

## Partilha de néctar de *Eucalyptus* spp., territorialidade e hierarquia de dominância em beija-flores (Aves: Trochilidae) no sudeste do Brasil

Alexsander Z. Antunes

Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

Recebido em 02 de abril de 2002; aceito em 06 de dezembro de 2002.

**ABSTRACT. *Eucalyptus* nectar resource partitioning, territoriality and dominance hierarchy in hummingbirds (Aves: Trochilidae) in southeastern Brazil.** Territorial behavior in hummingbirds minimizes competition through aggressive interactions, resulting in a dominance hierarchy among species and individuals. Interactions among seven hummingbird species visiting flowering eucalyptus in the Floresta Estadual near Rio Claro, São Paulo, in southeastern Brazil, were studied. Dominance was determined by weight and size with the largest species being the most dominant. Time spent in defense and the number of aggressive interactions were greater than recorded in literature, perhaps due to the relatively greater density of hummingbirds in the study area. Daily activity patterns differed among dominant and subordinate species, but were not correlated with either the quantity of available nectar or with nectar sugar concentration.

**KEY WORDS:** Aves, Brazil, dominance hierarchy, hummingbirds, territoriality, Trochilidae.

**RESUMO.** O comportamento territorial em beija-flores minimiza a competição por recursos através de interações agressivas, determinando uma hierarquia de dominância entre as espécies e os indivíduos. São descritas aqui as interações entre sete espécies de beija-flores que visitaram flores de eucaliptos na Floresta Estadual de Rio Claro, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A hierarquia de dominância entre as espécies foi determinada pelo peso e tamanho, as maiores sendo as mais dominantes. O tempo gasto com a defesa e o número de interações agressivas intraespecíficas foram maiores do que o registrado na literatura, talvez associado a uma maior densidade de beija-flores na área de estudo em relação a outras áreas. Os padrões diários de atividade diferiram significativamente entre espécies dominantes e subordinadas, com exceção de *Amazilia lactea*, que não apresentou variação significativa. Espécies dominantes foram mais frequentes pela manhã e as subordinadas à tarde. Estes padrões não estiveram correlacionados a parâmetros energéticos como quantidade de néctar e concentração da solução.

**PALAVRAS-CHAVE:** Aves, beija-flores, Brasil, hierarquia de dominância, territorialidade, Trochilidae.

Várias espécies de aves nectarívoras apresentam como estratégia de forrageio o estabelecimento dos chamados territórios de alimentação, ou seja, a defesa de fontes de néctar espacialmente concentradas (Cody 1968, Stiles e Wolf 1970, Brown e Browsers 1985, Snow e Snow 1986, Cotton 1998). É neste sentido restrito que os termos território e territorialidade serão aqui utilizados. São considerados espécies e indivíduos dominantes aqueles que apresentam comportamento de defesa de fonte de néctar e restringem ou excluem completamente o acesso de outros indivíduos a ela. Já espécies e indivíduos subordinados são considerados aqueles que, para ter acesso à fonte de néctar, aproveitam-se da ausência de indivíduos dominantes ou alimentam-se furtivamente até serem detectados e expulsos, ou ainda utilizam fontes mais pobres em néctar, não defendidas por indivíduos dominantes. Entretanto os subordinados podem ser mais hábeis em localizar fontes de néctar recém disponibilizadas ou inconspícuas (Stiles 1978). A defesa de fonte de néctar consiste em alternar períodos de alimentação com períodos de pouso em locais próximos da fonte utilizada, vigiando-a e agredindo indivíduos invasores. O balanço entre a energia adquirida pelo uso exclusivo de uma área de alimentação e a energia gasta

defendendo esta área, determina se a defesa é energeticamente vantajosa ou não (Brown 1964). Para beija-flores os custos da territorialidade são representados pelo tempo e energia associados a defesa (Gill 1978, Gass 1979, Copenhagen e Ewald 1980), os possíveis riscos de predação (Carpenter e MacMillen 1976, Stiles 1978) e dano em interações com intrusos (Dearborn 1998). O tamanho da área defendida está relacionado à disponibilidade de recursos e à densidade de competidores (Gass *et al.* 1976, Kodric-Brown e Brown 1978, Carpenter 1987, Trombulak 1990). O comportamento de defesa é uma maneira de minimizar a competição através de interações agressivas que determinam relações de dominância entre os indivíduos envolvidos (Gass 1978, Wolf 1978, Kodric-Brown e Brown 1978, Ewald e Rohwer 1980, Ewald e Orians 1983).

Também pode ocorrer que uma espécie inicie a defesa de um território e seja deslocada por outra mais dominante quando o “valor” deste território (quantidade e qualidade do néctar) aumentar, ou abandone a defesa e seja substituída por outra mais inferior na hierarquia quando o valor diminuir (Cotton 1998). Foi demonstrado que em baixa densidade da espécie dominante, a subordinada utiliza os melhores recursos; em altas densidades da dominante a

subordinada somente utiliza os piores; e em densidades intermediárias utiliza ambos (Pimm *et al.* 1985, Rosenweig 1986).

Neste trabalho registra-se as espécies de beija-flores que ocorrem numa localidade do sudeste do Brasil e como elas efetuam a partilha de um recurso floral (flores de eucaliptos). Registra-se as interações comportamentais observadas entre elas. Investiga-se se estas espécies diferem em seus padrões de atividade ao longo do dia e se estas diferenças podem estar associadas a variações no volume de néctar disponível ou na concentração de açúcar do néctar.

## ÁREA DE ESTUDO E MÉTODOS

O estudo foi efetuado de janeiro a dezembro de 1998 na Floresta Estadual Navarro de Andrade (22°25'S, 47°31'W), município de Rio Claro, estado de São Paulo. Segundo Troppmair (1978) o clima da região é tropical com duas estações definidas, a seca de abril a setembro (pluviosidade de 180-200 mm em 15-20 dias) e a chuvosa de outubro a março (pluviosidade ao redor de 1200 mm em 55-60 dias). A Floresta ocupa uma área de 2314 ha e apresenta altitude média ao redor de 560 m. A vegetação dominante é constituída por várias espécies de *Eucalyptus*, distribuídas em 120 talhões monoespecíficos. Estes talhões são identificados por números, sendo possível saber o ano do plantio. Foram selecionados os talhões com mais de 10 anos e que não seriam explorados durante o período de coleta de dados. Antes de ir a campo, os talhões a serem visitados eram sorteados. As estradas de acesso aos talhões e os aceiros foram percorridos até que fosse encontrada uma árvore com flores e atividade de beija-flores. A árvore então era observada por dois a quatro dias consecutivos.

Foram observadas as espécies de beija-flores que visitaram 21 indivíduos de 13 espécies de eucaliptos (*Eucalyptus acmenoides* n = 2, *E. alba* n = 1, *E. camaldulensis* n = 2, *E. citriodora* n = 1, *E. crebra* n = 1, *E. eugenioides* n = 3, *E. eximia* n = 2, *E. maculata* n = 1, *E. microcorys* n = 1, *E. paniculata* n = 4, *E. pauciflora* n = 1, *E. pilularis* n = 1 e *E. propinqua* n = 1) que floresceram durante o referido período. Os dados de comportamento foram amostrados “*ad libitum*” ou, quando possível, através da técnica animal focal (Lehner 1979). Neste último caso foram registrados o horário de chegada da ave ao local, o tempo de permanência, o tempo de duração dos comportamentos de alimentação, vigilância e defesa de território, e para algumas espécies, o sexo do indivíduo e se tratava-se de um imaturo ou adulto. As observações ocorreram entre 05:00 e 19:00 h, em 71 dias, totalizando 803 h, de 36 a 39 horas para cada eucalipto; assim distribuídas: 280 horas entre 05:00 e 10:00 h, 260 horas entre 10:00 e 15:00 h e 253 horas entre 15:00 e 19:00 h. Tendo sido efetuado pelo menos um período diurno inteiro de observações para cada árvore. A nomenclatura das aves

segue Sick (1997). Os dados sobre peso e comprimento do corpo foram retirados de Magalhães (1999), com exceção de uma espécie cujos dados foram obtidos de Ruschi (1982).

O número de flores abertas na árvore foi estimado ao início de cada sessão de campo baseando-se no número mínimo de flores por panícula, no número aproximado de panículas por galho e no número aproximado de galhos com flores. Ramos com flores de todas as árvores observadas foram coletados com podão de 6m de comprimento e com o auxílio de estilingue, procurando se coletar a alturas diferentes em diferentes “faces” da árvore. As flores foram coletadas em três períodos do dia, por volta das 07:00, 12:00 e 17:00 h, para se medir o volume de néctar e a concentração de açúcar do mesmo. Dez flores com néctar por árvore foram analisadas em cada período. Flores vazias foram excluídas do cálculo dos valores de volume e concentração de açúcar médios, sendo apenas anotado o número encontrado por período. O néctar foi retirado com micropipeta de 50 ml e a concentração foi medida com refratômetro manual. A temperatura ambiente nos horários de coleta de flores foi medida com termômetro manual de mercúrio.

As diferenças nos valores de volume de néctar e concentração de açúcar médios entre os 21 eucaliptos amostrados e a variação nestes valores ao longo do dia para cada árvore e para todas as árvores em conjunto foram comparados através de ANOVA “one-way”. As diferenças na frequência de comportamentos entre as espécies de beija-flores foram comparadas através de tabela de contingência. A hipótese nula é de que a frequência de ocorrência dos comportamentos de alimentar-se, permanecer pousado e defender a fonte de néctar, não difere significativamente entre as espécies. Foi correlacionada, através do coeficiente de correlação de Spearman ( $r_s$ ), a porcentagem de agressões interespecíficas em que uma espécie expulsou ou suplantou outra, com o peso e o comprimento total, para se testar se o grau de dominância de uma espécie esteve relacionado ao seu peso ou tamanho. A hipótese nula é a de que não há correlação entre as variáveis morfométricas e o número de agressões. Testou-se se o número de intrusões por hora nos territórios estava correlacionado com o número estimado de flores abertas e testou-se também, se o número de indivíduos ao longo do dia nos territórios estava correlacionado com o número de flores abertas.

## RESULTADOS

Foram registradas 12 espécies de beija-flores (tabela 1), sendo que apenas quatro destas foram observadas defendendo flores, consideradas dominantes em relação às demais: *Melanotrochilus fuscus*, *Eupetomena macroura*, *Aphantochroa cirrhochloris* e *Amazilia lactea* (tabela 2). *Amazilia versicolor*, *Chlorostilbon aureoventris* e

Tabela 1. Espécies de beija-flores registradas com seus dados morfométricos (média  $\pm$  desvio padrão, Magalhães (1999)).

Espécies	Comprimento (mm)	Peso (g)
Territoriais/dominantes		
<i>Melanotrochilus fuscus</i> (Vieillot, 1817)	127,3 $\pm$ 3,59	8,7 $\pm$ 0,29
<i>Eupetomena macroura</i> (Gmelin, 1788)	173,3 $\pm$ 3,79	9,2 $\pm$ 0,33
<i>Aphantochroa cirrhochloris</i> (Vieillot, 1818)	120,5	7,1
<i>Amazilia lactea</i> (Lesson, 1829)	98,0 $\pm$ 5,62	4,3 $\pm$ 0,35
Subordinadas		
<i>Chlorostilbon aureoventris</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1838)	96,8 $\pm$ 2,99	3,2 $\pm$ 0,17
<i>Amazilia versicolor</i> (Vieillot, 1818)	94,7 $\pm$ 2,50	3,9 $\pm$ 0,29
<i>Calliphlox amethystina</i> (Boddaert, 1783)	77,0	2,7
Outras		
<i>Colibri serrirostris</i> (Vieillot, 1816)	124,0 $\pm$ 4,62	6,7 $\pm$ 0,34
<i>Anthracothorax nigricollis</i> (Vieillot, 1817)	121,0 $\pm$ 3,61	7,7 $\pm$ 0,33
<i>Leucochloris albicollis</i> (Vieillot, 1818)	116,0 $\pm$ 3,27	6,6 $\pm$ 0,20
<i>Hylocharis cyaneus</i> (Vieillot, 1818)	*	90,0 $\pm$ 3,40
<i>Helimaster squamosus</i> (Temminck, 1823)	129,1 $\pm$ 6,38	7,3 $\pm$ 1,32

\* Ruschi (1982).

Tabela 2. Número de interações agonísticas registradas entre as quatro espécies territoriais e as 12 espécies observadas na Floresta Estadual Navarro de Andrade.

Espécies Agredidas	Espécies Territoriais				N
	<i>Melanotrochilus fuscus</i>	<i>Eupetomena macroura</i>	<i>Aphantochroa cirrhochloris</i>	<i>Amazilia lactea</i>	
<i>Melanotrochilus fuscus</i>	33	2	34	0	69
<i>Eupetomena macroura</i>	3	6	3	0	12
<i>Aphantochroa cirrhochloris</i>	8	3	44	56	111
<i>Amazilia lactea</i>	15	5	39	103	162
<i>Amazilia versicolor</i>	1	0	1	9	11
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	0	2	0	16	18
<i>Calliphlox amethystina</i>	1	0	1	12	14
<i>Colibri serrirostris</i>	1	0	1	0	2
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	3	0	0	0	3
<i>Leucochloris albicollis</i>	1	0	1	1	3
<i>Hylocharis cyaneus</i>	0	0	0	2	2
<i>Helimaster squamosus</i>	2	0	1	0	3
N	68	18	125	199	

*Calliphlox amethystina* não defenderam territórios e foram freqüentemente expulsas pelas espécies dominantes enquanto visitavam as flores. As espécies restantes (tabela 1) foram observadas apenas entre uma e três vezes e são excluídas de análises relacionadas ao comportamento. As espécies dominantes aproveitavam as flores também como fonte proteica, ao predar pequenos dípteros e himenópteros que voavam ao redor delas, principalmente entre 05:00 e 07:00 h. A hierarquia entre as espécies foi correlacionada com o comprimento total do corpo e com o peso ( $r_s = 0,87$ ,  $p < 0,05$ ). Assim, quanto maior e mais pesada uma espécie, maior o seu grau de dominância. Em várias ocasiões ( $N = 98$ ) um proprietário de território investiu contra um intruso de maior porte mas, na maioria das vezes (67%), acabou suplantado por ele. Uma exceção parece ser os imaturos de *Melanotrochilus fuscus*, que apesar de maiores foram expulsos por *Aphantochroa cirrhochloris* sempre que invadiram o território de indivíduos desta espécie ( $N = 23$ ). As espécies subordinadas foram observadas várias vezes conseguindo se alimentar enquanto o proprietário do território alimentava-se ou expulsava outro intruso. Dependendo da espécie as interações agressivas intraespecíficas representaram entre 33 e 49% das observações de comportamento agonístico (tabela 2).

Foram registrados de um a cinco indivíduos defendendo flores simultaneamente por árvore. O mais freqüentemente observado ( $N = 190$ ) era que um indivíduo de *Melanotrochilus fuscus* ou um *Aphantochroa cirrhochloris* estabelecesse seu território na copa, entre 20 e 30 m de altura, e que um ou dois *Amazilia lactea* se estabelecessem no nível médio, entre 6 e 15 m. Quando havia poucas flores abertas, no início da floração, apenas *Amazilia lactea* foi observado defendendo territórios; outras espécies somente passavam por lá eventualmente, as maiores expulsando o proprietário, se alimentando e partindo, e as menores sendo expulsas por este. Neste caso *A. lactea* foi observada alimentando-se entre 10 e 30 m de altura. Quando a maior parte das flores estava senescente a árvore era abandonada, sendo registrados apenas um ou outro indivíduo de qualquer espécie eventualmente averiguando-as.

As diferenças nos valores de volume médio e concentração média de açúcar no néctar obtidos para os 21 eucaliptos amostrados, não foram estatisticamente significativas. Considerando-se todas as árvores em conjunto, o volume médio de néctar obtido foi de  $34,86 \text{ ml} \pm 1,53 \text{ ml}$  ( $N = 615$  flores) e a concentração média de açúcar no néctar obtida foi de  $14,35\% \pm 0,37$  ( $N = 615$  flores). Ao longo do dia não foram observadas alterações significativas no volume médio de néctar, na concentração de açúcar ou no número de flores vazias (tabela 3), tanto para cada eucalipto analisado individualmente quanto para todos em conjunto. O número de intrusões dentro de um território por hora esteve positivamente correlacionado com o número de flores abertas ( $r_s = 0,71$ ,  $p < 0,05$ ). A atividade das aves

(alimentação, comportamento de defesa e intrusões;  $N = 858$  observações) esteve concentrada no meio da manhã (33% entre 07:00 e 10:00 h) e final da tarde (24% entre 16:00 e 19:00 h). O número de observações de indivíduos das espécies mais dominantes, *Melanotrochilus fuscus* ( $r_s = -0,69$ ,  $p < 0,01$ ), *Aphantochroa cirrhochloris* ( $r_s = -0,82$ ,  $p < 0,01$ ) e *Eupetomena macroura* ( $r_s = -0,64$ ,  $p < 0,02$ ), diminuiu significativamente ao longo do dia (as três foram agrupadas como espécies dominantes na figura 1), enquanto o número de indivíduos das espécies subordinadas *Amazilia versicolor* ( $r_s = 0,56$ ,  $p < 0,05$ ), *Chlorostilbon aureoventris* ( $r_s = 0,63$ ,  $p < 0,02$ ) e *Calliphlox amethystina* ( $r_s = 0,71$ ,  $p < 0,01$ ) aumentou significativamente (agrupadas como espécies subordinadas na figura 1) e o número de indivíduos de *Amazilia lactea* não apresentou alterações significativas ( $r_s = 0,17$ , ns; figura 1).

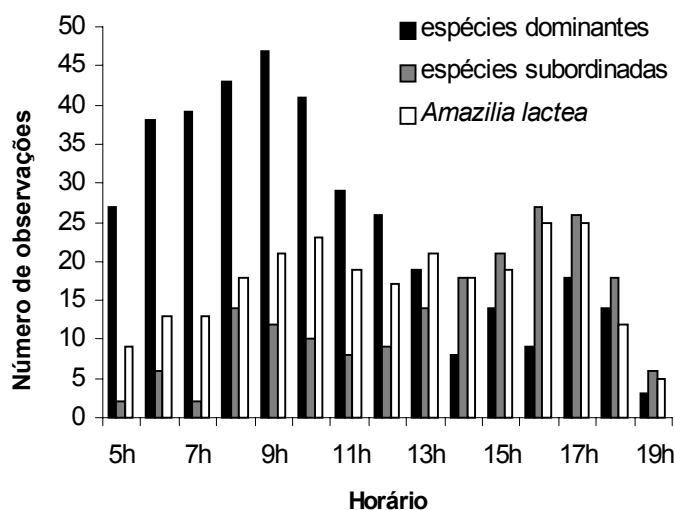
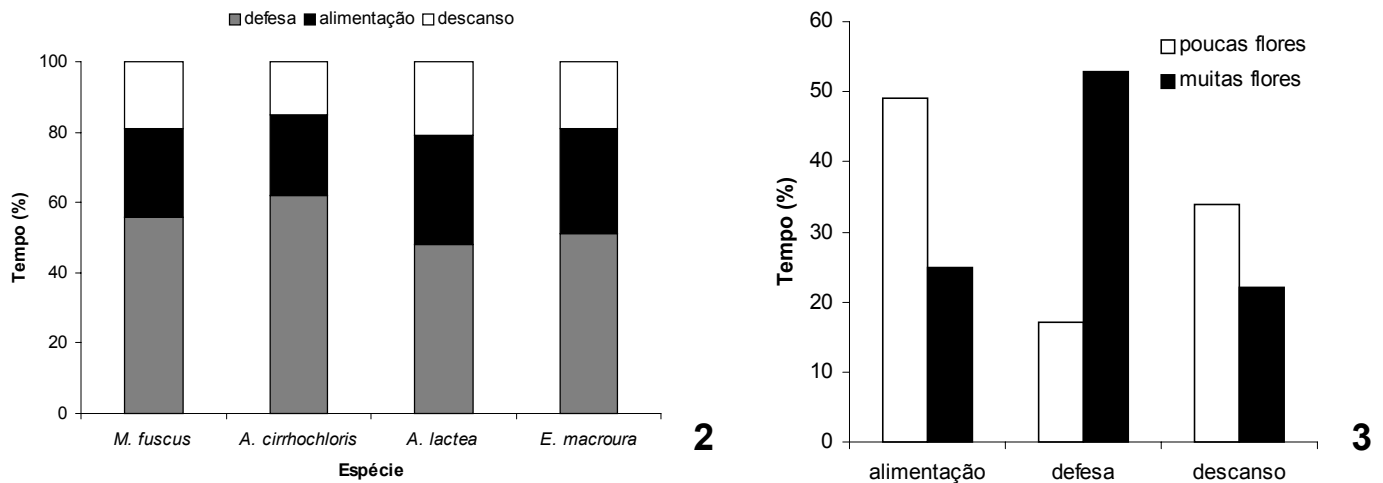


Figura 1. Número de observações das espécies dominantes, subordinadas e de *Amazilia lactea* registradas, em relação ao horário de observação.

Entre as espécies dominantes as diferenças na freqüência de ocorrência dos comportamentos de alimentação, descanso e defesa de fonte de néctar não foram significativas ( $\chi^2_4 = 7,36$ , ns; figura 2). Para *A. lactea* também foram comparadas duas situações, com poucas flores no início da floração ( $N = 29$ ) e no auge da floração ( $N = 54$ ), nas quais as freqüências de ocorrência dos comportamentos diferiram significativamente ( $\chi^2_2 = 12,9$ ,  $p < 0,01$ ; figura 3).

## DISCUSSÃO

Feinsinger e Colwell (1978) sugerem que os pequenos beija-flores competitivamente subordinados são espécies itinerantes ou intersticiais que se aproveitam das “brechas” deixadas por outras espécies ou que atuam como oportunistas, explorando, de uma maneira fortuita, recursos não defendidos e ocasionalmente invadindo o território de aves



Figuras 2-3. Comparação da utilização do tempo de permanência no território entre as diferentes espécies (2) e por *Amazilia lactea* (3).

Tabela 3. Média ( $\pm$  Desvio Padrão) do volume de néctar, da concentração de açúcar no néctar e do número de flores vazias obtidas nos diferentes horários de coleta de flores.

Horários de coleta de flores (h)	07:00	12:00	17:00
Volume médio	36,06 $\pm$ 1,59	34,51 $\pm$ 1,60	34,06 $\pm$ 1,48
	N = 205	N = 205	N = 205
Concentração média	14,13 $\pm$ 0,39	14,49 $\pm$ 0,38	14,52 $\pm$ 1,13
	N = 205	N = 205	N = 205
Número médio de flores vazias	9,3 $\pm$ 0,41	9,71 $\pm$ 0,33	10,85 $\pm$ 0,22
	N = 192	N = 213	N = 223

mais dominantes. Já Cotton (1998) argumenta que estas espécies apresentam um papel ecológico definido e que seu tamanho pequeno é um resultado direto da seleção para explorar recursos marginais insuficientes para indivíduos maiores. Os dados obtidos demonstram que, pelo menos em relação aos eucaliptos, o comportamento dos beija-flores de pequeno porte apóia o sugerido por Feisinger e Colwell (1978).

*Amazilia lactea* foi a espécie que apresentou maior plasticidade, defendendo tanto territórios com poucos recursos no início da floração quanto territórios no auge da floração com custos mais altos de defesa. Não foi possível avaliar a qualidade (número de flores, volume de néctar e concentração de açúcar) do recurso defendido no auge da floração. Como ela era subordinada a outras três espécies e foi observada uma certa divisão de recursos através da altura de forrageio, a qualidade dos recursos utilizados por esta espécie pode ser dependente da densidade de competidores mais dominantes (Pimm 1978, Pimm *et al.* 1985, Rosenweig 1986). Árvores como os eucaliptos podem permitir que um maior número de aves defendam flores simultaneamente do que em arbustos e herbáceas. Stiles e Wolf (1970) registraram até 18 territórios em uma única árvore.

As observações sobre os imaturos de *Melanotrochilus*

*fuscus* concordam com as de Gass (1978) e Ewald e Rohwer (1980) de que os indivíduos imaturos são muitas vezes competitivamente inferiores aos adultos, mesmo quando seus tamanhos e pesos são similares.

Por se tratar de reflorestamento comercial, a quantidade de flores disponíveis por mês era relativamente grande, potencialmente atraindo muitos beija-flores. Provavelmente por isto, o número de interações agressivas intraespecíficas foi bem maior do que o registrado por Cotton (1998) para uma área de floresta Amazônica na Colômbia. Uma maior densidade de indivíduos competidores parece ser responsável pela maior quantidade de tempo gasto com defesa de território, entre 23 e 62 % do tempo contra cinco a 20 % registrado por Cotton (1998). Neste caso os indivíduos dominantes parecem não conseguir reduzir seu gasto de energia através do aumento do tempo que permanecem pousados, vigiando contra intrusos, como sugerido por Collins *et al.* (1990). Desta maneira pode-se presumir que o custo de defesa deve ser dependente do número de competidores presentes.

Devido às diferenças de tamanho entre as espécies e ao grande número de interações agressivas, o risco de dano pode representar um custo energético importante.

Segundo Stiles (1976), os parâmetros energéticos quantidade de néctar e concentração da solução são os fatores

que mais influenciam a escolha de flores por beija-flores. O padrão de atividade das espécies ao longo do dia não esteve relacionado a estes parâmetros. As espécies subordinadas parecem ser beneficiadas pela diminuição da atividade das dominantes, o que explicaria as diferenças nos padrões de atividade ao longo do dia entre estes dois grupos. *Amazilia lactea* mais uma vez diferencia-se dos dois grupos por não apresentar uma variação significativa em relação à sua ocorrência ao longo do dia. Por ser a espécie territorial mais baixa na hierarquia, ela também pode ser beneficiada pela redução na atividade ao longo do dia das espécies de maior porte. Entretanto, são necessários dados sobre as demandas energéticas das diferentes espécies de beija-flores observadas, para uma discussão mais sólida sobre as diferenças nos padrões diários de atividade entre elas.

#### AGRADECIMENTOS

Agradeço à diretoria da Floresta Estadual Navarro de Andrade pela permissão para trabalhar no local. À Volkswagen Foundation da Alemanha pela doação do refratômetro. Este artigo é parte da minha dissertação de mestrado, orientada pelo Prof. Dr. Edwin O. Willis, a quem sou infinitamente grato. Fui bolsista da CAPES durante este período. Agradeço ao Prof. Dr. José Carlos Motta Júnior, ao Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo, Ana Maria Rodrigues dos Santos e dois revisores anônimos pelas inestimáveis críticas e sugestões.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brown, J. L. (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76:160-169.
- Brown, J. A. e M. A. Bowers (1985) Community organization in hummingbirds: Relationships between morphology and ecology. *Auk* 102:251-269.
- Carpenter, F. L. (1987) The study of territoriality: complexities and future directions. *Amer. Zool.* 27:401-409.
- e R. E. MacMillen (1976) Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. *Science* 194:639-642.
- Cody, M. L. (1968) Interspecific territoriality among hummingbird species. *Condor* 70:270-271.
- Collins, B. G., J. Grey e S. Mc Nee, S. (1990) Foraging and nectar use in nectarivorous bird communities. *Studies in Avian Biology* 13:110-121.
- Copenhaver, C. e P. W. Ewald (1980) Cost of territory establishment in hummingbirds. *Oecologia* 46:155-160.
- Cotton, P. A. (1998) Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140:647-653.
- Dearborn, D. C. (1998) Interspecific territoriality by a rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica*, 30:306-313.
- Ewald, P. W. e S. Rohwer (1980) Age, colouration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7:273-279.
- e G. H. Orians (1983) Effects of resource depression on use of inexpensive and escalated aggressive behaviour: experimental tests using Anna hummingbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:95-101.
- Feinsinger, P. e R. K. Colwell (1978) Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18:779-795.
- Gass, C. L. (1978) Rufous hummingbird feeding territoriality in a suboptimal habitat. *Can. J. Zool.* 56:1535-1539.
- (1979) Territory regulation, tenure, and migration in rufous hummingbirds. *Can. J. Zool.* 57:914-923.
- , G. Angehr e J. Centa (1976) Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Can. J. Zool.* 54:2046-2054.
- Gill, F. B. (1978) Proximate costs of competition for nectar. *Amer. Zool.* 18:753-763.
- Kodric-Brown, A. e J. H. Brown (1978) Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59:285-296.
- Lehner, P. (1979) *Handbook of ethological methods*. New York: Garland STPM.
- Magalhães, J. C. R. de (1999) *As aves na fazenda Barreiro Rico*. São Paulo: Plêiade.
- Pimm, S. L. (1978) An experimental approach to the effects of predictability on community structure. *Amer. Zool.* 18:797-808.
- , M. L. Rosenweig e W. A. Mitchell (1985) Competition and food selection: field tests of a theory. *Ecology* 66:798-807.
- Rosenweig, M. L. (1986) Hummingbird isolegs in an experimental system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:313-322.
- Ruschi, A. (1982) *Beija-flores do estado do Espírito Santo*. São Paulo: Rios.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Stiles, F. G. (1976) Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78:10-26.
- (1978) Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.* 18:715-727.
- e L. L. Wolf (1970) Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* 87:467-491.
- Snow, D. W. e B. K. Snow (1986) Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *Hornero* 12:286-296.
- Trombulack, S. C. (1990) Assessment of territory value by a tropical hummingbird (*Amazilia saucerottei*). *Biotropica* 22:9-15.
- Troppmair, H. (1978) Aspectos geográficos. O quadro natural de Rio Claro, p. 75-87. *Em: I. L. Machado (Coord.) Rio Claro Sesquicentenária*. Rio Claro: Museu Pedagógico Amador Bueno da Veiga.
- Wolf, L. L. (1978) Aggressive social organization in nectarivorous birds. *Amer. Zool.* 18: 765-778.