
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**COMPONENTES QUANTITATIVOS E QUALITATIVOS
DA DISPERSÃO DE SEMENTES DE *Struthanthus flexicaulis*
(LORANTHACEAE) EM UMA ÁREA DE CAMPO
RUPESTRE DO SUDESTE BRASILEIRO**

TADEU JOSÉ DE ABREU GUERRA

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho"
Campus Rio Claro para a
obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Área de
Concentração: Biologia Vegetal)

Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Novembro - 2005

**COMPONENTES QUANTITATIVOS E QUALITATIVOS DA
DISPERSÃO DE SEMENTES DE *Struthanthus flexicaulis*
(LORANTHACEAE) EM UMA ÁREA DE CAMPO
RUPESTRE DO SUDESTE BRASILEIRO**



TADEU JOSÉ DE ABREU GUERRA

Orientador: Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista
“Julio de Mesquita Filho”,
Campus de Rio Claro, para
obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Área de
Concentração: Biologia Vegetal)

**Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
Novembro - 2005**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO defendida em 21.11.2005:

Componentes quantitativos e qualitativos da dispersão de sementes de
Struthanthus flexicaulis Mart. 1830 (Loranthaceae) em uma área de campo
rupestre do sudeste brasileiro

TADEU JOSE DE ABREU GUERRA

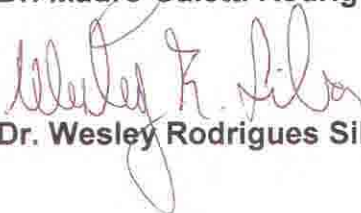
Comissão Examinadora:



Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira



Prof. Dr. Mauro Galetti Rodrigues



Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

A foto da capa representa bem a estreita relação da erva-de-passarinho *Struthanthus flexicaulis* com a “maria-zé-dia”, como a ave *Elaenia cristata* é chamada pelos passarinhos da Serra do Cipó. Na foto pode-se observar um filhote no seu primeiro dia fora do ninho e já pousado numa hospedeira infectada pela erva. Note que um pouco abaixo e à esquerda do galho onde está pousado há duas sementes frescas recém regurgitadas pelo filhote.

"Sem mistério, a vida se torna monótona... Assim, somos atraídos para a natureza, sabedores de que contém estrutura, complexidade e história, mais história do que a imaginação humana é capaz de conceber. A cada mistério resolvido, novos mistérios aparecem. Para o naturalista, toda incursão em uma área inexplorada traz uma emoção quase infantil, muitas vezes com uma pitada de medo..."

Edward O. Wilson em "O futuro da vida".

Dedico esta dissertação à memória de *Carlos Toledo Rizzini*, por sua dedicação ao estudo das ervas de passarinho no Brasil.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus Pais Ilo e Áurea pelo amor e carinho, por todo apoio moral, material e incondicional desde sempre. A Lola minha amada e companheira de todos os momentos pela compreensão e por sempre me apoiar nos meus sonhos e projetos. A meus queridos irmãos Ilo e Zenaide pelo apoio e carinho. Aos tios e tias, primos e primas, especialmente à Jú e Gonzalo, em fim, a toda família, aos Guerra de Conceição do Mato Dentro e aos Abreu de São Francisco do Glória com todas suas derivações residentes ou não em Beagá. Aos irmãos Arthur e Leo Flash, Ví, Netinho, Gú, Ganso, Vinicinho, Hugolin e suas respectivas famílias pela longa amizade.

Aos professores da PUC: Luciana, Virgínia, Eugênio, Enemir, Cleiton, Simone, Fatinha e Fleury, pela grande influência em minha formação acadêmica. A todos os amigos da PUC, mas especialmente aos de sala e a galerinha do Palanque, Manilha e 3real, dos quais destaco pelo mesmo motivo acima: Ana, Diana, Renata, Flavinho, Patrick, Geraldo (Cabeção), Orion, Tick, Guzé, Queiroz, Fred, Fê, Dublu e Metal. Como tudo na vida é aprendizado, ao Sr. Arymatéia pelos ensinamentos de sua (in)disciplina “Ecologia – uma visão holística da natureza como um todo” e ao Sr. J. Lombardi pelo grande (des-) incentivo a um jovem estudante de graduação.

Ao professor Miguel Â. Marini pela iniciação científica e ornitológica e por ter me encorajado a estudar a dispersão de sementes das ervas de passarinho. Aos colegas do laboratório de ecologia de aves: Marina, Renata, Renatinha, Marcão, Rômulo, Lemuel, Alexandre, Leozão, Joãozito e Kadu por tudo que me ensinaram. Especialmente a Charles Duca (Charlinho), amigo de longa data, por sua grande influência no meu ingresso tanto na biologia quanto na ornitologia.

Aos amigos com os quais compartilhei momentos divertidíssimos seja no campo, seja nos botecos da Serra do Cipó, ou em ambos: Ermiliane (Mimi), Augusto (Augastes), Luciene, Diego (Gaúcho), Marcos (Rodrigues), Marcelo (Salsicha), Rodrigo (Palitin) e Denise. Aos proprietários de bar na Serra do Cipó, mas especialmente ao Ruy e família do “Lendas” pelos pastéis de angu, caldos e cervejas geladas essenciais ao bom andamento dos projetos. A todo povo do Açude, especialmente a Flor, Cotó e Dona Mercês. Aos alunos da Escola Estadual Dona Francisca Josina por tudo que me ensinaram. Aos funcionários do IBAMA / PNSC pela colaboração. Ao pessoal do Pré-Fogo / IBAMA / PNSC pelo importantíssimo trabalho, especialmente ao Tinô. A Lilo, Buiú e Vinícius do Projeto Presente pela troca de idéias, sempre enriquecedora.

Especialmente ao meu grande parceiro Henrique Belfort Gomes (Naná) pelo companheirismo e ajuda no dia a dia de campo, pela troca de idéias, pelas risadas, pelo feijãozinho, cervejas... A Gabriel Fernandes (Thebilas) pela amizade, ajuda no campo, com os mapas e por me lembrar que existe vida além da biologia e que é a arte o grau mais alto da capacidade humana. A Conrado Galdino (Negão) pelas aulas introdutórias à ecologia dos Campos Rupestres, incursões jazz-culinárias e discussões sobre a ciência. A Pedro Cavalcanti Fatorelli (Mansão) pela ajuda com a medição dos frutos e nas análises estatísticas. Especialmente aos brothers: Fred (Maglugling), Lisztinho, Fucão, Leo, Canoa e Binho pela força no trabalho de campo. Ao professor Geraldo Wilson Fernandes (Geraldinho) por permitir gentilmente a realização do trabalho em sua propriedade.

Especialmente ao grande Luis Francisco Coelho (Mafalda) pela amizade, hospitalidade e, sobretudo, por sua generosidade proporcional a seu tamanho. Aos amigos de Rio Claro: Débora, Marininha, Julieta, Pedrão, Christine, Rafa, Bozo, Lucas, Rubin, Fadini, Baiano, Mineiro, Paula, Eliana, BB, João, Fabio, Toninho, Max que tornaram minhas estadias em Rio Claro mais interessantes, divertidas e agradáveis.

A todos os professores da pós-graduação, mas especialmente a Mauro Galetti, Wesley Silva e Pedro Jordano pelo empréstimo do substrato filosófico e da caixa de ferramentas utilizados neste trabalho (prometo devolvê-los um dia e ao maior número de pessoas possível!). Ao professor Rodrigo Medel pela hospitalidade, pelas discussões enriquecedoras e referências essenciais ao estudo das plantas parasitas.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado. A IdeaWild pela doação do material de campo. Ao CYTED pela bolsa e por ter viabilizado o intercâmbio cultural de “ervadepassarinhologia”.

A Tom Zé pelo excelente disco “Estudando um Pagode na Opereta Segregamulher e Amor”, a Quentin Tarantino pelo divertidíssimo filme “Kill Bill Vol. 1 e 2” e a Sebastião Nunes pelos ensaios filosóficos “Elogio da punheta e O Mistério da Pós-doutora”, pois não é só de trabalho que vive o homem.

E finalmente, a meu amigo e orientador Marco Aurélio Pizo por ter acreditado em mim, por ter me incentivado e ajudado em todas as etapas e de todas as formas possíveis na realização desta singela contribuição ao conhecimento das ervas de passarinho.

A todos vocês minha sincera gratidão.

SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO.....	4
HISTÓRIA NATURAL.....	8
OBJETIVOS.....	10
MATERIAL E MÉTODOS	
ÁREA D ESTUDO.....	11
FENOLOGIA.....	14
FRUGIVORIA E DISPERSÃO DE SEMENTES.....	14
ABUNÂNCIA DOS DISPERSORES.....	16
DIETA E FORRAGEAMENTO.....	16
DEPOSIÇÃO DE SEMENTES.....	17
ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	18
RESULTADOS	
FENOLOGIA.....	18
DISPERSÃO DE SEMENTES: COMPONENTES QUANTITATIVOS.....	21
DISPERSÃO DE SEMENTES: COMPONENTES QUALITATIVOS.....	25
DEPOSIÇÃO DE SEMENTES.....	26
DISCUSSÃO	
FENOLOGIA.....	32
COMPONENTES QUANTITATIVOS DA DISPERSÃO DE SEMENTES.....	33
COMPONENTES QUALITATIVOS DA DISPERSÃO DE SEMENTES.....	36

CONCLUSÃO

CO-ADAPTAÇÃO, COINCIDÊNCIAS E COEVOLUÇÃO.....	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	43

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1. Figura 1. <i>Struthanthus flexicaulis</i> : a) aspecto geral da planta com seu haustório primário (seta preta) e haustórios secundários (setas brancas), b) haustório epicortical secundário em formação, c) haustório primário em detalhe, d) flores masculinas, e) flores femininas f) frutos verdes e maduros.....	9
---	---

Figura 2. <i>Struthanthus flexicaulis</i> : a) semente recém regurgitada, b) semente no início da germinação, c) semente germinando e plântulas se estabelecendo, d) infestação simultânea em diferentes hospedeiras; note que além do haustório primário (seta preta) formado sobre <i>Diplusodon</i> sp (Lythraceae) <i>S. flexicaulis</i> se fixa em outros dois pontos (setas brancas) de uma <i>Aspilia joliana</i> (Asteraceae) vizinha.....	10
--	----

Figura 3. Maciço do Espinhaço, adaptado de GIULIETTI <i>et al.</i> (1997).....	12
--	----

Figura 4. Figura 4. Mapa da área de estudo, adaptado de RIBEIRO & FERNANDES (2000).a- Região do Espinhaço, b- Área de abrangência do Parque Nacional da Serra do Cipó, c- Localização do sítio de estudo indicado pela seta.....	12
--	----

Figura 5. Vista geral da paisagem dos Campos Rupestres.....	12
---	----

Figura 6. Vista da área de estudo localizada em um afloramento rochoso.....	12
---	----

Figura 7. Criação de gado em áreas de Campos Rupestres na Serra do Cipó.....	12
--	----

Figura 8. Fogo criminoso em áreas de preservação permanente.....	13
--	----

Figura 9. Vista da área de estudo após a queimada ocorrida em novembro de 2004.....	13
---	----

Figura 10. Detalhe da queima parcial da vegetação ocorrida na área de estudo.....	13
Figura 11. Indivíduos de <i>Struthanthus flexicaulis</i> mortos pelo fogo.....	13
Figura 12. Índice de atividade reprodutiva de <i>Struthanthus flexicaulis</i> de abril de 2004 a março de 2005. Os pontos representam as médias e as linhas verticais os erros padrões.....	19
Figura 13. Figura 2. Proporção de indivíduos de <i>Struthanthus flexicaulis</i> apresentando os valores semi-quantitativos de produção de: a) botões, b) antese, c) frutos verdes e d) frutos maduros de abril de 2004 a março de 2005.....	20
Figura 14. <i>Elaenia cristata</i> , dispersor efetivo de <i>Struthanthus flexicaulis</i> na Serra do Cipó, estado de Minas Gerais.....	21
Tabela 1. Abundância relativa média das aves consumidoras de frutos de <i>Struthanthus flexicaulis</i> na Serra do Cipó, estado de Minas Gerais.....	21
Figura 15. Abundância relativa mensal dos frugívoros entre abril de 2004 e abril de 2005 na Serra do Cipó, MG.....	22
Tabela 2. Registros alimentares de <i>Elaenia cristata</i> na Serra do Cipó, MG.....	23
Figura 16. Frequência de visitas com consumo de frutos de <i>Struthanthus flexicaulis</i> por <i>Elaenia cristata</i> entre abril de 2004 e março de 2005 em três períodos ao longo do dia. Barras sólidas: 7:30 às 11:00; barras listradas: 11:01 às 14:00; barras vazias: 14:01 às 17:30. Esforço amostral em horas-planta para cada período entre parênteses.....	24
Figura 17. Relação entre a duração das visitas a <i>Struthanthus flexicaulis</i> e o número de sementes removidas por <i>Elaenia cristata</i>	25
Figura 18. Distribuição da deposição de sementes de <i>Struthanthus flexicaulis</i> em micro-sítios favoráveis e desfavoráveis na Serra do Cipó, MG ($n = 646$).....	27
Figura 19. Distribuição dos diâmetros dos galhos onde sementes de <i>Struthanthus flexicaulis</i> foram depositadas ($n = 627$).....	27
Tabela 3. Parâmetros relacionados aos sítios de deposição de sementes de <i>Struthanthus flexicaulis</i> na Serra do Cipó, MG.....	28

Figura 20. Distribuição dos deslocamentos pós forrageamento de *Elaenia cristata* (Barras claras, $n = 72$) e das distâncias em relação à planta fonte das sementes encontradas (Barras sólidas, $n = 646$).....29

Tabela 4. Resultado das correlações de Spearman entre o número de sementes depositadas por hospedeira e sua altura (m), diâmetro basal (DAB, cm) e distância à planta-fonte mais próxima (m). * Distância = 0.....30

Figura 21. Relação entre a distância à planta-fonte e o número de sementes de *Struthanthus flexicaulis* depositadas por sítio.....30

Figura 22. Relação entre o diâmetro basal (DAB) das plantas onde foram depositadas sementes de *Struthanthus flexicaulis* e o número de sementes depositadas.....31

Figura 23. Relação entre a altura das plantas onde foram depositadas sementes de *Struthanthus flexicaulis* e o número de sementes depositadas por sítio.....31

Resumo

A investigação das interações entre plantas e seus agentes dispersores têm implicações para a compreensão da diversidade biológica e sua conservação, e é um importante tema da ecologia evolutiva. Este estudo teve como objetivo investigar os componentes quantitativos e qualitativos na dispersão de sementes de *Struthanthus flexicaulis* (Loranthaceae), uma erva-de-passarinho dióica, hemiparasita generalista e de ampla distribuição no cerrado do Brasil central. O estudo foi realizado entre janeiro de 2004 e abril de 2005 em um afloramento rochoso na Serra do Cipó, Minas Gerais. Foram realizadas observações sobre a fenologia dos indivíduos femininos, observações focais para a avaliação dos parâmetros comportamentais dos dispersores, censos para avaliação da abundância relativa, sazonalidade e parâmetros comportamentais dos dispersores, observação direta e amostragem por procura ativa para avaliar a deposição das sementes de *S. flexicaulis*. Observou-se uma variação individual em *S. flexicaulis* com relação à duração do período e quantidade de produção de flores e frutos. A população estudada, no entanto, apresentou reprodução contínua ao longo do ano, porém de baixa intensidade na maioria dos indivíduos. *Struthanthus flexicaulis* teve seus frutos consumidos por um número bastante restrito de frugívoros: *Elaenia cristata* e *Elaenia obscura* (Tyrannidae), *Mimus saturninus* (Mimidae) e *Schistochlamys ruficapillus* (Thraupidae). No entanto, *E. cristata* foi o visitante mais freqüente e abundante ao longo do ano, responsável por mais de 96% das sementes dispersadas. Na área de estudo *E. cristata* apresentou uma dieta predominantemente frugívora, complementada pelo consumo de artrópodes. Sua freqüência de visitação a *S. flexicaulis* esteve correlacionada com a disponibilidade de frutos maduros ao longo do ano. Foi encontrada uma relação direta entre o tempo de duração das visitas e o número de frutos consumidos por *E. cristata*, que foi geralmente pequeno, variando de 1 a 5. *Elaenia cristata* ingeriu os frutos inteiros sem danificar as sementes, que foram expelidas exclusivamente por regurgitação. O tempo de retenção das sementes de *S. flexicaulis* no trato digestivo de *E. cristata* variou pouco e foi, em média, cerca de 6 min, enquanto o tempo de duração das visitas foi de apenas 2 min, em média. Em apenas 7% das observações *E. cristata* permaneceu na planta por um tempo superior ao tempo de retenção e depositou as sementes sobre a mesma hospedeira da planta-mãe. A distância

mínima de dispersão de sementes observada foi de 8 m em média, variando de 0 a 86 m. As sementes foram depositas, em sua maioria, longe das plantas-mãe e sobre os galhos vivos de pequeno diâmetro de varias espécies de hospedeiras suscetíveis. De modo geral, poucas hospedeiras receberam um grande número de sementes, enquanto a maioria recebeu poucas sementes. Foi observada uma relação positiva entre o tamanho da hospedeira e o número de sementes depositadas pelo dispersor. O sistema descrito corrobora as predições da hipótese de que algumas plantas coevoluiram com aves frugívoras especialistas.

Palavras-chave: Erva-de-passarinho, fenologia, frugivoria, deposição de sementes, *Elaenia cristata*.

Abstract

Quantity and quality components of seed dispersal in Struthanthus flexicaulis (Loranthaceae) in a rupestrian field in southeastern Brazil. The investigation of interactions between plants and their seed dispersers has implications for the understanding of the biological diversity, its conservation and is an important issue in evolutionary ecology. The goal of this study is to investigate the components of quality and quantity in the seed dispersal of *Struthanthus flexicaulis* (Loranthaceae), a generalist dioceous mistletoe with wide distribution in central Brazil. The study was conducted between January 2004 and April 2005 in a rocky outcrop in Serra do Cipó, Minas Gerais, southeastern Brazil. I conducted observations on female plant reproductive phenology, focal observations on fruiting plants to record behavioral parameters of seed dispersers, censuses to record the relative abundance, seasonality and behavioral parameters of seed dispersers, a direct observations and search on random established plots to evaluate seed deposition. Individual variation in the duration and quantity of flower and fruit production was detected. At the population level, reproduction was continuous, but in low intensity for most of the individuals. The fruits of *S. flexicaulis* were consumed by a small set of avian frugivores: *Elaenia cristata* and *Elaenia obscura* (Tyrannidae), *Mimus saturninus* (Mimidae) and *Schistochlamys ruficapillus* (Thraupidae), but *E. cristata* was the most frequent and

abundant visitor throughout the year, responsible for more than 96% of the dispersed seeds. In the study site this bird was highly frugivorous, but also consuming a small proportion of arthropods. Its frequency of visitation was positively correlated to mature fruit availability. There was a positive correlation between time spent on fruiting plants and the number of fruits eaten by *E. cristata*, which was usually small, varying from 1 to 5. This species swallowed whole fruits with no damage to seeds, which were expelled exclusively by regurgitation. The mean seed retention time was around 6 min, while mean visit time was around 2 min. In only 7% of visits *E. cristata* spent enough time to deposit seeds in the parent-plant. Minimum mean distance of seed dispersal was around 8 m, varying from 0 to 86 m. Most of the seeds were deposited away from parents, on small diameter, live branches of many susceptible hosts' species. The general pattern found was few plants receiving many seeds, while most of the hosts received a few seeds each. A positive correlation was found between plant size and the number of seeds deposited by dispersers. The system described here corroborates the predictions of the hypothesis proposing that some plants coevolved with specialist frugivorous birds.

Key-words: Mistletoe, phenology, frugivory, seed deposition, *Elaenia cristata*.

Introdução

Um grande número de plantas possui frutos carnosos e esse fato tem sido interpretado como uma adaptação à dispersão de sementes por animais (VAN DER PIJL 1982). A investigação das interações entre plantas e seus agentes dispersores têm implicações para a compreensão da diversidade biológica e sua conservação e é um importante tema da ecologia evolutiva (HOWE & WESTLEY 1988, HERRERA & PELLMYR 2002). A dispersão de sementes por animais é um exemplo clássico de mutualismo, definido por JANZEN (1985) como “interação entre organismos individuais na qual a aptidão genética real ou potencial de cada participante é aumentada pela ação do outro”. Muitos animais, especialmente entre os vertebrados, são frugívoros e se beneficiam ao ingerirem nutrientes como água, carboidratos, lipídeos, proteínas, sais minerais entre outras substâncias contidas frutos (JORDANO 1995, HERRERA 2002). Para as plantas a dispersão de sementes pode ser vantajosa quando a mortalidade de sementes é inversamente correlacionada com a distância da planta-mãe e diretamente correlacionada com a densidade, quando promove a colonização de habitats imprevisíveis e aleatoriamente distribuídos e quando sementes necessitam de sítios específicos para que possam se estabelecer (HOWE & SMALLWOOD, 1982). Neste último caso a dispersão direcionada dos diásporos a locais apropriados para a germinação das sementes e/ou estabelecimento das plântulas além de vantajosa pode ser crucial para o sucesso reprodutivo da planta (WENNY, 2001). A dispersão de sementes é também um importante fator de promoção do fluxo gênico entre populações (JORDANO & GODOY, 2000). Além disso, sementes de muitas espécies podem ter sua dormência quebrada e sua velocidade de germinação aumentada com a passagem pelo trato digestivo dos dispersores (TRAVERSE & VERDÚ 2002).

Uma abordagem comum é o estudo dos sistemas de dispersão, que consiste na investigação dos dispersores de uma espécie de planta em uma ou mais populações (e.g. HOWE 1977, HERRERA & JORDANO 1981, PIZO 1997). De acordo com McKEY (1975) existe um contínuo com relação à adaptação das plantas a seus agentes dispersores. Em um extremo existiriam sistemas especialistas de plantas com frutos cuja polpa é rica em proteínas e lipídeos, com uma única semente relativamente grande, de frutificação prolongada e pouco copiosa. Estas plantas seriam dispersas por um número

limitado de frugívoros especialistas que proporcionariam uma dispersão altamente efetiva. No outro extremo existiriam sistemas generalistas de plantas com frutos com muitas sementes pequenas, com polpa rica em água e carboidratos e com uma produção super abundante de frutos em períodos relativamente mais curtos. Estas plantas seriam dispersas por uma guilda mais ampla de frugívoros generalistas, sem maiores adaptações a este hábito e explorando várias espécies de plantas além de complementar sua dieta com insetos. Estes dispersores seriam oportunistas atuando de modo menos efetivo na dispersão. Este “paradigma” evolutivo tem sido alvo de muitas críticas desde sua proposição, no entanto, segundo HOWE (1993) poucos trabalhos testaram suas previsões adequadamente. Embora HOWE & ESTABROOK (1977) relacionem o “paradigma” especialista x generalista especialmente a dispersão espécies arbóreas de florestas tropicais, ele também vem sendo usado na interpretação de sistemas de dispersão de plantas com outros hábitos, como por exemplo, as ervas-de-passarinho (McKEY 1975, GODSCHALK 1983, RESTREPO 1987, MURPHY *et al.* 1993, LARSON 1996, LÓPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 2001).

Uma questão central para a compreensão dos padrões coevolutivos entre plantas e seus dispersores é determinar a efetividade de dispersão, definida por SCHUPP (1993) como a contribuição de um dispersor à reprodução de uma planta e que pode ser medida idealmente pela proporção de indivíduos adultos numa população dispersos por uma determinada espécie de animal. A efetividade da dispersão de sementes por animais possui um componente quantitativo que pode ser medido pelo número de visitas com consumo de frutos por um dispersor e pelo número de sementes que este efetivamente dispersa por visita. O componente quantitativo é influenciado pela abundância, dieta e confiabilidade dos dispersores. O componente qualitativo é determinado pelo tratamento dado pelo dispersor a cada semente durante a ingestão e passagem pelo trato digestivo e pela deposição das sementes no ambiente (SCHUPP, 1993). A qualidade é influenciada por aspectos morfológicos, fisiológicos e comportamentais dos dispersores (PRATT & STILES 1983, LEVEY 1987, JORDANO & SCHUPP 2000, LEVEY & MARTINEZ DEL RIO 2002) em conjunto com aspectos da história natural das plantas, como especificidade de sítios apropriados para a germinação e estabelecimento (MEDEL *et al.* 2002, GODINEZ-ALVAREZ *et al.* 2002).

As plantas parasitas que se fixam às partes aéreas de outros vegetais são popularmente conhecidas como “ervas de passarinho” ou “enxertos de passarinho” no Brasil. Como as demais plantas parasitas, conectam-se às hospedeiras por meio de uma raiz modificada, o haustório. São hemiparasitas obrigatórias na sua maioria, pois possuem clorofila e fazem fotossíntese retirando principalmente água e sais minerais de suas hospedeiras, embora algumas espécies também possam ser heterótrofas (KUIJT 1969, CALDER & BERNARDT 1983, EHLERINGER *et al.* 1985, MARSHALL *et al.* 1994, PRESS & GRAVES 1995). Existem mais de 1300 espécies pertencentes a cinco famílias que formam um grupo polifilético dentro da ordem Santales (NICKRENT & FRANCHINA, 1990). A família Loranthaceae é a mais representativa com aproximadamente 950 espécies pertencentes a mais de 50 gêneros que se distribuem por todos os continentes, especialmente no hemisfério sul exceto a Antártica. São encontradas em vários ecossistemas desde florestas boreais e temperadas a regiões semi-áridas, savanas e florestas tropicais (BARLOW 1983, NORTON & CARPENTER 1998). Alguns estudos têm demonstrado que as ervas de passarinho são um recurso muito utilizado pela fauna e desempenham um importante papel na manutenção da diversidade nos ecossistemas naturais (TINNIN *et al.* 1982, BENNETTS *et al.* 1996, WATSON 2001 e 2002, VAN OMMEREN & WHITMAN 2002).

As ervas de passarinho representam um caso único na natureza em que parasita e vetor mantém relações mutualísticas (AUKEMA & MARTINEZ DEL RIO, 2002a). A dispersão de sementes dessas plantas é um exemplo clássico de dispersão direcionada, que consiste na dispersão desproporcional das sementes em sítios específicos e favoráveis ao estabelecimento (WENNY, 2001). A efetividade dos dispersores nestes sistemas é fortemente influenciada pelos componentes qualitativos, pois suas sementes necessitam que ao menos o exocarpo seja removido pelos dispersores para que ocorra a germinação (MURPHY *et al.* 1993, LADLEY & KELLY 1996, AMICO & AIZEN 2000, SOTO-GAMBOA & BOZINOVIC 2002) e, para que possam se estabelecer e desenvolver-se até a maturidade devem ser depositadas sobre galhos de diâmetros específicos em hospedeiras vivas e suscetíveis (HOFFMAN *et al.* 1986, REID 1989, OVERTON 1994, SARGENT 1995). Na maioria das espécies as sementes são dispersas exclusivamente por aves (REID 1991, AMICO & AIZEN 2000, RESTREPO *et al.* 2001). Seus frutos são pseudobagas pequenas que contém uma única semente que

apresenta uma camada pegajosa de viscina como adaptação à necessidade de se fixar ao galho das hospedeiras depois de defecada ou regurgitada pelos frugívoros (KUIJT 1969, CALDER & BERNARDT 1983). As ervas de passarinho são um grupo modelo para o estudo dos sistemas de dispersão, pois, em alguns habitats, sementes dispersadas podem ser facilmente encontradas, os locais favoráveis à sobrevivência podem ser identificados e variáveis relacionadas aos sítios de deposição de sementes podem ser observadas e medidas em detalhe (REID 1989, MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1995, MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1996, AUKEMA & MARTINEZ DEL RIO 2002 b-c, MEDEL 2004).

De acordo com NORTON & CARPENTER (1998) existe um contínuo com relação à especificidade de parasitismo nas ervas de passarinho, que variam de espécies hospedeiro-específicas a generalistas capazes de infectar um grande número de espécies de hospedeiras. Segundo estes autores, a abundância relativa das espécies de hospedeiras é um fator chave na determinação da especificidade. Comunidades heterogêneas com alta diversidade de espécies de hospedeiras ocorrendo em baixa abundância relativa dificultam especializações extremas e favorecem espécies generalistas que podem se estabelecer em um grande número de hospedeiros. Os autores sugerem que existiria, portanto, um gradiente latitudinal nesta relação, com maior número de generalistas nos ecossistemas tropicais. De fato, a grande maioria das espécies de ervas de passarinho se encontra na região tropical (BARLOW, 1983). No entanto, até o momento os principais esforços na investigação dos fatores relacionados à efetividade nos sistemas de dispersão dessas plantas têm sido realizados com espécies especialistas ou relacionadas a um número restrito de hospedeiras. Além disso, esses estudos foram realizados em ecossistemas semi-áridos ou em regiões temperadas (REID 1989, OVERTON 1994, MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1995, LARSON 1996, LADLEY & KELLY 1996, AUKEMA & MARTINEZ DEL RIO 2002 b-c, MEDEL 2004). Além de pouco explorados, os componentes da efetividade nos sistemas de dispersão de espécies de erva-de-passarinho em ecossistemas tropicais têm sido estudados separadamente e parcialmente (DAVIDAR 1978, RESTREPO 1987, MONTEIRO *et al.* 1996, LÓPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 1999-2001, GUERRA & MARINI 2002).

História Natural

O gênero *Struthanthus* Mart. é restrito à região neotropical e embora RESTREPO *et al.* (2001) aponte a existência de aproximadamente 55 espécies, foram encontradas mais de 200 espécies descritas no banco de dados da IPNI (International Plant Name Index – www.ipni.org), o que torna este o maior gênero da família Loranthaceae em número de espécies. Alguns trabalhos apontam as plantas desse gênero como primariamente ornitocóricas, como os demais representantes da família (GUERRA & MARINI 2002, RESTREPO *et al.* 2002, SILVA *et al.* 2002). *Struthanthus flexicaulis* Mart. 1830 se caracteriza por possuir ramos longos, flexuosos e flageliformes (Fig. 1a) onde se formam raízes aéreas epicorticais (Fig. 1ab) que proporcionam ao parasita a fixação em vários ramos de suas hospedeiras. Embora tenha um aspecto herbáceo, seu haustório primário (Fig. 1ac) e seus ramos basais apresentam ligeira lignificação. Suas folhas são verde claro oblongo-abovadas de tamanho variável. *Struthanthus flexicaulis* é uma planta dióica com flores masculinas (Fig. 1d) e femininas (Fig. 1e) pequenas (3-4 mm), branco-esverdeadas, visitadas principalmente por abelhas e vespas (Hymenoptera). Seus frutos maduros são amarelos (Fig. 1f) com $7,15 \pm 0,07$ mm de comprimento, $4,32 \pm 0,04$ de largura, pesando $0,08 \pm 0,002$ g ($n = 70$). O exocarpo possui em média $0,05 \pm 0,01$ g ($n = 70$). Cada fruto contém no mesocarpo uma camada de viscina láctea pegajosa, concentrada no ápice onde se encontra a radícula da semente, que é responsável pela adesão ao substrato após dejeção pelos dispersores (Fig. 2a). Possuem uma única semente verde com $4,42 \pm 0,07$ mm de comprimento ($n = 35$) e pesando menos de 0,01 g, que se caracteriza por possuir dois cotilédones que se alargam no ápice formando um disco adesivo, responsável pela formação do haustório primário (Fig. 2b). Na área de estudo *S. flexicaulis* é um parasita extremamente generalista e foi encontrada parasitando diretamente mais de 65 espécies de eudicotiledôneas em pelo menos 20 famílias, em especial Melastomataceae (12 espécies), Asteraceae (10) e Myrtaceae (9). No entanto, além do parasitismo direto, passível de confirmação pela localização do haustório primário por onde a semente primeiro se fixa e se desenvolve em plântula (Fig. 2c), mais de 50% dos indivíduos da população foram observados estabelecendo conexões haustoriais epicorticais secundárias com plantas vizinhas (Fig. 2d).

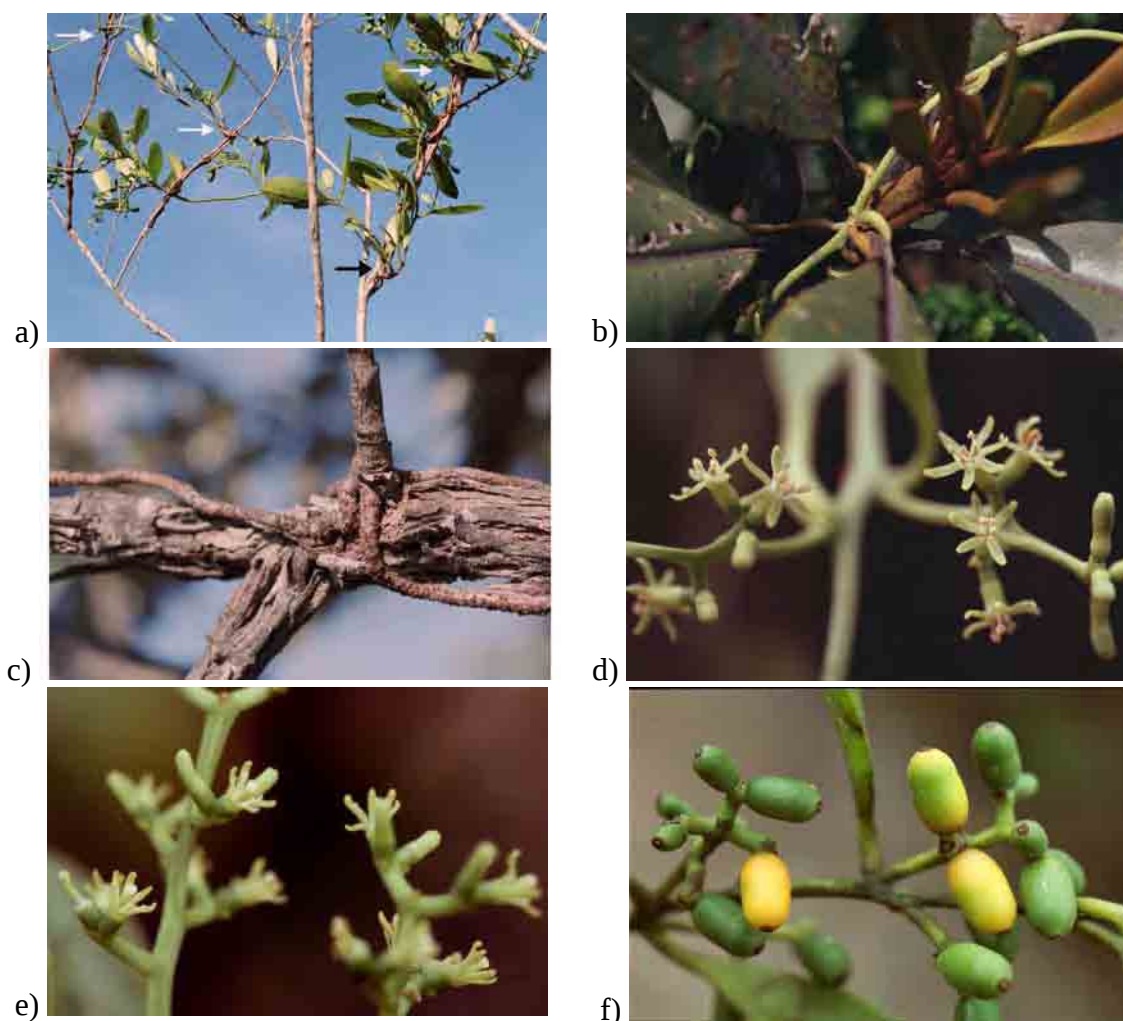


Figura 1. *Struthanthus flexicaulis*: a) aspecto geral da planta com seu haustório primário (seta preta) e haustórios secundários (setas brancas), b) haustório epicortical secundário em formação, c) haustório primário em detalhe, d) flores masculinas, e) flores femininas f) frutos verdes e maduros. *Note como a maturação dos frutos ocorre de forma assincrônica.*

Podendo em alguns casos, um indivíduo conectar-se a até 11 hospedeiras de distintas espécies simultaneamente. Embora muitas das conexões haustoriais epicorticais sejam apenas superficiais, em alguns casos foi constatada a vida independente nos hospedeiros secundários após separação experimental ou por morte da hospedeira primária, o que confirma a capacidade efetiva de parasitar novos hospedeiros ao longo de sua vida. Pelo menos outras nove espécies de hospedeira foram encontradas na área de estudo sendo parasitadas exclusivamente por meio das conexões secundárias (Guerra e Pizo, dados não publicados).

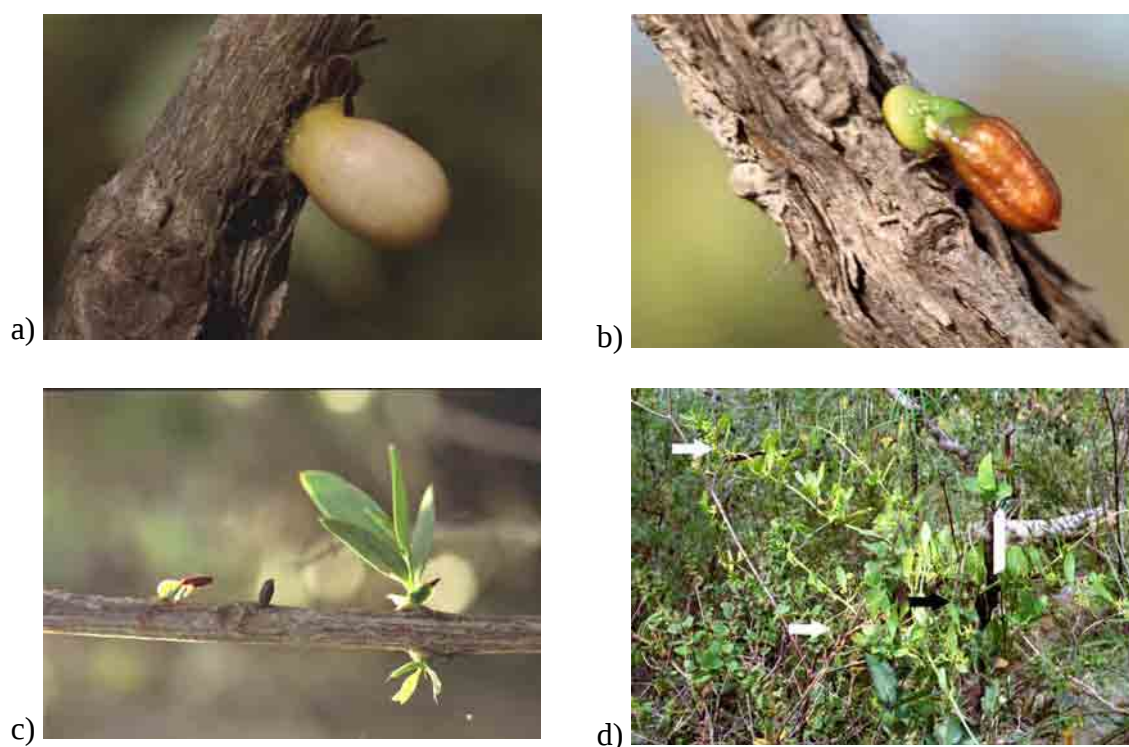


Figura 2. *Struthanthus flexicaulis*: a) semente recém regurgitada, b) semente no início da germinação, c) semente germinando e plântulas se estabelecendo, d) infestação simultânea em diferentes hospedeiras; note que além do haustório primário (seta preta) formado sobre *Diplusodon* sp (Lythraceae) *S. flexicaulis* se fixa em outros dois pontos (setas brancas) de uma *Aspilium joliana* (Asteraceae) vizinha.

Objetivos

O objetivo geral deste estudo foi investigar os componentes quantitativos e qualitativos da dispersão de sementes de *Struthanthus flexicaulis* (Loranthaceae) em uma área de campo rupestre no sudeste brasileiro. Especificamente, este trabalho se propõe a responder às seguintes questões: (1) Como é a disponibilidade de frutos para os dispersores de sementes na população ao longo do ano? (2) Quais são as espécies de dispersores, com que abundância relativa ocorrem na área de estudo, com que frequência em que quantidade consomem os frutos? (3) Como os frugívoros ingerem, expelem e depositam as sementes? (4) Onde os dispersores depositam as sementes? e, finalmente, (5) Quem são os dispersores efetivos neste sistema?

Material e Métodos

Área de Estudo. O estudo foi realizado entre janeiro de 2004 e abril de 2005 em uma área de aproximadamente quatro hectares localizada em um afloramento rochoso irregular com altitudes variando de 1230 a 1300 m acima do nível do mar próximo à rodovia MG-10 (43° 35'W, 19° 17'S). O sítio de estudo está em um terreno particular inserido na Área de Preservação Ambiental (APA) Morro da Pedreira, região de entorno do Parque Nacional da Serra do Cipó que se localiza na porção sul do maciço do Espinhaço no estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro (Fig. 3 e 4). Em áreas acima de 1000 m predomina o campo rupestre, ecossistema pertencente ao bioma do cerrado e relacionado aos afloramentos rochosos quartizíticos de solos rasos, muito drenados, ácidos e pobres em nutrientes (RIBEIRO & FERNANDES, 2000). O clima da região é do tipo mesotérmico (Cwb de Köppen), típico da região do cerrado com invernos secos de maio a setembro e verões chuvosos de outubro a abril, com média mensal de temperatura variando entre 17 °C e 23 °C e média mensal de precipitação variando entre 11,9 mm e 281,1 mm, sendo a precipitação anual média em torno de 1370 mm (MADEIRA & FERNANDES 1999, GALDINO *et al.* 2003). A vegetação dos campos rupestres é caracterizada por um mosaico de áreas de afloramentos com árvores baixas e arbustos retorcidos, esclerófilos e esparsos com um estrato herbáceo desenvolvido e áreas de campos abertos com vegetação predominantemente herbácea (Fig. 5 e 6). Este ecossistema caracterizasse por uma alta diversidade florística e um elevado número de espécies endêmicas e ameaçadas de extinção (GIULIETTI *et al.*, 1997, MENDONÇA & LINS, 2000).

A Serra do Cipó é um importante centro de endemismo vegetal e abriga uma grande diversidade de plantas com mais de 1590 espécies distribuídas em 103 famílias de eudicotiledôneas, 24 de monocotiledôneas, uma de gimnosperma, dez de pteridófitas e 11 de briófitas (GIULIETTI *et al.* 1987, GIULIETTI *et al.*, 1997). Segundo GIULIETTI *et al.* (1997), em áreas de campo rupestre predominam plantas das famílias Velloziaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae, Compositae, Melastomataceae, Myrtaceae, Ericaceae, Labiatae, Leguminosae, Rubiaceae, Lythraceae, Malpighiaceae, entre outras.

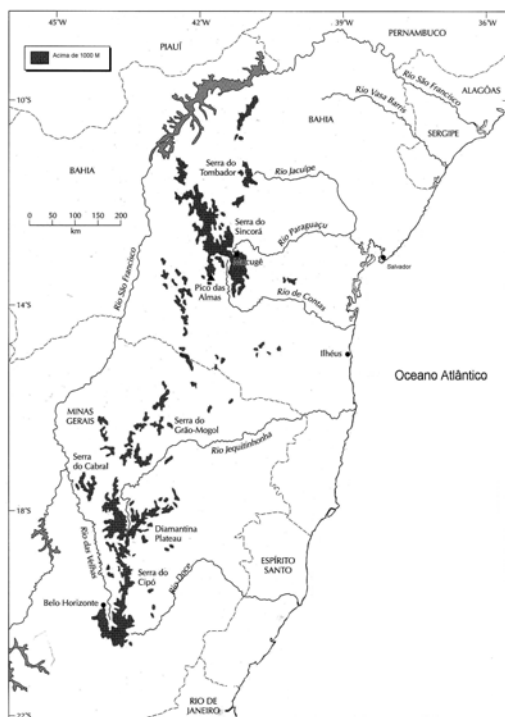


Figura 3. Maciço do Espinhaço, adaptado de GIULIETTI *et al.*, (1997).

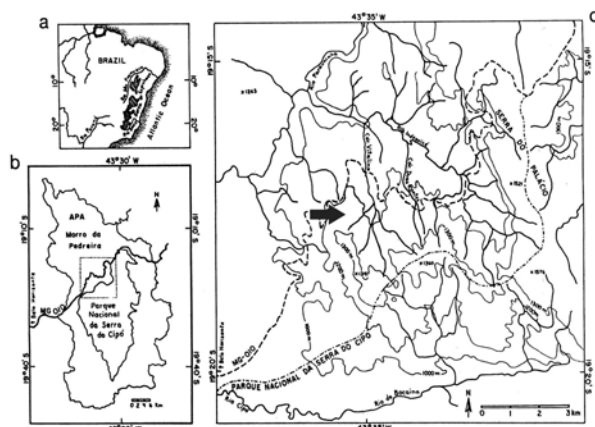


Figura 4. Mapa da área de estudo, adaptado de RIBEIRO & FERNANDES (2000).
a- Região do Espinhaço, b- Área de abrangência do Parque Nacional da Serra do Cipó, c- Localização do sítio de estudo indicado pela seta.



Figura 5. Vista geral da paisagem dos Campos Rupestres. *Note como a paisagem é formada por mosaicos de áreas de afloramentos rochosos e áreas de campos abertos.*



Figura 6. Vista da área de estudo localizada em um afloramento rochoso. *Note como a vegetação é composta por árvores e arbustos baixos, retorcidos e esparsos com um estrato herbáceo desenvolvido.*



Figura 7. Criação de gado em áreas de Campos Rupestres na Serra do Cipó.



Figura 8. Fogo criminoso em áreas de preservação permanente.



Figura 10. Detalhe da queima parcial da vegetação ocorrida na área de estudo.



Figura 9. Vista da área de estudo após a queimada ocorrida em novembro de 2004.



Figura 11. Indivíduos de *Struthanthus flexicaulis* mortos pelo fogo.

De acordo com RIZZINI (1995), seis espécies da família Loranthaceae são encontradas na região da Serra do Cipó, no entanto, *Struthanthus flexicaulis* e *Psittacanthus robustus* são os representantes típicos da família em áreas de campo rupestre (obs. pessoal). A avifauna da região da Serra do Cipó é composta por 295 espécies compreendidas em 51 famílias, com cerca de 97 espécies registradas em áreas de campo rupestre (MELO-JUNIOR *et al.* 2001, RODRIGUES *et al.* 2005).

A região faz parte do roteiro turístico da “Estrada Real” e vem sofrendo impactos antrópicos há mais de três séculos. No entanto, nas últimas décadas e principalmente nos últimos anos a região vem sofrendo um aumento nos impactos em função do asfaltamento e construção da rodovia MG-010, do aumento da exploração imobiliária e do turismo “pseudo-ecológico”, além de coletas predatórias de plantas, criação de gado (Fig. 7) e uso indiscriminado de fogo no manejo de pastagens (Fig. 8). O resultado desses impactos que vêm crescendo a cada ano, aliada à alta diversidade,

elevado endemismo e grande número de populações pequenas é que 66% das espécies da flora de Minas Gerais listadas em alguma categoria de ameaça de extinção pertencem aos campos rupestres (MENDONÇA & LINS, 2000). Em novembro de 2004 uma grande área da APA Morro da Pedreira foi queimada, atingindo cerca de 60% da área de estudo (Fig. 9 e 10) e causando a mortandade de vários indivíduos de *S. flexicaulis* (Fig. 11).

Fenologia. Para avaliar a produção de flores e frutos ao longo do ano, em março de 2004 31 indivíduos femininos reprodutivos de *S. flexicaulis* foram selecionados aleatoriamente entre 143 previamente marcados no interior da área de estudo. Devido à morte de alguns indivíduos ao longo do estudo, especialmente após a queimada em novembro, o número de indivíduos observados mensalmente variou de 10 a 31. Em dezembro 20 novos indivíduos foram selecionados na área não afetada pelo fogo. Entre maio de 2004 e março de 2005 a presença de botões, antese, frutos verdes e maduros em cada indivíduo foi estimada mensalmente utilizando-se cinco categorias semi-quantitativas: **0** - 0, **1** - 1 a 10, **2** - 11 a 50, **3** - 51 a 100, **4** - 101 a 300, adaptadas de BLAKE *et al.* (1990). Para a estimativa não foram considerados botões e frutos em estágios iniciais de desenvolvimento (< 5 mm de comprimento) nem flores esmaecidas ou polinizadas. Para descrever a fenologia de *S. flexicaulis* ao longo do ano foi utilizado um índice de atividade (*sensu* CARLO *et al.*, 2002), que consiste na média mensal dos valores categóricos (**0,1,2,3,4**) obtidos para cada indivíduo e para cada fenofase. Portanto, o índice varia de zero, quando nenhum indivíduo na população apresenta determinada fenofase, a 4 se todos indivíduos apresentam o valor máximo de produção. Avaliou-se ainda o número de meses em que os indivíduos que puderam ser observados ao longo de todo o estudo apresentaram as fenofases.

Frugivoria e dispersão de sementes. Com o objetivo de determinar os dispersores de sementes foram realizadas observações focais com auxílio de binóculo 10 x 50 em indivíduos de *S. flexicaulis* com frutos. De janeiro a março de 2004 foram realizadas 50 horas de observações preliminares. Neste período as observações não foram sistemáticas e, portanto, não foram utilizadas para determinar a frequência de visitação. De abril de 2004 a março de 2005 foram realizadas observações mensais e sistemáticas em 20 pontos dispersos na área de estudo com distâncias variando de 30 a 100 m entre si. Ao todo 41 hospedeiras infectadas foram observadas, no entanto, o

número de horas de observação por hospedeira foi variável em função da variação individual na quantidade e período de produção de frutos e também porque alguns indivíduos tiveram seus frutos totalmente removidos ou morreram no decorrer do estudo. Em cada ponto realizavam-se observações por um período de 1 hora. Uma hospedeira parasitada por um ou mais indivíduos apresentando frutos era escolhida como planta focal, mas em função da boa visibilidade proporcionada pelo relevo, da vegetação aberta e também pela distribuição agregada das hospedeiras de *S. flexicaulis*, em alguns pontos foi possível observar até três hospedeiras simultaneamente, totalizando um esforço de 421 horas-planta em 228 horas de observação. O número de horas-planta de observação ao longo do ano foi variável em função do número de indivíduos em boas condições de observação por ponto. As observações foram realizadas ao longo de todo o dia, entre 7:30 e 17:30, evitando os dias chuvosos. Ao longo do dia eram realizadas observações em até oito pontos distintos, dependendo das condições climáticas. Entre abril e outubro de 2004 e em fevereiro e março de 2005 foram realizadas observações em três dias por mês, no entanto, em novembro e dezembro de 2004 e em janeiro de 2005 as observações foram realizadas em apenas um dia por mês, pois neste período havia poucos indivíduos apresentando frutos na população.

Considerou-se como visita a observação da chegada de uma ave a uma hospedeira em que tenha ocorrido consumo de ao menos um fruto. A frequência de visitação foi calculada dividindo-se o número de visitas pelo número de horas-planta de observação realizada em cada mês e ao longo do ano. Em cada visita registrava-se a espécie de ave consumidora, o horário, o tempo de permanência do indivíduo na hospedeira após o consumo do primeiro fruto com o auxílio de um cronômetro e o número de frutos consumidos pelo visitante com o auxílio de um contador manual. Classificava-se a forma de ingestão dos frutos pelos frugívoros em: mandíbula e deixa o fruto cair ou ingere inteiro. A distância mínima de dispersão foi determinada pela observação do deslocamento ao primeiro poleiro após visitas com consumo de frutos que foi estimada e classificada em cinco categorias: **0** - se a ave permanece na hospedeira por um período superior ao tempo de retenção depositando as sementes sob a planta-mãe ou sobre a hospedeira, **1** - deslocamentos superiores a zero até 5 m, **2** - > 5 até 30 m, **3** - > 30 até 50 m e **4** - > 50 m. O tempo de retenção das sementes foi

registrado *ad libitum* (MARTIN & BATESON, 1993), sempre que possível, da seguinte forma: observava-se a chegada do frugívoros a planta e no instante da ingestão do primeiro fruto o cronômetro era disparado, o consumidor era seguido caso houvesse deslocamento e, no momento da regurgitação da primeira semente, o cronômetro era parado. Em algumas ocasiões foi possível também obter o tempo transcorrido entre a regurgitação da primeira e segunda semente e entre a segunda e terceira semente.

Abundância dos dispersores. Para medir a abundância das aves frugívoras na área de estudo foi utilizado o método de censo por pontos adaptado de VIELLIARD & SILVA (1990). Foram estabelecidos nove pontos de contagem distantes 100 m entre si no interior da área de estudo que foi demarcada com fitas coloridas de 50 em 50 m para facilitar a contagem das aves registradas em um raio de 50 m ao redor de cada ponto. O tempo de permanência em cada ponto foi de 10 min. Considerou-se como contato o registro auditivo ou visual de cada indivíduo de uma espécie, mesmo quando em pares ou bandos. Optou-se por realizar as amostragens preferencialmente em dias ensolarados e evitando-se dias chuvosos. Cada amostragem consistia na visita dos nove pontos e era realizada quinzenalmente, dois dias por mês e duas vezes ao dia, sendo uma amostragem na parte da manhã entre 7:30 e 10:30 e outra na parte da tarde entre 14:30 e 17:30. De abril a outubro de 2004 e em março e abril de 2005 foram realizadas quatro amostragem por mês, em novembro apenas duas em um único dia antes da queimada, em dezembro de 2004 e em janeiro e fevereiro de 2005 foram realizadas três devido às chuvas. Ao todo foram realizadas 47 amostragens ao longo do ano, totalizando 423 pontos em 70 h e 30 min de censo. Para o cálculo do índice pontual de abundância dividiu-se o número de contatos por espécie pelo número de pontos amostrados em cada mês. A abundância relativa média dos dispersores foi calculada com base nos valores mensais obtidos ao longo dos 13 meses de censo.

Dieta e forrageamento. Os registros alimentares e de forrageamento dos dispersores foram registradas *ad libitum* (MARTIN & BATESON, 1993) durante as observações focais e atividades de censo. Foram considerados como registros alimentares em frutos cada visita a uma planta em que ocorreu consumo de frutos, independentemente da quantidade ingerida e, para os registros alimentares em artrópodes considerou-se cada evento de captura de artrópodes. Para determinar a proporção de itens na dieta considerou-se apenas registros alimentares separados por

intervalos superiores a 5 min para evitar a pseudo-replicação das táticas de forrageamento e dos itens explorados (SALLIE *et al.* 1990). As táticas utilizadas na obtenção dos itens alimentares foram classificadas de acordo com VOLPATO (2000) adaptado de REMSEN & ROBINSON (1990).

Deposição das sementes. Para investigar a deposição de sementes foram utilizados dois métodos: a procura ativa por sementes dispersadas e observação direta de deposição pelos dispersores. Para realizar a procura ativa foram demarcados 25 pontos com distâncias de 50 m entre si na área de estudo. Entre junho e outubro de 2004 foram sorteados aleatoriamente quatro pontos por mês e em novembro apenas dois, que foram amostrados antes do fogo, totalizando 22 pontos de amostragem. Quatro transecções de 10 m de comprimento foram estabelecidas a partir de cada ponto de amostragem nas direções norte, sul, leste e oeste e as sementes depositadas sobre a vegetação eram procuradas em uma área de 2 m para cada lado da transecção totalizando 144 m² de área amostrada em cada ponto. Cada planta com semente(s) depositada(s), aqui denominada sítio de deposição, foi qualificada quanto à espécie, se viva ou morta, se parasitada ou não e se esta espécie era suscetível ou não à infestação com base na observação prévia das espécies de hospedeiras de *S. flexicaulis* encontradas na área de estudo. Registrava-se ainda (1) o diâmetro à altura da base, somando-se os diâmetros de ramos que se originavam de um mesmo ponto no solo no caso das plantas ramificadas, (2) a altura da planta considerada como a distância da base até o ponto de crescimento mais distante uma vez que grande parte das plantas neste ambiente não apresenta um crescimento vertical, (3) a distância mínima a uma planta-fonte, ou seja, a distância a uma hospedeira mais próxima infectada por *S. flexicaulis* feminino com frutos e (4) o número de sementes depositadas. Sempre que possível o diâmetro do galho em que a semente havia sido depositada e se o galho estava vivo ou morto também foram registrados. Sementes regurgitadas germinam em menos de uma semana podendo sobreviver por cerca dois meses antes do aparecimento dos primórdios foliares e, caso não consigam se estabelecer, se tornam moribundas e depois dessecam (obs. pessoal). Para que a avaliação da deposição correspondesse ao período de observação focal, foram consideradas de sementes recém regurgitadas até as germinadas que ainda não apresentavam primórdios foliares e, afim de não excluir sementes depositadas em galhos ou hospedeiras mortas, também foram consideradas sementes moribundas ou

dessecadas com aspecto de novas. O mesmo procedimento foi adotado para os sítios em que houve observação direta de deposição pelo dispersor.

Análises estatísticas. Além das análises estatísticas descritivas como percentagens e medidas de tendência central foram utilizadas as análises de variância paramétricas ANOVA e Teste-t ou seu similar não paramétrico Mann-Whitney, quando os dados não se adequavam aos pressupostos de homogeneidade de variância e normalidade. O teste do χ^2 (Qui-quadrado) foi utilizado para avaliar diferenças de proporção entre variáveis categóricas. Para avaliar as relações entre a frequência de visitação e abundância do dispersor em relação à produção de frutos maduros ao longo do ano, entre o número de frutos consumidos e o tempo de duração das visitas, entre o número de sementes depositadas por sítio de deposição e seu diâmetro na base, altura e distância à planta-fonte foram utilizadas correlações de Spearman. Devido zeros no conjunto de dados relativos à distância de dispersão, os dados foram transformados em logaritmo mais um ($\log + 1$) para a realização da correlação com o número de sementes depositadas por sítio de deposição. Para todos os testes o nível de significância adotado foi de 5%. As análises seguiram ZAR (1996) e foram conduzidas no programa STATISTICA (versão 6.0, StatSoft 1995).

Resultados

Fenologia

Struthanthus flexicaulis apresentou um padrão prolongado de produção de flores e frutos (Fig. 12 e 13). A figura 12 apresenta as curvas do índice de atividade para as distintas fenofases ao longo do ano. Observa-se que a produção de botões e flores teve seu pico começando em novembro e se estendendo até março por toda estação chuvosa. Nas figuras 13a e 13b pode-se observar que botões e flores são produzidos ao longo de todo o ano, mas houve uma maior proporção de indivíduos mais produtivos entre novembro e abril. Os indivíduos que puderam ser acompanhados ao longo de um ano apresentaram botões por um período que variou de 7 a 12 meses ($10,6 \pm 2,0$, $n = 10$) e flores por um período de 6 a 12 meses ($9,5 \pm 2,6$, $n = 10$). A produção de frutos verdes teve seu pico entre abril e junho, diminuindo ao longo da estação seca até outubro, aumentando novamente em março, no fim da estação chuvosa. Embora frutos verdes possam ser encontrados ao longo de todo o ano, houve uma maior proporção de

indivíduos mais produtivos entre abril e setembro, aumentando novamente em março (Fig. 13c). Os indivíduos apresentaram frutos verdes por um período de 6 a 12 meses ($10,4 \pm 1,9$, $n = 10$). Os frutos maduros também foram encontrados praticamente ao longo de todo ano, exceto nos meses de dezembro e janeiro e tiveram seu pico em setembro e outubro (Fig. 12). Foram encontrados geralmente em pequenas quantidades (< 11 frutos/planta) e em uma pequena proporção de indivíduos da população (Fig. 13d). Os indivíduos apresentaram frutos maduros por um período de 1 a 7 meses ($3,7 \pm 2,1$, $n = 10$). Um padrão evidente é a grande proporção de indivíduos apresentaram pequena produtividade (< 50) para todas as fenofases, o que indica que poucos indivíduos foram responsáveis por grande parte dos botões, flores, frutos e, conseqüentemente, das sementes produzidas na população (Fig. 13).

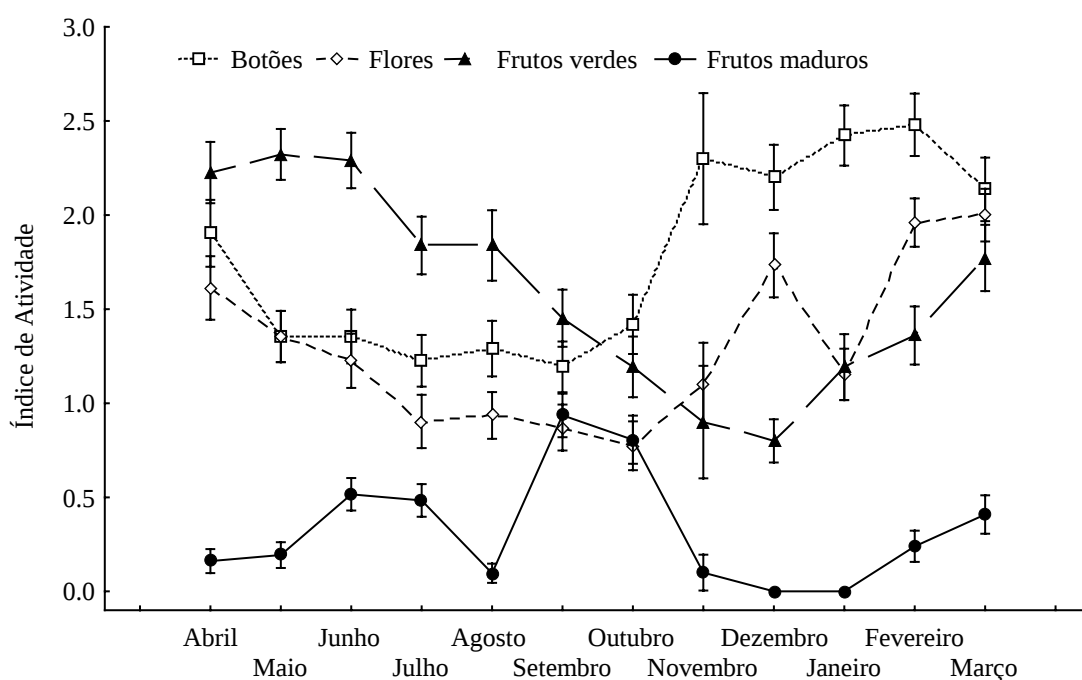


Figura 12. Índice de atividade reprodutiva de *Struthanthus flexicaulis* de abril de 2004 a março de 2005. Os pontos representam as médias e as linhas verticais os erros padrões.

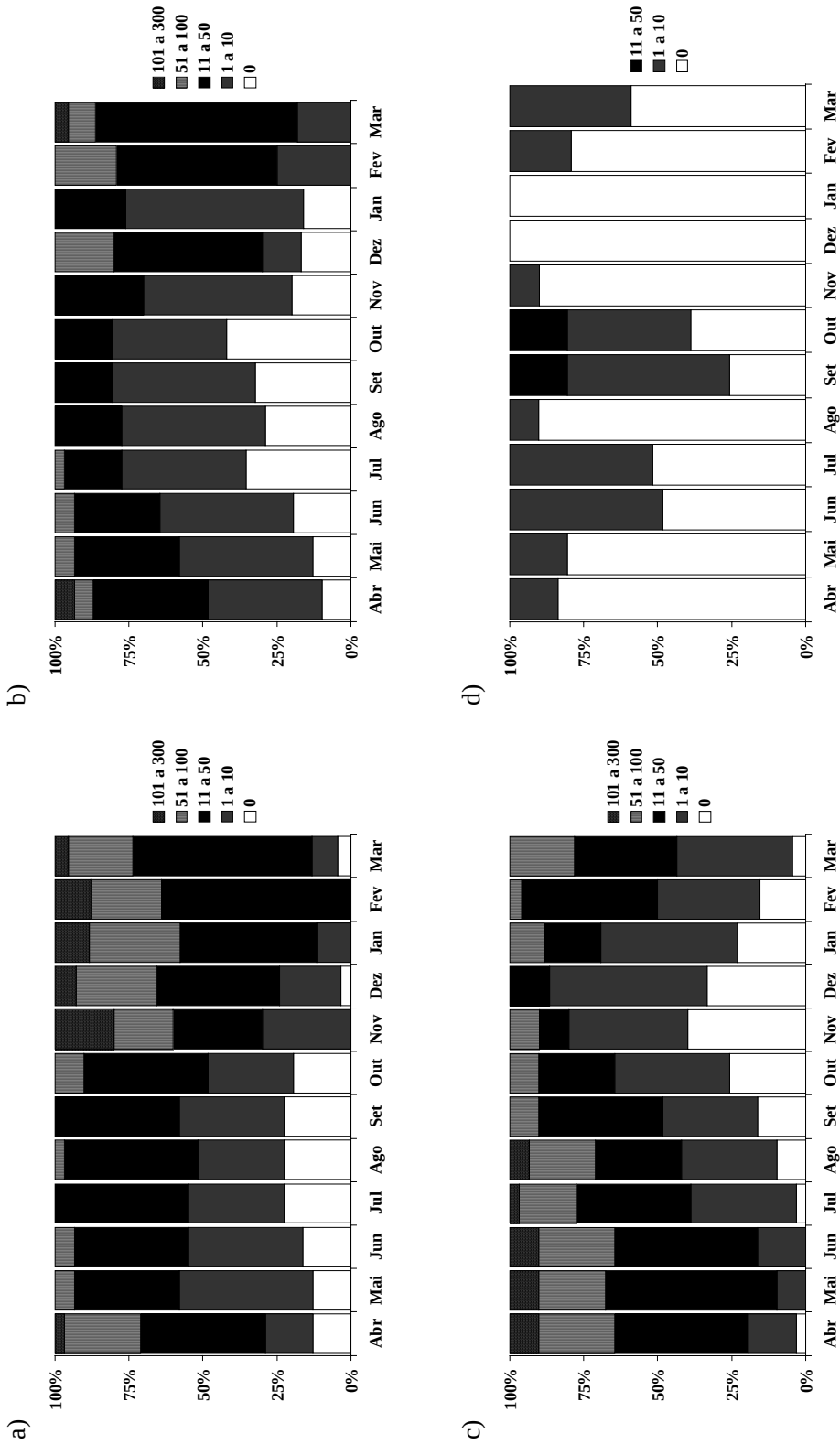


Figura 2. Proporção de indivíduos de *Struthanthus flexicaulis* apresentando os valores semi-quantitativos de produção de: a) botões, b) antese, c) frutos maduros e d) frutos verdes de abril de 2004 a março de 2005.

Dispersão de sementes



Figura 14. *Elaenia cristata*, dispersor efetivo de *Struthanthus flexicaulis* na Serra do Cipó, estado de Minas Gerais.

Componentes quantitativos. Durante as 421 horas-planta de observação focal em *S. flexicaulis* apenas quatro espécies de aves foram observadas consumindo frutos em 84 visitas: *Elaenia cristata* Pelzeln 1868, *Elaenia obscura* (Orbigny e Lafresnaye, 1837) (Tyrannidae), *Mimus saturninus* (Liechtenstein, 1823) (Mimidae) e *Schistochlamys ruficapillus* (Vieillot, 1817) (Thraupidae). *Elaenia cristata* (Fig. 14) foi o principal consumidor, responsável por 96,4% das visitas e por 96,6% das sementes removidas ($n = 147$), enquanto as demais espécies foram responsáveis por apenas 1,2% das visitas cada. Houve uma diferença significativa

(ANOVA one way: $F_{(3,48)} = 28,01$ $p < 0.0001$) na abundância relativa mensal entre as quatro espécies (Tabela 1). *Elaenia cristata* foi também a espécie mais abundante ao longo do ano (Fig. 15).

Tabela 1. Abundância relativa média das aves consumidoras de frutos de *Struthanthus flexicaulis* na Serra do Cipó, estado de Minas Gerais.

Espécie	Massa (g) ^a	NTC ^b	Abundância relativa				
			M ^c	EP	Min	Max	n
<i>Elaenia cristata</i>	18,7 ¹	118	0,27 ^A	0,01	0,22	0,41	13
<i>Elaenia obscura</i>	28,3 ¹	31	0,07 ^B	0,01	0	0,16	13
<i>Mimus saturninus</i>	73 ²	22	0,05 ^B	0,01	0	0,16	13
<i>Schistochlamys ruficapillus</i>	38,2 ²	79	0,18 ^C	0,02	0,03	0,36	13

^a 1-H. Gomes e M. Rodrigues dados não publicados, 2- Sick (1997)

^b NTC = número total de contatos, M = média, EP = erro padrão, Min = valor mínimo, Max = valor máximo.

^c Espécies com abundâncias significativamente diferentes entre si (teste de Tukey) não compartilham as letras A,B ou C.

Elaenia obscura foi observada se alimentando de frutos de *S. flexicaulis* em uma única ocasião em julho de 2004, na qual apanhou três frutos maduros, ingerindo-os inteiros e se deslocando mais de 30 m. Em setembro de 2004 um casal de *M. saturninus* foi observado sob uma hospedeira infectada por *S. flexicaulis*, um indivíduo ingeriu um fruto maduro inteiro e regurgitou a semente intacta depois de 5 min, deixando-a cair sob a planta mãe. Em março de 2005 um casal de *S. ruficapillus* pousou em um indivíduo de *S. flexicaulis* com frutos, apenas um indivíduo foi observado se alimentando de um único fruto maduro, mandibulando-o e removendo o exocarpo, que foi ingerido, e derrubando a semente intacta no chão sob a planta-mãe.

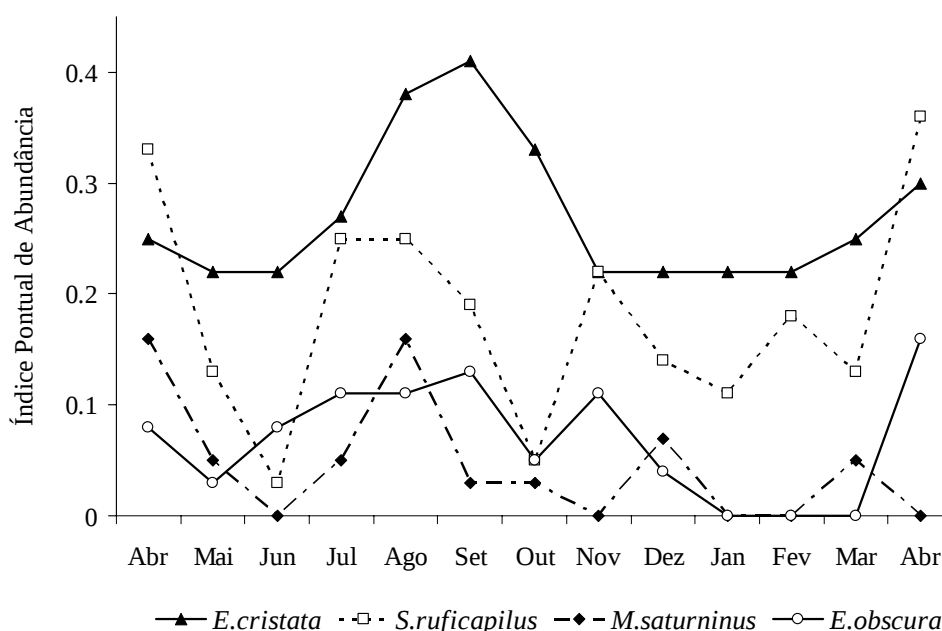


Figura 15. Abundância relativa mensal dos frugívoros entre abril de 2004 e abril de 2005 na Serra do Cipó, MG.

Elaenia cristata apresentou uma dieta composta por frutos e artrópodes. Não foi encontrada diferença significativa na proporção de registros alimentares em frutos e artrópodes entre os períodos de observação focal e de censo (χ^2 com correção de Yates = 0.24, g.l. = 1 p = 0.62), indicando que na área de estudo esta espécie é predominantemente frugívora, com cerca de 77% dos registros alimentares em frutos (n = 231). *Struthanthus flexicaulis* foi a única espécie de planta consumida ao longo de todo o ano e, considerando-se apenas os registros obtidos durante as atividades de censo

($n = 81$), seus frutos representaram cerca de 34% do total de registros alimentares e 45% dos registros de frugivoria obtidos para *E. cristata*, respectivamente. *Elaenia cristata* foi observada alimentando-se dos frutos de outras 11 espécies de plantas pertencentes a cinco famílias, incluindo uma segunda lorantácea, *Psittacanthus robustus* (Tabela 2). Para apanhar os frutos esta espécie utiliza principalmente a tática de respingar, apanhando os frutos empoleirada (72%) e, em menor proporção, investindo sob os frutos em vôos curtos (28%). Artrópodes representaram cerca de 23% dos registros alimentares e foram capturados utilizando ao menos quatro táticas ($n = 53$): respingar (15%), investir sobre as presas alçando vôos curtos e apanhando artrópodes sob folhas e galhos (64%), investir sobre as presas no ar retornado ao poleiro (6%) e investindo sobre a presa em vôo contínuo (15%). *Elaenia cristata* geralmente capturou presas pequenas e em apenas 5,6% dos registros estas puderam ser visualmente identificadas, sendo lepidópteros em estágio larval e um adulto.

Tabela 2. Registros alimentares de *Elaenia cristata* na Serra do Cipó, MG.

	Censo	Focal	Total
Loranthaceae			
<i>Struthanthus flexicaulis</i>	28	71	99
<i>Psittacanthus robustus</i>	13	18	31
Melastomataceae			
<i>Miconia</i> sp. 1	5	17	22
<i>Miconia</i> sp. 2	1		1
<i>Miconia ferruginata</i>	2		2
<i>Leandra</i> sp. 1	1		1
<i>Miconia</i> sp. 3		2	2
Myrtaceae			
<i>Myrcia</i> sp.	2		2
Myrtaceae sp. 1	2		2
Myrtaceae sp. 2	4		4
Malpighiaceae			
<i>Byrsonima</i> sp. 1		1	1
Espécie n. id.	3	8	11
Frutos	61	117	178 (77,1%)
Artrópodes	20	33	53 (22,9%)
Total	81	150	231

Elaenia cristata foi a única espécie que consumiu os frutos de *S. flexicaulis* ao longo de todo dia e de todo ano. A frequência de visitas com consumo de frutos foi muito baixa, 0,19 visitas/hora-planta, variando de 0,08 em dezembro e janeiro a 0,4 em setembro (Fig. 16). A frequência de visitas com consumo por *E. cristata* ao longo do ano esteve positivamente correlacionada à produção de frutos maduros ($r_s = 0,57$, $p = 0,049$, $n = 12$) e marginalmente correlacionada à sua abundância relativa ($r_s = 0,55$, $p = 0,063$, $n = 12$). *Elaenia cristata* consumiu ambos frutos maduros (50,7%) e verdes (49,3%) ($n = 142$). O número de frutos ingeridos por visita variou de 1 a 5 ($2,05 \pm 0,13$, $n = 69$). O tempo de duração das visitas a partir da ingestão do primeiro fruto variou de 2 a 542 s ($116,56 \pm 16,15$ s, $n = 57$). Houve uma correlação positiva significativa ($r_s = 0,39$, $p = 0,003$, $n = 55$) entre o tempo de duração da visita e o número de frutos ingeridos por *E. cristata* (Fig. 17).

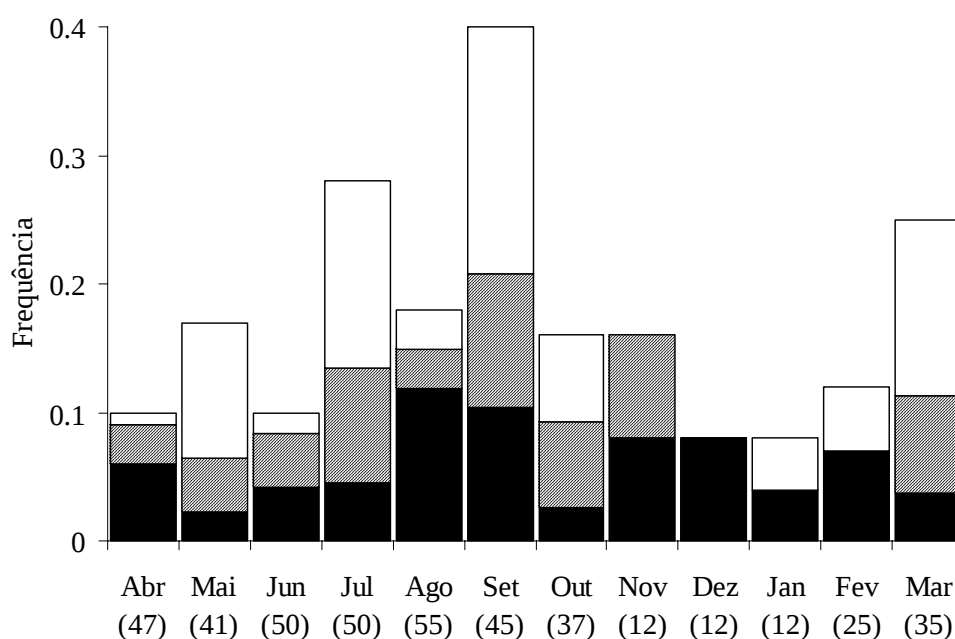


Figura 16. Frequência de visitas com consumo de frutos de *Struthanthus flexicaulis* por *Elaenia cristata* entre abril de 2004 e março de 2005 em três períodos ao longo do dia. Barras sólidas: 7:30 às 11:00; barras listradas: 11:01 às 14:00; barras vazias: 14:01 às 17:30. Esforço amostral em horas-planta para cada período entre parênteses.

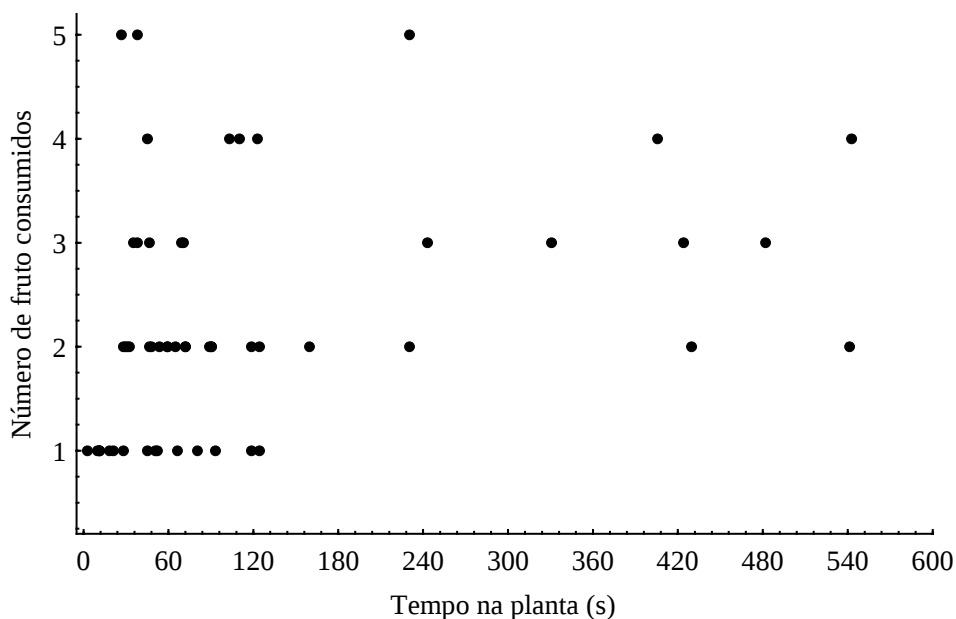


Figura 17. Relação entre a duração das visitas a *Struthanthus flexicaulis* e o número de sementes removidas por *Elaenia cristata* ($r_s = 0,39$, $p = 0,003$, $n = 55$).

Componentes qualitativos. O comportamento de ingestão dos frutos de *S. flexicaulis* por *E. cristata* consiste em apanhar o fruto com o bico e ingeri-lo inteiro após rápida mandibulação. Apenas três frutos caíram durante a mandibulação, os demais foram ingeridos inteiros sem danos às sementes ($n = 142$). A forma de excreção das sementes foi exclusivamente por regurgitação e todas as sementes foram regurgitadas individualmente e estavam intactas e envoltas pelo mesocarpo que protege a semente nua ($n = 84$). Portanto, a parte do fruto efetivamente aproveitada pela ave consiste apenas no exocarpo. Quando regurgitadas, as sementes de *S. flexicaulis* se colam ao bico de *E. cristata* que apresenta o comportamento de limpar o bico no galho onde está empoleirada deixando as sementes aderidas aos poleiros (Fig.1h, 2ab). Das 84 observações de regurgitação por *E. cristata* apenas três sementes caíram no chão, as demais ficaram aderidas aos galhos de arbustos onde a ave estava empoleirada.

O número de sementes regurgitadas por observação variou de 1 a 5 ($2,04 \pm 0,18$, $n = 41$) e não houve diferença entre a média de sementes regurgitadas e de frutos ingeridos por *E. cristata* ($t = -0,04$, $g.l. = 108$, $p = 0,96$). Além disso, em nove das 11 observações de ingestão de frutos seguidas de observação de regurgitação o número de sementes regurgitadas foi igual ao número de frutos ingeridos, indicando que provavelmente todas as sementes ingeridas foram regurgitadas. O tempo transcorrido

entre a ingestão do 1º fruto por *E. cristata* e o regurgito da 1ª semente de *S. flexicaulis* variou de 251 a 470 s ($363,1 \pm 38,5$ s, $n = 11$), entre o regurgito da 1ª e da 2ª semente variou de 12 a 111 segundos ($58,2 \pm 40,6$ s, $n = 9$) e entre o regurgito da 2ª e da 3ª semente variou de 20 a 120 segundos ($52,2 \pm 60,9$ s, $n = 4$). O tempo médio de retenção das sementes no trato digestivo foi três vezes maior que o tempo médio gasto na planta mãe após a ingestão do primeiro fruto (Mann-Whitney, $U = 57$, $p < 0,001$) e, em cerca de 90% dos registros de visitação, o período de permanência sobre a planta mãe foi inferior ao tempo mínimo de retenção das sementes.

Deposição de sementes. Das 646 sementes encontradas, apenas duas estavam sobre a superfície de uma folha, as demais estavam aderidas a galhos de 198 plantas pertencentes a 53 espécies, incluindo *S. flexicaulis*, das quais 39 foram observadas como hospedeiras na área de estudo. O número de sítios de deposição de sementes encontrados por quadrante variou de zero a 26 ($8,3 \pm 1,7$, $n = 22$) e o número de sementes encontradas por quadrante variou de zero a 128 ($26,6 \pm 7,3$, $n = 22$), o que representa em média $0,18$ sementes/m² ou, aproximadamente, 1.800 sementes por ha.

Cerca de 93% ($n = 605$) das sementes foram depositadas em 187 plantas vivas e apenas 6,3% ($n = 41$) foram depositadas em 11 plantas mortas. Mais de 68 % das sementes ($n = 442$) foram depositadas em galhos vivos de hospedeiras suscetíveis, portanto, em sítios teoricamente favoráveis para o estabelecimento das sementes. Somente 15,9% das sementes foram depositadas em galhos mortos de hospedeiras vivas e suscetíveis, e apenas 8,1% e 1,2% do restante foram depositadas em galhos vivos e mortos, respectivamente, de espécies consideradas não suscetíveis (Fig. 18). Não houve diferença significativa entre a proporção de sementes depositadas em galhos mortos de plantas vivas entre as espécies suscetíveis e não suscetíveis (χ^2 com correção de Yates = 0,78, g.l. = 1, $p = 0,37$). As sementes foram depositadas em galhos de diâmetro variável (Tabela 3), mas cerca de 78% das sementes foram depositadas em ramos com diâmetro variando entre 0,5 a 1,5 cm (Fig. 19).

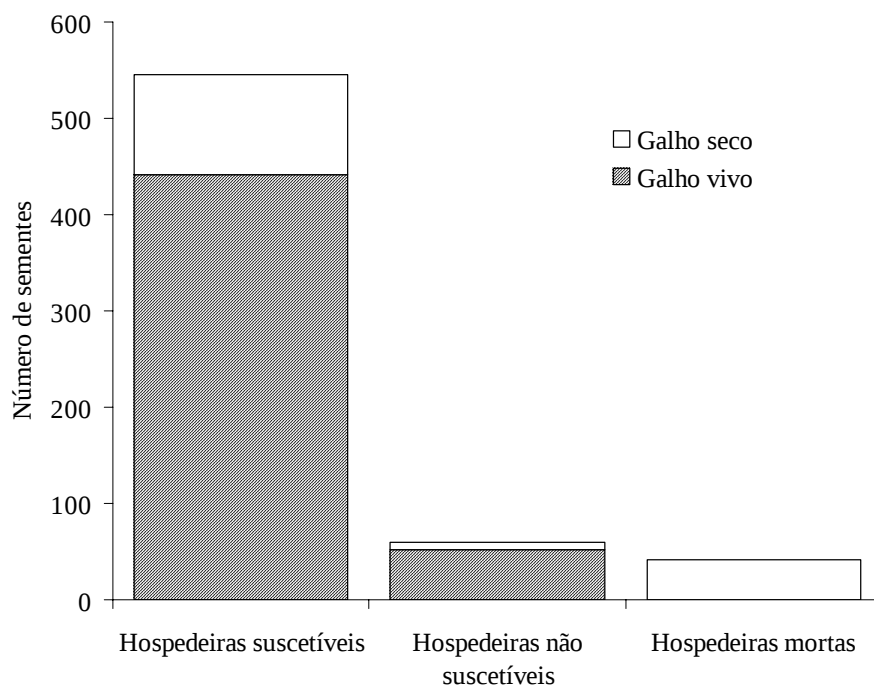


Figura 18. Distribuição da deposição de sementes de *Struthanthus flexicaulis* em micro-sítios favoráveis e desfavoráveis na Serra do Cipó, MG ($n = 646$).

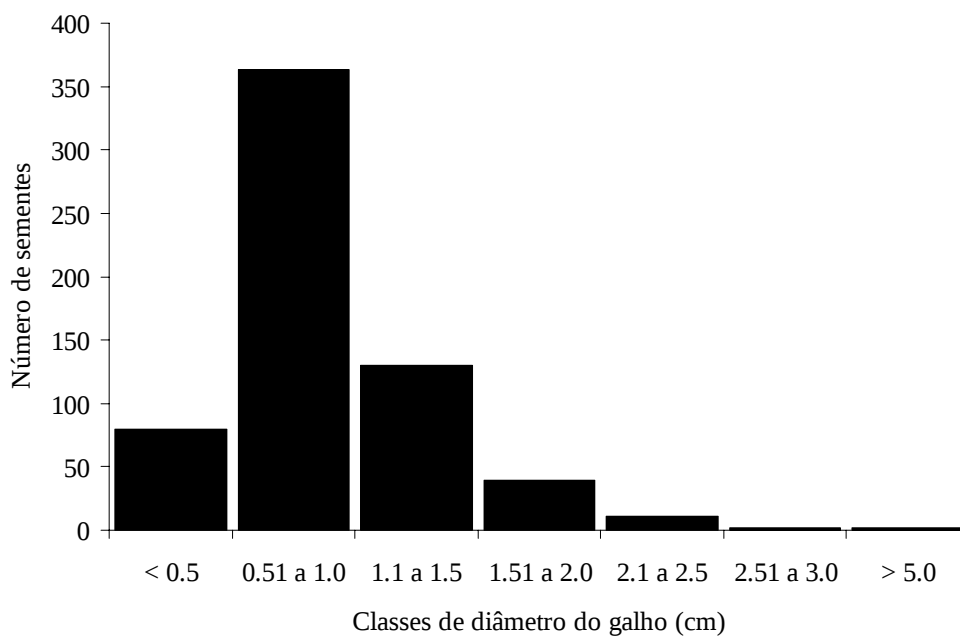


Figura 19. Distribuição dos diâmetros dos galhos onde sementes de *Struthanthus flexicaulis* foram depositadas ($n = 627$).

A distância mínima de dispersão de sementes variou de zero a 86 m ($7,96 \pm 0,38$, $n = 646$). Houve uma diferença significativa entre a proporção de sementes encontradas em quatro das cinco classes de distância em relação ao esperado pela proporção de deslocamentos de *E. cristata* após as visitas ($\chi^2 = 29,72$, g.l. = 4, $p < 0,0001$). Foram registrados 72 deslocamentos, destes 34,7% foram a distâncias superiores a zero e até 5 m, 38,7% superiores a 5 até 30 m, 11,1 % superiores a 30 até 50 m e somente 8.3% superiores a 50 m. Em apenas 7% das observações *E. cristata* permaneceu na planta por um tempo superior ao tempo de retenção e depositou as sementes sobre a mesma hospedeira da planta-mãe (Fig. 20). No entanto, em 8,3% dos deslocamentos *E. cristata* voou diretamente para outro indivíduo de *S. flexicaulis* com frutos, embora não tenha sido observada a deposição de sementes sobre estas hospedeiras. Os demais deslocamentos foram para outras espécies de plantas. Apenas 16% das sementes foram encontradas em hospedeiras infectadas por indivíduos femininos de *S. flexicaulis*, portanto, 84% das sementes foram efetivamente dispersadas, na sua maioria a distâncias de até 30 m de uma planta fonte (Fig. 20).

Tabela 3. Parâmetros relacionados aos sítios de deposição de sementes de *Struthanthus flexicaulis* na Serra do Cipó, Minas Gerais.

	M	EP	Min	Max	<i>n</i>
Diâmetro do galho (cm)	0.91	0.01	0.22	5.68	627
Nº Sementes por sítio	3.26	0.25	1.00	20.00	198
Distância à planta-fonte (m)	9.37	0.80	0.00	86.00	198
Diâmetro na base (cm)	5.61	0.38	0.43	36.70	198
Altura (m)	1.97	0.05	0.50	5.00	198

M = média, EP = erro padrão, Min = valor mínimo, Max = valor máximo, *n* = número de amostras.

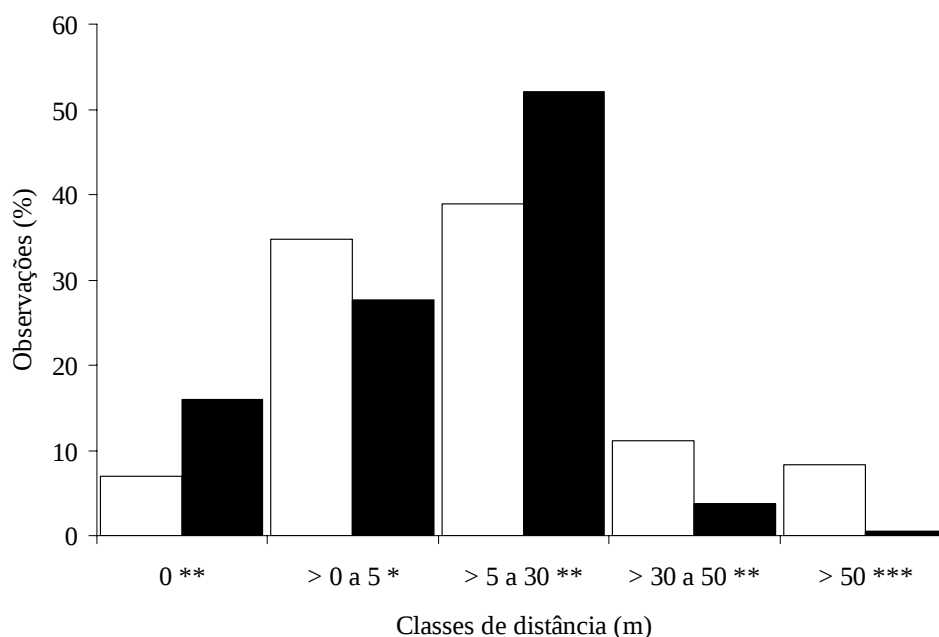


Figura 20. Distribuição dos deslocamentos pós forrageamento de *Elaenia cristata* (Barras claras, $n = 72$) e das distâncias em relação à planta fonte das sementes encontradas (Barras sólidas, $n = 646$). * Não significativo, ** $P < 0,05$, *** $P < 0,001$.

O número de sementes encontradas por sítio de deposição variou de 1 a 20 (Tabela 3), entretanto, cerca de 40% dos sítios de deposição receberam uma única semente, 24% duas, 7% três, 8% quatro, 3% cinco e apenas 16% receberam mais de cinco sementes. O número de sementes depositadas em hospedeiras infectadas variou de 1 a 14 ($7,4 \pm 1,8$, $n = 14$) e foi em média cerca de duas vezes maior (Mann-Whitney, $U = 541,5$, $p < 0,0001$) que o número de sementes depositadas em hospedeiras não infectadas, que variou de 1 a 20 ($2,96 \pm 0,24$, $n = 184$). Não foi encontrada relação entre o número de sementes depositadas em plantas infectadas com seu diâmetro basal e sua altura (Tabela 4). No entanto, para as plantas vivas e não infectadas houve uma correlação entre o número de sementes depositadas com o diâmetro basal e com a altura. Considerando-se apenas as plantas mortas, não foi encontrada correlação entre o número de sementes depositadas por sítio e a distância a uma planta-fonte, o diâmetro à altura da base e altura (Tabela 4). Entre as plantas consideradas não suscetíveis, não houve correlação entre o número de sementes depositadas por sítio e a distância a uma planta-fonte ou o diâmetro à altura da base, no entanto, houve uma correlação positiva significativa com a altura. Entre as plantas suscetíveis, incluindo as infectadas, houve uma fraca correlação negativa entre o número de sementes depositadas por sítio e a

distância a uma planta fonte e uma correlação positiva com o diâmetro à altura da base e com a altura (Tabela 4). Considerando-se todos os sítios de deposição, houve uma fraca correlação negativa entre o número de sementes depositadas por sítio e a distância a uma planta fonte (Fig. 21) e, uma correlação positiva entre o número de sementes encontradas por sítio de deposição com seu diâmetro basal (Fig. 22) e com sua altura (Fig. 23).

Tabela 4. Resultado das correlações de Spearman entre o número de sementes depositadas por hospedeira e sua altura (m), diâmetro basal (DAB, cm) e distância à planta-fonte mais próxima (m). * Distância = 0.

Hospedeira	n	Altura		DAB		Distância	
		r_s	p	r_s	p	r_s	p
Mortas	11	0,43	0,18	0,11	0,73	0,01	0,93
Infectadas *	14	0,47	0,08	-0,18	0,52	-	-
Não infectadas	173	0,42	< 0,0001	0,38	< 0,0001	- 0,03	0,66
Suscetíveis	166	0,36	< 0,0001	0,45	< 0,0001	-0,16	0,03
Não suscetíveis	21	0,68	0,0006	0,28	0,21	-0,06	0,85
Todas	198	0,41	< 0,0001	0,42	< 0,0001	- 0,14	0,041

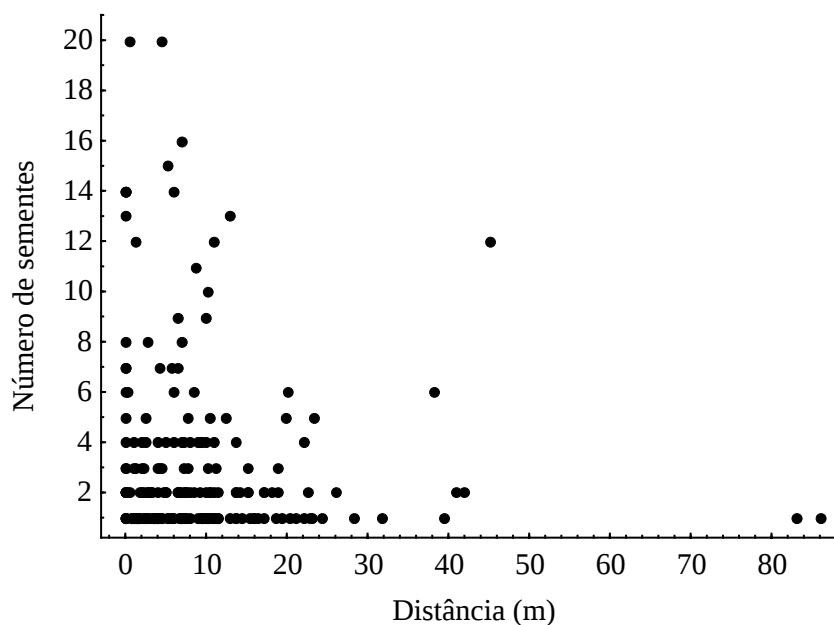


Figura 21. Relação entre a distância à planta-fonte e o número de sementes de *Struthanthus flexicaulis* depositadas por sítio ($r_s = - 0,14$, $p = 0,041$, $n = 198$).

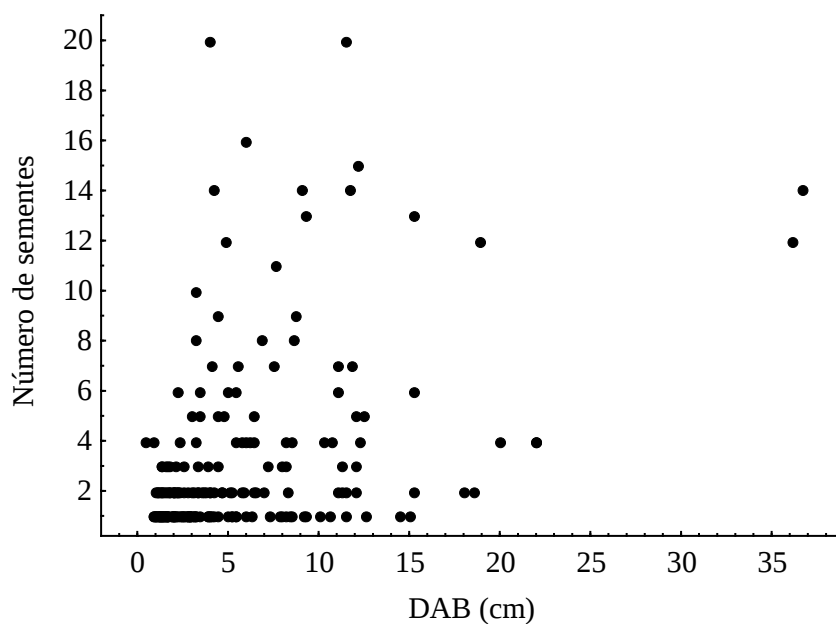


Figura 22. Relação entre o diâmetro basal (DAB) das plantas onde foram depositadas sementes de *Struthanthus flexicaulis* e o número de sementes depositadas ($r_s = 0,42$, $p < 0,0001$, $n = 198$)

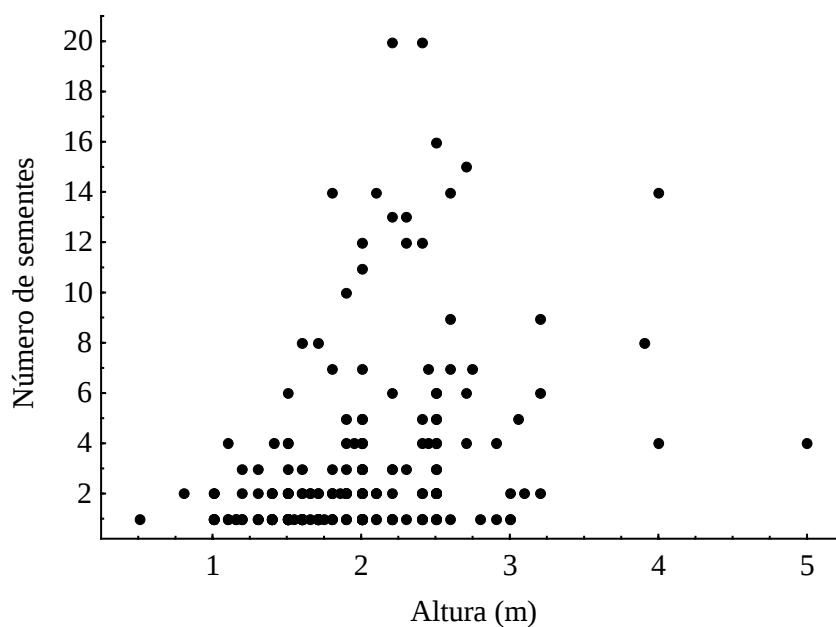


Figura 23. Relação entre a altura das plantas onde foram depositadas sementes de *Struthanthus flexicaulis* e o número de sementes depositadas por sítio ($r_s = 0,41$, $p < 0,0001$, $n = 198$).

Discussão

Fenologia

Detectou-se uma variação individual em *Struthanthus flexicaulis* em relação à duração do período e quantidade de produção de flores e frutos. A população estudada, no entanto, apresentou reprodução contínua, porém de baixa intensidade. A fenologia das plantas da família Loranthaceae tem sido estudada por alguns autores em diferentes ecossistemas, em alguns casos com especial atenção à disponibilidade de frutos para dispersores. LECK (1972) também relata que *Oryctanthus occidentalis* produziu e teve seus frutos consumidos ao longo de todo o ano em uma Floresta tropical no Panamá. RESTREPO (1987) encontrou um padrão muito semelhante para *Cladocolea lenticellata* que apresentou uma frutificação contínua ao longo do ano, mas que foi assincrônica e variável entre os dez indivíduos amostrados em um bosque úmido montano na Colômbia. REID (1989) observou que a produção de frutos de *Amyema quandang* numa região semi-árida da Austrália, ocorre ao longo do ano e de maneira pouco copiosa, com uma média de 45 frutos maduros por indivíduo grande durante o pico de produção. Outros estudos relatam períodos de frutificação menos prolongados como, por exemplo, por um período de oito meses em *Tristerix aphyllus* no semi-árido chileno (MEDEL *et al.* 2002), por cinco e três meses em *Tapinanthus natalinus* e *Tapinanthus leedertiziae* numa área de savana da África do Sul, respectivamente (GODSCHALK, 1983), por cerca de cinco meses em *Psittacanthus schideanus* numa floresta nebulosa no México (LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 2001).

Um padrão interessante observado em *S. flexicaulis* foi a contribuição desproporcional de poucos indivíduos para a produção de frutos na população. A maioria dos indivíduos teve um investimento bastante modesto enquanto poucos indivíduos foram responsáveis por grande parte da produção de flores e, conseqüentemente, pelos frutos e sementes disponíveis aos dispersores. A seleção aleatória de plantas proporcionou a amostragem de indivíduos de diferentes tamanhos, faixas etárias e crescendo sobre distintas hospedeiras, o que certamente contribui para evidenciar a variação individual intra-populacional. Frutos verdes foram produzidos ao longo de todo o ano e aparentemente amadureceram de forma lenta e assincrônica. Os frutos maduros são consumidos pelos frugívoros o que proporciona uma sub-estimativa de sua produção, mas apesar deste viés metodológico, foi possível encontrar frutos

maduros ao longo de dez meses e verdes ao longo de todo o ano, corroborando a proposição de WATSON (2001) de que as ervas de passarinho, de modo geral, apresentam períodos de frutificação prolongados, embora as pressões seletivas que determinam períodos reprodutivos prolongados permaneçam pouco exploradas. No caso de *S. flexicaulis* seria interessante avaliar em trabalhos futuros que amostram indivíduos ambos os sexos, não apenas a época de ocorrência, mas também a duração das flores, frutos verdes e maduros, relacionar a atividade reprodutiva ao longo do ano a variáveis abióticas, como a duração do fotoperíodo e a precipitação, e investigar a influência de hospedeiras de diferentes espécies na duração e intensidade da atividade reprodutiva individual.

Componentes quantitativos da dispersão de sementes

Struthanthus flexicaulis teve seus frutos consumidos por um número bastante restrito de frugívoros. Das quatro espécies de aves observadas apenas *E. cristata* foi visitante regular, enquanto as demais foram consumidoras ocasionais. A dispersão de sementes das ervas de passarinho da família Loranthaceae é primariamente ornitocórica (REID 1991, RESTREPO *et al.* 2002), embora a associação dessas plantas com marsupiais possa representar um mutualismo mais primitivo (AMICO & AIZEN, 2000). Uma característica peculiar desses sistemas de dispersão é a associação a um número geralmente restrito de frugívoros. Embora em regiões tropicais frutos de algumas espécies possam ser consumidos por um número relativamente amplo de frugívoros, como por exemplo, os de *Oryctanthus occidentalis* consumidos por 13 espécies (LECK, 1972), *Struthanthus concinnus* por 11 (GUERRA & MARINI, 2002) e oito espécies em *Struthanthus oerstedii* (RESTREPO *et al.*, 2002) e *Psittacanthus schideanus* (LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS, 2001). Mesmo nestes casos a dispersão efetiva é restrita a um pequeno número de espécies, uma vez que a maioria dos frugívoros observados são apenas consumidores ocasionais. Existem ainda exemplos de sistemas de dispersão restritos a quatro, três, às vezes, apenas dois dispersores (GODSCHALK 1983, DAVIDAR 1987, RESTREPO 1987, HOFFMAN *et al.* 1986, REID 1989, LADLEY & KELLY 1996, RESTREPO *et al.* 2002) e ainda algumas espécies que, ao menos

localmente, têm um único dispersor (MONTEIRO *et al.* 1996, AMICO & AIZEN 2000, MEDEL 2004).

Na região neotropical a dispersão das ervas de passarinho pertencentes à família Loranthaceae é associada principalmente a espécies pertencentes a ambas as sub-ordens de passeriformes, Oscines e Suboscines, em especial às famílias Cotingidae, Pipridae, Tyrannidae, Corvidae, Vireonidae, Muscicapidae, Mimidae e Emberizidae (RESTREPO *et al.*, 2002), embora existam registros de consumo de frutos por aves pertencentes a outras ordens como Columbiformes (SCHUBART *et al.* 1965, LECK 1972), Piciformes (GALETTI *et al.*, 2000) e Psittaciformes (EITNIEAR *et al.* 1994). RESTREPO *et al.* (2002) encontraram uma forte associação de plantas de família Loranthaceae com aves da família Tyrannidae e vários estudos relatam a dispersão das ervas de passarinho por membros dessa família (LECK 1972, RESTREPO 1987, OVERTON 1996, LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 1999, GUERRA & MARINI 2002). A família Tyrannidae é a mais diversificada entre as aves do hemisfério ocidental ao qual está confinada (SICK, 1997), e é composta na sua maioria por espécies insetívoras e generalistas (FITZPATRICK, 1980 a). No entanto, algumas espécies, especialmente as pertencentes ao gênero *Elaenia*, são altamente frugívoras (MARINI & CAVALCANTI, 1998). A associação de espécies desse gênero à dispersão de ervas de passarinho da família Loranthaceae já havia sido relatada por alguns autores (FITZPATRICK, 1980a, ARMESTO *et al.* 1987, DAVIDAR 1987, MOTTA-JR 1990, GUERRA & MARINI 2002), no entanto, a dispersão de *S. flexicaulis* por *E. cristata* ainda não havia sido descrita na literatura científica.

Segundo RIDGELY & TUDOR (1994) *E. cristata* tem uma ampla distribuição, ocorrendo nas regiões sudeste, centro-oeste, norte e nordeste do Brasil em altitudes de até 1000 m, e associada ao Bioma do Cerrado. Sua classificação em categorias tróficas varia entre autores, por exemplo, RODRIGUES *et al.* (2005) a consideram insetívoro-frugívoro, enquanto PACHECO & OLMOS (2005) a consideram generalista, que consome artrópodes e pequenos frutos. Embora não haja até o momento nenhum trabalho específico, existem algumas informações na literatura acerca de sua dieta. De acordo com FITZPATRICK (1980b) sua dieta compreende cerca de 80% de artrópodes e apenas 20% de frutos. No entanto, MARINI & CAVALCANTI (1998) encontraram uma média de 96,5% de frutos no volume de dez conteúdos estomacais analisados e

SCHUBART *et al.* (1965) relatam apenas a presença de frutos nos conteúdos estomacais. A observação de frugivoria foi feita por MOTTA-JR (1990) e LOPES (2004) que relatam o consumo de mais de cinco espécies de frutos, incluindo *Psittacanthus robustus* também observado durante este trabalho. Na área de estudo *E. cristata* apresentou uma dieta predominantemente frugívora ao longo do ano, complementada pelo consumo de artrópodes. O hábito frugívoro tem início ainda quando ninhegos. Em outubro de 2004 dois adultos foram observados alimentando os filhotes exclusivamente com artrópodes na primeira semana após a eclosão dos ovos. No entanto, após certo desenvolvimento dos ninhegos, uma proporção relativamente grande de frutos de ao menos três espécies foi oferecida aos filhotes. Os frutos de *S. flexicaulis* também foram oferecidos aos filhotes que defecaram e regurgitaram as sementes no ninho. Além disso, a regurgitação de sementes pelos pais foi observada várias vezes e era notável o grande número de sementes depositadas em arbustos em voltas dos ninhos (T. Guerra e H. Belfort-Gomes, dados não publicados). Portanto, ao menos em áreas de campo rupestre da Serra do Cipó, *E. cristata* pode ser considerada como um frugívoro-insetívoro e os frutos de *S. flexicaulis* um importante recurso alimentar para esta espécie.

De acordo com SCHUPP (1993) as diferenças na frequência de visitação entre frugívoros têm relação com sua abundância e dieta. *Elaenia cristata* foi a espécie mais abundante e mais freqüente entre os frugívoros que consumiram frutos de *S. flexicaulis*. Poucos frutos foram ingeridos por visita e, de modo geral, a frequência de visitação foi baixa, embora consistente ao longo do dia e do ano, indicando “confiabilidade”. A frequência de visitação de *E. cristata* esteve correlacionada com a disponibilidade de frutos maduros ao longo do ano, marginalmente com sua abundância relativa e tiveram o pico coincidindo com seu período de acasalamento. A maioria dos registros visuais fora da estação reprodutiva foi de apenas um indivíduo, o que se explica pelo comportamento territorial de *E. cristata*. Entretanto, o aumento na abundância entre os meses de agosto, setembro e outubro se deve ao fato de que neste período a maioria das observações foi de casais e em algumas ocasiões até quatro indivíduos juntos. Embora *S. ruficapillus* também tenha sido uma espécie relativamente abundante, foi consumidor ocasional e, apesar de ter consumido frutos de outras 10 espécies, também foi observada capturando insetos e consumindo botões florais e néctar, confirmando assim o hábito

alimentar generalista dessa espécie descrito por MANHÃES (2003). As outras duas espécies foram pouco abundantes e visitantes ocasionais de *S. flexicaulis*. Além das quatro espécies de aves que utilizaram frutos de *S. flexicaulis*, outras nove foram observadas se alimentando de frutos de outras 16 espécies, especialmente Melastomataceae e Myrtaceae. Embora *S. flexicaulis* seja uma das plantas ornitocóricas mais comuns na área de estudo, houve consumo freqüente por apenas uma espécie entre os 13 potenciais frugívoros presentes. A restrição de dispersores é um fato de difícil compreensão, mas que talvez esteja relacionada a uma combinação de fatores, entre eles, o conjunto naturalmente reduzido de potenciais dispersores, a baixa abundância geral de frugívoros na área e, possivelmente, à capacidade dos frugívoros de digerir os nutrientes contidos nos frutos. Os frutos de *S. flexicaulis* são provavelmente ricos em lipídeos, como os demais representantes da família Loranthaceae (RESTREPO 1987, LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 2001, WATSON 2001). Segundo LEVEY & MARTINEZ DEL RIO (2002) muitas aves frugívoras não têm a capacidade de digerir frutos ricos lipídeos, que necessitam de vias metabólicas bastante distintas das necessárias para a assimilação de carboidratos. Se isso é verdadeiro também para o sistema de dispersão de *S. flexicaulis* na Serra do Cipó, então poderia estar aí a explicação para conjunto tão reduzido de dispersores.

Componentes qualitativos da dispersão de sementes

Os frutos de *S. flexicaulis* são pequenos e foram ingeridos inteiros e sem danos às sementes por três espécies de frugívoros. Apenas *S. ruficapillus* mandibulou o fruto, retirando o exocarpo e derrubando a semente. O comportamento dessa espécie como mal dispersora de ervas de passarinho já havia sido observado por MONTEIRO *et al.* (1996). A remoção do exocarpo sem a ingestão de sementes pelos frugívoros já havia sido descrita por outros autores e, nestes casos, as sementes não ingeridas acabam sendo depositadas ou derrubadas sobre a planta-mãe (RESTREPO 1987, OVERTON 1994). A forma de ingestão dos frutos é o primeiro fator que determina o papel das aves frugívoras como dispersoras, predadoras ou “desperdiçadoras” de sementes. LEVEY (1987) faz uma distinção de dois grupos entre aves frugívoras com relação à forma como ingerem os frutos, que podem ser “engolidoras”, que engolem os frutos inteiros

sem destruir as sementes, ou “mascadoras”, que mandibulam os frutos destruindo ou derrubando as sementes. Embora a forma de ingestão dependa da largura e comprimento do bico dos dispersores e da morfologia dos frutos, este autor aponta os tiranídeos como engolidores, enquanto emberizídeos atuam principalmente como mascadores. Os frutos de *S. flexicaulis* e até mesmo os frutos relativamente grandes de *P. robustos* (± 1.6 cm), bem como das demais espécies de frutos consumidas por *E. cristata*, foram ingeridos inteiros sem danos às sementes, o que indica que esta espécie também atua como dispersora de sementes de outras espécies de vegetais. *Elaenia cristata* é uma das aves frugívoras mais comuns e abundantes em áreas de afloramentos rochosos da Serra do Cipó e seu papel como agente dispersor de sementes neste ecossistema deve ser melhor investigado em trabalhos futuros.

A forma como as sementes de *S. flexicaulis* são expelidas pelo dispersor só pôde ser analisada em detalhe para *E. cristata*. As sementes foram expelidas exclusivamente por regurgitação e depositadas intactas, na sua maioria sobre os galhos vivos de pequeno diâmetro em hospedeiras suscetíveis. Alguns autores também observaram tiranídeos como regurgitadores de sementes de lorantáceas (LECK 1972, DAVIDAR 1987, RESTREPO 1987, LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 1999, GUERRA & MARINI 2002). A forma como as aves expõem as sementes das ervas de passarinho pode ser por excreção ou regurgitação (SUTTON, 1951). No entanto, existem espécies cujas sementes são expelidas exclusivamente por defecação (DAVIDAR 1987, RESTREPO 1987, REID 1989, LADLEY & KELLY 1996, MEDEL 2004) ou regurgitação (DAVIDAR 1987, MONTEIRO *et al.* 1996, RESTREPO 1987), outras por defecação ou regurgitação dependendo do dispersor (LECK 1972, LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 2001, OVERTON 1994) e ainda algumas em que os dispersores podem tanto defecar quanto regurgitar as sementes (GAMBOA & BOZINOVIC 2002, HOFFMAN 1986). Ao contrário da defecação em que muitas sementes podem ser depositadas de uma só vez sobre os galhos (RESTREPO 1987, AUKEMA & MARTÍNEZ-DEL-RIO 2002c), na regurgitação apenas uma semente é regurgitada por vez, o que propicia uma deposição relativamente dispersa das sementes no ambiente (DAVIDAR 1983, HOWE 1989). Além disso, a regurgitação pode evitar que as sementes sofram danos com a passagem pelo sistema digestivo dos dispersores. Embora não tenha sido efetivamente avaliada neste trabalho, a germinação das sementes de *S.*

flexicaulis que, assim como de outras lorantáceas não germinam espontaneamente e necessitam a remoção do exocarpo (MURPHY *et al.* 1993, LADLEY & KELLY 1996, SOTO-GAMBOA & BOZINOVIC 2002), foi aparentemente muito alta, com sementes germinando em poucos dias mesmo sobre galhos secos. Algumas poucas sementes depositadas não foram observadas germinando, quando abertas estas apresentavam larvas de um inseto, mais tarde identificado com coleóptero (Curculionidae).

O tempo mínimo de retenção das sementes no trato digestivo por *E. cristata* variou pouco e foi em média cerca de 6 min, enquanto o tempo de duração de suas visitas foi bastante variável, em média, apenas 2 min. A relação entre tempo despendido nas visitas e o tempo de retenção das sementes no trato digestivo dos dispersores determina a quantidade de sementes que é efetivamente dispersada para longe da planta-mãe (PRATT & STILES 1983, WHEELWRIGHT 1991). Existe uma relação direta entre o tempo de duração das visitas e o número de frutos de *S. flexicaulis* consumidos por *E. cristata*, que é geralmente pequeno. Embora *E. cristata* eventualmente possa permanecer por um tempo mais prolongado e depositar as sementes sobre a planta-mãe ou sua hospedeira, a maioria das visitas foi rápida e por períodos inferiores ao tempo mínimo de retenção das sementes. Conseqüentemente, a maioria das sementes foi depositada distante de sua planta-mãe. O tempo de retenção das sementes das ervas de passarinho no trato digestivo dos dispersores tem sido relatado em alguns trabalhos. RESTREPO (1987) observou em uma ocasião que dois tiranídeos, *Mionectes striaticollis* e *Tyranniscus crysops*, regurgitaram as sementes de *C. lenticellata* em 85 e 40 segundos, respectivamente. LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS (1999) observaram em 12 ocasiões *Myiozetetes similis* regurgitar as sementes de *P. schideanus* em média 3 min após a ingestão. MONTEIRO *et al.* (1996) observaram um tempo variando de 2 a 3 min entre a ingestão e a regurgitação das sementes de *P. robustus* por *Tersina viridis*. MURPHY *et al.* (1993) observaram que o tempo de retenção pode variar entre dispersores, por exemplo, o tempo médio entre a ingestão e defecação das sementes de *A. quandang* por *Dicaeum hirundinaceum* e *Acanthagenis rufogularis* foi em média cerca 13 e 40 min, respectivamente. SOTO-GAMBOA & BOZINOVIC (2002) observaram que em cativeiro *Mimus thenca* regurgita ou defeca as sementes de *T. aphillus* em média cerca de 15 e 24 min após o consumo dos frutos, respectivamente. LEVEY & MARTINEZ DEL RIO (2002) sugerem que aves que dispersam frutos ricos

em lipídeos, como no caso das lorantáceas, requerem um maior tempo de retenção no trato digestivo, pois sua assimilação é mais lenta que a dos frutos ricos em carboidratos. No entanto, é importante ressaltar que nestes casos o tempo de retenção das sementes é inferior ao tempo de trânsito do exocarpo, parte efetivamente aproveitada pelos frugívoros. Os resultados encontrados corroboram os da literatura que indicam períodos de retenção mais curtos quando as sementes são regurgitadas, o que, conseqüentemente, limita a distância de dispersão. Os métodos utilizados para determinar a distância de dispersão em geral subestimam este parâmetro, uma vez que o deslocamento para longe da planta-mãe não implica em se distanciar de uma planta-fonte, e as distâncias mínimas das sementes em relação às plantas-fonte não refletem a distância real de dispersão, que é muito difícil de ser medida sem o uso de técnicas moleculares (JORDANO & GODOY, 2000). No entanto, o padrão encontrado neste estudo mostrou que a maioria das sementes é depositada num raio de 30 m das plantas com frutos. Menos sementes foram encontradas distantes de plantas fonte do que o esperado pelas observações de deslocamento nas duas categorias acima de 30 m. Isso se dá provavelmente porque *E. cristata*, como outros representantes da família (SICK 1997, RIBEIRO *et al.* 2002, LOPES 2004), apresenta comportamento territorial, que proporciona uma maior deposição no interior dos territórios, gerando uma autocorrelação espacial entre *E. cristata*, plantas adultas e sementes de *S. flexicaulis*. Além disso, como já mencionado, o cuidado parental também pode limitar a distância de dispersão, uma vez que os pais tendem a buscar por alimento e regurgitar sementes na área em torno dos ninhos (obs. pessoal).

Embora as hospedeiras infectadas tenham recebido mais que o dobro de sementes que o esperado pela observação direta e, em média, duas vezes mais sementes do que as plantas não infectadas, a maioria das sementes foi depositada em plantas não infectadas. De modo geral, poucos indivíduos receberam um grande número de sementes, enquanto a maioria dos indivíduos recebeu poucas sementes. A deposição por regurgitação, a baixa taxa de visitação e grande proporção de visitas rápidas explicam, ao menos em parte, o padrão relativamente pouco agregado das sementes dispersadas sobre os sítios de deposição. Fatores que influenciam a deposição de sementes das ervas de passarinho têm sido estudados por diferentes autores (REID 1989, MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1995, MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1996, AUKEMA & MARTINEZ DEL

RIO 2002 bc, MEDEL 2004). Um padrão comumente encontrado é a deposição freqüente de sementes sobre plantas previamente infectadas (MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1995, LARSON 1996, OVERTON 1996, AUKEMA & MARTINEZ DEL RIO 2002c, MEDEL 2004). O que tem sido observado nestes sistemas é que os frutos das ervas de passarinho são um recurso freqüentemente utilizado pelos dispersores, que acabam por visitar desproporcionalmente mais as hospedeiras infectadas do que as não infectadas. Este comportamento dos dispersores gera uma maior deposição de sementes sobre as hospedeiras infectadas, causando uma forte agregação dos parasitas sobre estas hospedeiras. É importante ressaltar que existe uma diferença crucial entre o sistema aqui descrito e os previamente investigados. As ervas de passarinho estudadas são parasitas especialistas quando comparadas à *S. flexicaulis*, pois possuem de duas a três hospedeiras que são elementos mais conspícuos e abundantes na comunidade e que por isso acabam sendo utilizados como poleiros pelos dispersores, conseqüentemente recebendo mais sementes. Além disso, vivem em ambientes semi-áridos e relativamente homogêneos se comparados à área de estudo. *Struthanthus flexicaulis*, por sua vez, é um parasita generalista que possui um grande número de espécies de hospedeira e que vive num ecossistema com grande diversidade de vegetais. Como observado neste estudo um grande número de espécies de hospedeiras pode receber sementes, indicando que a heterogeneidade da vegetação em ecossistemas tropicais é um fator que confere uma maior complexidade aos padrões de utilização da vegetação e de deposição de sementes pelos dispersores.

Presumindo-se que os recursos alimentares têm grande influência na exploração das plantas utilizadas como poleiros e, conseqüentemente, na deposição de sementes, espera-se que ocorra um aumento desproporcional na deposição em hospedeiras infectadas por *E. cristata* nos períodos de pico de produção de frutos quando ocorre o aumento na taxa de visitação. No entanto, *E. cristata* apresentou uma dieta mista ao longo do ano, consumindo frutos de outros vegetais e artrópodes além dos frutos de *S. flexicaulis*. Este comportamento provavelmente contribuiu para uma utilização mais aleatória das hospedeiras e, conseqüentemente, uma maior deposição sobre hospedeiras não infectadas. Vários sítios de deposição encontrados corresponderam a plantas que estavam sendo utilizadas como fonte alternativa de frutos ou de captura de artrópodes.

Além da infestação prévia, a variação de cada espécie de hospedeira quanto à abundância relativa e arquitetura também pode influenciar na deposição de sementes pelos dispersores (MARTINEZ DEL RIO *et al.* 1995, LOPEZ-DE-BUEN & ORNELAS 1999, AUKEMA & MARTINEZ DEL RIO 2002b-c, MEDEL 2004). Estes fatores não foram devidamente investigados neste estudo em função da dificuldade de se quantificar a abundância e características intrínsecas de todas as espécies de hospedeira e de sítios de deposição encontrados. Outros fatores comportamentais dos dispersores também podem influenciar a utilização de poleiros e, conseqüentemente, a deposição das sementes. AUKEMA & MARTINEZ DEL RIO (2002ab) observaram que a altura das hospedeiras é um fator que influencia a quantidade de sementes depositadas. Como observado para *Phainopepla nitens* por AUKEMA E MARTINEZ DEL RIO (2002b), *E. cristata* também parece utilizar preferencialmente plantas mais altas como poleiro. Embora as sementes tenham sido depositadas em plantas com diâmetros basais e alturas bastante variáveis, os resultados indicam uma relação entre o tamanho das hospedeiras e o número de sementes depositadas. Plantas mais altas, com diâmetros basais maiores e que são mais ramificadas talvez sejam poleiros mais favoráveis à captura de insetos, à defesa territorial ou mesmo para descanso e por isso talvez sejam mais utilizadas e recebam mais sementes.

Conclusão

Co-adaptação, coincidências e coevolução

Segundo HOWE & ESTABROOK (1977), do ponto de vista de uma planta a estratégia ótima é atrair dispersores “confiáveis” que: (1) não danificam as sementes, (2) removem as sementes para longe da planta-mãe, (3) depositam as sementes em locais adequados à germinação e estabelecimento e, (4) visitam as plantas de forma regular. Os frutos de *S. flexicaulis* foram produzidos de forma pouco copiosa e ao longo do ano e, portanto, se encaixando no Modelo Tipo I ou “estratégia de alta eficiência” proposto por HOWE & ESTABROOK (1977), para plantas que possivelmente teriam sua coevolução associada a aves frugívoras especialistas. De acordo com McKEY (1975) e HOWE & ESTABROOK (1977) as aves frugívoras especialistas são aquelas que dependem totalmente de frutos por ao menos parte de sua vida e que invariavelmente defecam ou

regurgitam as sementes em condições viáveis. *Elaenia cristata*, ao menos na área de estudo, se encaixa perfeitamente nessa definição de ave frugívora especialista. Os frutos de *S. flexicaulis* foram um recurso confiável para *E. cristata* que, por sua vez, foi um dispersor “confiável” para *S. flexicaulis* por ser residente e abundante, além de ser o único frugívoro a consumir os frutos ao longo de todo ano, em diferentes horários e em todas as plantas observadas. *Elaenia cristata* depositou a maioria das sementes em condições viáveis e sítios favoráveis ao estabelecimento, benefício característico da dispersão direcionada. A maioria de suas sementes foi depositada longe das plantas-mãe, podendo se beneficiar também com o escape, não apenas da predação dependente de densidade, mas também de uma possível competição dependente de intensidade de infestação (número de parasitas por hospedeiro) nas hospedeiras previamente infectadas. A dispersão para longe da planta-mãe propicia ainda a colonização de novas espécies de hospedeiras. De fato, durante este estudo algumas plântulas se estabeleceram em espécies que não haviam sido previamente encontradas como hospedeiras de *S. flexicaulis* na área de estudo. Isto sugere que, no caso das plantas parasitas generalistas, a deposição pelos dispersores em um grande número de espécies promove a variação temporal das espécies de hospedeiras numa determinada população.

No sistema descrito o “paradigma” especialista x generalista parece ser funcional. Os dados obtidos corroboram as previsões das hipóteses propostas por McKEY (1975) e HOWE & ESTABROOK (1977) de que determinadas características das plantas são selecionadas por dispersores com determinadas características em função do custo benefício entre a produção dos frutos e atração dos dispersores mais efetivos. Segundo RIDGELY & TUDOR (1994) *E. cristata* é “a única espécie do gênero típica dos cerrados, raramente ocorrendo fora dessas formações”. Coincidentemente RIZZINI (1995) descreve *S. flexicaulis* como uma espécie característica dos cerrados. Além disso, *E. cristata* pertence a uma família predominantemente insetívora (FITZPATRICK, 1980a), sendo a frugivoria provavelmente um nicho alimentar derivado e que, portanto, teria tido uma evolução mais recente no grupo. Coincidentemente, *S. flexicaulis* pertence a um gênero de plantas dióicas e que possui haustórios secundários, características consideradas apomórficas e, portanto, de evolução mais recente na família Loranthaceae (KUIJT, 1969). Embora não se possa afirmar que *E. cristata* seja dependente de *S. flexicaulis*, afirmação inversa é

totalmente verossímil ao menos para a população estudada. Apesar da constatação de uma co-adaptação entre estas espécies, evidenciada pelo mutualismo, ao menos localmente estreito, seria precipitado afirmar que estes organismos co-evoluíram ou que estariam co-evoluindo (JANZEN, 1980). Embora as coincidências neste caso chamem a atenção, sabe-se que a co-evolução estreita é um fenômeno relativamente raro entre plantas e aves frugívoras e o que o fenômeno mais comum é a coevolução difusa entre táxons mais abrangentes (FOX 1988, CHARLES-DOMINIQUE 1993, STILES & ROSSELLI 1993). Além disso, os dispersores de uma determinada espécie podem variar tanto localmente quanto temporalmente (LEVEY 1988, JORDANO 2000). Portanto, para determinar o grau de dependência recíproca entre estes organismos e uma possível coevolução estreita, seriam necessários, a princípio, mais estudos investigando a variação temporal e espacial na efetividade da dispersão de sementes de *S. flexicaulis* por diferentes frugívoros em um maior número de localidades ao longo sua área de distribuição geográfica.

Referências Bibliográficas

- AMICO, G. & AIZEN, M. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408:929-930.
- ARMESTO, J.J., ROZZI, P., MIRANDA, P. & SABAG, C. 1987. Plant frugivore interactions in South America Temperate Forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:321-336.
- AUKEMA, J. E. & MARTINEZ-DEL-RIO, C. 2002a. Mistletoes as parasites and seed-dispersing birds as disease vectors: current understanding, challenges and opportunities. Pp. 99-110. Em: D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- AUKEMA, J. E. & MARTINEZ-DEL-RIO, C. 2002b. Variation in mistletoe seed deposition: effects of intra- and interspecific host characteristics. *Ecography* 25:139-144.

- AUKEMA, J. E. e MARTINEZ-DEL-RIO, C. 2002c. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 83(12): 3489-3496.
- BARLOW, B.A. 1983. Biogeography of Loranthaceae e Viscaceae. Pp. 19-46. *Em*: M. Calder & P. Bernardt (eds.) *The biology of mistletoes*. Academic Press, Sidney, Australia.
- BENNETTS, R., WHITE, G.C., HAWKSWORTH, F.G. & SEVERS, S.E. 1996. The influence of dwarf mistletoe on bird communities in Colorado Ponderosa pine forests. *Ecological applications* 6(3): 899-909.
- BLAKE, J. G., LOISELLE, B. A., MOERMOND, T. C., LEVEY, D. J. & DENSLOW, J. S. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 73-79.
- BROWN, J.L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds. *The Wilson Bulletin* 81 (3): 293-329.
- CALDER, M. & BERNARDT, P. 1983. *The biology of mistletoes*. M. Calder & P. Bernardt (eds.), Academic Press, Sidney, Australia. 333 págs.
- CARLO, T.A., COLLAZO, J.A. & GROOM, M.J. 2002. Avian fruit preferences across a Puerto Rico forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia* 134: 119-131.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio* 107/108:75-84
- DAVIDAR, P. 1978. Dispersal in some Loranthaceae of Nilgiris. *Journal of Bombay Natural History Society* 75(3) 943-945.
- DAVIDAR, P. 1983. Birds and Neotropical mistletoes: effects on seedling recruitment. *Oecologia* 60:271-273.
- DAVIDAR, P. 1987. Fruit structure in two Neotropical mistletoes and its consequences for seed dispersal. *Biotropica* 19: 137-139.
- EHLERINGER, J.R., SCHULZE, E.D., ZIEGLER, H., LANGE, O.L., FARQUHAR, G.D. & COWAR, I.R. 1985. Xilem-tapping mistletoes: water or nutrients parasites? *Science* 227:1479-1481.

- EITNIEAR, J.C., MCGHEE, S. & WADDEL, J. 1994. Observations on the feeding upon *Psittacanthus calyculatus* by Brown-Hooded Parrots (*Pianopsitta haematotis*). *Ornitologia Neotropical* 5:119-120.
- FITZPATRICK, J.W. 1980a. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *The Condor* 82: 43-57.
- FITZPATRICK, J.W. 1980b. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. *Ornithological Monographs* 36: 447-470.
- FOX, L.R. 1988. Diffuse coevolution within complex communities. 69: 906-907.
- GALDINO, C.A.B., ASSIS, V.B., KEIFER, M.C. & SLUYS, M. V. 2003. Reproduction and fat body cycle of *Eurolophosauros nanuzae* (Sauria, Tropiduridae) from a seasonal montane habitat of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 37(4): 687-694.
- GALETTI, M, LAPS, R. & PIZO, M. A. 2000. Frugivory by toucans (Ramphastidae) in two altitudes in Atlantic forest of Brazil. *Biotropica* 32 (4b): 842-850
- GIULIETTI, A.M., PIRANI, J.R. & HARLEY, R. M. 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil. Pp. 397-404. *Em*: S.D. Davis, V.H. Heywood; O. Herrera-MacBride; J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton (eds.) *Centers of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. Vol. 3. Information Press, Oxford.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H., VALIENTE-BANUET, A. & ROJAS-MARTINEZ, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83(9): 2617-2629.
- GODSCHALK, S.K.B. 1983. Mistletoe dispersal by birds in South Africa. Pp. 117-128. *Em*: M. Clader & P. Bernhardt (eds.) *The biology of mistletoes*. Academic Press, Sidney, Australia.
- GUERRA, T.J. & MARINI, M.A. 2002. Bird frugivory on *Struthanthus concinnus* (Loranthaceae) in Southeastern Brazil. *Ararajuba* 10(2):187-192.
- HERRERA, C. & JORDANO, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51(2): 203-218.

- HERRERA, C.M. & PELLMYR, O. 2002, *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, 313 págs.
- HERRERA, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185-208. *Em: C.M. Herrera & O. Pellmyr (eds.) (2002) Plant-animal interactions: an evolutionary approach..* Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- HOFFMAN, A.J. FUENTES, E.R., CORTES, I. LIBERONA, F. & COSTA, V. 1986. *Tristerix tetrandrus* (Loranthaceae) and its hosts plants in the Chilean matorral: patterns and mechanisms. *Oecologia* 69: 202-206.
- HOWE, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- HOWE, H.F. 1989. Scatter- and clump- dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- HOWE, H.F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? *Vegetatio* 107/108: 3-13.
- HOWE, H.F. & ESTABROOK, G.F. 1977. On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111:817-832.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review in Ecology and Systematics* 13:201-228.
- HOWE, H.F. & WESTLEY, L.C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York, 273 págs.
- JANZEN, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612,
- JANZEN, D.H. 1985. The natural history of mutualisms. Pp. 40-90. *Em: D.H. Boucher (eds.) The biology of mutualisms*. Croom Helm, London. UK.
- JORDANO, P. 1995. Angiosperm fruits and seed dispersers: A comparative analyses of adaptation and constraints in plant animal interactions. *American Naturalist* 145:163-191.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125-166. *Em: Fenner, M. (eds). Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2^a ed. CABI Publ. Wallingford, UK.

- JORDANO, P. & GODOY, J.A. 2000. RPDA variation and population genetic structure in *Prunus mahaed* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9:1293-1205.
- JORDANO, P. & SCHUPP, E. W. 2000. Determinants of seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaed*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- KUIJT, J. 1969. *The biology of parasitic plants*. University of California Press, Berkeley e Los Angeles, 246 págs.
- LADLEY, J.J. & KELLY, D. 1996. Dispersal, germination and survival of New Zealand mistletoes (Loranthaceae): dependence on Birds. *New Zealand Journal of Ecology* 20:69-79.
- LARSON, D.L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: The plant's perspective. *Oikos* 76:113-120.
- LECK, C.F. 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit- and nectar-eating birds in Panamá. *The Condor* 74:54-60.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 4:471-485.
- LEVEY, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.
- LEVEY, D.J. & MARTÍNEZ-DEL-RIO, C. 2002. It takes gut (and more) to eat fruit: lessons from avian nutritional ecology. *The Auk* 118(4):819-831.
- LOPES, L.E. 2004. Biología comparada de *Suiriri affinis* e *S. Islerorum* (AVES, Tyraniidae) no Cerrado do Brasil Central. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brasil.
- LÓPEZ-DE-BUEN, L. & ORNELAS, J. F. 1999. Frugivorous birds, host selection and the mistletoe *Psittacanthus schiedeana*, in central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 15: 329-340.
- LÓPEZ-DE-BUEN, L. & ORNELAS, J. F. 2001. Seed dispersal of the Mistletoe *Psittacanthus schiedeana* by Birds in Central Veracruz, Mexico. *Biotropica* 33(3): 487-494.

- MADEIRA, J.A. & FERNANDES, G.W. 1999. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 15: 463-479.
- MANHÃES, M.A. 2003. Variação sazonal da dieta e do comportamento alimentar de traupíneos (Passeriformes: Emberizidae) em Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Ararajuba* 11(1):45-55.
- MARINI, M. Â. & R. B. CAVALCANTI 1998. Frugivory by *Elaenia* Flycatchers. *Hornero* 15:47-50.
- MARTIN, P. e BATESON, P. 1993. *Measuring behavior: an introductory guide*. 2^a Ed University Press, Cambridge, 227p.
- MARTÍNEZ-DEL-RIO, C., HOURDEQUIN, M., SILVA, A. & MEDEL, R. 1995. The influence of cactus size and previous infection on bird deposition of mistletoe seeds. *Australian Journal of Ecology* 20: 571- 576.
- MARTÍNEZ-DEL-RIO, C., SILVA, A., MEDEL, R. & HOURDEQUIN, M. 1996. Seed dispersers as disease vectors: Birds transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77(3): 912-921.
- MARSHALL, J.D., EHRLINGER, E., SCHULZE, D. & FARQUHAR, G. 1994. Carbon isotope composition, gas exchange and heterotrophy in Australian mistletoes. *Functional Ecology* 8:237-241
- McKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: L.E. Gilbert e P. Haven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. Pp.159-191. University of Texas Press, Austin, Texas.
- MEDEL, R., BOTTO-MAHAN, C., SMITH-RAMIREZ, C., MÉNDEZ, M.A. OSSA, C.G., CAPUTO, L. & GONZÁLES, W.L. 2002. Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema *Tristerix*-caactáceas en Chile semi-árido. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 127-140
- MEDEL, R., VERGARA, E., SILVA, A. & KALIN-ARROYO, M. 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85(1): 120-126.

- MELO-JUNIOR, T.A., VASCONCELOS, M.F., FERNANDES, G.W. & MARINI, M.A. 2001. Bird species distribution and conservation in Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Conservation International* 11:189-204.
- MENDONÇA M. P. & LINS, L. V. (2000) *Lista vermelha das espécies ameaçadas de extinção da flora de Minas Gerais*. Biodiversitas / Fundação Zoobotânica de Belo Horizonte (eds.) Belo Horizonte. 160 págs.
- MONTEIRO, R. F., MARTINS, R. P. & YAMAMOTO, K. 1992. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8: 307-314.
- MOTTA-JUNIOR, J. C. 1990. A Exploração de Frutos como Alimento por Aves de Mata Ciliar numa Região do Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
- MURPHY, S.R., REID, N., YAN, Z. & VENABLES, W.N. 1993. Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on seedling establishment. *Oecologia* 93:171-176.
- NICKRENT, D.L. & FRANCHINA, C.R. 1990. Phylogenetics relationships of the Santales and relatives. *Journal of Molecular Evolution* 31:294-301.
- NORTON, D.A. & CARPENTER, M.A. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. 13: 101-105.
- OLMOS, F. & PACHECO, J.F. 2005. Birds of a latitudinal transect in the Tapajós-Xingu interfluvium, eastern Brazilian Amazonia. *Ararajuba* 13(1): 29-46
- OVERTON, J.M. 1994. Dispersal and infection in mistletoes metapopulations. *Journal of Ecology* 82: 711-723.
- OVERTON, J.M. 1996. Spatial autocorrelation and dispersal in mistletoes: field and simulation results. *Vegetatio* 125:83-98.
- PIZO, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13: 559-578
- PRATT, T.K. & STILES, E.W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122:797-805.
- PRESS, M.C. & GRAVES, J.D. 1995. *Parasitic Plants*. Press. M.C. Press & J.D. Graves (eds.), Chapman & Hall, London, 292 págs.

- REID, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70(1): 137-145.
- REID, N. 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds. *Australian Journal of Ecology* 16:457-469.
- REMSEN, R.V.JR. & ROBINSON, S.K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13:144-160
- RESTREPO, C. 1987. Aspectos ecológicos de la diseminación de cinco especies de muerdagos por aves. *Humboldtia* 1: 1-116.
- RESTREPO, C., SARGENT, S., LEVEY, D.J. & WATSON, D.M. 2001. The role of vertebrates on the diversification of New World Mistletoes. Pp. 83-98. *Em: D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (eds.) Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- RIBEIRO, B.A., GOULART, M.F. & MARINI, M.A. 2002. Aspectos da territorialidade de *Knipolegus lophothes* (Tyrannidae, Fluvicolinae) em seu período reprodutivo. *Ararajuba* 10(2):231-235.
- RIBEIRO, K.T. & FERNANDES, G.W. 2000. Patterns of abundance of narrow endemic species in a tropical and infertile montane habitat. *Plant Ecology* 147:205-218.
- RIDGELY, R.S. & TUDOR, G. 1994. *The Birds of South America., The Suboscine Passerines*: vol. 2, Oxford University Press, Oxford, 814 págs.
- RIZZINI, C.T. 1980. Loranthaceae of the Central Brazil. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 24: 19-50.
- RIZZINI, C.T. 1995. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Loranthaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 14: 207-221.
- RODRIGUES, M. CARRARA, L. A., FARIA, L. P. & GOMES, H.B. 2005. Aves do Parque Nacional da Serra do Cipó: o Vale do Rio Cipó. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(2): 326-338.
- SALLIE, J. H., VERNER, J. & BELL, G.W. 1990. Sequential versus initial observation in studies of avian foraging. *Studies Avian Biology* 13:166-173.
- SARGENT, S. 1995. Seed fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Functional Ecology* 9: 197-204.
- SCHUBART, O., AGUIRRE, A.C. & SICK, H. 1965. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. *Arquivos de Zoologia* 12:95-249.

- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira, uma introdução*. 2ª Ed. Nova Fronteira. Rio de Janeiro, 862 págs.
- SILVA, W.R., de MARCO-JR, P., HASUI, E. & GOMES, S.M. 2002 Patterns of fruit-frugivore interactions in two Atlantic Forest bird communities of South-eastern Brazil: Implications for conservation. Pp. 423-435. In. D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- SOTO-GAMBOA, M. & BOZINOVIC, F. 2002. Fruit disperser interaction in a mistletoe-bird system: a comparison of two mechanisms of fruit processing on seed germination. *Plant Ecology* 159:171-174.
- STILES, F.G. & ROSSELLI, L. 1993. Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds - How diffuse is coevolution? *Vegetatio* 107/108: 57-73.
- SUTTON, G.M. 1951. Mistletoe dispersal by birds. *The Wilson Bull* 63:235-237.
- TINNIN, R.O., HAWKSWORTH, F.G. & KNUTSON, D.M. 1982. Witches broom formation in conifers infected with *Arceuthobium* spp: an example of parasitic impacts upon community dynamics. *American Midland Naturalist* 107(2):351-359
- TRAVERSE, A. & VERDÚ, M. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Pp. 339-350. In. D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- WATSON, D.M. 2001. Mistletoe - As keystone resource in forest and woodlands worldwide. *Annual Review in Ecology and Systematics* 32:219-249.
- WATSON, D.M. 2002. Effects of mistletoes on diversity: a case of study from southern New South Wales. *Emu* 102:275-281.
- WEELWRIGHT, N.T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in plants where they feed? *Biotropica* 23:29-40.
- WENNY, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of direct dispersal. *Evolutionary Ecology* 3:51-74.
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 2ª Edition. Springer-Verlag, Berlin, 199 págs.

- VAN OMMEREN, R.J. & WHITMAN, T.G. 2002. Changes in interaction between juniper and mistletoe mediated by avian frugivores: parasitism to potential mutualism. *Oecologia* 130: 281-288.
- VELLIARD, J. & SILVA, W.R. 1990. Nova metodologia de levantamento quantitativo de avifauna e primeiros resultados no interior de São Paulo. Pp. 117-151. *Em: Anais IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves*. UFPE, Recife, Brasil.
- VOLPATO, G.H. & MENDONÇA-LIMA, A. 2002. Estratégias de forrageamento: Uma proposta de termos para a língua Portuguesa. *Ararajuba* 10:101-105
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistics analyses*. Prentice-Hall International Ed. London. 662 págs.