

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

MONIQUE MAIANNE DA SILVA

**BEIJA-FLORES E SEUS RECURSOS FLORAIS NO PARQUE NACIONAL DA
SERRA DA CANASTRA**

SÃO CARLOS – SP

2021

Monique Maianne da Silva

**BEIJA-FLORES E SEUS RECURSOS FLORAIS NO PARQUE NACIONAL DA
SERRA DA CANASTRA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientação: Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho

Coorientação: Dra. Carolline Zatta Fieker

SÃO CARLOS – SP

2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Monique Maianne da Silva, realizada em 03/02/2021.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho (UFSCar)

Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini (UFSCar)

Prof. Dr. Caio Graco Machado Santos (UEFS)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, por todo o suporte prestado durante minha formação. Agradeço, pois, mesmo sem formação acadêmica, nunca duvidaram do meu caminho e junto a mim, animam-se ou até mesmo se afligem em momentos difíceis, como prova de seus envolvimento em todos os meus feitos. Em especial a minha mãe, Verônica, por toda ajuda e carinho excepcional.

Agradeço ao meu orientador, professor Manoel, por desde a graduação me instigar a curiosidade e apreço pela natureza. Obrigada pela orientação, confiança e por todos os suportes necessários para a realização deste projeto. Também sou grata por todos os anos de ótima convivência em seu laboratório.

Agradeço à professora Angélica que foi elementar para a concretização deste projeto. Agradeço também ao seu grupo de pesquisa, INCT - Hympar, o qual o coordena magistralmente. Obrigada pela confiança e por viabilizar as viagens de campo.

Agradeço à minha coorientadora, Carol, que também se tornou uma grande amiga. Agradeço-lhe por ter me transmitido o gosto pela Serra da Canastra, por todos os ensinamentos e por ter me dado segurança em duras etapas do processo de desenvolvimento do trabalho. Agradeço também por toda a companhia em praticamente todas as coletas de campo, com a dose certa de seriedade e diversão.

Agradeço ao sr. Airton Soares, técnico do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, por ter nos acompanhado ao campo, com sua exímia paciência. Agradeço também pela sua amizade.

Agradeço à Fran, também minha parceira de coleta e melhor amiga desde que éramos só "um filhotinho". Foram alguns percalços, mas juntas conseguimos unir os beija-flores e himenópteros parasitoides em um único projeto: "As Meninas".

Agradeço aos meus amigos, especialmente à Júlia, por ter me ajudado muito nos períodos em que eu estava em campo, cuidando da minha casa e do Bento Gabriel; à Márcia, por ter me acompanhado durante algumas coletas, das quais eu guardo boas lembranças; e ao Yago, não só ter me acompanhado em algumas coletas e pela ajuda com as etapas de identificação botânica, mas suas inúmeras atuações neste processo, do R aos "Santos Rupestres". Meus agradecimentos também ao "Vaca" (Leonardo), Gabi (Gabriela) e Pedro, pela amizade e companheirismo durante nossos bons anos de UFSCar.

Agradeço ao meu amigo Edvaldo Neto, pela coorientação durante a graduação, por ter me levado ao meu primeiro campo e pela continuidade dos seus ensinamentos até os dias atuais. Graças a ele, afinal, um "Eupetonema" tomou forma!

Agradeço aos membros da banca de qualificação deste projeto, Odete, Hugo e Matheus, pelas valiosas sugestões no segundo capítulo deste trabalho. Adicionalmente, agradeço também ao Matheus pela prontidão em me esclarecer dúvidas sobre estatística e pelas revisões críticas no segundo capítulo deste trabalho. Obrigada também aos professores que foram membros suplentes da banca de qualificação, Alberto Peret e Leonardo Borges. Ao Léo, também sou grata por me fazer passar de agregada do herbário a atuante das discussões no laboratório TaxEP.

Agradeço aos professores que participaram da banca de defesa deste projeto, Caio Graco e Alexander Christianini. Obrigada pelas discussões e considerações que muito contribuíram para enriquecer este trabalho..

Agradeço ao SISBIO/ICMBio pela autorização para o desenvolvimento do projeto de pesquisa nº 65840-1. Agradeço ao Parna Canastra e toda sua equipe de gestão, segurança, manutenção e brigada de incêndio. Muitas pessoas nos auxiliaram em inúmeras questões durante a estadia no alojamento do Jaguarê, mas destaco aqui os, até então, funcionários Darcio, Esquerdinha, Gabriel, Gaspar, Lucinho, Jairo, Paola e Sebastyan, que não mediram esforços para nos auxiliar em muitas situações adversas.

Agradeço a todos os professores e colegas de classe nas disciplinas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPG-ERN. Obrigada também a todos os funcionários do programa, principalmente ao João Augusto, por ter nos acompanhado na última coleta deste trabalho e por ter se mostrado tão solícito nos acertos das burocracias.

Agradeço à Universidade Federal de São Carlos por toda a formação e pela educação gratuita e de qualidade. Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida para o projeto de mestrado, através do processo nº 88882.426373.

De certo, alguns nomes há de ter me fugido da memória, mas mais certo ainda é que inúmeras mãos me ajudaram a concretizar esta etapa, por tanto, a todos e mais alguns, meus mais sinceros agradecimentos!



Floração de *Vellozia* sp. (Velloziaceae) e *Hippeastrum cipoanum* (Amaryllidaceae) em primeiro plano. Ao fundo, vista geral da Serra da Canastra.

Over the entire length of its summit, the mountain presents a vast irregular plateau that the inhabitants of the region call Chapadão. From there I was able to unveil the widest expanse of land that my eyes have seen since I was born. On one side, the Piumhi mountain range limited the horizon, but elsewhere, only the weakness of my eyes restricted my field of vision.

(Saint-Hilaire)

RESUMO GERAL

Os beija-flores compõem o grupo fenotipicamente mais especializado na visitação floral. Com efeito, muitas espécies de plantas ao longo das Américas dependem dessas aves para completar seu ciclo reprodutivo. Apesar da inestimável contribuição dos estudos existentes acerca dessas relações para o conhecimento das interações mutualísticas, alguns ecossistemas, como os campos rupestres *sensu lato*, são pouco explorados nesse contexto. Assim, o presente trabalho objetivou caracterizar as interações entre beija-flores e plantas em duas fitofisionomias desse ecossistema, campos rupestres *sensu stricto* e ilhas florestais representadas por matas ripárias, imersas no domínio do Cerrado. Realizamos coletas de campo durante um ano no Parque Nacional da Serra da Canastra, um dos maiores remanescentes campestres do domínio Cerrado e bem representado por ecossistemas de campos rupestres. Por meio de observações em transectos distribuídos nas duas fitofisionomias selecionadas, objetivamos caracterizar as interações entre beija-flores e plantas quanto aos seus padrões gerais (capítulo 1) e à luz da abordagem de redes ecológicas (capítulo 2). Especificamente, no primeiro capítulo, investigamos as variações na riqueza de plantas visitadas pelos beija-flores, riqueza e abundância de beija-flores, total de visitação floral e de comportamento agonístico dos beija-flores entre duas estações anuais (chuvosa e seca), síndromes de polinização e fitofisionomias. No segundo capítulo, buscamos avaliar as variações nos padrões das interações entre os dois habitats amostrados à luz da abordagem de redes ecológicas.

Palavras-chave: Beija-flores. Campos rupestres. Matas ripárias. Interações mutualísticas. Rede de interações.

GENERAL ABSTRACT

Hummingbirds make up the phenotypically most specialized group in floral visitation. Indeed, many species of plants throughout the Americas depend on these birds to complete their reproductive cycle. Despite the inestimable contribution of existing studies on these relationships to the knowledge of mutualistic interactions, some ecosystems, such as the rupestrian fields *sensu lato*, are little explored in this context. Thus, the present work aimed to characterize the interactions between hummingbirds and plants in two phytophysiognomies of this ecosystem, rupestrian fields *sensu stricto* and forest islands represented by riparian forests, immersed in the Cerrado domain. We carried out field collections for one year in the Serra da Canastra National Park, one of the largest remnants of the Cerrado domain and well represented by ecosystems of rupestrian fields. Through observations on transects distributed in the two selected phytophysiognomies, we aim to characterize the interactions between hummingbirds and plants in terms of their general patterns (chapter 1) and in the light of the ecological networks approach (chapter 2). Specifically, in the first chapter, we investigated variations in the richness of plants visited by hummingbirds, hummingbird richness and abundance, total floral visitation and agonistic behavior of hummingbirds between two annual seasons (rainy and dry), syndromes pollination and phytophysiognomies. In the second chapter, we seek to assess variations in the patterns of interactions between the two habitats sampled in the light of the ecological network approach.

Keywords: Hummingbirds. Rupestrian fields. Riparian forests. Mutualistic interactions. Interactions network.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13
OBJETIVOS GERAIS	19
CAPÍTULO 1	
Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em campos rupestres e matas ripárias do Parque Nacional da Serra da Canastra	20
1. Introdução.....	22
2. Material e métodos.....	24
2.1 Área de estudo.....	24
2.2 Coleta de dados	25
2.3 Análise de dados.....	26
3. Resultados.....	27
3.1 Comunidades de plantas visitadas pelos beija-flores.....	27
3.2 Beija-flores e suas interações com as plantas que exploram.....	28
4. Discussão.....	30
4.1 Comunidade de espécies de plantas visitadas pelos beija-flores	30
4.2 Beija-flores e suas interações com a comunidade de plantas que visitam.	32
Referências bibliográficas	34
Tabelas	41
Figuras.....	49
CAPÍTULO 2	
Hummingbird-plant networks in rupestrian fields and riparian forests in altitudinal areas of the Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil	53
1. Introduction.....	54
2. Material and Methods.....	56
2.1. Study area	56
2.2. Field methods.....	57
2.3. Data analysis	57
3. Results	58
4. Discussion.....	60
References	62
Tables	67
Figures.....	70
Considerações finais	72

INTRODUÇÃO GERAL

Beija-flores e seus recursos florais

A busca pela compreensão das interações mutualísticas entre flores e animais é de longa data (Müller 1877, James *et al.* 1935, Grant 1949, Stiles 1978). Muitos estudos endereçaram a importância dessas relações à manutenção da biodiversidade (Bawa 1990, Bascompte *et al.* 2006, Bastolla *et al.* 2009), um consenso suportado pelos mais recentes avanços na ecologia dessas interações mutualísticas (Brosi *et al.* 2017, Pascual-García & Bastolla 2017, Baldock *et al.* 2019). Com efeito, das 352.000 espécies botânicas com flores conhecidas, 87.5% são polinizadas por animais (Ollerton *et al.* 2011). Desses polinizadores, animais invertebrados têm maior destaque (Wardhaugh 2015), mas na região tropical a polinização por animais vertebrados também é expressiva, a exemplo de alguns mamíferos não voadores, morcegos e aves (Bawa 1990), sendo esse último grupo o mais diverso dos polinizadores vertebrados (Ollerton 2017).

Das aves que podem atuar como polinizadoras, os beija-flores (Aves, Trochilidae) são as mais especializadas em visitar flores, característica atribuída a adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Stiles 1981, Zanata *et al.* 2017). O grupo possui mais de 330 espécies distribuídas da Patagônia ao Alasca (Stiles 1981, McGuire *et al.* 2009), todas nectarívoras e subdivididas em nove clados (McGuire *et al.* 2009, 2014), comumente sintetizados na literatura em duas subfamílias: Phaethornithinae (fetornitíneos) e Trochilinae (troquilíneos). Fetornitíneos geralmente possuem bico longo e curvado e forrageiam através de rotas de alto ganho energético (Feinsinger & Colwell 1978, Buzato *et al.* 2000). Já os troquilíneos possuem ampla variação no comprimento e curvatura do bico, bem como nas estratégias de forrageio (Feinsinger & Colwell 1978).

As flores visitadas pelos beija-flores frequentemente apresentam um conjunto de características fenotípicas que as classificam como ornitófilas (e.g. Buzato *et al.* 2000, Abreu & Vieira 2004, Rocca & Sazima 2007, Coelho 2013). Esta síndrome floral é, de modo geral, caracterizada pela antese diurna, ausência de odor e coloração conspícua da flor, brácteas ou folhas próximas às inflorescências (Faegri & Van Der Pijl 1979, Cronk & Ojeda 2008). Mesmo que haja uma predisposição dos beija-flores a visitarem flores ornitófilas, dependendo do contexto ambiental e ecológico essas interações podem ser mais generalistas (Dalsgaard *et al.* 2009, Maruyama *et al.* 2013). Por exemplo, em algumas comunidades do domínio Cerrado a

riqueza de espécies ornitófilas é relativamente baixa (e.g. Oliveira & Gibbs 2000, Reis *et al.* 2012) e os beija-flores comumente visitam flores com outras síndromes florais (e.g. Araújo *et al.* 2013, Barbosa-Filho & Araújo 2013, Maruyama *et al.* 2013, Machado & Oliveira 2015). Além disso, dada a alta diversidade de fitofisionomias do domínio Cerrado (Ribeiro & Walter 1998), a composição e dinâmica das interações entre beija-flores e plantas também podem ser diversas. Embora nos últimos anos muitos estudos sobre essas interações tenham sido conduzidos no Cerrado (e.g. Araújo *et al.* 2013, Maruyama *et al.* 2013, Ferreira *et al.* 2016) alguns ambientes que podem ocorrer imersos no domínio permanecem pouco explorados, como os campos rupestres.

Campos rupestres

O campo rupestre (*sensu lato*, conforme Silveira *et al.* 2016) é um complexo vegetacional, montanhoso antigo, climaticamente estável e caracterizado predominantemente pela vegetação herbáceo-arbustiva (Giulietti *et al.* 1997, Alves *et al.* 2014, Silveira *et al.* 2016). Esse ecossistema ocorre em afloramentos rochosos de quartzito, arenito ou ferruginoso, junto a campos arenosos, pedregosos e alagáveis (Giulietti *et al.* 1997, Conceição & Pirani 2005, Alves *et al.* 2014, Silveira *et al.* 2016). Os campos rupestres encontram-se imersos principalmente nos domínios do Cerrado, a oeste, Caatinga, ao norte e Mata Atlântica, ao leste e ao sul, abrangendo 66.447 km² do Brasil (Giulietti *et al.* 1997, Silveira *et al.* 2016, Mucina 2018). Sua distribuição central localiza-se principalmente nos estados de Minas Gerais e Bahia, ao longo da Cadeia do Espinhaço (Giulietti *et al.* 1997, Silveira *et al.* 2016). Fora desse núcleo, campos rupestres também podem ser encontrados em cadeias montanhosas e em montanhas isoladas nos estados de Minas Gerais, Bahia, Goiás, Pernambuco, Paraíba e Mato Grosso (Silveira *et al.* 2016).

A ampla faixa latitudinal e altitudinal sobre influência de vegetações adjacentes, junta à heterogeneidade dos solos, isolamentos de manchas vegetacionais e diversidade de habitats, favorece a elevada riqueza florística e endemismos estreitos nos campos rupestres (Alves & Kolbek 1994, Giulietti *et al.* 1997, Fernandes 2016, Silveira *et al.* 2016). Da diversidade de habitats, observa-se manchas de vegetação transicional, como formações savânicas; ilhas florestais, como capões de mata e matas ripárias; e diferentes paisagens campestres além do campo rupestre *sensu stricto* (Alves *et al.* 2014, Coelho *et al.* 2016, 2018, Fernandes 2016, Silveira *et al.* 2016). O campo rupestre *sensu stricto* trata-se da vegetação explicitamente associada a afloramentos rochosos, excluindo as formações florestais de topo de montanha (Silveira *et al.* 2016). Em uma escala fitofisionômica fina, essas formações encontram-se em

matrizes vegetacionais, conferindo a alta diversidade de habitats desses ecossistemas (Giulietti *et al.* 1997, Rapini *et al.* 2008, Silveira *et al.* 2016).

Recentemente o campo rupestre foi caracterizado como uma OCBIL (do inglês, *Old Climatically- Buffered Infertile Landscape*) (Silveira *et al.* 2016), teoria que visa explicar a ecologia e evolução de paisagens muito antigas, climaticamente estáveis e inférteis (Hopper 2009). Dentre as previsões para OCBIL, tem-se que diante da alta heterogeneidade ambiental e especificidade dos solos, a capacidade de dispersão de sementes é limitada, devido aos riscos de depósitos em locais não favoráveis ao desenvolvimento vegetal (Hopper 2009, Mucina & Wardell-Johnson 2011, Hopper *et al.* 2016, Silveira *et al.* 2016). Nesse contexto, a polinização cruzada por animais de voo longo, como beija-flores, se faz importante para manutenção do fluxo gênico nas populações vegetais dos campos rupestres (Hopper 2009, Hopper *et al.* 2016, Mucina & Wardell-Johnson 2011, Silveira *et al.* 2016).

Os beija-flores são comuns nos campos rupestres, interagindo com flores de diversas famílias, incluindo muitas espécies endêmicas (Sazima & Sazima 1990, Sazima 1977, Aona *et al.* 2006, Jacobi & del Sarto, 2007, Santana & Machado 2010, Christianini *et al.* 2013, Gélvez-Zuñiga *et al.* 2018). Ainda, a síndrome da ornitofilia é relativamente bem representada nas comunidades vegetais, compreendendo cerca de 12% das espécies de plantas (Silveira *et al.* 2016). Por outro lado, os beija-flores frequentemente visitam flores não ornitófilas (e.g. Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014), a exemplo do beija-flor *Augastes scutatus* (Temminck, 1824), endêmico da porção mineira da Cadeia do Espinhaço e visitante frequente de flores com síndrome de polinização por insetos (Rodrigues & Rodrigues 2014).

A heterogeneidade ambiental dos campos rupestres também pode influenciar a dinâmica das interações entre animais e flores. De fato, a alta variabilidade das interações mutualísticas entre animais e flores pode existir até mesmo quando uma só fitofisionomia é avaliada (Carstensen *et al.* 2014). Adicionalmente, considerando variações explícitas na paisagem, como as manchas florestais imersas em vegetações campestres, a preferência por habitat também pode influenciar nos padrões de interações (e.g. Maruyama *et al.* 2014, em formações savânicas). Entretanto, são poucos os estudos que tratam das interações entre beija-flores e plantas nesses ecossistemas considerando ambientes campestres e formações florestais associadas (mas ver Rodrigues & Rodrigues 2014, 2015).

Ilhas florestais

Ilhas florestais comumente ocorrem em matriz de vegetações abertas, como os campos rupestres, no domínio Cerrado (Ribeiro & Walter 1998). As vegetações florestais e campestres

coexistem em uma mesma altitude, indicando que fatores físicos e químicos do solo podem ser responsáveis pela distribuição das espécies arbóreas (Coelho *et al.* 2016, 2018). Os arquipélagos florestais suportam uma estrutura vegetal filogenética e funcionalmente distinta das paisagens abertas circundantes, contribuindo para a diversidade local e regional de espécies nos ecossistemas de altitude do domínio Cerrado (Coelho *et al.* 2018b). Ainda, em contraste com a vegetação campestre, a flora dessas vegetações é constituída por espécies recorrentes em regiões distintas das que estão inseridas (Meguro *et al.* 1996), abrigando muitas espécies típicas de florestas úmidas (Ribeiro & Walter 1998).

Dessas formações florestais, pode-se citar as florestas de galerias e ciliares. As florestas de galerias ocorrem quando associadas a pequenos rios, com as copas das árvores cobrindo todo o curso d'água (Ribeiro & Walter 1998). Já as florestas ciliares são definidas quando a formação vegetal encontra-se associada a rios de médio ou grande porte e a copa das árvores não cobre todo o curso d'água (Ribeiro & Walter 1998). Uma vez que essas fitofisionomias estão intimamente associadas aos cursos d'água, ao contrário dos campos rupestres, pouco ou nada sofrem com restrições hídricas (Coelho *et al.* 2016).

Do ponto de vista das interações ecológicas, essas florestas podem atuar como refúgio e/ou locais de nidificação para a fauna local, levando a um fluxo de animais entre fitofisionomias campestres e florestais (Pereira *et al.* 2017, Coelho *et al.* 2018). Diante da alta mobilidade dos beija-flores e diferentes estratégias de forrageio adotadas de acordo com as variações na disponibilidade de recursos (Wolf *et al.* 1976, Stiles 1978b), a abordagem das interações beija-flores-plantas em uma matriz vegetacional de manchas florestais e vegetações campestres pode ajudar a elucidar a dinâmica dessas comunidades nesses ecossistemas altamente heterogêneos (Rodrigues & Rodrigues 2015). Adicionalmente, amostragens dessas interações mutualísticas em diferentes faixas de ocorrência de campos rupestres e suas ilhas florestais associadas podem atuar na ampliação do conhecimento desses ecossistemas, visto que muitos estudos concentram-se na Cadeia do Espinhaço (e.g. Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014, Queiroz 2018).

Parque Nacional da Serra da Canastra

O Parque Nacional da Serra da Canastra (PNSC) é uma Unidade de Conservação (UC) federal localizada no sudoeste do estado de Minas Gerais, abrangendo 197.787 hectares decretados, dos quais apenas 71.525 hectares estão com a situação fundiária regularizada (Ibama 2005, Fieker *et al.* 2014). O PNSC está inserido no domínio morfoclimático e fitogeográfico do Cerrado e abriga fitofisionomias savânicas e campestres de campo limpo,

campo úmido e campo rupestre, entremeadas, por vezes, por formações florestais de matas de galeria, matas ripárias e capões de matas (Ibama 2005, Fieker *et al.* 2014). Sua formação geográfica é caracterizada por um relevo montanhoso de vales e serras, com chapadões entre 1.000 e 1.400m de altitude, formando paredões verticais, a exemplo do Chapadão da Canastra, um marco geográfico que deu origem ao nome da região (Fieker *et al.* 2014).

Grande parte dos estudos desenvolvidos no PNSC envolve levantamentos florísticos (e.g. Nakajima & Semir 2001) os quais ressaltam a alta riqueza da região, com ocorrência de muitas espécies endêmicas: Em um levantamento realizado na década de 90, das 768 espécies distribuídas em 73 famílias identificadas, as maiores riquezas e endemismo de espécies referem-se às famílias Asteraceae, Melastomataceae, Fabaceae e Velloziaceae (Romero & Nakajima 1999). Desde então, novos levantamentos trouxeram à luz mais registros de ocorrência, bem como de espécies até então desconhecidas, endêmicas da região (e.g. Romero & Goldenberg 1999, Farinaccio & Mello-Silva 2005, Cardoso *et al.* 2020). Os estudos de biologia reprodutiva e interações entre a flora e polinizadores, entretanto, são escassos e os estudos existentes se concentram em uma única família ou espécie botânica (Fracasso 2008, Santos *et al.* 2010, Menezes 2015, Aranguren *et al.* 2018).

Apesar da conhecida riqueza florística e alto grau de endemismo (Romero & Nakajima 1999), o PNSC tem enfrentado ameaças antrópicas a sua conservação, como ocorrência de incêndios de origem criminosa, turismo predatório e invasão de espécies exóticas (Ibama 2005, Batista *et al.* 2018, Cunha *et al.* 2020). Assim, se fazem necessários estudos que integrem a comunidade vegetal e seus visitantes florais à luz do reconhecimento dos campos rupestres como um ecossistema, como vem sendo feito para os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (e.g. Machado *et al.* 2007, Carstensen *et al.* 2014, 2016, Rodrigues & Rodrigues 2014, 2015). Com efeito, até onde sabemos nenhuma investigação sobre os beija-flores e seus recursos florais foi desenvolvido no PNSC, lacuna que nos propusemos a preencher neste estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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(2): 129-134.
- ALVES, R. J. V. & KOLBEK, J. 1994. Plant species endemism in savanna vegetation on table mountains (Campo Rupestre) in Brazil. *Vegetatio* 113(2): 125-139.
- ALVES, R., SILVA, N. G., OLIVEIRA, J. A., & MEDEIROS, D. 2014. Circumscribing campo rupestre–megadiverse Brazilian rocky montane savanas. *Braz. J. Biol.* 74(2): 355-362.
- AONA, L. Y. S., MACHADO, M., PANSARIN, E. R., DE CASTRO, C. C., ZAPPI, D., & MARIA DO CARMO, E. 2006. Pollination biology of three Brazilian species of

- Micranthocereus Backeb.(Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 2006(24): 39-52.
- ARANGUREN, Y., PŁACHNO, B. J., STPICZYŃSKA, M., & MIRANDA, V. F. O. 2018. Reproductive biology and pollination of the carnivorous *Genlisea violacea* (Lentibulariaceae). *Plant Biology* 20(3): 591-601.
- ARAÚJO, F. P., SAZIMA, M. & OLIVEIRA, P. E. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant Syst. Evol.* 299(6): 1119-1133.
- BALDOCK, K. C., GODDARD, M. A., HICKS, D. M., KUNIN, W. E., MITSCHUNAS, N., MORSE, H., OSGATHORPE, L. M., ROBERTSON, K. M., SCOTT, A. V., STANICZENKO, P. P. A., STONE, G. N., VAUGHAN, I. P. & MEMMOTT, J. 2019. A systems approach reveals urban pollinator hotspots and conservation opportunities. *Nat. Ecol. Evol.* 3(3): 363-373.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P. & OLESEN, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*. 312(5772): 431-433.
- BASTOLLA, U., FORTUNA, M. A., PASCUAL-GARCÍA, A., FERRERA, A., LUQUE, B., & BASCOMPTE, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*. 458(7241): 1018-1020.
- BATISTA, E. K. L., RUSSELL-SMITH, J., FRANÇA, H., & FIGUEIRA, J. E. C. 2018. An evaluation of contemporary savanna fire regimes in the Canastra National Park, Brazil: Outcomes of fire suppression policies. *J. environ. Manage.* 205: 40-49.
- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 21:399-422.
- BROSI, B. J., NIEZGODA, K., & BRIGGS, H. M. 2017. Experimental species removals impact the architecture of pollination networks. *Biol. Lett.* 13(6): 20170243.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-Pollinated Floras at Three Atlantic Forest Sites 1. *Biotropica*. 32(4b): 824-841.
- CARDOSO, P. H., CABRAL, A., SANTOS-SILVA, F., & SALIMENA, F. R. G. 2020. Verbenaceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 71: e03072018
- CARSTENSEN, D. W., SABATINO, M. & MORELLATO, L. P. C. 2016. Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant-pollinator networks across space. *Ecology*. 97(5): 1298-1306.
- CARSTENSEN, D. W., SABATINO, M., TRØJELSGAARD, K., & MORELLATO, L. P. C. 2014. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One* 9(11): e112903.
- CHRISTIANINI, A. V., FORZZA, R. C.; BUZATO, S. 2013. Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Plant Biology* 15(2): 360-368.
- COELHO, A. G. 2013. A comunidade de plantas utilizada por beija-flores no sub-bosque de um fragmento de Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Feira de Santana.

- COELHO, M. S., CARLOS, P. P., PINTO, V. D., MEIRELES, A., NEGREIROS, D., MORELLATO, L. P. C., & FERNANDES, G. W. 2018b. Connection between tree functional traits and environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. *Flora* 238: 51-59.
- COELHO, M. S., DE SIQUEIRA NEVES, F., PERILLO, L. N., MORELLATO, L. P. C., & FERNANDES, G. W. 2018. Forest archipelagos: a natural model of metacommunity under the threat of fire. *Flora* 238: 244-249.
- COELHO, M. S., FERNANDES, G. W., PACHECO, P., DINIZ, V., MEIRELES, A., DOS SANTOS, R. M., ... & NEGREIROS, D. 2016. Archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands: new insights and perspectives. In *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil* (Fernandes G., ed.). Springer, Cham, p. 129-156.
- CONCEIÇÃO, A. A. & PIRANI, J. R. 2005. Delimitação de habitats em campos rupestres na Chapada Diamantina, Bahia: substratos, composição florística e aspectos estruturais. *Bol. Bot. Univ. São Paulo*, 23(1): 85-111.
- CRONK, Q., & OJEDA, I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *J. Exp. Bot.*, 59(4): 715-727.
- CUNHA, I. L. D., REIS, M. G., FIEKER, C. Z., & DIAS, M. M. 2020. Sazonalidade do Tapaculo-de-Brasília (*Scytalopus novacapitalis*) e ocupação de área em ambientes ripários de altitude após queimadas não naturais e invasão por javaporco no Parque Nacional da Serra da Canastra, Brasil. *Braz. J. Biol.*
- DALSGAARD, B., GONZÁLEZ, A. M. M., OLESEN, J. M., OLLERTON, J., TIMMERMANN, A., ANDERSEN, L. H., & TOSSAS, A. G. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia*, 159(4): 757-766.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London.
- FARINACCIO, M. A. & MELLO-SILVA, R. 2004. Asclepiadoideae (Apocynaceae) do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 22(1): 53-92.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R. K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, 18(4): 779-795.
- FERNANDES, G. Wilson. 2016. The megadiverse rupestrian grassland. In: *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil* (Fernandes, G., ed.). Springer, Cham., p. 3-14.
- FERREIRA, C., MARUYAMA, P. K., & OLIVEIRA, P. E. 2016. Convergence beyond flower morphology? Reproductive biology of hummingbird-pollinated plants in the Brazilian Cerrado. *Plant Biology*, 18(2), 316-324.
- FIEKER, C. Z., REIS, M. G. & BRUNO, S. F. 2014. Guia de bolso: 100 aves do Parque Nacional da Serra da Canastra–MG. ICMBio, São Roque de Minas, p. 124.
- FRACASSO, C. M. 2008. Biologia da polinização e reprodução de espécies de Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra (MG). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.

- GÉLVEZ-ZÚÑIGA, I., NEVES, A. C., TEIXIDO, A. L., & FERNANDES, G. W. 2018. Reproductive biology and floral visitors of *Collaea cipoensis* (Fabaceae): an endemic shrub of the rupestrian grasslands. *Flora* 238: 129-137.
- GIULIETTI, A. M., PIRANI, J. R., & HARLEY, R. M. 1997. Espinhaço range region eastern Brazil. In: *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation* (Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos J., Hamilton, A.C., eds.). World Wide Fund for Nature/World Conservation Union, Cambridge, p. 397-409.
- GRANT, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution*, 82-97.
- HOPPER, S. D. 2009. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant Soil*. 322(1-2): 49-86.
- HOPPER, S. D., SILVEIRA, F. A.O. & FIEDLER, P. L. 2016. Biodiversity hotspots and Ocbil theory. *Plant Soil*. 403(1-2): 167-216.
- IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente. 2005. Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra da Canastra. 2005. IBDF, Brasília. 799p.
- JACOBI, C. M. & SARTO, M. C. L. 2007. Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil. *Acta Bot. Bras.* 21(2): 325-333.
- JAMES, W. O. & CLAPHAM, A. R. 1935. *The biology of flowers*. Clarendon Press, Oxford.
- MACHADO, A. O. & OLIVEIRA, P. E. 2015. Diversidade beta de plantas que oferecem néctar como recurso floral aos beija-flores em cerrados do Brasil Central. *Rodriguésia* 66(1): 1-19.
- MACHADO, C. G., COELHO, A. G., SANTANA, C. S., & RODRIGUES, M. 2007. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. *Rev. Bras. Ornitol.* 15(2): 267-279.
- MARUYAMA, P. K., OLIVEIRA, G. M., FERREIRA, C., DALSGAARD, B., & OLIVEIRA, P. E. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*. 100(11): 1061-1068.
- MARUYAMA, P. K., VIZENTIN-BUGONI, J., OLIVEIRA, G. M., OLIVEIRA, P. E., & DALSGAARD, B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* 46(6): 740-747.
- McGUIRE, J. A., WITT, C. C., REMSEN JR, J. V., CORL, A., RABOSKY, D. L., ALTSHULER, D. L., & DUDLEY, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Curr. Biol.*, 24(8): 910-916.
- MCGUIRE, J. A., WITT, C. C., REMSEN, J. V., DUDLEY, R., & ALTSHULER, D. L. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *J. Ornithol.*, 150(1): 155-165.
- MEGURO, M., PIRANI, J. R., DE MELLO-SILVA, R. E. N. A. T. O., & GIULIETTI, A. M. 1996. Caracterização florística e estrutural de matas ripárias e capões de altitude da Serra do Cipó, Minas Gerais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 15: 13-29.
- MENEZES, C. G. 2015. Sistemática, evolução e biologia reprodutiva de *Utricularia* com ênfase para *Utricularia amethystina* Salzm. Ex A. St.-Hil. & Girard (Lentibulariaceae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista.

- MUCINA, L. & WARDELL-JOHNSON, G. W. 2011. Landscape age and soil fertility, climatic stability, and fire regime predictability: beyond the OCBIL framework. *Plant Soil*. 341(1-2): 1-23.
- MUCINA, L. 2018. Vegetation of Brazilian campos rupestres on siliceous substrates and their global analogues. *Flora* 238: 11-23.
- MÜLLER, F. 1877. Fritz Müller on flowers and insects. *Nature* 17(422):78-79.
- NAKAJIMA, J. N. & SEMIR, J. 2001. The Asteraceae in the Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brazil. *Braz. J. Bot.* 24(4): 471-478.
- OLLERTON, J. 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 48:353-376
- OLLERTON, J., WINFREE, R., & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120(3): 321-326.
- PASCUAL-GARCÍA, A., & BASTOLLA, U. 2017. Mutualism supports biodiversity when the direct competition is weak. *Nat. Commun.* 8(1): 1-13.
- PEREIRA, G. C. N., COELHO, M. S., BEIRAO, M. D. V., BRAGA, R. F., & FERNANDES, G. W. 2017. Diversity of fruit-feeding butterflies in a mountaintop archipelago of rainforest. *Plos One*. 12(6): e0180007.
- QUEIROZ, S. N. P. 2018. Dinâmica temporal e funcional da rede de interações entre plantas e beija-flores no Campo Rupestre da Serra do Espinhaço, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri .
- RAPINI, A., RIBEIRO, P. L., LAMBERT, S. & PIRANI, J. R. 2008. A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade* 4(1-2): 16-24.
- RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: ambiente e flora* (Sano, S.M., Almeida, S.P., eds.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p. 89-166..
- ROCCA, M. A. & SAZIMA, M. 2007. Ornitofilia em Mata Atlântica de encosta: sub-bosque versus dossel. *Rev. Bras. Biociênc.*, 5: 849-851.
- RODRIGUES, L. C. & RODRIGUES, M. 2014. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern Brazilian mountaintops: species composition and seasonality. *Braz. J. Biol.* 74(3): 659-676.
- RODRIGUES, L. C., & RODRIGUES, M. 2015. Floral resources and habitat affect the composition of hummingbirds at the local scale in tropical mountaintops. *Braz. J. of Biol.* 75(1): 39-48.
- ROMERO, R. & GOLDENBERG, R. 1999. A new species of *Miconia* (Melastomataceae) from Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Novon* 9: 98-100.
- ROMERO, R. & NAKAJIMA, J. N. 1999. Espécies endêmicas do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Braz. J. Bot.* 22: 259-265.
- SANTANA, C. S. & MACHADO, C. G. 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Braz. J. Bot.* 33(3): 469-477.

- SANTOS, A. P. M., ROMERO, R. & OLIVEIRA, P. E. A. M. 2010. Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae): endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Braz. J. Bot.* 33(2): 333-341.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Bot. Acta.* 103(1): 83-86.
- SAZIMA, M. 1977. Hummingbird pollination of *Barbacenia flava* (Velloziaceae) in the Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Flora* 166(3): 239-247.
- SILVEIRA, F. A., NEGREIROS, D., BARBOSA, N. P., BUISSON, E., CARMO, F. F., CARSTENSEN, D. W., CONCEIÇÃO, A. A., CORNELISSEN, T. G., ECHTERNACHT, L., FERNANDER, G. W., GARCIA, Q. S., GUERRA, T. J., JACOBI, C. M., LEMOS-FILHO, J. P., LE STRADIC, S., MORELLATO, L. P. C., NEVES, F. S., OLIVEIRA, R. S., SCHAEFER, C. E., VIANA, P. L. & LAMBERS, H. 2016 Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil.* 403(1-2): 129-152.
- STILES, F. G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Am. zool.* 18(4): 715-727.
- STILES, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10(3): 194-210.
- STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68(2): 323-351.
- WARDHAUGH, C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers ARTHROPOD-PLANT INTE. 9(6): 547-565.
- WOLF, L. L., STILES, F. G. & HAINSWORTH, F. Reed. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45(2): 349-379.
- ZANATA, T. B., DALSGAARD, B., PASSOS, F. C., COTTON, P. A., ROPER, J. J., MARUYAMA, P. K., FISCHER, E., SCHLEUNING, M., MARTÍN GONZÁLEZ, A. M., VIZENTIN-BUGONI, J., FRANKLIN, D.C., ABRAHAMCZYK, S., ALÁRCÓN, R., ARAUJO, A.C., ARAÚJO, F.P., AZEVEDO-JUNIOR, S.M., BAQUERO, A.C., BÖHNING-GAESE, K., CARSTENSEN, D.W., CHUPIL, H., COELHO, A.G., FARIA, R.R., HOŘÁK, D., INGVERSEN, T.T., JANEČEK, S., KOHLER, G., LARA, C., LAS-CASAS, F.M.G., LOPES, A.V., MACHADO, A.O., MACHADO, C.G., MACHADO, I.C., MAGLIANESI, M.A., MALUCELLI, T.S., MOHD-AZLAN, J., MOURA, A.C., OLIVEIRA, G.M., OLIVEIRA, P.E., ORNELAS, J.F., RIEGERT, J., RODRIGUES, L.C., ROSERO-LASPRILLA, L., RUI, A.M., SAZIMA, M., SCHMID, B., SEDLÁČEK, O., TIMMERMANN, A., VOLLSTÄDT, M.G.R., WANG, Z., WATTS, S., RAHBEK, C. & VARASSIN, I.G. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird–flower networks. *J Biogeogr.* 44(8):1891–1910.

OBJETIVOS GERAIS

O presente trabalho tem como principal objetivo caracterizar a comunidade de beija-flores e as plantas que visitam no Parque Nacional da Serra da Canastra.

Especificamente objetivamos (1) determinar a riqueza e abundância das espécies beija-flores que ocorrem na região, bem como suas variações sazonais e interações agonísticas intra e interespecíficas; (2) determinar quais são as espécies de plantas visitadas pelos beija-flores, caracterizando-as quanto a síndrome de polinização, hábito de vida e variações sazonais na floração; e (3) caracterizar como as interações desses grupos estão arrançadas considerando habitats de campos rupestres *sensu stricto* e manchas florestais (matas ripárias) imersas em vegetações campestres.

Para tanto, este trabalho está dividido em dois capítulos: o primeiro refere-se às caracterizações gerais das interações entre as comunidades de beija-flores e seus recursos florais nas duas fitofisionomias amostradas diante das variações na disponibilidade de recursos, ornitófilos e não ornitófilos e variações sazonais, isto é, entre a estação seca e chuvosa; o segundo capítulo propõe a avaliar essas interações entre campos rupestres e matas ripárias à luz da abordagem de redes ecológicas.

CAPÍTULO 1

Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em campos rupestres e matas ripárias do Parque Nacional da Serra da Canastra

Resumo

Interações mutualísticas entre beija-flores e plantas vêm sendo investigadas em diferentes ecossistemas e contextos ambientais. Nos campos rupestres *sensu lato*, um complexo vegetacional caracterizado pela elevada riqueza florística, muitas espécies endêmicas têm a participação dos beija-flores nos seus ciclos reprodutivos. Um dos ambientes bem representados por ecossistemas de campos rupestres *sensu lato* localiza-se no Parque Nacional da Serra da Canastra (PNSC), um dos maiores remanescentes nativos de ambientes campestres do domínio Cerrado e onde as interações entre beija-flores e plantas ainda não foram investigadas. Neste trabalho objetivamos investigar a dinâmica das interações entre beija-flores e plantas em duas fitofisionomias desses ecossistemas do domínio Cerrado: campos rupestres e ilhas florestais, representadas por matas ripárias. Durante um ano realizamos observações indivíduo-focal nas espécies em floração em quatro pontos do PNSC, cada fitofisionomia amostrada em duas localidades. Registramos as espécies de beija-flores visitantes, suas estratégias de forrageio, número de visitas e, quando presentes, interações agonísticas intra e interespecíficas. As riquezas das espécies de plantas exploradas pelos beija-flores nas duas fitofisionomias foram registradas, assim como suas síndromes de polinização e hábitos de vida. Ao longo de todo o ano registramos 24 espécies de plantas visitadas por dez espécies de beija-flores em todo o PNSC. Destas espécies de plantas, 54% são ornitófilas, uma proporção alta se comparada a outros estudos desenvolvidos no domínio Cerrado e coerente com a teoria OCBIL. As espécies visitadas foram pouco compartilhadas não só entre fitofisionomias, mas também entre os quatro pontos amostrados, devido à alta dissimilaridade florística dos ecossistemas de campos rupestres. Apesar da sazonalidade marcante dos campos rupestres, não registramos variações sazonais e fitofisionômicas na riqueza de plantas exploradas pelos beija-flores. A riqueza e abundância de beija-flores também não obteve padrão sazonal, mas variou entre as duas fitofisionomias amostradas, sendo maior na mata ripária. A maior riqueza e abundância dos beija-flores nesta fitofisionomia é associada à preferência de habitats campestres do beija-flor *Colibri serrirostris*, a espécie mais abundante e territorialista nas áreas estudadas, visitante das 12 espécies de plantas registradas nos campos rupestres, incluindo *Barbacenia lymansmithii*, espécie endêmica da Serra da Canastra. O total de visitas dos beija-flores nas

comunidades vegetais não variou em relação às fitofisionomias, estações anuais e síndrome ornitófila em comparação com a ausência desta síndrome de polinização. A diversidade de habitats, sobreposição de floração das espécies de plantas exploradas pelos beija-flores e uso de espécies não ornitófilas atuam na manutenção das quatro espécies de beija-flores residentes e a permanência desses animais na região pode cooperar com a polinização efetiva de plantas ornitófilas, como registrado para outros ambientes de Cerrado.

Palavras-chave: Interações mutualísticas. Campos rupestres. Matas ripárias. Beija-flores. Síndromes de polinização.

Abstract

Mutualistic interactions between hummingbirds and plants have been investigated in different ecosystems and environmental contexts. In rupestrian fields *sensu lato*, a vegetation complex characterized by high floristic richness, many endemic species have the participation of hummingbirds in their reproductive cycles. One of the environments well represented by rupestrian fields *sensu lato* ecosystems is located in the Serra da Canastra National Park (PNSC), one of the largest native remnants of open environments in the Cerrado domain and where the interactions between hummingbirds and plants have not yet been investigated. In this work we aim to investigate the dynamics of interactions between hummingbirds and plants in two phytophysiognomies of these Cerrado ecosystems: rupestrian fields and forest islands, represented by riparian forests. During one year we carried out individual-focal observations on the flowering species at four points of the PNSC, each phytophysiognomy sampled in two locations. We recorded the species of visiting hummingbirds, their foraging strategies, number of visits and, when present, intra and interspecific agonistic interactions. The richness of the plant species explored by hummingbirds in the two phytophysiognomies were recorded, as well as their pollination syndromes and life habits. Throughout the year, we recorded 24 species of plants visited by ten species of hummingbirds throughout the PNSC. Of these plant species, 54% are ornithophilous, a high proportion compared to other studies developed in the Cerrado domain and consistent with the OCBIL theory. The species visited were poorly shared not only between phytophysiognomies, but also among the four sampled points, due to the high floristic dissimilarity of the rupestrian field ecosystems. Despite the remarkable seasonality of the rupestrian fields, we do not register seasonal and phytophysiognomic variations in the richness of plants exploited by hummingbirds. The richness and abundance of hummingbirds did not obtain a seasonal pattern either, but it varied between the two phytophysiognomies sampled,

being greater in the riparian forest. The greater richness and abundance of hummingbirds in this phytophysiognomy is associated with the preference for open habitats of the hummingbird *Colibri serrirostris*, the most abundant and territorial species in the studied areas, visiting the 12 species of plants recorded in the rupestrian fields, including *Barbacenia lymansmithii*, endemic species of Serra da Canastra. The total number of visits by hummingbirds to plant communities did not vary in relation to phytophysiognomies, annual seasons and ornithophilic syndrome compared to the absence of this pollination syndrome. The diversity of habitats, overlapping flowering of plant species exploited by hummingbirds and the use of non-ornithophilous species act in the maintenance of the four resident hummingbird species and the permanence of these animals in the region can cooperate with the effective pollination of ornithophilous plants, as recorded for other Cerrado environments.

Keywords: Mutualistic interactions. Rupestrian fields. Riparian forests. Hummingbirds. Pollination syndromes.

1. Introdução

As interações mutualísticas entre beija-flores e plantas vêm sendo investigadas em diferentes ecossistemas e contextos ambientais (Cotton 1998, Buzato *et al.* 2000, Leal *et al.* 2006, Machado 2009, Rodrigues & Araujo 2011, Rodrigues & Rodrigues 2014, Fonseca *et al.* 2015). Essas abordagens concentram-se, sobretudo, na América Central (Wolf *et al.* 1976, Dalsgaard *et al.* 2009) e na América do Sul, nesta, principalmente no domínio da Mata Atlântica (e.g. Sazima *et al.* 1996, Rocca-de Andrade *et al.* 2006, Bergamo *et al.* 2016). O aumento das investigações em outras formações vegetais, tais como do domínio Cerrado, tem elucidado diferentes características dessas interações mutualísticas, como beija-flores dependendo menos de espécies ornitófilas para obtenção de recursos alimentares (e.g. Maruyama *et al.* 2013, Machado & Oliveira 2015). Além disso, dada a alta diversidade de fitofisionomias do Cerrado (Ribeiro & Walter 1998), a composição e dinâmica das interações entre beija-flores e plantas também podem ser diversas. Embora nos últimos anos muitos estudos desses estudos tenham sido conduzidos no Cerrado (e.g. Araújo *et al.* 2013, Maruyama *et al.* 2013, Ferreira *et al.* 2016) alguns ambientes que podem ocorrer imersos no domínio permanecem pouco explorados, como os campos rupestres.

O campo rupestre *sensu lato* (Silveira *et al.* 2016) ocorre, geralmente, acima dos 900 m de altitude nos domínios morfoclimáticos e fitogeográficos do Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica (Giulietti *et al.* 1997, Alves *et al.* 2014). Trata-se de um complexo vegetacional

montanhoso antigo e climaticamente estável, marcado pela alta riqueza vegetal que abriga muitas espécies endêmicas (Giulietti *et al.* 1997, Alves *et al.* 2014, Silveira *et al.* 2016).

Das estratégias reprodutivas vegetais nos campos rupestres, destaca-se a importância da polinização biótica (Conceição *et al.* 2007, Carstensen *et al.* 2014). Diante da alta heterogeneidade topográfica, característica dos campos rupestres, prevê-se baixa capacidade de dispersão de sementes, de modo que a polinização cruzada por animais de voo longo, tal como os beija-flores, é um mecanismo essencial para manutenção do fluxo gênico entre as populações vegetais (Hopper 2009, Hopper *et al.* 2016, Silveira *et al.* 2016). Nesse contexto, enquanto nas áreas adjacentes ocorrem aproximadamente 5% de espécies ornitófilas, nos campos rupestres essa proporção é de 12% (Silveira *et al.* 2016).

Mesmo que a síndrome da ornitofilia seja bem representada nos campos rupestres, os beija-flores também atuam como generalistas e a maior proporção de suas visitas florais são às espécies não ornitófilas (Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014), a exemplo do beija-flor *Augastes scutatus* (Temminck 1824), endêmico da porção mineira da Cadeia do Espinhaço e visitante frequente de flores não ornitófilas (Rodrigues & Rodrigues 2014, Queiroz 2018).

A heterogeneidade ambiental dos campos rupestres pode influenciar a dinâmica das interações entre animais e flores. De fato, a alta variabilidade nessas interações pode existir até mesmo quando uma só fitofisionomia é avaliada (Carstensen *et al.* 2014). Adicionalmente, considerando variações explícitas na paisagem, como as manchas florestais imersas em vegetações campestres, a preferência por habitat também pode influenciar nos padrões de interações (Rodrigues & Rodrigues 2015). Entretanto, são poucos os estudos que tratam das interações entre beija-flores e plantas nesses ecossistemas considerando ambientes campestres e formações florestais associadas (Rodrigues & Rodrigues 2014, 2015).

Do ponto de vista das interações ecológicas, as manchas florestais podem atuar como refúgio e/ou locais de nidificação para a fauna local, levando a um fluxo de animais entre fitofisionomias campestres e florestais (Pereira *et al.* 2017, Coelho *et al.* 2018). Diante da alta mobilidade dos beija-flores e diferentes estratégias de forrageio adotadas de acordo com as variações na disponibilidade de recursos (Wolf *et al.* 1976, Stiles 1978), a abordagem das interações beija-flores-plantas em uma matriz vegetacional de manchas florestais e vegetações campestres pode ajudar a elucidar a dinâmica dessas comunidades nesses ecossistemas altamente heterogêneos (Rodrigues & Rodrigues 2015).

No Parque Nacional da Serra da Canastra (PNSC), onde formações campestres são predominantes, ocorrem ilhas ou manchas florestais associadas a nascentes e cursos d'água (Ibama 2005). Tal como outros ecossistemas de campos rupestres, os levantamentos florísticos nessas formações apontaram, além da grande riqueza, a ocorrência de muitas espécies endêmicas e espécies até então desconhecidas (Romero & Nakajima 1999, Nakajima & Semir 2001, Romero *et al.* 2002, Farinaccio & de Mello-Silva 2004, Carvalho-Silva & Guimarães 2009, Cardoso *et al.* 2020). Entretanto, são escassos os estudos sobre interações mutualísticas com a comunidade vegetal. Somente algumas investigações a respeito da polinização biótica foram realizadas e, ainda, restritas a uma única família ou espécie botânica (Fracasso 2008, Santos *et al.* 2010, Menezes 2015, Aranguren *et al.* 2018).

Neste estudo, objetivamos identificar os beija-flores e as plantas visitadas por estas aves em campos rupestres *sensu stricto* e manchas florestais, representadas por matas ripárias, no PNSC. Especificamente buscamos determinar (1) a riqueza e abundância das espécies beija-flores que ocorrem na região; (2) as variações sazonais e fitofisionômicas da riqueza, abundância e das interações mutualísticas e agonísticas intra e interespecíficas dos beija-flores; (3) quais são as espécies de plantas visitados pelos beija-flores nos campos rupestres e matas ripárias; (4) variações sazonais na riqueza de espécies de plantas ornitófilas e não ornitófilas exploradas pelos beija-flores.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

Este estudo foi conduzido no Parque Nacional da Serra da Canastra (PNSC), no município de São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil (Figura 1). Trata-se de uma Unidade de Conservação (UC) federal localizada na porção sudoeste do estado de Minas Gerais, compreendendo cerca de 200.000 hectares decretados (3 de abril de 1972 decreto n.º 70.355), dos quais 43.67% corresponde ao município de São Roque de Minas (Ibama 2005). O clima regional é caracterizado pela sazonalidade marcante, com invernos secos (estação seca, de maio a setembro) e verões chuvosos (estação chuvosa, de outubro a março) (Ibama 2005). A precipitação média anual é de 1.200 mm a 1.800 mm e a temperatura média anual é de 22°C a 23°C (Ibama 2005).

O PNSC está inserido no domínio fitogeográfico e morfoclimático do Cerrado e abrange diferentes fitofisionomias de formações campestres, savânicas e florestais (Ibama 2005, Fieker *et al.* 2014). Nosso estudo foi realizado no planalto denominado Chapadão da Canastra, onde

as cotas altimétricas variam em média entre 1.100 m e 1.490 m (Ibama 2005). Das formações nesse planalto, pode-se citar fitofisionomias de campo sujo, campo rupestre, campo limpo e manchas florestais, como capões de mata, matas ripárias e matas de galeria (Fieker *et al.* 2014). Realizamos nossas amostragens em duas dessas fitofisionomias, campos rupestres e matas ripárias, em duas áreas da região leste do Chapadão da Canastra, denominadas Área 1 e Área 2. As áreas encontram-se separadas por aproximadamente 10 km e cada uma delas foi amostrada em uma fitofisionomia de campo rupestre e outra de mata ripária (Figura 2).

A Área 1 está localizada próxima a nascente do rio São Francisco (campo rupestre, 1.313 m de elevação, 46°25.357'O e 20°15.595'S; mata ripária, 1.367 m de elevação, 46°26.921'O, 20°14.212'S). A Área 2 está localizada na parte superior da cachoeira Casca d'Anta (campo rupestre, 1.203 de elevação, 46°31.4781'O, 20°17.848'S; mata ripária, 1.164 de elevação, 46°31.347'O, 20°17.848'S). De modo geral, nos campos rupestres observamos predomínio de espécies botânicas das famílias Poaceae, Melastomataceae, Asteraceae, Velloziaceae e Eriocaulaceae. Já nas matas ripárias as famílias mais representativas em espécies são Annonaceae, Vochysiaceae, Rubiaceae e Arecaceae.

2.2 Coleta de dados

De novembro de 2018 a outubro de 2019 realizamos 11 expedições mensais ao PNSC, em um intervalo de 30 a 35 dias. Cada amostragem correspondeu a quatro dias de coleta nos quatro pontos (Figura 1). Cada ponto de coleta foi amostrado durante o período da manhã e à tarde, totalizando aproximadamente 300 horas de esforço amostral. Nos campos rupestres, nas duas áreas amostradas, percorremos transectos fixos de aproximadamente 200 m. Já nas matas ripárias a amostragem variou de acordo com a extensão de suas bordas e viabilidade de adentrar o fragmento, de modo que na mata ripária da Área 1 o transecto contou com aproximadamente 80 m e na mata ripária da Área 2, com 100 m.

Durante as coletas, realizamos observações das espécies cujas flores são visitadas pelos beija-flores, ornitófilas ou não, através do método indivíduo-focal (Altmann 1974), cada focal aos indivíduos florais realizado durante 30 minutos.

Consideramos plantas ornitófilas aquelas com flores de antese diurna, inodoras, com coloração conspícua das pétalas, sépalas ou brácteas e com oferta de néctar de baixa concentração de açúcares (Faegri & van der Pijl 1979, Cronk & Ojeda 2008). Também registramos as formas de vida básica (arbusto, árvore, erva e liana lenhosas e não lenhosas)

(Gonçalves & Lorenzi 2007) e padrão de dispersão dos indivíduos, isto é, se agregados ou isolados (Machado & Rocca 2010).

As plantas visitadas pelos beija-flores foram coletadas ao fim de cada expedição para identificação no Herbário da Universidade Federal de São Carlos (SPSC), onde as amostras estão depositadas. A nomenclatura botânica das espécies seguiu *International Plant Name Index* (IPNI 2020) e as famílias botânicas estão de acordo com *Angiosperm Phylogeny Group IV* (Chase *et al.* 2016).

Também caracterizamos as espécies floridas potencialmente visitadas pelos beija-flores quanto a estimativas de padrão fenológico. As espécies floridas durante um ou dois meses foram classificadas como breve; entre três e cinco meses como intermediária e espécies floridas por mais de cinco meses tiveram sua floração classificada como extensa. Ainda, espécies com pausas esporádicas na floração foram classificadas como contínuas, floridas em mais de um ciclo anual foram classificadas como subanuais e espécies com um único ciclo de floração foram classificadas como anuais (adaptado de Newstrom *et al.* 2014). A concentração de néctar dos indivíduos em floração (açúcares hidrossolúveis) foi mensurada em campo com auxílio de um refratômetro de bolso.

Registramos todas as espécies de beija-flores que visitaram as plantas monitoradas. Consideramos como uma visita o forrageio a uma flor ou mais flores de um indivíduo vegetal em voo ininterrupto até o momento em que o beija-flor pousou ou se afastou do campo de observação. As visitas foram classificadas como legítimas, quando o acesso ao néctar foi feito através da abertura da corola e ilegítimas (pilhagem), quando os beija-flores obtiveram néctar sem entrar em contato com as estruturas reprodutivas da flor (Machado & Rocca 2010). A identificação das espécies de beija-flores foi realizada em campo com auxílio de bibliografia (Grantsau 2010). A nomenclatura taxonômica seguiu as recomendações do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO, Piacentini *et al.* 2015).

Os beija-flores registrados ao longo de todo o ano foram considerados residentes e os beija-flores não observados durante dois ou mais meses consecutivos foram classificados como ocasionais (Machado *et al.* 2007). Também registramos as interações agonísticas intra e interespecíficas realizadas pelos beija-flores, considerando agonísticas as manifestações agressivas, como perseguição e confronto corporal com outro animal (Machado & Rocca 2010).

2.3 Análise de dados

A ocorrência de espécies de beija-flores foi estimada a partir do número total de dias em que determinada espécie foi registrada, considerando as observações de mais de um indivíduo visto simultaneamente. A partir da ocorrência de espécies, calculamos a frequência de ocorrência dividindo o valor pelo total de dias de coleta (44) (Las-Casas *et al.* 2012).

Para avaliarmos se a riqueza de recursos florais, riqueza e frequência de ocorrência (abundância) de beija-flores e seus totais de visitas e interações agonísticas variam entre fitofisionomias, síndromes florais (presença e ausência da ornitofilia) e estação anual (seca e chuvosa), conduzimos testes de médias paramétricos de Student e não paramétricos de Wilcoxon-Mann-Whitney de acordo com a distribuição de probabilidade dos dados analisados (Zar 1999). Todas as análises foram conduzidas no ambiente computacional R (2020).

3. Resultados

3.1 Comunidades de plantas visitadas pelos beija-flores

Foram registradas 24 espécies de plantas distribuídas em 15 famílias visitadas pelos beija-flores no PNSC. A família com maior número de espécies foi Asteraceae (seis spp.), seguida por Bromeliaceae (três spp.) e Ericaceae (três spp.). As demais famílias foram representadas por apenas uma espécie (Tabela 1, Figura 3). De modo geral, a mata ripária foi a fitofisionomia com o maior registro de espécies exploradas pelos beija-flores (14 spp.), enquanto o campo rupestre apresentou um número ligeiramente mais baixo (12 spp.). Considerando as duas áreas amostradas, as fitofisionomias contribuíram de maneira distinta na riqueza de plantas visitadas por beija-flores: na Área 1, o campo rupestre abarcou a maior riqueza (seis spp.) em comparação com a mata ripária (quatro spp.); na Área 2 a maior riqueza foi registrada na mata ripária (10 spp.) em relação ao campo rupestre (sete spp.).

Apenas três espécies foram compartilhadas entre os pontos amostrados, sendo elas: *Psittacanthus robustus*, registrada na mata ripária e no campo rupestre da Área 2; *Hololepis pedunculata*, registrada no campo rupestre da Área 1 e na mata ripária da Área 2; e *Gaylussacia pseudogaultheria*, compartilhada entre as fitofisionomias de campos rupestres das duas áreas amostradas. As demais plantas foram exclusivas dos pontos de amostragem (Tabela 1).

Em todo o PNSC 54% das plantas registradas são ornitófilas. Apenas uma espécie, *Wunderlichia mirabilis*, foi classificada como quiropterófila e onze espécies se encaixam na síndrome entomófila (Tabela 1). De modo geral, a mata ripária registrou a maior riqueza de espécies ornitófilas (nove spp.) em comparação com o campo rupestre (sete spp.). Considerando as duas áreas amostradas, na Área 1 o campo rupestre registrou a maior riqueza ornitófila (cinco

spp.), enquanto na Área 2 a maior riqueza de espécies ornitófilas foi registrada na mata ripária (sete spp.).

Formas arbóreas e arbustivas predominaram na mata ripária (quatro spp.), já no campo rupestre registramos maior riqueza de espécies arbustivas e herbáceas (sete e quatro spp., respectivamente) (Tabela 1). Quanto ao padrão de distribuição dos indivíduos em floração, no campo rupestre a maior parte dos indivíduos estão distribuídos de modo agregado (sete spp.), seguido por indivíduos isolados (seis spp.). Na mata ripária, o padrão de distribuição de indivíduos predominante foi o esparso (sete spp.), seguido por indivíduos isolados ao longo do transecto (cinco spp.) (Tabela 1).

Das estimativas de padrão fenológico, no campo rupestre a maior parte das espécies teve seu período de floração classificado como extenso e anual e intermediário e anual (quatro spp.). Nas matas ripárias, a estimativa de padrão fenológico predominante foi a breve e anual (sete spp.), seguida por intermediária e anual (quatro spp.) (Tabela 2).

A estação seca foi mais rica em recursos explorados pelos beija-flores em comparação com a estação chuvosa (20 e 13 spp., respectivamente). Considerando as duas fitofisionomias, registramos uma riqueza ligeiramente maior no campo rupestre durante a estação seca (11 spp., das quais cinco são ornitófilas) em relação à mata ripária (10 spp., das quais sete são ornitófilas). Durante a estação chuvosa o maior registro de espécies foi registrado para a fitofisionomia de mata ripária (nove spp., das quais sete são ornitófilas) se comparada com o campo rupestre (seis spp., das quais cinco são ornitófilas). Dentre estas espécies, oito encontraram-se em período de floração durante as duas estações anuais (Tabela 2).

Não observamos diferenças significativas entre a riqueza de espécies visitadas nas diferentes fitofisionomias ($t = 0.1$, $df = 19.34$, $p\text{-valor} = 0.91$) e entre a estação seca e chuvosa ($t = -1.36$, $df = 8.68$, $p\text{-valor} = 0.2$). A riqueza de espécies ornitófilas registradas no PNSC foi significativamente maior em comparação com outras síndromes florais ($t = 3.09$, $df = 19$, $p\text{-valor} = 0.005$). Considerando a riqueza de espécies ornitófilas na estação seca e chuvosa, houve variação significativa apenas durante a estação chuvosa ($t = 3.48$, $df = 5.08$, $p\text{-valor} = 0.01$).

3.2 Beija-flores e suas interações com as plantas que exploram

As espécies vegetais foram exploradas por dez espécies de beija-flores: *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788), *Amazilia lactea* (Lesson, 1832), *Anthracothorax nigricollis* (Viellot, 1817), *Calliphlox amethystina* (Boddaert, 1783), *Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812), *Colibri serrirostris* (Veillot, 1816), *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788), *Heliomaster squamosus*

(Temminck, 1823), *Thalurania furcata* (Gmelin, 1788) e o único representante da subfamília Phaethornithinae, *Phaethornis pretrei* (Lesson & Delattre, 1839).

De modo geral, a maior riqueza de beija-flores no PNSC foi registrada na fitofisionomia de mata ripária (nove spp.) em comparação com o campo rupestre (sete spp.). Considerando as duas áreas amostradas, a riqueza de beija-flores na Área 1 foi ligeiramente maior no campo rupestre (cinco spp.) em comparação com a mata ripária (quatro spp.). Alternativamente, a riqueza da Área 2 foi maior na mata ripária (nove spp.) em relação ao campo rupestre (seis spp.) (Tabela 3).

Das espécies de beija-flores registradas, *C. lucidus*, *C. serrirostris*, *T. furcata* e *P. pretrei* foram classificadas como residentes. As demais espécies não foram observadas durante dois ou mais meses consecutivos e, portanto, consideradas não residentes. Os beija-flores mais abundantes no PNSC foram *C. serrirostris* (F.o. = 0.91), *C. lucidus* (F.o. = 0.52), *E. macroura* (F.o. = 0.41) e *P. pretrei* (F.o. = 0.29).

Os beija-flores mais abundantes no PNSC também foram os visitantes mais frequentes. *Colibri serrirostris* visitou o maior número de plantas (19 spp.), seguido por *C. lucidus* (12 spp.), *A. lactea* e *E. macroura* (seis spp.) e *P. pretrei* (cinco spp.). As demais espécies de beija-flores visitaram duas (*C. amethystina* e *H. squamosus*) ou uma (*A. fimbriata* e *A. nigricollis*) espécies de plantas. No campo rupestre a maioria das plantas monitoradas foram visitadas por *C. serrirostris* (12 spp.), das quais cinco foram exclusivamente visitadas por esta espécie; já na mata ripária o beija-flor que visitou o maior número de plantas foi *C. lucidus* (10 spp.), visitante exclusivo de uma planta desta fitofisionomia (Tabela 4).

Das plantas exploradas, as espécies que abarcaram a maior riqueza de beija-flores visitantes foram *P. robustus* (oito spp.), *H. pedunculata* (cinco spp.), *Justicia monticola* e *Qualea cordata* (quatro spp.). A maioria das plantas (12 spp.) foram visitadas por duas ou três espécies de beija-flores e oito plantas foram visitadas por apenas uma espécie de beija-flor (Tabela 4).

Registramos 39 interações agonísticas em todo o PNSC. Estas interações envolveram seis espécies de beija-flores, duas espécies de aves da ordem Passeriformes e uma espécie de invertebrado da ordem Lepidoptera. *Colibri serrirostris* foi o beija-flor com o maior registro de agressões e, portanto, hierarquicamente dominante. Este beija-flor também registrou o maior valor de interações intraespecíficas (14) (Tabela 5).

Registramos 653 visitas dos beija-flores nas espécies de plantas monitoradas. As plantas que receberam os maiores valores de visitas foram *Q. cordata* (28.48%), *P. robustus* (17.3%),

H. pedunculata (12.4%) e *J. monticola* (11.48%). Apenas uma espécie de planta, *Hillia parasitica*, teve suas flores visitadas ilegitimamente, estas visitas efetuadas pelas espécies de beija-flores *C. serrirostris* e *C. lucidus*. (Tabela 4).

A riqueza de beija-flores foi significativamente maior na fitofisionomia de mata ripária ($t = 2.15$, $df = 19.04$, $p\text{-valor} = 0.04$), assim como a abundância das espécies de beija-flores ($W = 6.840,5$, $p\text{-valor} = 0.004$). Em relação a estação seca e chuvosa, não observamos variações significativas da riqueza e abundância de beija-flores ($t = 0$, $df = 7,66$, $p\text{-valor} = 1$; $W = 5.791,5$, $p\text{-valor} = 0.58$, respectivamente). Os valores totais de visitas e de interações agonísticas também não variaram entre as duas fitofisionomias amostradas ($W = 3.518$, $p\text{-valor} = 0.6$; $W = 3.307$, $p\text{-valor} = 0.61$, respectivamente) e estações anuais ($W = 3.078$, $p\text{-valor} = 0.24$; $W = 3.240$, $p\text{-valor} = 0.3$, respectivamente). Além disso, os totais de visitas não variaram em relação à síndrome ornitófila em comparação com a ausência da ornitofilia ($W = 1.920$, $p\text{-valor} = 0.08$).

4. Discussão

4.1 Comunidade de espécies de plantas visitadas pelos beija-flores

Dentre os estudos que abordam as plantas visitadas pelos beija-flores em ecossistemas de campos rupestres, o registro de riqueza de recursos explorados no PNSC é menor se comparado com outras quatro áreas (entre 50 e 53 espécies ao sul e 36 espécies ao norte da Cadeia do Espinhaço; Vasconcelos & Lombardi 2001, Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014, Queiroz 2018). Em áreas degradadas de campos rupestres no sul da Cadeia do Espinhaço, o registro de espécies visitadas foi menor em comparação com o presente estudo (10 espécies, Vasconcelos & Lombardi 1999), evidenciando a importância do estabelecimento de áreas protegidas como o PNSC.

A menor riqueza de plantas exploradas por beija-flores no PNSC em comparação com outros ambientes de campos rupestres pode estar relacionada a diferentes esforços amostrais e a particularidades de áreas distintas, dado que os campos rupestres são caracterizados por alta heterogeneidade florística e abiótica (Giulietti, 1997, Neves *et al.* 2018). Por exemplo, dois dos estudos conduzidos na Cadeia do Espinhaço foram realizados durante 18 expedições ou mais (Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014). Além disso, o estudo de Rodrigues & Rodrigues (2014) amostrou fitofisionomias de campos rupestres, manchas florestais e também de campo limpo, onde seis espécies foram exclusivas desta fitofisionomia.

A riqueza de plantas utilizadas pelos beija-flores no PNSC, mesmo que baixa se comparada com outras áreas, merece atenção na dissimilaridade da composição florística, de

modo que apenas três espécies foram registradas em mais de um ponto amostrado neste estudo. Em ambientes de Cerrado de baixa altitude, observou-se maior número de espécies compartilhadas entre diferentes tipos vegetacionais do que aqui apresentado (Araújo *et al.* 2013). Já estudos desenvolvidos em campos rupestres também registraram poucas espécies compartilhadas entre diferentes formações vegetacionais (Rodrigues & Rodrigues 2014) e também em diferentes localidades de uma mesma fitofisionomia (Carstensen *et al.* 2014). A dissimilaridade na composição florística dos campos rupestres é atribuída à heterogeneidade ambiental e especificidade dos solos, que influencia diretamente na composição vegetal (Conceição & Giuliatti 2002, Silveira *et al.* 2016, Mota *et al.* 2018, Neves *et al.* 2018).

A maioria das plantas exploradas pelos beija-flores no PNSC apresenta síndrome da ornitofilia. Este e outros estudos desenvolvidos em campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014) apresentam maior proporção de espécies ornitófilas visitadas por beija-flores se comparados com ambientes de Cerrado em baixa altitude (Oliveira & Gibbs, 2000, Barbosa & Sazima 2008, Araújo *et al.* 2011, Maruyama *et al.* 2013, Machado & Oliveira 2015) e Caatinga (Las-casas *et al.* 2012, Leal *et al.* 2006), dois dos domínios em que os campos rupestres estão inseridos (Silveira *et al.* 2016). A maior proporção de espécies ornitófilas em relação à vegetação adjacente é coerente com a teoria OCBIL. Dentre as previsões desta teoria, tem-se que diante da alta heterogeneidade ambiental e baixa capacidade de dispersão de sementes, mecanismos que reduzam a endogamia nas comunidades vegetais de campos rupestres se tornam importantes, a exemplo da polinização cruzada por vetores altamente móveis, como beija-flores (Hopper 2009, Hopper *et al.* 2016, Silveira *et al.* 2016).

Das plantas ornitófilas utilizadas pelos beija-flores, a maior porcentagem de espécies foi registrada na mata ripária, o que também foi observado em manchas florestais da Serra do Espinhaço (Rodrigues & Rodrigues 2014). A maior densidade vegetacional nas matas ripárias pode possibilitar o desenvolvimento de determinadas formas de vida, tal como espécies epífitas (Rodrigues & Rodrigues 2014). De fato, nesta fitofisionomia registramos duas espécies epífitas de Bromeliaceae, uma família botânica tipicamente ornitófila, que tem beija-flores como seus principais polinizadores (Kessler *et al.* 2020, Krömer *et al.* 2006).

Ambientes altamente heterogêneos e sazonais, como os campos rupestres, podem contribuir de modo desproporcional no que diz respeito à disponibilidade de recursos aos beija-flores para as diferentes fitofisionomias (Araújo 2010). Na mata ripária a proporção de espécies ornitófilas e não ornitófilas exploradas pelos beija-flores foi similar entre as duas estações; já

no campo rupestre observamos um pico de espécies não ornitófilas visitadas durante a estação seca. Além disso, três espécies ornitófilas floriram na mata ripária em meados do período seco. Nestas fitofisionomias, há menor restrição hídrica em comparação com os campos rupestres, uma vez que estão associadas a cursos d'água (Coelho *et al.* 2016). Assim, nas matas ripárias há menor influência da sazonalidade em comparação com os campos rupestres, onde a floração de espécies ornitófilas está mais associada ao regime de chuvas (Conceição *et al.* 2007).

Mesmo que encontradas diferenças na riqueza de espécies nas duas fitofisionomias amostradas em relação às estações anuais, considerando todo o PNSC registramos alta sobreposição de floração nas plantas utilizadas pelos beija-flores, consistentemente ao relatado para outras áreas de campos rupestres na Cadeia do Espinhaço (Vasconcelos & Lombardi 2001, Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014, Queiroz 2018), Caatinga (Machado *et al.* 2009) e Cerrado (Araújo *et al.* 2013). A disponibilidade de plantas que oferecem néctar aos beija-flores ao longo do ano, independente da síndrome floral, é importante para a manutenção destes polinizadores na comunidade (Machado *et al.* 2007, Araújo *et al.* 2013, Rodrigues & Rodrigues 2014). No PNSC, as flores de todas as espécies foram visitadas através da abertura da corola (exceto a espécie esfingófila *H. parasitica*), independente da síndrome de polinização. Portanto, os beija flores podem estar atuando como polinizadores efetivos de muitas das espécies registradas, incluindo *B. lymanmithii*, endêmica da Serra da Canastra (Mello-Silva & Menezes 1999), e que, apesar de ser espécie melitófila, foi exclusivamente visitada de forma legítima por *C. serrirostris*, como registrado em outras velociáceas de diversas áreas de campo rupestre (Sazima 1977, Sazima & Sazima 1990, Rodrigues & Rodrigues 2014).

4.2 Beija-flores e suas interações com a comunidade de plantas que visitam.

As espécies de beija-flores registradas possuem ampla distribuição geográfica, à exceção de *H. squamosus*, com distribuição restrita à porção oriental do Brasil (Sick 1997). Essas espécies, salvo *P. pretrei*, pertencem a subfamília Trochilinae; o padrão de diversidade da troquilofauna com predomínio de troquilíneos e apenas uma ou duas espécies de fetornitíneos também ocorre em outras áreas de Cerrado de baixa altitude e em campos rupestres, áreas essas que também têm riqueza da troquilofauna semelhante àquela observada no PNSC (Justino *et al.* 2012, Araújo *et al.* 2013, Machado 2014, Maruyama *et al.* 2013, Matias *et al.* 2016). Na área investigada no presente estudo, registramos cerca de 28% das espécies de beija-flores do domínio Cerrado (Macedo 2002) e 71% das espécies de beija-flores registradas em toda a área do PNSC e arredores (Ibama 2005), aumentando o registro

documentado de beija-flores no PNSC em duas espécies, com as observações de *A. fimbriata* e *A. nigricollis*.

De modo geral, os beija-flores não restringiram sua ocorrência a determinada fitofisionomia, entretanto algumas espécies foram observados em único ponto: *A. fimbriata*, *A. nigricollis* e *H. squamosus* foram avistadas apenas em mata ripária e *C. amethystina* foi observada apenas no campo rupestre, ambas as fitofisionomias localizadas na Área 2. Na Área 2 o campo rupestre e a mata ripária encontram-se intimamente associadas (Figura 1), portanto, provavelmente os indivíduos transitam nestas fisionomias, sobretudo devido à alta mobilidade, de acordo com a disponibilidade de alimentos, que possuem (Wolf *et al.* 1976, Stiles 1978).

Apesar da similaridade na riqueza de beija-flores nas duas fitofisionomias, algumas espécies apresentaram diferentes padrões de interação entre campo rupestre e mata ripária. *Colibri serrirostris* é uma destas espécies e visitou maior número de plantas no campo rupestre, de acordo com sua preferência por paisagens abertas (Sick 2001). Nesta fitofisionomia, as flores de *H. pedunculata* e *G. pseudogaultheria*, que estão entre os maiores valores de visitas de *C. serrirostris*, se mostraram importantes recursos para a permanência desse beija-flor residente do PNSC, devido aos longos períodos de floração. O maior valor de visitas da espécie *C. serrirostris*, entretanto, foi registrado na mata ripária, onde a maior parte das visitas ocorreu nas flores de *Q. cordata*. Outras plantas da família Vochysiaceae também foram reportadas como importantes recursos alimentares para os beija-flores em áreas de Cerrado (Araújo *et al.* 2013, Maruyama *et al.* 2013, Machado & Oliveira 2015) e também de campos rupestres (Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014, Queiroz 2018), apesar de muitas espécies da família serem polinizadas principalmente por abelhas.

Na fitofisionomia de mata ripária, a espécie *C. lucidus* visitou o maior número de plantas. *Thalurania furcata* e *P. pretrei* também visitaram maior número proporcional de espécies nesta fitofisionomia. *Chlorostilbon lucidus*, *T. furcata* e *P. pretrei* também são residentes da área de estudo, e foram responsáveis pela maior abundância e riqueza de beija-flores registrada na mata ripária em comparação com o campo rupestre. A preferência por ambientes campestres da espécie mais abundante e hierarquicamente dominante, *C. serrirostris*, pode ter restringido a distribuição dos beija-flores no campo rupestre, devido ao comportamento territorialista que *C. serrirostris* apresenta.

Conhecidamente nas interações mutualísticas, espécies abundantes possuem nichos generalizados (Dupont *et al.* 2003, Vázquez & Aizen 2003, Olesen *et al.* 2008), inclusive no contexto de interações entre plantas e beija-flores (Simmons *et al.* 2019). Assim, neste estudo

as espécies de beija-flores mais abundantes interagiram com o maior número de plantas, incluindo espécies não ornitófilas, corroborando a generalização na escolha dos recursos alimentares. Por exemplo, *Colibri serrirostris*, registrado em todos os meses de coleta, visitou quase 80% das espécies, das quais mais da metade não são ornitófilas.

Do ponto de vista das interações, os recursos ornitófilos e não ornitófilos foram igualmente visitados e defendidos pelos beija-flores, como também observado em formações savânicas (Maruyama *et al.* 2013). Adicionalmente, o total de interação não variou entre quaisquer parâmetros das comunidades vegetais e estações anuais. O uso frequente de recursos não ornitófilos pelos beija-flores já vem sendo documentado em formações savânicas e florestais no Cerrado (Araújo *et al.* 2013, Barbosa-Filho & Araujo 2013, Maruyama *et al.* 2013, Machado & Oliveira 2015) e em ambientes de campo rupestre (Vasconcelos & Lombardi 2001, Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014, Queiroz 2018). Adicionalmente, mesmo diante da disponibilidade de flores ornitófilas, os beija-flores podem incrementar seus requerimentos energéticos através de visitas em flores cujas espécies não correspondem à ornitofilia, como já registrado nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Machado *et al.* 2007, Rodrigues & Rodrigues 2014) e agora da Serra da Canastra.

À primeira vista, essas observações parecem contradizer a teoria OCBIL, que prediz vetores altamente móveis como importantes polinizadores da comunidade vegetal (Hopper 2009, Hopper *et al.* 2016, Silveira *et al.* 2016). Entretanto, a ocorrência de uma síndrome floral específica não necessariamente restringe a visita de diferentes grupos de polinizadores (Ollerton *et al.* 2009), especialmente tratando-se de beija-flores (Maruyama *et al.* 2013). Essas interações não previstas pela síndrome floral podem ser importantes do ponto de vista dos beija-flores e das plantas que exploram: ao passo que beija-flores complementam suas dietas com espécies não ornitófilas, a permanência desses animais na região coopera com a polinização efetiva de plantas ornitófilas (Maruyama *et al.* 2013).

Referências bibliográficas

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*. 49(3-4):227-266.
- ALVES, R., SILVA, N., OLIVEIRA, J., & MEDEIROS, D. 2014. Circumscribing campo rupestre-megadiverse Brazilian rocky montane savanas. *Braz. J. Biol.* 74(2):355-362.
- ARANGUREN, Y., PLACHNO, B., STPICZYNSKA, M., & MIRANDA, V. 2018. Reproductive biology & pollination of the carnivorous *Genlisea violacea* (Lentibulariaceae). *Plant Biology*. 20(3):591-601.

- Araújo, F. P. D. (2010). A comunidade de plantas utilizadas e suas interações com beija-flores em uma área de Cerrado, Uberlândia – Minas Gerais. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- ARAÚJO, F. P., BARBOSA, A. A. A., & OLIVEIRA, P. E. 2011. Floral resources & hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. *Flora*, 206(9):827-835.
- ARAÚJO, F. P., SAZIMA, M., & OLIVEIRA, P. E. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant Syst. Evol.* 299(6): 1119-1133.
- BARBOSA, A. & SAZIMA, M. 2008. Biologia reprodutiva de plantas herbáceo-arbustivas de uma área de campo sujo de cerrado. In *Cerrado: ecologia e flora* (S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, eds.). EMBRAPA-CPAC, Brasília, p.291-307.
- BARBOSA-FILHO, W. G. & ARAUJO, A. C. 2013. Flowers visited by hummingbirds in an urban Cerrado fragment, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Biota Neotrop.* 13(4):21-27.
- BERGAMO, P. J. 2016. Community assembly & potential for indirect effects of hummingbird-pollinated plants in the atlantic forest= estruturação de comunidades e potencial para efeitos indiretos de plantas polinizadas por beija-flores na floresta atlântica. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- BUZATO, S., SAZIMA, M., & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-Pollinated Floras at Three Atlantic Forest Sites 1. *Biotropica.* 32(4b):824-841.
- CARDOSO, P. H., CABRAL, A., SANTOS-SILVA, F., & SALIMENA, F. R. G. 2020. Verbenaceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia.* 71: e03072018
- CARSTENSEN, D. W., SABATINO, M., TRPJELSGAARD, K., & MORELLATO, L. P. C. 2014. Beta diversity of plant- pollinator networks & the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One.* 9(11):e112903.
- CARVALHO-SILVA, M. & GUIMARÃES, E. F. 2009. Piperaceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botanica da Universidade de São Paulo*, 27(2): 235-245.
- CHASE, M. W., CHRISTENHUSZ, M., FAY, M., BYNG, J., JUDD, W. S., SOLTIS, D., MABBERLEY, D., SENNIKOV, A., SOLTIS, P. S., & STEVENS, P. F. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: Apg iv. *Bot. J. Linn. Soc.* 181(1):1-20.
- COELHO, M. S., CARLOS, P. P., PINTO, V. D., MEIRELES, A., NEGREIROS, D., MORELLATO, L. P. C., & FERNANDES, G. W. 2018. Connection between tree functional traits & environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. *Flora* 238:51-59.
- CONCEIÇÃO, A. A. & GIULIETTI, A. M. 2002. Composição florística e aspectos estruturais de campo rupestre em dois platôs do morro do Pai Inácio, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Hoehnea* 29(1):37-48.
- CONCEIÇÃO, A. A., FUNCH, L. S., & PIRANI, J. R. 2007. Reproductive phenology, pollination & seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada

- diamantina”, northeastern brazil: population & community analyses. *Braz. J. Bot.* 30(3):475-485.
- COTTON, P. A. 1998. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *Ibis* 140(3):512-521.
- CRONK, Q. & OJEDA, I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary & molecular context. *J. Exp. Bot.* 59(4):715-727.
- DALSGAARD, B., GONZALEZ, A. M. M., OLESEN, J. M., OLLERTON, J., TIMMERMANN, A., ANDERSEN, L. H., & TOSSAS, A. G. 2009. Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment & hummingbird size. *Oecologia.* 159(4):757-766.
- DUPONT, Y. L., HANSEN, D. M., & OLESEN, J. M. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography*, 26(3):301-310.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, London.
- FARINACCIO, M. A. & DE MELLO-SILVA, R. 2004. Asclepiadoideae (Apocynaceae) do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo.* 22(1): 53-92.
- FERREIRA, C., MARUYAMA, P. K., & OLIVEIRA, P. E. 2016. Convergence beyond flower morphology? Reproductive biology of hummingbird-pollinated plants in the Brazilian Cerrado. *Plant Biology*, 18(2), 316-324.
- FIEKER, C. Z., REIS, M. G. & BRUNO, S. F. 2014. Guia de bolso: 100 aves do Parque Nacional da Serra da Canastra–MG. ICMBio, São Roque de Minas, p. 124.
- FONSECA, L. C., VIZENTIN-BUGONI, J., RECH, A. R., & ALVES, M. A. S. 2015. Plant-hummingbird interactions & temporal nectar availability in arestinga from Brazil. *An. Acad. Bras. de Cienc.* 87(4):2163-2175.
- FRACASSO, C. M. 2008. Biologia da polinização e reprodução de espécies de Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra (MG). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- GIULIETTI, A. M., PIRANI, J. R., & HARLEY, R. M. 1997. Espinhaço range region eastern Brazil. In: *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation* (Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos J., Hamilton, A.C., eds.). World Wide Fund for Nature/World Conservation Union, Cambridge, p. 397-409.
- GONÇALVES, E.G. & LORENZI, H. 2007. Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares. Plantarum, Nova Odessa, 416 p.
- GRANTSAU, R.K.H. 2010. Guia completo para identificação das Aves do Brasil. Vento Verde, São Carlos, v.2, 656p.
- HOPPER, S. D. 2009. Ocbil theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant Soil.* 322(1-2):49- 86.

- HOPPER, S. D., SILVEIRA, F. A., & FIEDLER, P. L. 2016. Biodiversity hotspots and Ocbil theory. *Plant Soil*. 403(1-2):167-216.
- IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente. 2005. Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra da Canastra. 2005. IBDF, Brasília. 799p.
- IPNI 2020. International Plant Name Index. <https://www.ipni.org>. (último acesso em 3/12/2020)
- JUSTINO, D. G., MARUYAMA, P. K., & OLIVEIRA, P. E. 2012. Floral resource availability & hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *J. Ornithol.* 153(1):189-197.
- KESSLER, M., ABRAHAMCZYK, S., & KRÖMER, T. 2020. The role of hummingbirds in the evolution & diversification of Bromeliaceae: unsupported claims & untested hypotheses. *Bot. J. Linn. Soc.* 192(4):592-608.
- KRÖMER, T., KESSLER, M., & HERZOG, S. K. 2006. Distribution and Flowering Ecology of Bromeliads along Two Climatically Contrasting Elevational Transects in the Bolivian Andes 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(2): 183-195.
- LAS-CASAS, F. M. G., AZEVEDO JUNIOR, S., & DIAS FILHO, M. 2012. The community of hummingbirds (Aves: Trochilidae) and the assemblage of flowers in a Caatinga vegetation. *Braz. J. Biol.* 72(1):51-58.
- 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. *Braz. J. Biol.* 29(3): 379-389.
- MACEDO, R. H. F. 2002. The avifauna: ecology, biogeography, and behavior. In *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (Oliveira, P. S., Marquis, R. J., eds). Columbia University Press, New York, p. 242-265.
- MACHADO, A. O. & OLIVEIRA, P. E. 2015. Diversidade beta de plantas que oferecem nectar como recurso floral aos beija-flores em cerrados do Brasil central. *Rodriguésia*. 66(1):1-19.
- MACHADO, C. G. 2009. Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Zoologia (Curitiba)*. 26(2):255-265.
- Machado, C. G. 2014. A comunidade de beija-flores e as plantas que visitam em uma área de cerrado ralo da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Biosci. J.* 30(5): 1578-1587.
- MACHADO, C. G., & ROCCA, M. A. 2010. Protocolos para o estudo de polinização por aves. *Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento* (SV Matter, FC Straube, I. Accordi, V. Piacentini & JF Cândido-Junior, eds). Technical Books, Rio de Janeiro, p. 471-489.
- MACHADO, C. G., COELHO, A. G., SANTANA, C. S., & RODRIGUES, M. 2007. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. *Rev. Bras. Ornitol.* 15(2):267-279.
- MARUYAMA, P. K., OLIVEIRA, G. M., FERREIRA, C., DALSGAARD, B., & OLIVEIRA, P. E. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*. 100(11):1061-1068.

- MATIAS, R., MARUYAMA, P. K., & CONSOLARO, H. 2016. A non-hermit hummingbird as main pollinator for ornithophilous plants in two isolated forest fragments of the Cerrados. *Plant Syst. Evol.* 302(9):1217-1226.
- MENEZES, C. G. 2015. Sistemática, evolução e biologia reprodutiva de *Utricularia* com ênfase para *Utricularia amethystina* Salzm. Ex A. St.-Hil. & Girard (Lentibulariaceae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista.
- MOTA, G. S., LUZ, G. R., MOTA, N. M., COUTINHO, E. S., VELOSO, M. D. D. M., FERNANDES, G. W., & NUNES, Y. R. F. 2018. Changes in species composition, vegetation structure, & life forms along an altitudinal gradient of rupestrian grasslands in south-eastern Brazil. *Flora*, 238:32-42.
- NAKAJIMA, J. N. & SEMIR, J. 2001. The Asteraceae in the Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brazil. *Braz. J. Bot.* 24(4):471-478.
- NEVES, D. M., DEXTER, K. G., PENNINGTON, R. T., BUENO, M. L., DE MIRANDA, P. L., & OLIVEIRA-FILHO, A. T. 2018. Lack of floristic identity in campos rupestres-A hyperdiverse mosaic of rocky montane savannas in South America. *Flora*, 238:24-31.
- 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. *Biotrop.* 26(2): 141-159.
- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., ELBERLING, H., & JORDANO, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology.* 89(6):1573-1582.
- OLIVEIRA, P. E. & GIBBS, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora.* 195(4): 311-329.
- PEREIRA, G. C. N., COELHO, M. S., BEIRAO, M. D. V., BRAGA, R. F., & FERNANDES, G. W. 2017. Diversity of fruit-feeding butterflies in a mountaintop archipelago of rainforest. *Plos One.* 12(6): e0180007.
- PIACENTINI, V. Q., ALEIXO, A., AGNE, C. E., MAURLCIO, G. N., PACHECO, J. F., BRAVO, G. A., BRITO, G. R., NAKA, L. N., OLMOS, F., POSSO, S., SILVEIRA, L. F., BETINI, G. S., CARRANO, E., FRANZ, I., LESS, A. C., LIMA, L. M., PIOLI, D., SCHUNCK, F., AMARAL, F. R., BENCKE, G. A., COHN-HAFT, M., FIGUEIREDO, L. F. A., STRAUBE, F. C. & CESARI, E. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee/Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Rev. Bras. Ornitol.* 23(2):91-298.
- QUEIROZ, S. N. P. 2018. Dinâmica temporal e funcional da rede de interações entre plantas e beija-flores no Campo Rupestre da Serra do Espinhaço, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri .
- R Core Team (2013). R: A language & environment for statistical computing.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Cerrado: ambiente e flora. (S.M. Sano & S.P. Almeida, eds). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p.89-166.
- 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 Federal de Campinas.

- RODRIGUES, L. & ARAUJO, A. 2011. The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brazil. *Braz. J. Biol.* 71(3):611-622.
- RODRIGUES, L. C., & RODRIGUES, M. 2015. Floral resources and habitat affect the composition of hummingbirds at the local scale in tropical mountaintops. *Braz. J. of Biol.* 75(1): 39-48.
- RODRIGUES, L. D. C. & RODRIGUES, M. 2014. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern brazilian mountaintops: species composition and seasonality. *Braz. J. Biol.* 74(3): 659-676.
- ROMERO, R. & NAKAJIMA, J. N. 1999. Espécies endêmicas do parque nacional da serra da canastra, Minas Gerais. *Braz. J. Bot.* 22:259-265.
- ROMERO, R., & MARTINS, A. B. 2002. ROMERO, R., & MARTINS, A. B. 2002. Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Braz. J. Bot.* 25(1):19-24.
- SANTANA, C. S. & MACHADO, C. G. 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Braz. J. Bot.* 33(3):469-477.
- SANTOS, A. P. M. D., ROMERO, R., & OLIVEIRA, P. E. 2010. Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Braz. J. Bot.* 33(2):333- 341.
- SAZIMA, I., BUZATO, S., & SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Bot. Acta.* 109(2):149-160.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Bot. Acta.* 103(1):83-86.
- SAZIMA, M. 1977. Hummingbird pollination of *Barbacenia flava* (Velloziaceae) in the Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Flora*, 166(3):239-247.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- SILVEIRA, F. A., NEGREIROS, D., BARBOSA, N. P., BUISSON, E., CARMO, F. F., CARSTENSEN, D. W., CONCEIÇÃO, A. A., CORNELISSEN, T. G., ECHTERNACHT, L. FERNANDER, G. W., GARCIA, Q. S., GUERRA, T. J., JACOBI, C. M., LEMOS-FILHO, J. P., LE STRADIC, S., MORELLATO, L. P. C., NEVES, F. S., OLIVEIRA, R. S., SCHAEFER, C. E., VIANA, P. L. & LAMBERS, H. 2016 Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil.* 403(1-2): 129-152.
- SIMMONS, B. I., VIZENTIN-BUGONI, J., MARUYAMA, P. K., COTTON, P. A., MARÍN-GÓMEZ, O. H., LARA, C., ROSERO- LASPRILLA, L., MAGLIANESI, M. A., ORTIZ-PULIDO, R., ROCCA, M. A., RODRIGUES, L. C., TINOCO, B. A., VASCONCELOS, M. F., SAZIMA, M., MARTÍN-GONZÁLEZ, A. M., SONNE, J., RAHBEK, C., DICKS, L. V., DALSGAARD, B. & SUTHERLAND, W. J. 2019. Abundance drives broad patterns of generalisation in plant-hummingbird pollination networks. *Oikos*, 128(9):1287-1295.
- STILES, F. G. 1978b. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*, 10(3): 194-210.

- VASCONCELOS, M. F. & LOMBARDI, J. A. 2001. Hummingbirds & their flowers in the campos rupestres of southern Espinhaço Range, Brazil. *Melopsittacus publicações científicas*. 4:330.
- VASCONCELOS, M. F., & LOMBARDI, J. A. 1999. Padrão sazonal na ocorrência de seis espécies de beija-flores (Apodiformes: Trochilidae) em uma localidade de campo rupestre na Serra do Curral, Minas Gerais. *Ararajuba*, 7(2): 71-79.
- VÁZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology*, 84(9):2493-2501.
- WOLF, L. L., STILES, F. G. & HAINSWORTH, F. Reed. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45(2): 349-379.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4 ed. Prentice-Hall, New Jersey.

Tabelas

Tabela 1. Espécies de plantas cujas flores foram visitadas por beija-flores no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil, de novembro de 2018 a outubro de 2019. Fito. – fitofisionomia; C.r. - campo rupestre; M.r. - mata ripária; F.v. - forma de vida; P.d. - padrão de distribuição de indivíduos; S.f. - síndrome floral, C.n. – concentração de néctar (%).

Família	Espécie	Área	Fito.	F.v.	P.d.	S.f.	C.n.
Bromeliaceae	<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	2	M.r.	Erva	Isolado	Ornitófila	---
Acanthaceae	<i>Justicia monticola</i> (Ness) Profice	2	M.r.	Arbust o	Agregado	Ornitófila	26. 5
Amaryllidaceae	<i>Hippeastrum cinoanum</i>	1	C.r.	Erva	Isolado	Ornitófila	5
Asteraceae	Asteraceae sp. 1	2	M.r.	Árvore	Isolado	Entomófila	---
Asteraceae	<i>Eremanthus sp.</i>	2	C.r.	Arbust o	Agregado	Entomófila	---
Asteraceae	<i>Hololepis pedunculata</i> (DC. ex Pers.) DC.	1 e 2	C.r.M.r.	Arbust o	Agregado	Ornitófila	21. 8
Asteraceae	<i>Lessingianthus sp.</i>	2	C.r.	Arbust o	Isolado	Entomófila	---
Asteraceae	<i>Lychnophora sp.</i>	2	C.r.	Arbust o	Esperso	Entomófila	---
Asteraceae	<i>Wunderlichia mirabilis</i>	1	C.r.	Árvore	Isolado	Quiropterófila	---
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia venusta</i>	2	M.r.	Liana	Esperso	Ornitófila	16. 4
Bromeliaceae	<i>Dyckia minarum</i> (Mez)	1	C.r.	Erva	Esperso	Ornitófila	---
Bromeliaceae	<i>Vriesea friburgensis</i>	1	M.r.	Erva	Esperso	Ornitófila	22
Ericaceae	<i>Gaylussacia brasiliensis</i>	1	M.r.	Arbust o	Agregado	Ornitófila	---
Ericaceae	<i>Gaylussacia pseudogaultheria</i>	1 e 2	C.r.	Arbust o	Agregado . esperso	Ornitófila	14
Ericaceae	<i>Gaylussacia reticulata</i>	1	C.r.	Arbust o	Agregado	Ornitófila	13
Lamiaceae	<i>Hypenia reticulata</i>	2	C.r.	Erva	Isolado	Entomófila	22
Loganiaceae	<i>Spigelia sellowiana</i> Cham. & Schltl.	2	M.r.	Erva	Isolado	Ornitófila	---
Loranthaceae	<i>Psittacanthus robustus</i>	2	C.r. M.r.	Liana	Agregado	Ornitófila	12. 6
Orobanchaceae	<i>Esterhazyia splendida</i>	2	M.r.	Arbust o	Isolado	Ornitófila	---

Rubiaceae	<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	1	M.r.	Árvore	Isolado	Entomófila	20
Sapindaceae	<i>Serjania erecta</i> (Radlk)	2	M.r.	Liana	Esperso	Entomófila	---
Theaceae	<i>Laplacea</i> <i>fruticosa</i>	1	M.r.	Árvore	Esperso	Entomófila	---
Velloziaceae	<i>Barbacenia</i> <i>lymansmithii</i>	2	C.r.	Erva	Agregado	Entomófila	---
Vochysiaceae	<i>Qualea cordata</i> Soreng.	2	M.r.	Árvore	Esperso	Entomófila	---

Tabela 2. Disponibilidade de recursos florais por mês no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil, de novembro de 2018 a outubro de 2019. E.f. - estimativa de padrão fenológico de floração; Br. an. - breve e anual; Br. sa. - breve e subanual; Ext. an. - estendido e anual; Int. an. - intermediário e anual; Int. sa. - intermediário e subanual (adaptado de Newstrom *et al.* 1994). Áreas sombreadas correspondem à estação chuvosa. X – presença indivíduos floridos.

Espécie	2018				2019							E.f.
	Nov	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	---	---	---	---	---	---	X	X	---	---	---	Br. an.
<i>Justicia monticola</i>	X	X	X	X	---	---	---	X	X	X	X	Ext. an.
<i>Hippeastrum cipoanum</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	X	Br. an.
Asteraceae sp. 1	---	---	---	---	---	X	---	---	---	---	---	Br. an.
<i>Eremanthus</i> sp.	---	---	---	---	---	X	X	---	---	---	---	Int. an.
<i>Hololepis pedunculata</i>	---	X	X	X	X	X	X	X	X	X	---	Ext. an.
<i>Lessingianthus</i> sp.	---	---	---	---	---	---	---	X	---	---	---	Br. an.
<i>Lychnophora</i> sp.	---	---	---	---	X	X	X	X	---	---	---	Int. an.
<i>Wunderlichia mirabilis</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	X	---	---	Br. an.
<i>Pyrostegia venusta</i>	---	---	---	---	---	---	X	X	---	---	---	Br. an.
<i>Dyckia minarum</i>	---	---	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Ext. an.
<i>Vriesea friburgensis</i>	X	X	X	---	---	---	---	---	---	---	---	Int. an.
<i>Gaylussacia brasiliensis</i>	---	---	X	---	---	X	X	---	---	X	---	Int. sa.
<i>Gaylussacia pseudogaultheria</i>	---	---	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Ext. an.
<i>Gaylussacia reticulata</i>	---	---	---	---	X	---	---	---	X	---	---	Br. sa.
<i>Hypenia reticulata</i>	---	---	---	---	---	X	---	---	---	---	---	Br. an.
<i>Spigelia sellowiana</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---	X	X	Br. an.
<i>Psittacanthus robustus</i>	---	X	X	X	X	---	---	---	---	---	---	Int. an.
<i>Esterhazyia splendida</i>	---	---	X	X	---	---	---	---	---	---	---	Br. an.
<i>Hillia parasitica</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	X	Br. an.

<i>Serjania erecta</i>	---	---	---	---	---	X	X	X	---	---	---	Int. an.
<i>Laplacea fruticosa</i>	---	---	---	---	X	X	X	---	---	---	---	Int. an.
<i>Barbacenia lymansmithii</i>	---	---	---	X	X	X	---	---	---	---	---	Int. an.
<i>Qualea cordata</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	X	Br. an.
Riqueza total	2	4	8	7	8	11	10	9	6	6	7	

Tabela 3. Total de visitação a flores, padrão e frequência de ocorrência dos beija-flores nos campos rupestres e matas ripárias do Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil, de novembro de 2018 a outubro de 2019. Os valores mensais representam o total de visitas realizadas. CR - campo rupestre; MR - mata ripária; F.o. - Frequência de ocorrência (abundância); A.f – *Amazilia fimbriata*; A.l – *Amazilia lactea*; A.n. - *Anthracothonax nigricollis*; C.a. - *Calliphlox amethystina*; C.l. - *Chlorostilbon lucidus*; C.s. - *Colibri serrirostris*; E.m. – *Eupetomena macroura*; H.s. – *Heliomaster squamosus*; P.p - *Phaethornis pretrei*; T.f. - *Thalurania furcata*.

	Nov		Jan		Fev		Mar		Abr		Mai		Jun		Jul		Ago		Set		Out		F.O.
	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	CR	MR	F.O.
A. f.	---	---	---	---	---	---	---	4	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.023
A. l.	---	---	---	---	---	2	---	---	2	1	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	5	0.114
A.n.	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1	---	1	---	---	---	---	---	---	0.046
C.a.	---	---	---	---	---	---	1	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	0.068
C.l.	---	---	---	---	3	3	7	26	2	---	---	3	---	11	4	1	---	---	2	11	---	33	0.523
C.s.	---	4	12	1	6	1	9	---	26	---	27	16	11	15	5	1	13	---	3	25	40	146	0.909

E.m.	---	7	2	6	10	10	38	6	2	---	---	---	---	---	1	4	---	---	11	---	10	0.409	
H.s.	---	---	---	---	---	---	---	1	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.046
P.p.	---	2	---	1	1	4	---	5	1	---	---	2	---	1	---	7	---	6	---	---	---	1	0.296
T.f.	---	2	---	---	1	---	---	---	1	---	---	---	---	3	---	6	---	9	---	3	---	---	0.227

Tabela 4. Matriz de interação entre beija-flores e seus recursos florais no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais. Os números referem-se ao total de visitas realizadas. T - Total geral de visitas da espécie; A.f – *Amazilia fimbriata*; A.l – *Amazilia lactea*; A.n. - *Anthracothonax nigricollis*; C.a. - *Calliphlox amethystina*; C.l. - *Chlorostilbon lucidus*; C.s. - *Colibri serrirostris*; E.m. – *Eupetomena macroura*; H.s. – *Heliomaster squamosus*; P.p - *Phaethornis pretrei*; T.f. - *Thalurania furcata*.

Espécie	A.f.	A.l.	A.n.	C.a.	C.l.	C.s.	E.m.	H.s.	P.p.	T.f.	T
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	---	---	2	---	2	---	---	---	---	3	7
<i>Justicia monticola</i>	---	---	---	---	15	---	23	---	18	19	75
<i>Hippeastrum cipoanum</i>	---	---	---	---	---	1	---	---	---	---	1
Asteraceae sp. 1	---	---	---	---	---	---	---	2	---	---	2
<i>Eremanthus sp.</i>	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	3

<i>Hololepis pedunculata</i>	---	---	---	---	1	72	3	---	4	1	81
<i>Lessingianthus</i> sp.	---	---	---	---	3	2	---	---	---	---	5
<i>Lychnophora</i> sp.	---	---	---	3	---	4	---	---	---	---	7
<i>Wunderlichia mirabilis</i>	---	---	---	---	---	2	2	---	---	---	4
<i>Pyrostegia venusta</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	6	---	6
<i>Dyckia minarum</i>	---	1	---	---	---	13	---	---	---	---	14
<i>Vriesea friburgensis</i>	---	1	---	---	---	4	1	---	---	---	6
<i>Gaylussacia brasiliensis</i>	---	1	---	---	10	27	---	---	---	---	38
<i>Gaylussacia pseudogaultheria</i>	---	1	---	---	6	37	---	---	---	---	44
<i>Gaylussacia reticulata</i>	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	3
<i>Hypenia reticulata</i>	---	---	---	---	---	2	---	---	---	---	2
<i>Spigelia sellowiana</i>	---	---	---	---	2	---	---	---	---	---	2
<i>Psittacanthus robustus</i>	4	---	---	1	32	3	68	1	2	2	113
<i>Esterhazyia splendida</i>	---	---	---	---	2	3	---	---	1	---	6

<i>Hillia parasitica</i>	---	---	---	---	4	2	---	---	---	---	6
<i>Serjania erecta</i>	---	---	---	---	2	3	---	---	---	---	5
<i>Laplacea fruticosa</i>	---	1	---	---	---	6	---	---	---	---	7
<i>Barbacenia lymansmithii</i>	---	---	---	---	---	30	---	---	---	---	30
<i>Qualea cordata</i>	---	5	---	---	27	144	10	---	---	---	186
T	4	10	2	4	106	361	107	3	31	25	

Tabela 5. Matriz de interações agonísticas envolvendo beija-flores no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil, com números representando o total de registros agonísticos. Σ^1 - somatória das interações inter-específicas; Σ^2 - somatória total. Valores em negrito representam as interações agonísticas intra-específicas.

		ESPÉCIES AGRESSORAS			Σ^1	Σ^2
		<i>Amazilia fimbriata</i>	<i>Colibri serrirostris</i>	<i>Eupetomena macroura</i>		
ESPÉCIES SUBORDINADAS	Apodiformes: Trochilidae					
	<i>Amazilia</i> sp.	---	4	---	4	4
	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	1	4	3	8	8
	<i>Colibri serrirostris</i>	---	14	1	1	15
	<i>Eupetomena macroura</i>	---	1	2	1	3
	<i>Heliomaster squamosus</i>	---	---	2	2	2
	<i>Thalurania furcata</i>	---	1	1	2	2
	Passeriformes					
	<i>Coereba flaveola</i>	---	1	1	2	2
	<i>Zonotrichia capensis</i>	---	1	1	2	2
	Lepidoptera: Papilionidae					
<i>Parides bunichus diodorus</i>	---	1	---	1	1	
	Σ^1	1	13	9	23	---
	Σ^2	1	27	11	---	39

Figuras

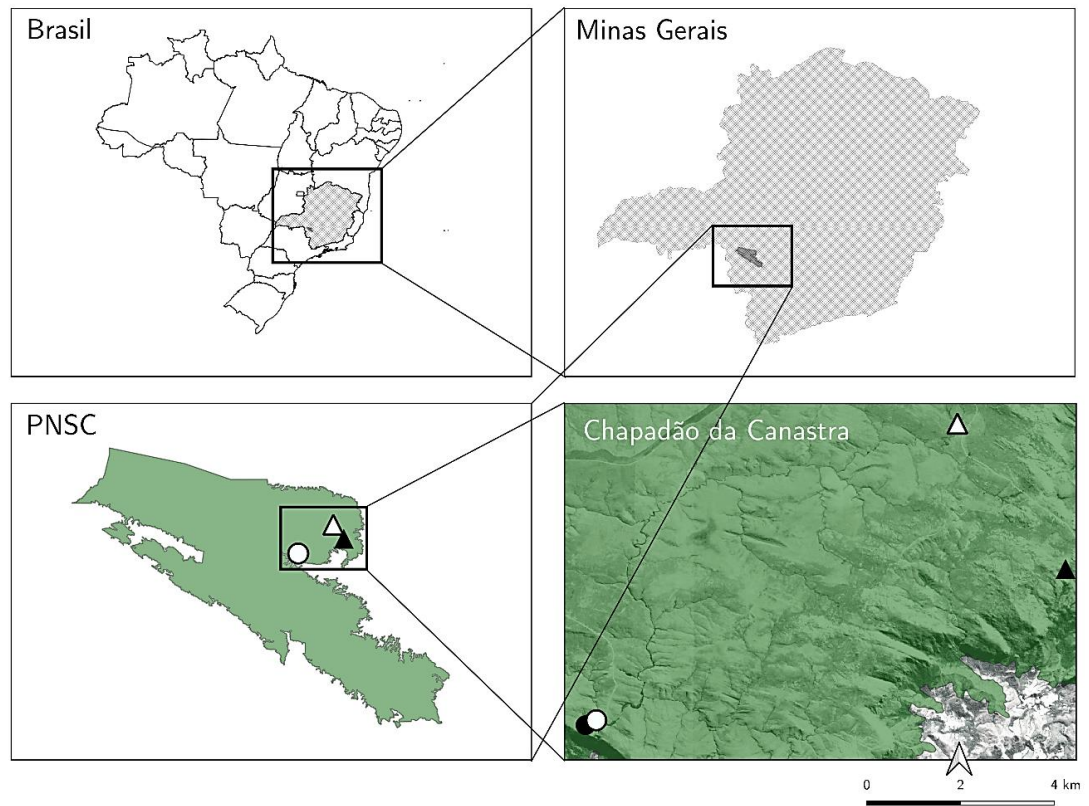


Figura 1. Localização das áreas de estudo no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil . Os símbolos representam os pontos de amostragem: triângulos representam a Área 1 e círculos, a Área 2; em preto: campo rupestre *sensu stricto*; em branco: matas ripárias.



Figura 2. Fitofisionomias amostradas no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil. A - vista geral entre os pontos de observação da Área 1, na qual pode-se observar os diferentes tipos vegetacionais ocorrendo em mosaicos, como ambientes predominantemente de campo limpo, em primeiro plano, manchas florestais, indicadas pela seta e em último plano, formações de campos rupestres *sensu stricto*. B - Vista da mata ripária da Área 1, entremeadada por vegetação de campo limpo (em primeiro plano). C - Vista da borda mata ripária amostrada na Área 2. D - Vista do campo rupestre *sensu stricto* amostrado na Área 1. Fotos: A e B por M. M Silva e C e D por C. Z. Fieker



Figura 3. Espécies de plantas visitadas por beija-flores no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil. A - *Aechmea bromeliifolia*; B - Asteraceae sp. 1; C - *Lessingianthus* sp.; D - *Barbacenia lymansmithii*; E - *Dyckia minarum*; F - *Esterhazyia splendida*; G - *Eremanthus* sp.; H - *Gaylussacia brasiliensis*; I - *Gaylussacia pseudogaultheria*; J - *Gaylussacia reticulata*; K - *Hippeastrum cipoanum*; L - *Hillia parasitica*; M - *Hololepis pedunculata*; N - *Hyperia reticulata*; O - *Justicia monticola*; P - *Laplacea fruticosa*; Q -

Lychnophora sp.; R - *Psittacanthus robustus*; S - *Pyrostegia venusta*; T - *Qualea cordata*; U - *Serjania erecta*; V - *Spigellia sellowiana*; W - *Vriesea friburgensis*; X - *Wunderlichia mirabilis*.

Fotos B,G,H,M,N,P,Q,V,W por C.Z. Fieker e demais imagens por M. M. Silva.

CAPÍTULO 2

Hummingbird-plant networks in rupestrian fields and riparian forests in altitudinal areas of the Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil

Abstract

Hummingbirds are specialized in consumption of nectar and play an important role in Neotropical plant communities acting as pollinator organisms. Despite the importance of this mutualistic interactions, studies about hummingbird-plant relationships remains scarce regarding the Cerrado domain (Brazilian savanna). In this study, we aimed to describe the interaction network between hummingbirds and plants in rupestrian fields and riparian forests located in altitudinal areas of the Serra da Canastra National Park. We established two transects in each phytophysionomy, that were sampled monthly for four days, from November 2018 to October 2019. Floral resources in each transect were observed each survey using the individual-focal method, and all the visiting hummingbirds were recorded. Networks were constructed using the R bipartite package, considering each phytophysionomy type, and grouping data of both environments. From these three network arrangements, we extracted complementary metrics at the community level (modularity, nestedness, and network specialization index), and at the species level (species specialization index and species strength in the network). We recorded 647 interactions between 10 hummingbird species and 23 flowering plant species. The hummingbird *Colibri serrirostris* was responsible for most of observed bird-plant interactions and the plant *Qualea cordata* was the most visited. The general network was significantly modular, comprising four modules of interacting species, and showed considerable high specialization and low nestedness. The interaction network in the rupestrian field showed a higher specialization, nestedness, and modularity index when compared to riparian forests, while the metrics of this ecosystem did not differ from those of the general network. However, the metrics at hummingbird species level did not differ significantly between phytophysionomies. This study corroborated some findings about hummingbird-plant networks in other areas of the Cerrado domain, but also pointed idiosyncrasies in networks of the investigated phytophysionomies, especially the rupestrian fields.

Keywords: pollination, nectivory, rocky grassland, gallery forest, Cerrado

Resumo

Beija-flores são especializados no consumo de néctar e desempenham um papel importante em comunidades de plantas Neotropicais, agindo como organismos polinizadores. Apesar da importância dessa relação mutualística, estudos sobre a relação de plantas e beija-flores ainda são escassos no Cerrado. Neste estudo, objetivamos descrever a rede de interações entre beija-flores e plantas em campos rupestres e matas ripárias localizadas em áreas de altitude do Parque Nacional da Serra da Canastra. Estabelecemos dois transectos em cada fitofisionomia, os quais foram amostrados mensalmente durante quatro dias, de novembro de 2018 a outubro de 2019. Os recursos florais em cada transecto foram observados em cada amostragem utilizando o método indivíduo-focal, e todos os beija-flores visitantes foram registrados. As redes de interação foram construídas utilizando o pacote bipartite do R, considerando cada fitofisionomia e agrupando os dados de ambos os ambientes. Destes três arranjos de rede, extraímos métricas complementares no nível de comunidade (modularidade, aninhamento e índice de especialização de rede) e no nível de espécies (índice de especialização da espécie e força da espécie na rede). Registramos 647 interações entre 10 espécies de beija-flores e 23 espécies de plantas. O beija-flor *Colibri serrirostris* foi o responsável pela maior parte das interações ave-planta observadas e a planta *Qualea cordata* foi a mais visitada. A rede geral foi significativamente modular com quatro módulos de espécies interagentes e apresentou considerável especialização e baixo aninhamento. A rede de interações no campo rupestre apresentou maior especialização, aninhamento e índice de modularidade quando comparada à mata ripária, enquanto as métricas deste ecossistema não foram diferentes da rede geral. Entretanto, as métricas no nível de espécies de beija-flores não apresentaram diferenças significativas entre as fitofisionomias. Este estudo corrobora alguns resultados de redes de beija-flores-plantas em outras áreas do domínio do Cerrado, mas também aponta idiosincrasias nas redes das fitofisionomias investigadas, especialmente os campos rupestres.

Palavras-chave: polinização, nectivoria, campo rupestre, mata de galeria, Cerrado

1. Introduction

Interactions between plants and animals are present in all terrestrial ecosystems, and biotic pollination is estimated to occur in 94% of tropical plants (Ollerton et al. 2011). These mutualistic interactions create complex networks and the comprehension of patterns and processes that structure them can be used to predict the dynamics and stability of biological communities (Bascompte 2009, Thompson et al. 2012, Schleuning et al. 2015, Bartomeus et al. 2016; Tinoco et al. 2017). Recently, an increasing number of studies have been elucidated

pollination relationships patterns and its architecture in the light of the network approach (e.g., Vizentin-Bugoni et al. 2014, Souza et al. 2018, Maruyama et al. 2019). However, networks remain under investigated in the tropics with a particular gap in Amazon and central Neotropical savanna areas (Vizentin-Bugoni et al. 2018).

The Cerrado is the second largest morphoclimatic and phytogeographic domain of Brazil and the most biodiverse savanna of the world (Ratter et al. 1997, Ribeiro & Walter 1998). It harbors diverse types of phytophysiognomies, that encompasses grasslands, savanic and forest formations, considered within the Cerrado *sensu lato* classification, and other singular ecosystems such as rupestrian environments and riparian forests (see Ribeiro & Walter 1998). The rupestrian fields, regionally called campos rupestres, are a montane vegetation complex endemic to Brazil, that occurs over rock outcrops (Alves et al. 2014, Alves & Kolbek 2010, Silveira et al. 2016). It is predominantly dominated by herbaceous and shrubby vegetation that have xeromorphic features (Alves et al. 2014, Conceição et al. 2016, Morellato & Silveira 2018). The riparian forests occur alongside waterbodies and are known as Gallery Forests when associated with small rivers and the tree canopy cover the watercourse forming a gallery, and Ciliary Forests when associated with medium or large sized rivers and the trees do not cover the watercourse (Ribeiro & Walter 1998). On the contrary of the rupestrian grasslands, riparian forests are home of many typical moist forest species once they have a high soil moisture year-round (Ribeiro & Walter 1998). Since riparian forests often occur in a mosaic with open vegetation types (grasslands and savannas) and are evergreen, these environments can provide crucial resources to animals during dry season and the seasonal pattern of use is evident among hummingbirds (Cavalcanti 1992, Macedo 2002).

Hummingbirds are highly specialized in nectar consumption and act as important pollinator agents in the Neotropics, in such an extent that many plant species have evolved adaptations to attract them (Jordano 1987, Cronk & Ojeda 2008). The plants that reunite adaptations for nectivore bird species, such as tubular and red colored corollas, besides offering copious diluted nectar, are referred to have ornithophilous syndrome of pollination. Despite the presence of these specialized plants, hummingbirds also visit flowers of species that have other pollination syndromes (Maruyama et al. 2013). The generalist feeding behavior which includes non-ornithophilous flowers may be crucial to many hummingbird species, once they need a high energy intake, especially in highly seasonal environments where resources availability fluctuate more markedly (Maruyama et al. 2013, Waser et al. 2018). The plants of rupestrian fields rely on animals to complete their life cycles (Silveira et al., 2016; Morellato & Silveira,

2018), especially on insects, but ornithophilous pollination is also significant (Conceição et al. 2007, Jacobi & Carmo 2011, Gélvez-Zúñiga et al. 2018) and can be predominant during winter (Conceição et al. 2007). In riparian forests, the proportion of plants with zoophylic pollination is also higher than anemophilous ones, and the insects are as well pointed as the main pollinating organisms (Oliveira & Paula 2001, Ferreira 2015, Horstmann 2015).

In altitudinal areas inside the Cerrado domain, such as the Serra da Canastra region, the riparian forests and open vegetation in rupestrian fields can occur in mosaics at landscape levels (IBAMA 2005, Fieker et al. 2014), creating an interesting situation in which hummingbirds can use floral resources from both ecosystem types. Thus, using the ecological network approach, we aimed to characterize the interactions between hummingbirds and their floral resources in the main plateau of the Serra da Canastra National Park, a federal Conservation Unit in the state of Minas Gerais, Brazil, where, as far as we know, there are no surveys on mutualistic interactions between bird pollinators and the visited flower community. We investigated whether the interactions between hummingbirds and their floral resources differ between vegetation types, reflected in network topologies and specialization metrics.

2. Material and Methods

2.1. Study area

This study was conducted in the Serra da Canastra National Park (SCNP, coordinates between 20°00' - 20 °30'S, and 46°15 - 47°00'W), a Conservation Unit located in the southwestern portion of the Minas Gerais state, Brazil (IBAMA, 2005). The SCNP geographical limits comprises an area of approximately 200,000 ha of a mountainous terrain with valleys about 800 to 900 m and plateaus at 1,200 to 1,450 m of elevation, harboring several phytophysionomies of the Cerrado morphoclimatic and phytogeographic domain. The regional climate is characterized by a well-marked seasonality, with cold and dry winters (dry season) from April to September, and rainy summers (wet season) from October to March (IBAMA, 2005). Our fieldwork was carried out in the plateau known as Chapadão da Canastra in two phytophysionomies: the rupestrian fields (*campos rupestres*), characterized by open vegetation (grassland and open savanna) in gravelly/sandy soil with clumps of rocky outcrops in altitudinal mountaintops, and the riparian forests, composed by riverine forests alongside streams and rivers, and small patches of forests in hydromorphic soils, commonly associated to water sources and connected with gallery forests.

2.2. Field methods

From November 2018 to October 2019, we made 11 expeditions to the SCNP with an interval of 30 to 35 days. Each data collection comprised four days of intensive observations in four different sites: two transects established in riparian forests and two in rupestrian fields. Each site was sampled during morning and afternoon, from 8 am to 12 pm and later from 3 pm to 6 pm, totalizing 308 hours of sampling effort.

Through the individual-focal method, with direct visualization with the aid of binoculars (Nikon 8x42), the floral resources were observed for 30 minutes. Whenever possible, more than one plant was observed simultaneously. For each plant species, we recorded the number of visits by hummingbirds, considering as one visit the foraging performed within an uninterrupted flight regardless of the number of flowers visited. A new visit was counted when the bird perched and returned to the floral resource or when it left the site and returned to forage on flowers again. Only legitimate visits were considered, that is, when the bird accesses the floral resource through the opening of the corolla and meets the reproductive structures of the flower.

Identification of the hummingbirds were confirmed with the help of a specialized guide when necessary (Grantsau 1989) and scientific nomenclature followed Piacentini et al. 2015. Specimens of all plants visited were collected for identification to the highest possible taxonomic resolution and subsequently deposited at the herbarium SPSC (acronym according to Thiers 2020) of the Federal University of São Carlos.

2.3. Data analysis

To characterize and analyze hummingbird-plant network in the SCNP, we built interaction matrices weighted by the total number of visits observed between pairs of species. In these, three arrangements of interaction networks considering the entire period of study were considered: (1) general interaction network, in which all data collected in this study were grouped into a single matrix; (2) network of interactions in the rupestrian fields; (3) network of interactions in the riparian forests.

From these different network arrangements, we extracted three complementary metrics that describe different aspects of the network, namely: modularity, nestedness and network specialization index. The modularity in interaction networks allows the identification of subgroups (modules) of species that interact strongly with each other and with less intensity with species outside the module (Olesen et al. 2007). Here, we compute modularity through DIRTLPawb+ algorithm, as proposed by Beckett (2016). In this, the index ranges from 0 to 1,

for the minimum modularity and maximum modularity, respectively. Nestedness was calculated using the weighted version of the metric NODF, the wNODF (Almeida-Neto & Ulrich 2011, Almeida-Neto et al. 2008). The wNODF index range is from 0 to 100, indicating, in this order, the minimum and maximum nestedness structure. The complementary specialization of the network was estimated using the metric H2'. This index is derived from Shannon entropy and describes the degree of specialization of a quantitative network (Blüthgen et al. 2006). Its variation is from 0 to 1, indicating the lowest and highest specialization, respectively.

The metrics of the observed networks described above were compared with the averages of the estimated metrics of 1.000 random null models, using Z tests. In this, we consider the significance level of 0.05, so if test values ranged between -1.96 and 1.96, it is accepted the null hypothesis of equality of metrics observed at the expense of those expected at random. The null models were generated using the vaznull method, implemented from Vázquez et al. (2007). In this procedure, the observed network connectance is maintained and the totals of individual interactions are randomized. The analyzes were performed using the bipartite package (Dormann et al. 2008), with the metrics extracted by the function network level (Dormann et al. 2009).

Regarding the species level network metrics, we consider only the metrics related to hummingbirds, as the plants may have other pollinators that were not identified here. The estimated metrics were: (1) species specialization by the d' index and (2) species strength in the network. The first metric calculates how much a species deviates from a random sample of available interaction partners (Blüthgen et al. 2006). Its variation occurs from 0 to 1, in a minimum and maximum specialization scale, respectively. The last one estimates the sum of the dependencies of each species (Bascompte et al. 2006). We obtained these metrics also through the bipartite package, using the function species level (Dormann 2011). All analyzes were performed in the computational environment R Core Team (2020).

3. Results

We recorded 647 interactions considering only legitimate visits between 10 hummingbird species (Table 1) and 23 flowering plant species distributed in 14 botanical families (Table 2). Seven species of hummingbirds visited 12 plant species in rupestrian fields and nine hummingbird species visited 13 species of plants in riparian vegetation (see Figure 1). Only two plant species were recorded in both phytophysiognomies: *Psittacanthus robustus* and

Hololepis pedunculata. Six bird species were observed interacting with plants in both vegetation types, while *Calliphlox amethystina* used nectar resources only in rupestrian fields, and *Amazilia fimbriata*, *Anthracothorax nigricollis*, and *Heliomaster squamosus* interacted with flowering plants only in riparian forests.

Colibri serrirostris was responsible for most of observed bird-plant interactions (55.49%), followed by *Eupetomena macroura* (16.54%) and *Chlorostilbon lucidus* (15.76%). The high number of interactions observed for *C. serrirostris* was mainly attributed to visits to the entomophilous species *Qualea cordata* during massive flowering events, representing 22.27% of all observed interactions, which made this plant the most visited in the study area. The ornithophilous species *Psittacanthus robustus*, *Hololepis pedunculata* and *Justicia monticola* also received a high number of visits, however, from more species of hummingbirds (Figure 1 and Table 2).

The overall hummingbird-plant network was significantly modular ($Q_{obs} = 0.36$, $Q_d = 0.24$, $z\text{-score} = 17.58$), comprising four modules of interacting species (Figure 2). Of those, two modules were composed of a single interacting pair, *Heliomaster squamosus* grouped with Asteraceae sp.1 and *Calliphlox amethystina* with *Lychnophora* sp. The hummingbirds *C. serrirostris* and *Amazilia lactea*, were arranged in a single module with 14 plant species. The module with the highest number of hummingbird species, namely, *Amazilia fimbriata*, *Anthracothorax nigricollis*, *Chlorostilbon lucidus*, *Eupetomena macroura*, *Thalurania furcata* and the only hermit species in the community, *Phaethornis pretrei*, has been associated with eight plant species, as shown in Figure 2. The network also indicated a considerable specialization ($H2_{obs} = 0.44$, $H2_d = 0.32$, $z\text{-score} = 17.12$) and low nestedness ($wNODF_{obs} = 33.49$, $wNODF_d = -17.08$, $z\text{-score} = -3.72$).

Regarding to the species level network, the highest values of species strength index were registered to *C. serrirostris* ($s.s = 13.2649$) and *C. lucidus* ($s.s = 3.6593$). The lowest values of species strength were attributed to the hummingbird species *A. fimbriata* ($s.s = 0.0354$) and *A. nigricollis* ($s.s = 0.2857$). On the other hand, *C. lucidus* obtained the lowest values of d' index ($d' = 0.1729$), indicating to be a generalized pollinator, while *C. serrirostris* was moderately generalized to specialized according to the metric ($d' = 0.6$). The species that had d' indexes above that observed for *C. serrirostris* were *A. nigricollis*, *H. squamosus* and *C. amethystina* (Table 1). These hummingbirds visited one or two plant species, while *C. serrirostris* obtained the highest degree from the community, interacting with 18 floral species, of which it was the

exclusive visitor of five plants, including *Barbacenia lymansmithii*, an endemic species only recorded in grasslands and rupestrian fields of the SCNP (Mello-Silva & Menezes 1999).

When considering networks for the two sampled physiognomies, we observed some idiosyncrasies between the environments and in relation to the completeness network. The network of the rupestrian fields showed higher specialization ($H2_{obs} = 0.55$, $H2_d = 0.4$, z-score = 9.29) and low nestedness, but obtained the highest wNODF of comparisons ($wNODF_{obs} = 44.64$, $wNODF_d = -8.01$, z-score = -1.23) and a higher modularity index ($Q_{obs} = 0.38$, $Q_d = 0.26$, z-score = 9.85). The estimated network metrics for riparian forest were similar to those observed for the overall community network, therefore, also considerably specialized ($H2_{obs} = 0.41$, $H2_d = 0.32$, z-score = 15.01), but with the lowest estimated nestedness of the analyzes ($wNODF_{obs} = 24.02$, $wNODF_d = -32.39$, z-score = -5.12) and also the modularity ($Q_{obs} = 0.36$, $Q_d = 0.23$, z-score = 15.86). The hummingbird species level metrics separated by phytophysiognomies did not differ significantly from each other ($d_{fd}' = 11.54$, p-value = 0.53; W species strength = 23, p-value = 0.41).

4. Discussion

Studies on hummingbird-plant networks have revealed structural patterns characterized by heterogeneity in the distribution of interactions between species (Rodríguez-Flores et al. 2019), considerable specialization (Maglianesi et al. 2014), modular structure (Maruyama et al. 2014), and low nestedness (Vizentin-Bugoni et al. 2014). These patterns were also detected for the hummingbird-plant network in the Serra da Canastra National Park (SCNP), considering the complete network and its arrangements for the two phytophysiognomic types sampled, rupestrian fields and riparian forests. However, the structure of interaction networks can be influenced by the spatial structure, movement, and habitat preferences of animals (Dupont et al. 2014, Morales and Vázquez 2008). Thus, considering the high plant diversity, endemism and vegetational heterogeneity found in rupestrian field ecosystems in altitudinal areas of southeastern Brazil, including the SCNP (Alves et al. 2014, Silveira et al. 2016), and also the distinct structural characteristics of the dense and mostly arboreal evergreen vegetation of riparian forests immersed in a landscape matrix of grasslands (IBAMA 2005, Fieker et al. 2014), we verified different network topologies among sampled physiognomies. The network of rupestrian fields was more specialized and nestedness than the riparian forests, despite the similarity in the species richness.

One of the ecological factors that can affect the specialization of interaction networks is the spatial-temporal variation in the availability of resources, such as seasonal variations in the production of flowers and in the composition of plant species in the environments (Carstensen et al. 2014, Souza et al. 2018, Tinoco et al. 2017). In view of the high topographic heterogeneity, a common feature in the rupestrian ecosystems (Alves et al. 2014), a high spatial turnover in interactions between pollinators and plants can be detected, which are more linked to variations in floristic composition than to differences in pollinator species between sites (see Carstensen et al. 2014). Similarly, we observed noteworthy differences in the floristic composition, even between the same phytophysiology sampled in different areas, while the composition of hummingbird species was similar between the sampling sites. In fact, given the high mobility of hummingbirds and frequent generalized choice of floral resources (Stiles 1981; Wolf et al. 1976), it is expected a more homogeneous distribution of hummingbird species between different sites of the same region. On the other hand, considering explicit variations in the vegetation landscape, such as forest patches immersed in open grasslands, the preference for habitat and/or the restriction on the occurrence of certain species before another hierarchically dominant species can emerge as a structuring pattern for interactions (Dupont et al. 2009, Morales & Vázquez, 2008). In this sense, the network topologies were consistently different between environments, with the greatest specialization and nestedness in the rupestrian fields.

The formation of subgroups of species that interact more strongly with each other than with species outside the group, that is, the modular arrangement of interactions (Olesen et al. 2007), supported the findings about the differences in network topologies between phytophysiology. The module with the highest number of hummingbird species was, above all, associated with the floral species observed in forest patches. Interestingly, this module also included the longbilled hummingbird, *Phaethornis pretrei*, the only recorded species of the hermit clade, which is capable of travelling long distances using the trapline foraging behavior (McGuire et al. 2014). This result contrasts with other studies also developed in the Cerrado domain, in which *P. pretrei* has been separated from the other hummingbirds in a single module (Maruyama et al. 2014, Queiroz 2018), what can be expected given the frequent association of hermit hummingbirds with morphologically specialized flowers of the ornithophilous plants (Feinsinger & Colwell 1978, Maglianesi et al. 2014, Maruyama et al. 2014). However, this particularity reported here for the interactions between hummingbirds and plants in forest patches does not seem to be associated with greater generalization in the choice of *P. pretrei*,

but the greater frequency of visitation to ornithophilous plant species by hummingbirds belonging to other clades.

While the module formed by the largest number of hummingbird species was mostly composed of floral species from forest patches, another module with only two hummingbird species, *Colibri serrirostris* and *Amazilia lactea*, was associated with more than half of the plant species registered in the entire community, mainly with flowering species observed in the rupestrian fields. Similarly, the arrangement of *Colibri serrirostris* and *Amazilia lactea* in the same module closely related to plant species in open landscapes of the Cerrado domain was detected in another study (Maruyama et al. 2013). The hummingbird *C. serrirostris* interacted not only with all floral species in the module, but with all floral species recorded in the rupestrian fields. The high degree of visitation performed by this hummingbird indicated its connecting role in the network of rupestrian fields, which is in line with his preference for open vegetation types (Sick 2001). In the forest patches, the role as connector species, according to the degree distribution to the plant species visited, was played by *Chlorostilbon lucidus*.

As pointed out by the modular structure of the network, we found that the interaction network in the rupestrian fields is more specialized and, still, nestedness than the network in forest patches. These variations in the network topology are probably related to the preference of habitats of the main interacting hummingbird species in each phytophysiognomy. The greater abundance in the rupestrian fields of a hummingbird known to be territorialist (Jacobi & Antonini 2008, Justino et al. 2012) seems to be associated with the greater exclusivity of the interactions in these environments. In this context, *C. serrirostris* was the exclusive visitor of five plant species in the rupestrian field, including the species *Barbacenia lymansmithii*, endemic to the PNSC (Mello-Silva & Menezes 1999). In other study, carried out in rupestrian ecosystems, the main visitor was *C. lucidus* (Rodrigues & Rodrigues 2014), but in this study, it showed the highest degree of visitation in forest patches. The larger body size and high abundance of *C. serrirostris*, coupled with its preference for open habitats, seems to lead *C. lucidus* to forage preferentially in forest environments in the SCNP.

References

- ALMEIDA-NETO, M. & ULRICH, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Modell Softw*, 26(2):173–178.
- ALMEIDA-NETO, M., GUIMARAES, P., GUIMARAES JR, P.R., LOYOLA, R.D., & ULRICH, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.

- ALVES, R.J. & KOLBEK, J., 2010. Can campo rupestre vegetation be floristically delimited based on vascular plant genera?. *Plant Ecol*, 207(1):67-79.
- ALVES, R., SILVA, N., OLIVEIRA, J., & MEDEIROS, D. 2014. Circumscribing campo rupestre–megadiverse brazilian rocky montane savanas. *Braz J Biol*, 74(2):355–362.
- BARTOMEUS, I., GRAVEL, D., TYLIANAKIS, J.M., AIZEN, M.A., DICKIE, I.A. & BERNARD-VERDIER, M., 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct Ecol*, 30(12):1894- 1903.
- BASCOMPTE, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science*, 325(5939):416-419.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P., & OLESEN, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772):431–433.
- BECKETT, S.J. 2016. Improved community detection in weighted bipartite networks. *Roy Soc Open Sci*, 3(1):140536.
- BLÜTHGEN, N., MENZEL, F., & BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol*, 6:9.
- CARSTENSEN, D. W., SABATINO, M., TRØJELSGAARD, K., & MORELLATO, L. P. C. 2014. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One* 9(11): e112903.
- CAVALCANTI, R.B. 1992. The importance of forest edges in the ecology of open country cerrado birds. In *The Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries* (P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter, eds). Chapman and Hall, London, p.513–517.
- CONCEIÇÃO, A.A., FUNCH, L.S. & PIRANI, J.R. 2007. Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”, northeastern Brazil: population and community analyses. *Braz J Bot*, 30(3):475–485.
- CONCEIÇÃO, A.A., RAPINI, A., CARMO, F.F., BRITO, J.C., SILVA, G.A., NEVES, S.P.S. & JACOBI, C.M. 2016. Rupestrian Grassland Vegetation, Diversity, and Origin. In *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil* (G.W. Fernandes, ed). Springer International Publishing, Cham, p.105-127.
- CRONK Q. & OJEDA I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *J Exp Bot* 59:715–727.
- DORMANN, C.F. 2011. How to be a specialist? quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1(1):1–20.
- DORMANN, C.F., FRÜND, J., BLÜTHGEN, N., & GRUBER, B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7-24.
- DORMANN, C.F., GRUBER, B. & FRÜND, J. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks interaction, *R News*, 8:8-11.
- DUPONT, Y.L., PADRÓN, B., OLESEN, J.M., & PETANIDOU, T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, 118(8):1261–1269.
- DUPONT, Y.L., TRØJELSGAARD, K., HAGEN, M., HENRIKSEN, M.V., OLESEN, J.M., PEDERSEN, N.M., & KISSLING, W.D. 2014. Spatial structure of an individual-based plant–pollinator network. *Oikos*, 123(11):1301-1310.

- FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am Zool*, 18(4):779–795.
- FIEKER C.Z., REIS M.G. & BRUNO S.F. 2014. Guia de bolso: 100 aves do Parque Nacional da Serra da Canastra – MG. São Roque de Minas: ICMBio, 124 p.
- FERREIRA, T.C. 2015. Diversidade funcional em matas de galeria inundável e não inundável. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia.
- GÉLVEZ-ZÚÑIGA, I., NEVES, A.C., TEIXIDO, A.L., & FERNANDES, G.W. 2018. Reproductive biology and floral visitors of *Collaea cipoensis* (fabaceae), an endemic shrub of the rupestrian grasslands. *Flora*, 238:129–137.
- GRANTSAU, R. 1989. Os beija-flores do Brasil: uma chave de identificação para todas as formas de beija-flores do Brasil com a descrição de quatro novas formas. Editora Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- HORSTMANN, N. 2015. Composição florística e aspectos fenológicos de um fragmento de mata de galeria com vistas à restauração ecológica no cerrado, Distrito Federal. Monografia, Universidade de Brasília.
- IBAMA 2005. Plano de manejo do Parque Nacional da Serra da Canastra. Brasília: Ministério Do Meio Ambiente.
- JACOBI, C.M. & ANTONINI, Y. 2008. Pollinators and defence of *Stachytarpheta glabra* (verbenaceae) nectar resources by the hummingbird *Colibri serrirostris* (trochilidae) on ironstone outcrops in south-east Brazil. *J Trop Ecol*, 24(3):301– 308.
- JACOBI, C.M. & CARMO, F.F. 2011. Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Bot Bras*, 25(2):395-412.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am Nat*, 129(5):657–677.
- JUSTINO, D.G., MARUYAMA, P.K. & OLIVEIRA, P.E. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a neotropical savanna shrub. *J Ornithol*, 153(1):189–197.
- MACEDO. R.H.F. 2002. The Avifauna: Ecology, Biogeography, and Behavior. In: *The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds). Columbia University Press, New York.
- MAGLIANESI, M.A., BLÜTHGEN, N., BÖHNING-GAESE, K., & SCHLEUNING, M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95(12):3325-3334.
- MARUYAMA, P.K., BONIZÁRIO, C., MARCON, A.P., D'ANGELO, G., SILVA, M.M., NETO, E.N.S., OLIVEIRA, P.E., SAZIMA, I., SAZIMA, M., VIZENTIN-BUGONI, J. ANJOS, L., RUI, A.M. & MARÇAL-JÚNIOR, O.M. 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biol Conserv*, 230:187-194.
- MARUYAMA, P.K., OLIVEIRA, G.M., FERREIRA, C., DALSGAARD, B. & OLIVEIRA, P.E. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*, 100(11):1061–1068.

- MARUYAMA, P.K., VIZENTIN-BUGONI, J., OLIVEIRA, G.M., OLIVEIRA, P.E. & DALSGAARD, B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46(6):740–747.
- McGUIRE, J.A., WITT, C.C., REMSEN JR, J., CORL, A., RABOSKY, D.L., ALTSHULER, D.L. & DUDLEY, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Curr Biol*, 24(8):910–916.
- MELLO-SILVA, R. & MENEZES, N.L. 1999. *Barbacenia lymansmithii* (Velloziaceae). *Harvard Papers in Botany*, p.271-274.
- MORALES, J.M. & VÁSQUEZ, D. 2008. The effect of space in plant-animal mutualistic networks: insights from a simulation study. *Oikos*, 117(9):1362-1370.
- MORELLATO, L.P.C. & SILVEIRA, F.A.O. 2018. Plant life in campo rupestre: New lessons from an ancient biodiversity hotspot. *Flora*, 238:1-10.
- OLLERTON, J., WINFREE, R., & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120(3):321-326.
- OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *P Natl Acad Sci Usa*, 104(50):19891–19896.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. & PAULA, F.R. 2001. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de Matas de Galeria. In: *Cerrado - Caracterização e recuperação de Matas de Galeria* (J.F. Ribeiro, C.E.L. Fonseca & J.C. Souza-Filho, eds), Embrapa Cerrados, Planaltina, p.303-332.
- PIACENTINI, V.Q., ALEIXO, A., AGNE, C.E., MAURÍCIO, G.N., PACHECO, J.F., BRAVO, G.A., BRITO, G.R.R., NAKA, L.N., OLMOS, F., POSSO, S., SILVEIRA, L.F., BETINI, G.S., CARRANO, E., FRANZ, I., LEES, A.C., LIMA, L.M., PIOLI, D., SCHUNCK, F., AMARAL, F.R., BENCKE, G.A., COHN-HAFT, M., FIGUEIREDO, L.F.A., STRAUBE F.C. & CESARI, E. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee/Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 23(2): 91-298.
- QUEIROZ, S.N.P. 2018. Dinâmica temporal e funcional da rede de interações entre plantas e beija-flores no campo rupestre da Serra do Espinhaço, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina.
- RATTER, J.A., RIBEIRO, J.F. & BRIDGEWATER, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann Bot*, 80(3):223-230. R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: *Cerrado: ambiente e flora*. (S.M. Sano & S.P. Almeida, eds). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p.89-166.
- RODRIGUES, L.C. & RODRIGUES, M. 2014. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern Brazilian mountaintops: species composition and seasonality. *Braz J Biol*, 74(3):659–676.
- RODRÍGUEZ-FLORES, C.I., ORNELAS, J.F., WETHINGTON, S. & ARIZMENDI, M.C. 2019. Are hummingbirds generalists or specialists? using network analysis to explore the mechanisms influencing their interaction with nectar resources. *PloS one*, 14(2):e0211855.

- SCHLEUNING, M., FRÜND, J. & GARCÍA, D. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant–animal interactions. *Ecography*, 38(4):380-392.
- SICK, H. 2001. *Ornitologia brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- SILVEIRA, F.A., NEGREIROS, D., BARBOSA, N.P., BUISSON, E., CARMO, F. F., CARSTENSEN, D.W., CONCEIÇÃO, A.A., CORNELISSEN, T.G., ECHTERNACHT, L., FERNANDES, G.W., GARCIA, Q.S., GUERRA, T.J., JACOBI, C.M., LEMOS-FILHO, J.P., LE STRADIC, S., MORELLATO, L.P.C., NEVES, F.S., OLIVEIRA, R.S., SCHAEFER, C.E., VIANA, P.L. & LAMBERS, H. 2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil*, 403(1-2):129–152.
- SOUZA, C.S., MARUYAMA, P.K., AOKI, C., SIGRIST, M.R., RAIZER, J., GROSS, C.L. & ARAUJO, A.C. 2018. Temporal variation in plant–pollinator networks from seasonal tropical environments: higher specialization when resources are scarce. *J Ecol*, 106(6):2409–2420.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann Mo Bot Gard*, pages 323–351.
- THIERS, B. 2020 (continuously updated). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden’s Virtual Herbarium, New York. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- THOMPSON, R.M., BROSE, U., DUNNE, J.A., HALL JR, R.O., HLADYZ, S., KITCHING, R.L MARTINEZ, N.D., RANTALA, H., ROMANUK, T.N., STOUFFER, D.B. & TYLIANAKIS, J.M. 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol Evol*, 27(12):689-697.
- TINOCO, B.A., GRAHAM, C.H., AGUILAR, J.M. & SCHLEUNING, M. 2017. Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos*, 126(1):52–60.
- VÁZQUEZ, D.P., MELÍAN, C.J., WILLIAMS, N.M., BLÜTHGEN, N., KRASNOV, B.R. & POULIN, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116(7):1120–1127.
- VIZENTIN-BUGONI, J., MARUYAMA, P.K., & SAZIMA, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *P Roy Soc B-Biol Sci*, 281(1780):20132397.
- VIZENTIN-BUGONI, J., MARUYAMA, P.K., SOUZA, C.S., OLLERTON, J., RECH, A.R. & SAZIMA, M., 2018. Plant-pollinator networks in the tropics: a review. In *Ecological Networks in the Tropics* (W. Dáttilo & V. Rico-Gray, eds), Springer International Publishing, Cham, p.73-91.
- WASER, N.M., CARADONNA, P.J. & PRICE, M.V. 2018. Atypical flowers can be as profitable as typical hummingbird flowers. *Am Nat*, 192(5):644-653.
- WOLF, L.L., STILES, F.G. & HAINSWORTH, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J Anim Ecol*, 45(2):349–379.

Tables

Table 1. Hummingbird assemblage (Aves: Trochilidae) recorded visiting floral resources in riparian forests and rupestrian fields in the Serra da Canastra National Park, MG, southern Brazil. N.I = number of interactions recorded; s.s = species strength in the network; d' = species specialization.

Species	Rupestrian fields			Riparian forests			General network		
	N.I	s.s.	d'	N.I	s.s	d'	N.I	s.s.	d'
<i>Phaethornis pretrei</i> (Lesson & Delattre, 1839)	2	0.0329	---	29	1.5443	0.4948	31	1.4737	0.4756
<i>Eupetomena macroura</i> (Gmelin, 1788)	56	1.3011	0.7252	51	0.9211	0.2615	107	1.6659	0.4548
<i>Colibri serrirostris</i> (Vieillot, 1816)	152	9.2305	0.6234	207	4.8778	0.5947	359	13.2649	0.6
<i>Anthracothorax nigricollis</i> (Vieillot, 1817)	---		---	2	0.2857	0.7374	2	0.2857	0.7483
<i>Chlorostilbon lucidus</i> (Shaw, 1812)	18	0.8687	0.2917	84	3.1769	0.1335	102	3.6593	0.1729
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin, 1788)	2	0.0294	0.1427	23	0.7204	0.5017	25	0.7119	0.4759
<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin, 1788)	---	---	---	4	0.0889	0.4368	4	0.0354	0.2839
<i>Amazilia lactea</i> (Lesson, 1832)	2	0.0941	0.2192	8	0.3627	0.1619	10	0.4569	0.2027
<i>Heliomaster squamosus</i> (Temminck, 1823)	---	---	---	3	1.0222	0.7155	3	1.0088	0.6705
<i>Calliphlox amethystina</i> (Boddaert, 1783)	4	0.4433	0.5613	---	---	---	4	0.4374	0.6105

Table 2. Plants visited by hummingbirds in riparian forests and rupestrian fields of the Serra da Canastra National Park, MG, southern Brazil. • Plants with ornithophilous syndrome; N.V.= Number of visits. D = Degree of visits by hummingbirds.

Family/Species	Habitat	N.V	D
Acanthaceae			
<i>Justicia monticola</i> (Ness) Profice •	riparian forest	75	4
Amaryllidaceae			
<i>Hippeastrum cipoanum</i> (Ravenna) Meerow •	rupestrian fields	1	1
Asteraceae			
Asteraceae sp.1	riparian forest	2	1
<i>Lessingianthus</i> sp.	rupestrian fields	5	2
<i>Eremanthus</i> sp.	rupestrian fields	3	1
<i>Hololepis pedunculata</i> (DC. ex Pers.) DC. •	riparian forest - rupestrian fields	55-26	5-3
<i>Lychnophora</i> sp.	rupestrian fields	7	2
<i>Wunderlichia mirabilis</i> Riedel ex Baker	rupestrian fields	4	2
Bignoniaceae			
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers •	riparian forest	6	1
Bromeliaceae			
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker •	riparian forest	7	3
<i>Dyckia minarum</i> Mez •	rupestrian fields	14	2
<i>Vriesea friburguensis</i> Mez •	riparian forest	6	3
Ericaceae			
<i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Spreng.) Meisn. •	riparian forest	38	3
<i>Gaylussacia pseudogaultheria</i> Cham. & Schltldl •	rupestrian fields	44	3
<i>Gaylussacia reticulata</i> Mart. ex Meisn. •	rupestrian fields	3	1
Lamiaceae			
<i>Hyperia reticulata</i> (Mart. ex Benth.) Harley	rupestrian fields	2	1
Loganiaceae			

<i>Spigelia sellowiana</i> Cham. & Schltdl. ●	riparian forest	2	1
Loranthaceae			
<i>Psittacanthus robustus</i> (Mart.) Mart. ●	riparian forest - rupestrian fields	68-45	5--6
Orobanchaceae			
<i>Esterhazyia splendida</i> J.C.Mikan ●	riparian forest	6	3
Sapindaceae			
<i>Serjania erecta</i> Radlk	riparian forest	5	2
Theaceae			
<i>Laplacea fruticosa</i> (Schrad.) Kobuski	riparian forest	7	2
Velloziaceae			
<i>Barbacenia lymansmithii</i> Mello-Silva & N.L.Menezes	rupestrian fields	30	1
Vochysiaceae			
<i>Qualea cordata</i> Spreng.	riparian forest	186	4

Figures

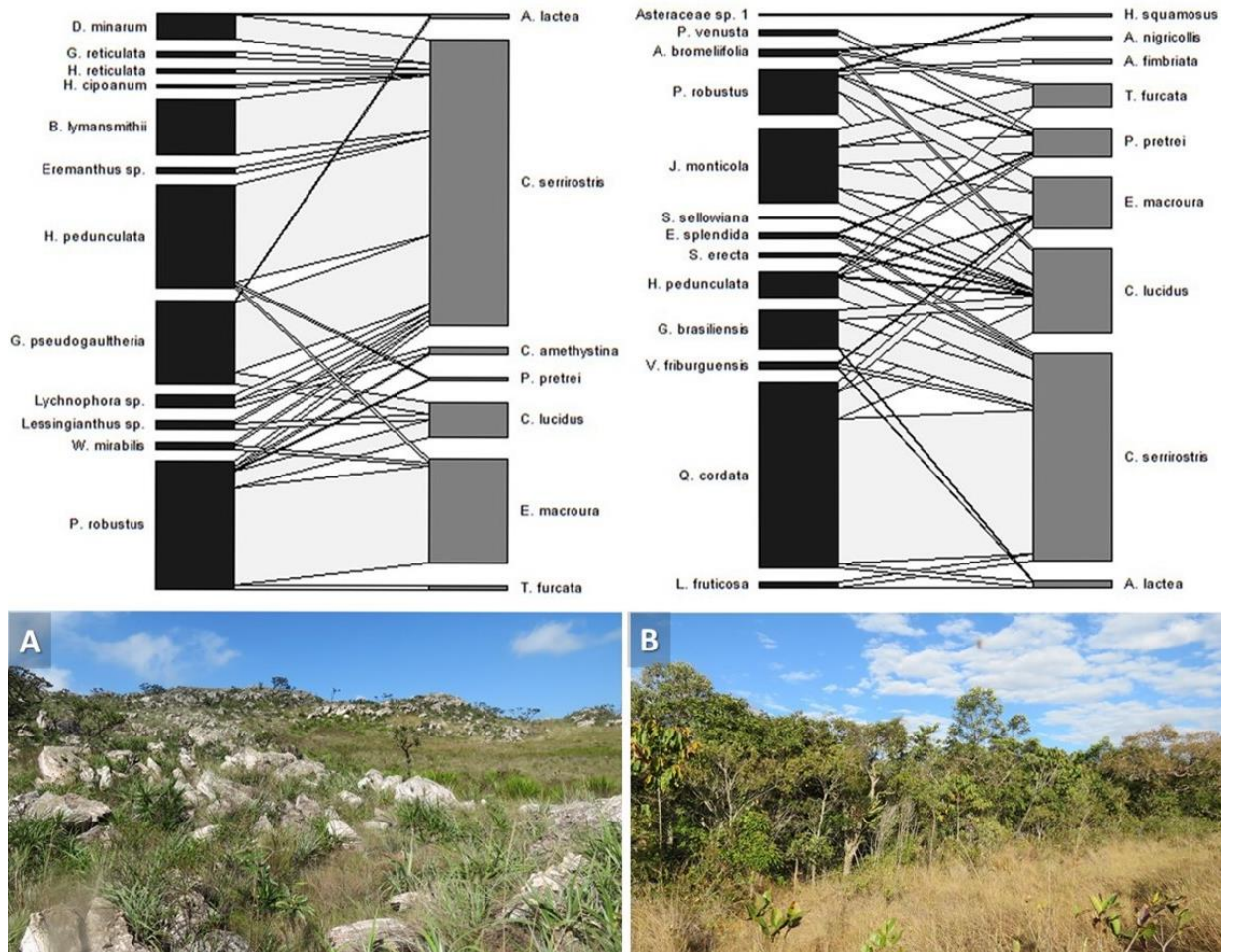


Figure 1. Plant-hummingbird network in rupestrian fields (A) and riparian forests (B) of the Serra da Canastra National Park.

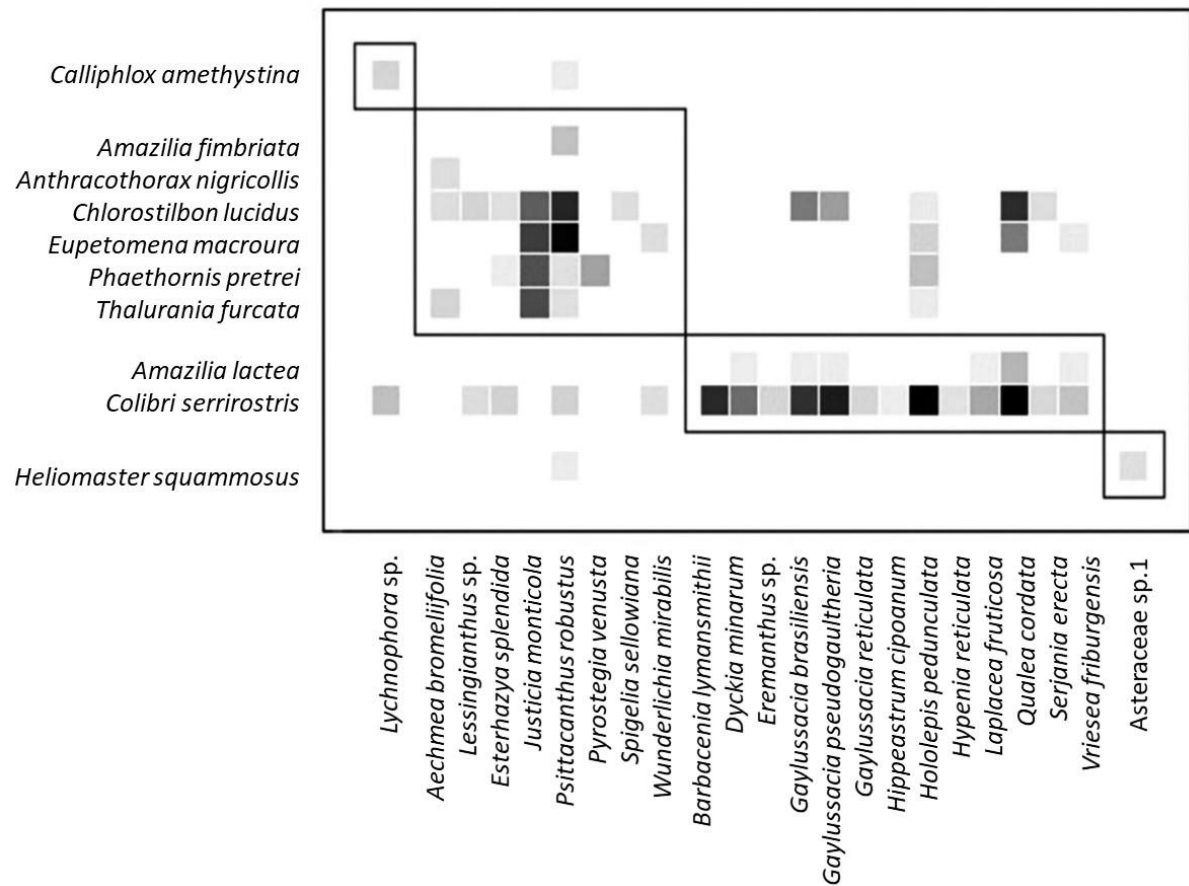


Figure 2. Plant-pollinator community in the main plateau of Serra da Canastra National Park with indication of interaction abundance (darker tones represent a greater number of records) and the four identified modules of interactions.

Considerações finais

No primeiro capítulo, registramos 24 espécies de plantas visitadas por dez beija-flores em todo o Parque Nacional da Serra da Canastra (PNSC). A riqueza de espécies de plantas exploradas por beija-flores não variou em relação ao campo rupestre e mata ripária e estação chuvosa em comparação com a estação seca. A riqueza e abundância das espécies de beija-flores registradas também não variou em relação às duas estações anuais, mas foi maior na fitofisionomia de mata ripária.

Uma vez que a riqueza das plantas exploradas não obteve padrões sazonais em sua floração e também não foi maior em uma fitofisionomia em detrimento de outra, a maior riqueza e abundância de beija-flores registrada na mata ripária parece estar associada a preferência da espécie de beija-flor *Colibri serrirostris* às paisagens abertas no PNSC.

Colibri serrirostris foi a espécie de beija-flor que explorou o maior número de plantas no PNSC (19) das quais 12 foram registradas no campo rupestre, onde cinco espécies foram exclusivamente visitadas por este beija-flor. Esta espécie também foi a mais abundante e com o maior registro de interações agonísticas, de modo que o comportamento agressivo pode ter deslocado outras espécies de beija-flores para as fitofisionomias de matas ripárias, culminando na maior riqueza e abundância observada nessa vegetação florestal.

O total de visitas dos beija-flores aos indivíduos vegetais não variou quanto às estações anuais, fitofisionomias amostradas e entre a síndrome floral da ornitofilia em comparação com a ausência desta síndrome de polinização. Mesmo diante da predominância de espécies vegetais ornitófilas no PNSC (54%), os beija-flores também visitaram espécies vegetais que não correspondem a ornitofilia, como já registrado em formações de cerrado de baixa altitude e também em áreas de campos rupestres da Cadeia do Espinhaço.

As plantas não ornitófilas exploradas pelos beija-flores podem ser recursos importantes para a manutenção dos beija-flores na região, sobretudo das espécies residentes. Essa estratégia generalista dos beija-flores no PNSC também pode ser importante nos períodos secos e nas fitofisionomias que mais sofrem restrições hídricas, como os campos rupestres. De fato, registramos a maior riqueza de espécies não ornitófilas exploradas pelos beija-flores no campo rupestre durante a estação seca.

No segundo capítulo, ao avaliar as redes de interação em todo o PNSC e considerando campos rupestres e matas ripárias separadamente, encontramos que a rede nos campos rupestres é mais aninhada, especializada e modular em relação à rede nas matas ripárias. As métricas de rede de nível de espécies, entretanto, não variaram entre as fitofisionomias.

A maior especialização e aninhamento da rede nos campos rupestres também parece remeter a preferência por ambientes abertos da espécie de beija-flor mais abundante e territorialista da comunidade, *Colibri serrirostris*, que foi o visitante mais frequente e exclusivo de cinco plantas nos campos rupestres. Essas características são ressaltadas pela estrutura modular da rede geral, em que *Colibri serrirostris* e *Amazilia lactea* foram arranjados em um único módulo, com 62% de plantas nos campos rupestres, enquanto o módulo com o maior número de beija-flores teve 75% das plantas nas matas ripárias.

Este trabalho fornece dados para a importância de considerar diferentes fitofisionomias em ambientes altamente heterogêneos, como os ecossistemas de campos rupestres, para investigações das interações entre beija-flores e plantas. Neste sentido, estudos futuros que considerem outros tipos vegetacionais, como campos limpos, podem aumentar o registro de espécies de plantas exploradas por beija-flores, bem como diferentes características das interações entre beija-flores e plantas. Adicionalmente, diante da alta heterogeneidade ambiental dos campos rupestres, a amostragem de diferentes pontos de uma mesma fitofisionomia se faz importante, como salientado pela baixa similaridade de espécies de plantas exploradas entre os pontos amostrados neste estudo.

