixa frequência de visitas e o maior número de flores visitadas de forma ilegítima indicam que *C. crysopterus* apresenta reduzida importância como polinizador. Já seu congêner, *C. haemorrhous*, foi a segunda espécie em número de visitas legítimas nos dois anos.

A intensa floração em 2005, somada com o aumento na riqueza de visitantes florais não resultou em frutificação com intensidade alta (*i.e.*, efeito na fecundidade). Etcheverry e Trucco-Aleman (2005) registraram que apenas 1,2% das flores em condições naturais de *E. falcata* produziam frutos, enquanto que em flores polinizadas manualmente com pólen cruzado, a produção de frutos era de 20%. A baixa intensidade de frutos registrada para *E. falcata* no Itatiaia parece ser uma característica comum no gênero (*e.g.*, *E. crista-galli*, Galetto *et al.* 2000; *E. suberosa*, Raju e Rao, 2004). Além disso, o comportamento territorialista de alguns dos principais polinizadores de *E. falcata* em Itatiaia parece não favorecer o fluxo de pólen entre indivíduos, o que poderia aumentar a quantidade de frutos produzidos, já que esta espécie é auto-incompatível (Etcheverry e Trucco-Aleman, 2005).

A corola fechada das flores de *E. falcata*, que dificulta a realização de visitas legítimas pelos visitantes florais, também seria uma característica condicionante à produção de frutos. Outras espécies do gênero, tais como *Erythrina crista-galli* (Galetto *et al.* 2000), *E. fusca* (Cotton, 2001) e *E. speciosa* (Mendonça e dos Anjos, 2006) apresentam estrutura floral semelhante. Flores fechadas são estruturas complicadas e requerem força e agilidade dos visitantes florais para abri-las (Faegri e van der Pijl,

1971), característica que pode limitar o acesso aos visitantes florais legítimos e estimular visitas ilegítimas (Kearns e Inouye, 1993). Apenas três das 22 espécies de visitantes florais de *E. fusca* em Matamatá, Colômbia, foram capazes de abrir as flores (Cotton, 2001). Seis das nove espécies de visitantes florais de *E. speciosa* atuaram de maneira ilegítima, sendo responsáveis por 64% das visitas (Mendonça e dos Anjos, 2006). Além disso, mudanças nas características florais, causadas pela danificação de tecidos florais através de visitas ilegítimas, podem reduzir a atratividade das flores (McCall e Irwin, 2006) e, conseqüentemente, ter efeito direto sobre a qualidade do pólen depositado no estigma e na produção e maturação de gametas (Krupnick *et al.* 1999, Canela e Sazima, 2003).

A florivoria em *E. falcata* no Itatiaia foi causada principalmente por *Pyrrhura frontalis* (Psittacidae), conhecido por se alimentar de frutos, sementes, folhas e flores de várias espécies de plantas (Kristosch e Marcondes-Machado, 2001), sendo a segunda espécie mais abundante de periquito da Mata Atlântica (Pizo *et al.* 1995). Espécies de Psittacidae (*Aratinga mitrata*, *A. acuticaudata* e *Amazona aestiva*) também predaram flores e frutos de *E. falcata* na Argentina (Etcheverry e Trucco-Aleman, 2005). De forma semelhante, *Brotogeris chiriri* destruiu as flores de *E. dominguezii* para explorar o néctar (Ragusa-Neto, 2002). Já na Reserva Santa Genebra no sudeste do Brasil, *Pionus maximiliani* (Psittacidae), *Cebus apela* (macaco-prego) e *Allouatta fusca* (macaco-barbudo) consumiram todas as flores presentes na copa de um indivíduo de *E. falcata* (Galleti, 1993). A florivoria massiva realizada por *P. frontalis*, e com menos intensidade por outros visitantes em Itatiaia, poderia ser interpretada intuitivamente como prejudicial ao potencial reprodutivo de *E. falcata*, devido à elevada quantidade de flores destruídas. Entretanto, uma linha de pensamento difundida na literatura contraria esta ideia, propondo que muitas das flores predadas seriam naturalmente abortadas como resultado da limitação de recursos para produção de frutos, uma vez que a maioria das espécies arbóreas tropicais produz uma quantidade de flores muito superior ao número de frutos que podem ser desenvolvidos (Althoff *et al.* 2005). Esse poderia ser o caso de *E. falcata*, uma vez que mesmo após cruzamentos manuais cruzados, apenas uma em cada cinco flores desenvolve fruto (Etcheverry e Trucco Alemán, 2005). Nesse sentido, as flores não polinizadas contribuiriam ao sucesso reprodutivo servindo como elementos de atração, ou seja, algo primariamente selecionado para atrair mais polinizadores e que acabaria secundariamente resultando em florivoria intensa.

Uma hipótese alternativa é a ideia de saciação de florívoros. Isto se daria pela seleção para produção de uma quantidade de flores tão alta que supere a quantidade consumida por florívoros até estarem saciados, de modo que sobrem flores para formarem frutos. Tal hipótese foi sugerida para *Tabebuia aurea* no Pantanal brasileiro, durante

o auge da estação seca, período de maior escassez de recursos (Ragusa-Netto, 2005). Em *E. falcata* no Itatiaia quase 20% das flores foram visitadas legitimamente, valor equivalente aos valores de frutificação registrados após cruzamentos manuais cruzados na Argentina (Etcheverry e Trucco Alemán, 2005), o que indica que o nível de predação não está afetando o sucesso feminino negativamente e reforça a ideia de saciação para esta espécie no Itatiaia.

As diferenças na riqueza e comportamento dos visitantes florais de *E. falcata* no Itatiaia, entre anos com variação na quantidade de flores produzidas, coincidem com a expectativa que animais antófilos respondem a flutuações na disponibilidade de recursos. No entanto, estudos concomitantes de médio e longo prazo sobre fenologia de floração e visitantes florais são necessários para estabelecimento de padrões consistentes nas interações planta-animal nesta espécie.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa Mata Atlântica/JBRJ e ao Parque Nacional do Itatiaia (em nome de Léo Nascimento) pelo apoio logístico, ao ICMBio pela concessão da licença de pesquisa (IBAMA 159/2004), a Petrobras pelo suporte financeiro do projeto e ao CNPq pela concessão de bolsa a LF (PQ2 306197/2008-1).

REFERÊNCIAS

- Abe, H. e Hasegawa, M. (2008). Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem: the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*. *Ecological Research*, 23:141-150.
- Agostini, K.; Sazima, M. e Sazima, I. (2006). Bird pollination of explosive flowers while foraging for nectar and caterpillars. *Biotropica*, 38:674-678.
- Almeida, E. M. e Alves, M. A. (2003). Comportamento de aves nectarívoras em *Erythrina speciosa* Andrews (Leguminosae-Papilionoideae) em uma área de floresta atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Revista de Ecologia*, 5:15-21.
- Althoff, D. M.; Segraves, K. A. e Pellmyr, O. (2005). Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca filamentosa*. *Ecology*, 86:905-913.
- Ayres, M.; Ayres Junior, M.; Ayres, D. L. e Santos, A. S. (2005). *BioEstat 4.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biomédicas*. Belém: Sociedade Civil Mamirauá; Brasília: Ministério da Ciência e Tecnologia; Belém: Imprensa Oficial do Estado do Pará, 324p.
- Bencke, C. S. C. e Morellato, L. P. C. (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25:269-275.
- Blake, J. G. e Loiselle, B. A. (1991). Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk*, 108:114-130.
- Borchert, R.; Riveira, G. e Hagnauer, W. (2002). Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34:27-39.
- Brearley, F. Q.; Proctor, J.; Suriantata, L.; Dalrymple, G. e Voysey, B. C. (2007). Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology*, 95:828-839.

- Burkart, A. (1987).** Flora Ilustrada de Entre Rios (Argentina). Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- Callado, C. H.; Silva Neto, S. J.; Scarano, F. R. e Costa, C. G. (2001).** Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *Trees*, 15:492-497.
- Canela, M. B. F. e Sazima, M. (2003).** Florivory by the crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica*, 35:289-294.
- Cotton, P. A. (2001).** The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica*, 33:662-669.
- Cotton, P. A. (2006).** Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis*, 149:135-142.
- Cruz, D. D.; Abreu, V. H. R. e Sluys, M. V. (2007).** The effect of hummingbird flower mites on nectar availability of two sympatric *Heliconia* species in a Brazilian Atlantic Forest. *Annals of Botany*, 100(3):581-588.
- Endress, P. K. (1994).** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Etcheverry, A. V. e Truco-Aleman, C. E. (2005).** Reproductive biology of *Erythrina falcata* (Fabaceae: Papilionoideae). *Biotropica*, 37:54-63.
- Faegri, K. e van der Pijl, L. (1971).** *The principles of pollination ecology*. 2nd Edition. Pergamon Press, Oxford.
- Feinsinger, P. (1976).** Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs*, 46:257-291.
- Ford, H. A. e Paton, D. C. (1982).** Partitioning of nectar sources in an Australian honeyeater community. *Australian Journal of Ecology*, 7:149-59.
- Fournier, L. A. (1974).** *Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles*. Turrialba, 24:422-423.
- Galetti, M. (1993).** Diet of the scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*, 25:419-425.
- Galetto, L.; Bernadello, G.; Isele, I. C.; Vesprini, J.; Speroni, G. e Berduc, A. (2000).** Reproductive biology of *Erythrina crista-galli* (Fabaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87:127-145.
- Guedes-Bruni, R. R. (1998).** *Composição, estrutura e similaridade florística de dossel em seis unidades fisionômicas de Mata Atlântica no Rio de Janeiro*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Inouye, D. W. (2000).** The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecological Letters*, 3:457-463.
- Inouye, D. W.; Morales, M. A. e Dodge, G. J. (2002).** Variation in timing and abundance of flowering by *Delphinium barbeyi* Huth (Ranunculaceae): the roles of snowpack, frost, and La Niña, in the context of climate change. *Oecologia*, 130:543-550.
- Kearns, C. A. e Inouye, D. W. (1993).** *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, NIWOT.
- Köeppen, W. (1948).** *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Kristosch, G. C. e Marcondes-Machado, L. O. (2001).** Diet and feeding ecology of the Reddish-bellied parakeet (*Pyrrhura frontalis*) in an araucaria forest in Southeastern Brazil. *Ornithological Neotropics*, 12:1-9.
- Krupnick, G. A.; Weis, A. E. e Campbell, D. R. (1999).** The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80:125-134.
- Levey, D. J. (1988).** Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*, 58:251-269.
- Loiselle, B. A. e Blake, L. G. (1993).** Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. In: Fleming, T. H. and Estrada, A. (eds.).
- Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects. *Vegetatio*, 107:177-189.
- Malizia, L. R. (2001).** Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *Condor*, 103:45-61
- McCall, A. C. e Irwin, R. E. (2006).** Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9:1351-1365.
- Mendonça, L. B. e dos Anjos, L. (2006).** Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23:42-49.
- Moegenburg, S. M. e Levey, D. J. (2003).** Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. *Ecology*, 84:2600-2612.
- Morellato, L. P. C.; Rodrigues, R. R.; Leitão-Filho, H. F. e Joly, C. A. (1989).** Estudo comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira Botânica*, 12:85-98.
- Morim, M. P. (2006).** Leguminosae arbustivas e arbóreas da floresta atlântica do Parque Nacional do Itatiaia, sudeste do Brasil: padrões de distribuição. *Rodriguésia*, 57:27-45.
- Morton, E. S. (1979).** Effective pollination of *Erythrina fusca* by the orchard oriole (*Icterus spurius*) co-evolved behavioral manipulation. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 66:482-489.
- Oliveira-Filho, A. T. e Fontes, M. A. L. (2000).** Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica*, 32:793-810.
- Pizo, M. A.; Simão, I. e Galletti, M. (1995).** Diet and flock size of sympatric parrots in the Atlantic forest in Brazil. *Ornithological Neotropics*, 6:87-95.
- Pizo, M. A. (1996).** Feeding ecology of two *Cacicus* species (Emberizidae, Icterinae). *Aranajuba*, 4:87-92.
- Poulin, B.; Lefebvre, G. e McNeil, R. (1993).** Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis*, 135:432-441.
- Ragusa-Netto, J. (2002).** Exploitation of *Erythrina dominguezii* Hassl. (Fabaceae) nectar by perching birds in a dry forest in western Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62:877-883.
- Ragusa-Netto, J. (2005).** Extensive consumption of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. and Hook. (Bignoniaceae) nectar by parrots in a tecomia savanna in the South Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 65:339-344.
- Raju, A. J. S. e Rao, S. P. (2004).** Passerine bird pollination and fruiting behaviour in a dry season blooming tree species, *Erythrina suberosa* Roxb. (Fabaceae) in the Eastern Ghats forests, India. *Ornithological Science*, 3:139-144.
- Ramsey, M. W. (1989).** The seasonal abundance and foraging behaviour of honeyeaters and their potential role in the pollination of *Banksia menziesii*. *Australian Journal of Ecology*, 14:33-40.
- Rocca, M. e Sazima, M. (2008).** Ornithophilous canopy species in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. *Journal of Field Ornithology*, 79:130-137.
- Saavedra, F.; Inouye, D. W.; Price, M. V. e Harte, J. (2003).** Changes in flowering and abundance of *Delphinium nuttallianum* (Ranunculaceae) in response to a subalpine climate warming experiment. *Global Change Biology*, 9:885-894.
- Sakai, S.; Harrison, R. D.; Momose, K.; Kuraji, K.; Nagamasu, H.; Yasunari, T.; Chong, L. e Nakashizuka, T. (2006).** Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. *American Journal of Botany*, 93:1134-1139.
- Sazima, I.; Sazima, C. e Sazima, M. (2005).** Little dragons prefer flowers to maidens: a lizard that laps nectar and pollinates trees. *Biota Neotropica*, 5:185-192.
- Segadas-Vianna, F. (1965).** Ecology of Itatiaia range, southeastern Brazil. I. Altitudinal zonation of the vegetation. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 53:7-30.
- Souza, D. (2004).** *Todas as Aves do Brasil, Guia de Campo para identificação*, Editora DALL, Feira de Santana.

- Stiles, F. G. (1977).** Coadapted competitors: flowering seasons of hummingbird food plants in a tropical forest. *Science* 198:1117-1178.
- Symes, C. T.; Nicolson S. W. e McKechnie, A. E. (2008).** Response of avian nectarivores to the flowering of *Aloe marlothii*: a nectar oasis during dry South African winters. *Journal of Ornithology*, 149:13-22.
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W. e Wright, S. J. (1993).** The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:353-377.
- Vicentini, A. e Fischer, E. A. (1999).** Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the Goldenwinged Parakeet in central Amazon. *Biotropica*, 31:692-696.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R. e Lima, J. C. A. (1991).** *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro.