

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TIAGO MACHADO DE SOUZA

PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO DA COMUNIDADE DE AVES FRUGÍVORAS DA
FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL

CURITIBA
2013

TIAGO MACHADO DE SOUZA

PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO DA COMUNIDADE DE AVES FRUGÍVORAS DA
FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Isabela Galarda Varassin

CUTITIBA
2013



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Tiago Machado de Souza** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 20 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA:

Prof.^a Dra. Isabela Galarda Varassin
Orientadora e Presidente

Prof. Dr. André Andrian Padial
Membro

Prof. Dr. Pedro Ortman Cavalin
Membro

Visto:

Prof.^a Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

Dedico este trabalho à minha esposa Ana
Camila, ao meu filho Raul, ao meu pai
Sergio, à minha mãe Amarilda, aos meus
avós Rogério, Legri, Miltes e Alceu (*in
memoriam*)

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Profa. Dra. Isabela Galarda Varassin, pela orientação, amizade, dedicação e exemplo de pessoa e de profissional.

À minha esposa Ana Camila e ao meu filho Raul pelo apoio, incentivo, compreensão, carinho e alegria ao longo destes anos.

Ao meu parceiro Ricardo Pamplona Campos, por todo o apoio em campo, pelo companheirismo, amizade e sugestões durante a execução deste trabalho.

À Marcia Malanotte pela companhia e auxílio na coleta e medição dos frutos.

Aos companheiros do Laboratório de Ecologia Vegetal (LEV) pela amizade e companheirismo, em especial ao Vinicius Marcilio pelas contribuições nas conversas e análises sobre ecologia funcional.

À todos os membros do curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da UFPR.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo.

À Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, em especial ao Éros Amaral, Maricy, Hernani, Seu Pedro, Lino, Jesiel, Valdir, Dona Heloína e Silfredo por todo o apoio durante as fases de campo realizadas na Reserva Natural Salto Morato (RNSM).

À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental, em especial ao Ricardo Britez, Roberto, Dini, Darci, Alaor e Devanir por todo apoio durante as fases de campo realizadas na Reserva Natural Serra do Itaquí (RNSI).

Ao Museu de História Natural Capão da Imbuia, em especial à Ligia e Antenor.

RESUMO

A organização das comunidades baseia-se em processos neutros e relacionados ao nicho. Em escalas espaciais e temporais menores, processos relacionados ao nicho, como filtros ambientais e interações bióticas tendem a ser mais evidentes. Entre as interações bióticas, pouca atenção tem sido dada para a importância das interações mutualísticas na organização das comunidades, apesar da sua reconhecida importância. Assim, este estudo avaliou os padrões de organização por convergência e divergência de atributos relacionados ao consumo de frutos por três grupos de aves com distintos graus de frugivoria. Estes padrões foram relacionados à variação da estrutura florestal do hábitat e de atributos funcionais de plantas ornitócoricas em três estádios sucessionais de Floresta Atlântica do sul do Brasil, a partir de multiplicações e correlações entre diferentes matrizes. A estrutura florestal e os atributos funcionais das plantas ornitócoricas tenderam a agir mais nos padrões de organização por divergência de atributos, por intermédio da complementaridade no uso dos recursos espaciais e alimentares pelas aves, que nos padrões de organização por convergência de atributos devido à transposição de filtros ambientais impostos pelas características destes recursos. Embora os três grupos de frugívoros tenham apresentado divergência ao longo dos gradientes ambientais, o grupo cuja dieta é composta predominantemente ou exclusivamente por frutos foi o que apresentou os padrões mais fortes e bem distribuídos, principalmente ao longo do gradiente funcional das plantas ornitócoricas entre os três estádios sucessionais. Além disto, este grupo de frugívoros foi o único que apresentou fortes padrões de organização por convergência de atributos, o qual também foi relacionado principalmente ao gradiente funcional das plantas. Desta forma, este estudo evidencia pela primeira vez a importância das relações funcionais presentes nas interações mutualísticas na organização das comunidades de aves frugívoras. Os atributos funcionais das plantas ornitócoricas atuaram tanto como filtro biótico, levando à convergência de atributos das aves que mais dependem de seus frutos, quanto na limitação de similaridade e conseqüente complementaridade no uso de recursos pelas aves levando à divergência de seus atributos. Assim, sugerimos que as interações tróficas e mutualísticas devem ser incorporadas em estudos que envolvam padrões de organização de comunidades, principalmente em escalas temporais e espaciais menores.

Palavras-chave: Atributos funcionais, convergência, divergência, estrutura florestal, filtros ambientais, frugivoria, nicho, plantas ornitócoricas, sucessão florestal.

ABSTRACT

Community assembly is based on neutral and niche-related process. At a smaller temporal and spatial scales, niche-related process as environmental filtering and biotic interactions are likely to operate more intensively. Among the biotic interactions, few attention has been paid to the importance of mutualistic interaction on community assembly though its recognized importance. This study evaluated the community organization patterns through trait convergence and divergence related to fruit consumption by three groups of birds with different levels of frugivory. Those patterns were related to the variation in habitat structure and functional traits of bird-dispersed plants in three successional stages of a tropical Atlantic rain forest in South Brazil and was based on matrix multiplications and correlations. Forest structure and plant functional traits influenced more on trait-divergence assembly patterns generated through the complementary use of resources, space and food by the birds, than on trait-convergence assembly patterns due to environmental filter transposition imposed by the characteristics of these resources. Although the three groups of frugivorous birds showed trait-divergence on the environmental gradients, the group composed by birds with a more restrict diet on fruits was the one with more strong and more widespread relationships specially on the functional gradient of bird-dispersed plants along the successional gradient. Besides that, this frugivorous group was the only that presented strong trait-convergence assembly patterns, which was also related to the functional gradient of bird-dispersed plants. This study shows for the first time the importance of functional relationships that are present on the mutualistic interactions on frugivorous bird community assembly. Plant functional traits acted as biotic filters leading to the trait convergence on the birds that were more dependent on fruits, but also in resource use complementarity leading to trait divergence among birds. We suggest that trophic and mutualistic interactions must be incorporated into studies involving the community assembly process and patterns, specially at small temporal and spatial scales.

Key-words: Bird-dispersed plants, environmental filters, forest structure, forest succession, frugivory, functional traits, niche, trait convergence, trait divergence.

SUMÁRIO

1. Introdução	8
2. Material e métodos	12
2.1. ÁREA DE ESTUDO	12
2.2. DELINEAMENTO AMOSTRAL E BASE DE DADOS	12
2.3. REGISTROS DE INTERAÇÃO ENTRE AVES FRUGÍVORAS E PLANTAS ORNITOCÓRICAS.....	14
2.4. ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS.....	15
2.5. ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS AVES FRUGÍVORAS	16
2.6. ANÁLISE DOS DADOS	17
2.6.1. EFEITO DAS VARIÁVEIS ESTRUTURAIS DO HABITAT SOBRE OS PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DOS DIFERENTES GRUPOS DE GRAU DE FRUGIVORIA	19
2.6.2. EFEITO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS SOBRE OS PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DOS DIFERENTES GRUPOS DE GRAU DE FRUGIVORIA	23
3. Resultados	24
3.1. REGISTROS DE INTERAÇÃO ENTRE AVES FRUGÍVORAS E PLANTAS ORNITOCÓRICAS.....	24
3.2. CARACTERIZAÇÃO DAS UAS EM RELAÇÃO AOS PADRÕES DA ESTRUTURA FLORESTAL E DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS.....	26
3.3. EFEITO DA ESTRUTURA FLORESTAL NOS PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS AVES FRUGÍVORAS	27
3.4. EFEITO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS NOS PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO DOS ATRIBUTOS DAS AVES FRUGÍVORAS.....	31
4. Discussão	35
Referências bibliográficas	43
Apêndices	49

1. Introdução

Um anseio antigo de ecólogos e biogeógrafos é entender como as comunidades se organizam no tempo e no espaço, e quais fatores influenciam essa organização. Atualmente, parece ser consenso a importância de processos neutros (Hubbel 2001) e relacionados ao nicho (Grinnel 1917) atuando na organização das comunidades. Assim, muita atenção tem sido devotada para o entendimento da importância relativa de cada um destes processos e como eles variam entre os táxons, ao longo de gradientes ambientais e em diferentes escalas (Weiher *et al.* 2011).

Em escalas temporais e espaciais maiores é de se esperar que processos neutros, biogeográficos e a estrutura filogenética tenham grande influência na organização das comunidades ecológicas atuais (Cavender-Bares 2009). No entanto, na medida em que se reduzem estas escalas, as importâncias relativas de processos relacionados ao nicho, como filtros abióticos e interações biológicas dependentes de densidade (e.g competição) tendem a aumentarem, sendo este último processo predominante em escalas menores (Ricklefs 2004; Wiens & Donoghue 2004; Cavender-Bares 2009).

Em busca de entender como comunidades locais se organizam, muitas pesquisas recentes têm se debruçado sobre processos baseados em nicho, os quais ressaltam as importâncias antagônicas e concomitantes de filtros ambientais e interações competitivas na organização das comunidades mediante o uso de atributos funcionais (e.g Grime 2006; Pillar *et al.* 2009; Casas 2010; Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Silva 2010; Wiescher, Pearce-duvet & Feener 2012). Assim, a partir da perspectiva do nicho, as condições ambientais de um determinado habitat atuam como filtros abióticos permitindo que somente espécies com características funcionais propícias para transpor estes filtros se estabeleçam e persistam neste habitat, o que causa certa similaridade ecológica nos atributos das espécies envolvidos na transposição destes filtros ambientais (Zobel 1997) e gerando padrões de organização por convergência de atributos (TCAP - *traits convergence assembly patterns*)

(Pillar *et al.* 2009). Paradoxalmente, interações bióticas como a competição dificultam a coexistência de espécies ecologicamente ou morfologicamente similares levando à limitação de similaridade, partição de nicho, complementaridade no uso dos recursos ou mesmo à exclusão competitiva (Gause 1934; Hutchinson 1959; MacArthur & Levins 1967; Chesson 2000), o que conseqüentemente gera, na comunidade local, padrões de organização por divergência de atributos (TDAP - *traits divergence assembly patterns*) (Pillar *et al.* 2009).

Considerando as interações bióticas dependentes de densidade, muita atenção tem sido dada às interações competitivas na organização das comunidades locais. Por outro lado, interações bióticas como a facilitação e interações mutualísticas (e.g. planta - dispersor e planta - polinizador) têm sido pouco enfatizadas em estudos desta natureza, apesar de sua conhecida importância (e.g. Bascompte & Jordano 2007; Sargent & Ackerly 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009). Em relação à facilitação, estudos de caso têm demonstrado que a facilitação em plantas pode gerar padrões de convergência e divergência de atributos em seus polinizadores (Moeller 2004). Por outro lado, em relação às interações mutualísticas, variações na composição ou na diversidade funcional dos polinizadores podem gerar padrões de convergência e/ou divergência em características reprodutivas de plantas (Malo & Boanza 2002; Fontaine *et al.* 2006; Medel *et al.* 2007). Assim, os polinizadores apresentam um papel relevante na organização das comunidades de plantas polinizadas por eles, agindo como filtros bióticos e/ou limitando a similaridade de plantas por intermédio de competição por polinizador (Sargent & Ackerly 2007).

Apesar do avanço no conhecimento das interações mutualísticas entre polinizador - planta, pouco se sabe a respeito da influência desta e de outras interações mutualísticas, como entre frugívoro - planta, na organização destas comunidades (Sargent & Ackerly 2007). Tendo em vista que os animais frugívoros obtêm dos frutos das plantas zoocóricas seu alimento e que por sua vez as plantas dispersam suas sementes por intermédio destes animais, é de se esperar que as relações de interdependência destes parceiros mutualísticos sejam fortes. Em ecossistemas tropicais, mais de 90% das plantas dependem

de animais para dispersar de suas sementes (Jordano 2000), o que enfatiza ainda mais a importância da compreensão e manutenção desta interação mutualística para a conservação da diversidade nestes ambientes. Dentre estes animais, as aves são os dispersores de sementes mais frequentes (Galetti, Pizo & Morellato 2011). Portanto, esse é o grupo mais importante para compreender quais variáveis regem os padrões de organização destas comunidades. A maioria dos estudos sobre a preferência por determinados habitats pelas aves frugívoras tem se voltado para o efeito de diferentes aspectos da vegetação inerentes à sucessão florestal, como a variação da estrutura florestal, composição florística e disponibilidade de frutos (e.g. Levey 1988; Hasui, Gomes & Silva 2007). Complementarmente, alguns estudos têm levantado a importância de alguns atributos funcionais das plantas ornitócoricas (e.g tipo de fruto, tamanho, cor,) na preferência das aves por determinados frutos (e.g Galetti *et al.* 2011; Valido, Schaefer & Jordano, 2011).

Atualmente sabe-se que quanto maior o grau de frugivoria maior a sensibilidade das aves à variação florística entre habitats, uma vez que a composição florística está diretamente associada com a dependência de frutos da dieta das aves (Hasui *et al.* 2007). Considerando que cada espécie de planta ornitócorica (i.e. dispersada pelas aves) apresenta uma determinada composição de atributos funcionais (hábito, tipo de fruto, tamanho do fruto, cor do fruto, número de sementes por fruto, tamanho da semente, etc.), a sensibilidade destas aves frugívoras à variação na composição florística entre habitats distintos pode estar associada também às conseqüentes variações na composição funcional destas plantas. Assim é possível pensar que uma determinada composição funcional das plantas ornitócoricas pode atuar como um filtro biótico, impedindo que espécies de aves com uma determinada composição funcional não compatível se estabeleçam gerando convergência de atributos. Por outro lado, outra composição funcional pode permitir complementaridade no uso dos recursos alimentares gerando divergência de atributos destas aves frugívoras. Em contrapartida, espécies de aves que se alimentam mais de artrópodes que de frutos tendem a ser mais influenciados pelas modificações na estrutura

florestal uma vez que a composição, riqueza, abundância, biomassa e distribuição vertical de artrópodes, estão diretamente relacionadas com a variação estrutural da vegetação (Blake & Hoppes 1986; Van Horne & Bader 1990; Duguay, Wood & Miller 2000; Haskell 2000). Neste caso, a partir da perspectiva do nicho uma determinada composição estrutural pode agir como um filtro levando à similaridade ecológica destas espécies e convergência de seus atributos, enquanto que uma composição estrutural distinta pode agir na limitação de similaridade das espécies e complementaridade no uso dos recursos.

A partir destas distintas perspectivas em relação aos padrões de organização de aves frugívoras em diferentes graus de frugivoria, o presente estudo avaliou o efeito da estrutura do habitat e de atributos funcionais de plantas ornitocóricas sobre atributos funcionais de aves frugívoras residentes da Floresta Ombrófila Densa do sul do Brasil. Com base neste objetivo foram testadas as seguintes hipóteses: (i) Quanto menor o grau de frugivoria das espécies de aves, maior o efeito da variação estrutural de florestas em diferentes estádios sucessionais, nos padrões de organização por convergência e divergência dos atributos funcionais relacionados ao consumo de frutos pelas aves frugívoras. (ii) Por outro lado, quanto maior o grau de frugivoria das espécies de aves, maior o efeito da variação de atributos funcionais das plantas presentes nos diferentes estádios sucessionais, nos padrões de organização por convergência e divergência dos atributos funcionais relacionados ao consumo de frutos pelas aves frugívoras.

Considerando estas hipóteses buscou-se inicialmente responder as seguintes perguntas: A composição de plantas ornitocóricas e dos diferentes grupos de grau de frugivoria varia (i) dentro de unidades amostrais (UAs) de mesmo estágio? (ii) entre UAs de estádios diferentes? (iii) entre pares de estádios sucessionais diferentes (inicial - intermediários; inicial - avançado; intermediário - avançado)? Os atributos funcionais das plantas ornitocóricas covariam com a variação da estrutura florestal entre os três estádios sucessionais?

2. Material e métodos

2.1. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido na Reserva Natural Salto Morato (RNSM) e na Reserva Natural Serra do Itaqui (RNSI), ambas contidas na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, uma unidade de conservação federal localizada no litoral norte do estado do Paraná, cuja porção terrestre abrange 273.758 ha de Floresta Atlântica (IPARDES 1995).

A RNSM (S 25° 10'; W 48° 17') é de propriedade da Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza e possui 2.340 ha, enquanto a RNSI (S 25° 14'; W 48° 27'), de propriedade da Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), possui 6.653 ha de área protegida. Antes da criação das reservas, estas áreas tiveram uma considerável porção de suas florestas devastadas visando à bubalinocultura, assim como à exploração de madeira e pequenas lavouras de subsistência. Desta forma, ambas as reservas apresentam áreas em diversos estádios sucessionais de regeneração natural.

O clima dos locais de estudo, segundo o sistema de Köppen, pode ser classificado em Cfa, subtropical úmido mesotérmico, cujo intervalo altitudinal varia de 0 a 700 m, onde as geadas são menos frequentes e menos intensas (IPARDES 1995). A média anual de temperatura varia entre 17 e 21°C, sendo a média de temperaturas máximas de 24 - 26°C e das mínimas de 13 - 17°C. Os índices pluviométricos são elevados, com pluviosidade oscilando entre 2.000 e 3.000 mm anuais em função da gradação altitudinal. No trimestre mais chuvoso (dezembro, janeiro e fevereiro) o valor total médio varia entre 800 e 1000 mm, enquanto que nos meses menos chuvosos (junho, julho, agosto), a precipitação média varia entre 250 e 350 mm, sendo a umidade relativa anual média de 85%. (IAPAR 2012).

2.2. DELINEAMENTO AMOSTRAL E BASE DE DADOS

Em cada reserva acima descrita foram amostrados três estádios sucessionais de Floresta Ombrófila Densa, categorizados em Inicial, Intermediário e Avançado (ver abaixo a caracterização das áreas). Em cada um dos estádios amostrados nas reservas foram delimitadas três unidades amostrais (UA) de 200 x 10 metros, totalizando 6 UA por estádio.

No total, foram determinadas 18 UA considerando os três estádios sucessionais estudados nas duas reservas, dispostas em altitudes variando de 20 a 270 m.

Em cada UA foi delimitada uma parcela de 10 x 10 metros para obtenção dos dados estruturais do dossel. Foram amostradas árvores com circunferência a altura do peito (CAP) maior do que 30 cm, sendo avaliados os seguintes parâmetros estruturais: Soma da área basal (cm^2/m^2), variância da área basal, altura média (m), altura máxima (m) e variância da altura.

A definição e categorização das UAs nos três estádios sucessionais foi realizada com base em estudos realizados na região sobre a composição florística e as características fitofisionômicas da vegetação dos diferentes níveis de sucessão da Floresta Ombrófila Densa regional (e.g. Guapyassú 1994; Borgo 2010). Também foram consideradas informações sobre o tempo de regeneração destas florestas, obtidas mediante consulta aos habitantes antigos da região, que acompanharam o processo de exploração florestal dos municípios cujas localidades de estudos estão contidas.

As seis UAs amostrais de estádios iniciais de regeneração são resultado do corte raso da vegetação que se mantém em um processo de regeneração natural há aproximadamente 20 anos. As florestas muitas vezes formam densos agrupamentos de baixa riqueza específica, com altura do dossel variando entre 10 e 15 metros, sem estratificação vertical bem definida e sub-bosque denso. No estrato superior é nítida a dominância de *Tibouchina pulchra* e *Vochisia bifalcata*, as quais compõem um dossel com altura máxima de 15 metros. Quanto ao estrato inferior (i.e. subosque) as unidades amostrais se assemelham em relação à composição florística e estrutural, nas quais predominam espécies arbustivas de Rubiaceae (e.g. *Psychotria* spp) e Melastomataceae (e.g. *Miconia cinerascens*). As diferenças mais marcantes entre as duas localidades de estudo são a presença exclusiva de *Ilex* sp compondo o dossel das UAs da RNSI e de *Miconia dodecandra* compondo o dossel de uma UA de estágio inicial de encosta da RNSM.

As seis UAs de estágio intermediário de regeneração advém de uma moderada intervenção humana por corte seletivo de madeira entre, aproximadamente, 35 e 50 anos atrás. A paisagem é mais complexa em relação ao estágio inicial, com árvores de maior porte e altura do dossel variando entre 15 e 20 metros, presença de dois ou três estratos bem definidos e sub-bosque pouco denso. De forma geral, há um padrão florístico entre as UAs deste estágio devido à relevante presença de *Hyeronima alchorneoides* e de *Alchornea triplinervia* no estrato médio e superior, além de diversas espécies de Myrtaceae, Lauraceae e Annonaceae. O subosque é caracterizado pela presença de espécies de xaxim de Cyrantheaceae, jovens de Myrtaceae e Lauraceae, *Psychotria* spp e *Guapira opposita*. O estrato herbáceo é caracterizado pela presença de elevada densidade de *Calathea communis* (Marantaceae) associado a um subosque de baixa densidade.

As seis UA de estágio avançado de regeneração são fruto de uma intervenção humana mais branda, na qual foi realizado corte seletivo de baixa intensidade há mais de 100 anos atrás, o que as torna semelhantes, do ponto de vista estrutural e florístico, às florestas primárias. A paisagem é marcada pela presença de indivíduos arbóreos de grande porte com altura variando entre 20 e 30 metros, presença de três ou quatro estratos bem definidos e sub-bosque pouco denso. Os indivíduos de *Hyeronima alchorneoides* e *Alchornea triplinervia*, além de outras espécies que compõe boa parte do dossel destas florestas, apresentam diâmetros e alturas maiores que seus co-específicos presentes em florestas de estágio intermediário. Assim como as UAs de estágio intermediário, o subosque é caracterizado pela presença de espécies de xaxim de Cyrantheaceae, jovens de Myrtaceae e Lauraceae, *Psychotria* spp e *Guapira opposita*, além de indivíduos de *Geonoma* spp., e o estrato herbáceo é caracterizado pela presença de elevada densidade de *Calathea communis*.

2.3. REGISTROS DE INTERAÇÃO ENTRE AVES FRUGÍVORAS E PLANTAS ORNITOCÓRICAS

Para obtenção dos registros de interação foram realizadas observações periódicas do consumo de frutos das plantas ornitocóricas pelas aves frugívoras de outubro de 2011 a maio de 2012. Cada UA foi amostrada durante cinco dias ao longo dos oito meses de estudo (exceto duas UAs de estágio avançado e uma de inicial e intermediário). Ao longo de cada dia, três UAs eram percorridas quatro vezes por observador em um intervalo médio de 30 minutos entre um percurso e outro. Os registros das interações foram realizados por dois observadores por intermédio do método de árvore focal, no qual cada árvore com frutos maduros era observada por pelo menos 10 minutos seguidos. Após 10 minutos, caso ainda houvesse aves consumindo frutos, o registro de interações era mantido até que a última ave deixasse a árvore. As UAs eram percorridas de tal forma que ao longo de um dia, as árvores com frutos maduros eram observadas em média por 50 minutos. Foram observados pelo menos três indivíduos de cada espécie em frutificação dentro das UAs. No entanto, algumas espécies apresentaram apenas um indivíduo em frutificação (e.g. *Maprounea brasiliensis* e *Casearia decandra*). Nestes casos, os indivíduos isolados foram observados por mais tempo, de forma a atingir o mínimo de 50 minutos por espécie por dia de amostragem.

Em cada interação observada foi registrado a espécie de ave que estava consumindo os frutos da planta, o número de frutos consumidos, a altura das interações em relação ao solo, comportamento de coleta de frutos (pousado ou em voo) e ingestão de frutos (engole inteiro ou mandibula o fruto antes de ingeri-lo). As interações de espécies consideradas migratórias ou predadoras de sementes (e.g. psitacídeos) não foram consideradas neste estudo sendo, portanto, excluídas das análises.

2.4. ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS

As espécies visitadas foram classificadas quanto à forma de vida: arbórea, arbustiva, herbácea, liana e epífita. Foram coletados 10 frutos de três indivíduos de cada espécie visitada. Para algumas espécies não foi possível coletar este número de frutos devido à presença de apenas um indivíduo frutificando (e.g. *Casearia decandra*, *Maprounea brasiliensis*, etc.), ou à elevada altura da copa e pouca produtividade de frutos de alguns

indivíduos. Os frutos maduros e sementes coletadas em campo e em boas condições de integridade física foram fotografados com fundo em escala (mm). O comprimento e largura dos frutos e sementes de cada amostra foram medidos no programa *Image J*. O termo botânico “fruto” foi utilizado em um sentido amplo para descrever todo e qualquer diásporo de dispersão independente de sua origem e estrutura, estando às sementes envoltas com arilo incluídas nesta categoria (Galetti *et al.* 2011).

Como caracterização dos atributos funcionais dos frutos, foram consideradas características fenotípicas do fruto e da semente descritas como importantes atributos funcionais relacionados à interação com as aves frugívoras (Wheelwright 1985; Silva & Tabarelli 2000; Cazetta 2008; Flörchinger *et al.* 2010; Galetti *et al.* 2011; Valido *et al.* 2011). São eles a presença ou ausência de infrutescência e a forma de *display* do fruto (frutos bicoloridos ou não), isto é, quando a cor do fruto maduro contrasta com a cor de algum acessório do fruto, como o receptáculo e fruto com cores distintas ou semente e arilo visíveis e com cores distintas; cor dos frutos, classificados em uma das cinco categorias comumente utilizadas (Galetti *et al.* 2011), sendo elas: preto (incluindo vermelho escuro), vermelho, amarelo, laranja, branco e azul (incluindo roxo); tipo dos frutos baga, drupa e seco (semente com arilo).

2.5. ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS AVES FRUGÍVORAS

A classificação das aves frugívoras efetuada por Batista (2008) foi empregada aqui, onde há categorização das aves em três grupos de grau de frugivoria: frugívoros obrigatórios (frugívoro), que se alimentam exclusivamente ou predominantemente de frutos; frugívoros facultativos (frugívoro - insetívoro), que apesar da dieta mista uma relevante parte da dieta é composta por frutos e frugívoros ocasionais (insetívoro - frugívoro) cuja menor parte da dieta é composta por frutos.

As espécies contidas em cada grupo foram caracterizadas quanto a oito atributos relacionados às suas características de comportamento de forrageio e fenotípicas que tem se mostrado importantes atributos funcionais relacionados às interações com plantas

ornitocóricas (Moermond & Denslow 1985; Wheelwright 1985; Levey 1987; Moran *et al.* 2004). Os atributos funcionais relacionados ao comportamento de forrageio, definidos a partir das observações em campo, foram: o comportamento de coleta dos diásporos: coleta pousado (*po*) e/ou que coleta em voo (*et*); o comportamento de ingestão : ingerem frutos inteiros (*ei*) e /ou mandibulam os frutos antes de ingeri-los (*mc*); a altura média de forrageio, visto que tanto as espécies de aves quanto as de plantas podem apresentar diferenças no uso do espaço vertical em um ambiente florestal.

Os atributos funcionais relacionados às características fenotípicas das aves foram a largura do bico (*lb*) e o peso (*pe*), obtidos de aves capturadas com redes de neblina dentro das UA. Nos espécimes capturados foram medidos a largura do bico, na região das comissuras, com um paquímetro (precisão de 0,01 mm) e o peso, com balanças Pesolas® (precisão de 1 g). As espécies que não foram capturadas nas redes de neblina tiveram as medidas de largura de bico e peso obtidas da literatura (Batista 2008) ou de exemplares coletados na Floresta Atlântica e depositados no Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI), Curitiba, Paraná.

Foram selecionadas três espécies dentre as mais capturadas em campo para testar se há diferença na largura do bico entre as aves depositadas no museu e aves de vida livre, uma vez que as técnicas empregadas na taxidermia poderiam alterar a distância entre as duas comissuras do bico destas aves. Desta forma, foram realizados testes *t* entre as larguras do bico de espécimes de *C. caudata*, *T. cyanocephala* e *Turdus albicollis* medidas em vida livre (*n* = 18, *n* = 15, *n* = 15, respectivamente) e de espécimes taxidermizados depositados no MHNCI (*n* = 18, *n* = 15, *n* = 15, respectivamente). Os resultados dos testes indicaram que a medida da largura do bico de espécimes em vida livre não difere significativamente de espécimes taxidermizados em *C. caudata*, *T. cyanocephala* e *T. albicollis* ($t = 0,58, P = 0,563$; $t = -0,84, P = 0,41$; $t = -1,63, P = 0,116$).

2.6. ANÁLISE DOS DADOS

Foram realizados testes de correlação de Mantel (Mantel 1967) para verificar a influência do espaço (autocorrelação espacial) e da elevação (autocorrelação altitudinal) das UAs na abundância de frutos consumidos pelas aves frugívoras. Os testes indicaram que há independência estatística entre as UAs, descartando-se a hipótese de autocorrelação espacial ($r = 0,069$; $P = 0,140$) e autocorrelação altitudinal ($r = 0,087$; $P = 0,282$).

A similaridade da composição florística e faunística por grupos de frugívoros das UAs de áreas em distintos estádios de sucessão foi testada utilizando o Índice de dissimilaridade de Jaccard em uma matriz de presença - ausência de interação por estádio. As análises de similaridade foram realizadas usando o pacote *vegan* do R Software Version 2.15.1 (R Development Core Team 2012). A variação na dissimilaridade entre UAs de mesmo estádio e entre pares de estádios foi avaliada por análise de variância. Para análise envolvendo os grupos de frugívoros as diferenças médias dos índices de dissimilaridade foram testadas por ANOVA bifatorial seguidas de teste Tukey, sendo estádio e grupo de frugívoros as variáveis preditoras e o índice de dissimilaridade a variável resposta.

Com o intuito de sintetizar a variação da estrutura da vegetação foi realizado uma Análise de Componentes Principais (PCA) por intermédio de distâncias euclidianas entre as UAs, a partir dos dados padronizados das cinco variáveis estruturais consideradas.

Buscando escalonar as informações referentes aos 22 atributos das plantas para as UAs foi realizada uma multiplicação de uma matriz **B'** das plantas ornitocóricas, contendo os atributos funcionais nas linhas e as espécies nas colunas, por uma matriz **W** contendo a presença ou ausência de interação das espécies, mediante os registros de interação com aves frugívoras, pelas UAs nas colunas. Cada célula desta matriz indica a presença ou ausência de interação de uma determinada planta em uma determinada UA. O resultado desta multiplicação gerou a matriz **T** ($T = B'W$), a qual passa a representar as UAs descritas pelas médias dos atributos das plantas. Posteriormente, buscando sintetizar o conjunto de dados dos atributos das plantas foi realizado uma análise de coordenadas principais

(PCoA), por intermédio das distâncias euclidianas entre as UAs, a partir dos dados padronizados desta matriz **T**.

2.6.1. EFEITO DAS VARIÁVEIS ESTRUTURAIS DO HABITAT SOBRE OS PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DOS DIFERENTES GRUPOS DE GRAU DE FRUGIVORIA

A análise dos padrões de organização dos atributos funcionais dos distintos grupos de frugívoros em relação à variação estrutural das UAs em diferentes estádios sucessionais foi implementada no *software* SYNCSA 2.6.9 (Pillar 2010). A partir deste *software* os padrões de organização por convergência de atributos (TCAP) e os padrões de organização por divergência de atributos (TDAP) foram obtidos por multiplicações e correlações entre matrizes de acordo com o método proposto por Pillar *et al.* (2009).

Para cada grupo de grau de frugivoria (i.e. frugívoros obrigatórios, frugívoros facultativos e frugívoros ocasionais), os atributos funcionais das espécies de aves, a abundância de frutos consumidos e os dados estruturais da vegetação foram organizados em três matrizes distintas e específicas de cada grau de frugivoria. Desta forma, para cada grupo de frugívoro foi obtida uma primeira matriz, matriz **B** (Figura 1a), a qual foi estruturada contendo as espécies nas linhas descritas pelos seus atributos funcionais nas colunas. A segunda, matriz **W** (Fig, 1a), contém nas linhas as espécies e nas colunas a abundância de frutos consumidos pelas espécies nas UAs. A matriz **W** contém nas colunas as UAs que apresentaram registro de interação e nas células o número total de frutos consumidos pelas espécies de aves em cada unidade amostral, independente das espécies de plantas com que elas interagiram. A terceira matriz, matriz **E** (**Fig. 1a**), foi organizada contendo o primeiro e segundo eixo da PCA das variáveis estruturais da vegetação nas linhas, pelas UAs nas colunas.

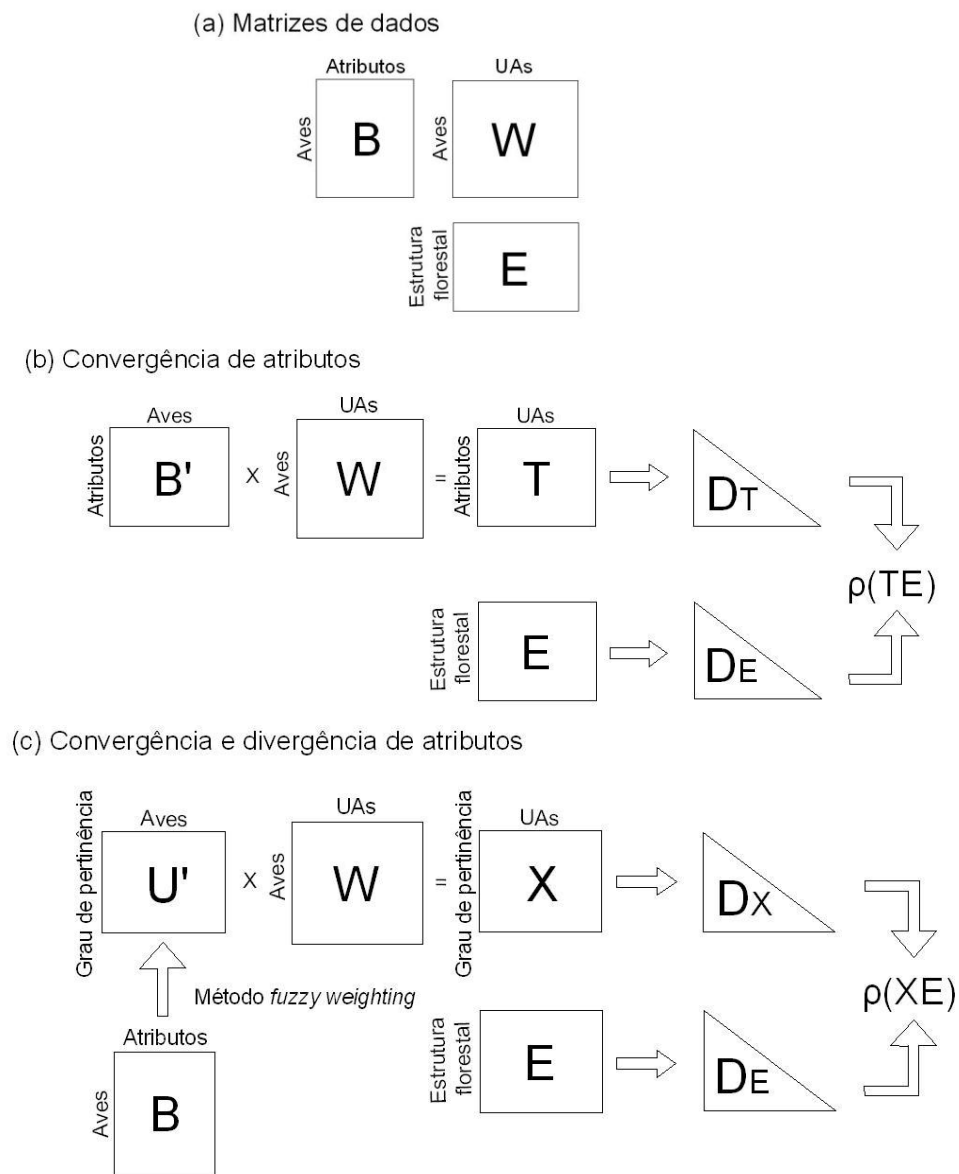


Fig. 1. Métodos utilizados para revelar os padrões de organização por convergência (TCAP) e divergência de atributos (TDAP) em relação ao gradiente estrutural do habitat (Matriz E). Em (a) estão apresentadas as três matrizes necessárias para as análises. O procedimento (b) foi utilizado para encontrar TCAP em relação ao gradiente estrutural do habitat. Neste caso, a matriz B' , que contém os atributos que maximizaram TCAP, foi multiplicada pela matriz W que contém o número de frutos consumidos pelas aves em cada UA, independente das espécies de plantas com as quais as aves interagiram, o que resulta na matriz T . Posteriormente foi realizada uma multiplicação da matriz de distância D_T pela matriz D_E , a qual resulta em um valor de $\rho(TE)$ que indica o quanto os padrões das médias dos atributos nas UAs estão relacionados com a estrutura do habitat das aves. O procedimento (b) é utilizado para revelar TDAP. Neste caso, a matriz B contendo os atributos que maximizam TDAP é ordenada pelo método *fuzzy weighting* gerando uma matriz U' que apresenta o grau de pertinência das espécies tendo em vista a semelhança de atributos entre as espécies. Posteriormente, é realizada uma correlação da matriz de distância da matriz X (D_X), que é resultante da multiplicação da matriz U' pela matriz W , pela matriz de distância da estrutura do habitat (D_E), cujo resultado $\rho(XE)$ revela tanto TCAP quanto TDAP. Assim, é necessário

remover o componente de convergência (TCAP) da correlação matricial $\rho(XE)$ através de uma correlação parcial de matrizes, resultando em $\rho(XE.T)$ que finalmente revela TDAP (Fonte: Pillar *et al.* 2009).

Por não terem apresentado consumo de frutos, uma UA em estágio intermediário e uma em estágio avançado foram excluídas da análise dos padrões de TCAP e TDAP dos frugívoros obrigatórios, assim como uma UA em estágio avançado dos frugívoros facultativos e duas em estágio avançado dos frugívoros ocasionais. Os atributos funcionais relacionados ao comportamento de ingestão (engolir inteiro e tirar pedaço) e de coleta (pousado) foram excluídos da análise dos frugívoros obrigatórios visto que todas as espécies deste grupo executam os comportamentos de engolir inteiro e coletar o fruto pousado, e nenhuma espécie deste grupo tira pedaço dos frutos.

No processo de obtenção de TCAP e TDAP foi utilizado o método interativo de Pillar & Sosinski (2003), contido no *software* SYNCSEA, com o intuito de utilizar nas análises funcionais, apenas os atributos da matriz **B** que maximizaram os valores de correlações dos padrões de convergência e divergência de atributos em relação ao gradiente estrutural da vegetação (matriz **E**). Dentre todos os atributos contidos na matriz **B** de cada grupo, a análise apontou quais os atributos que mais convergem ou divergem ao longo do gradiente ambiental (atributos ótimos), os quais acabam sendo os atributos que maximizam, respectivamente, os valores de TCAP e TDAP. A significância das correlações parciais foi testada por permutação (1000 interações) em comparação a um modelo nulo (Pillar *et al.* 2009).

Após a detecção dos atributos que maximizam TCAP e TDAP foi realizada a transferência da informação dos atributos do nível das espécies (matriz **B**) para as UAs, chamada de *scaling up*. A transferência da informação pode ser feita por representação dos padrões de convergência (TCAP) dos atributos assim como por representação dos padrões de divergência (TDAP). Para a transferência associada aos padrões de convergência, foi realizada a multiplicação da matriz **B'** (matriz transposta de **B**) contendo apenas os atributos que maximizam os valores de TCAP, com a matriz **W**. O resultado desta multiplicação gerou

a matriz **T** ($\mathbf{T} = \mathbf{B}'\mathbf{W}$), a qual passa a representar as UAs descritas pelas médias ponderadas dos atributos das aves. Essa matriz irá permitir a percepção dos padrões de convergência de atributos (TCAP).

Para a percepção dos padrões de divergência de atributos (TDAP), a matriz **B** contendo os atributos que maximizam TDAP foi utilizada para definir o grau de pertinência das espécies com base na caracterização das mesmas pelos atributos ótimos em um intervalo de 0 a 1. A definição do valor de pertinência de espécie aos atributos é calculada pelo método *fuzzy weighting* ponderando a semelhança nos estados dos atributos entre as espécies (Pillar *et al.* 2009). A matriz com os graus de pertinência de cada espécie (linhas) em relação aos atributos (colunas) é a matriz **U**. A multiplicação das matrizes **U'** e **W** resulta na matriz **X** ($\mathbf{X} = \mathbf{U}'\mathbf{W}$), que representa as performances das espécies ponderadas (com método *fuzzy*) pelas suas semelhanças quanto aos atributos nas UA avaliadas.

Para avaliar quanto os padrões observados estão relacionados com o gradiente ambiental, ou seja, a variação na estrutura do habitat nos diferentes estádios sucessionais, foi realizada uma correlação matricial entre as matrizes **T** e **X** com a matriz das variáveis ambientais (**E**). Foram calculadas matrizes de distância das UA a partir de **T** (**DT**), **X** (**DX**) e **E** (**DE**), e então estimadas as correlações matriciais (ρ) entre os respectivos conjuntos de dados [$\rho(\mathbf{TE}) = \rho(\mathbf{DT}, \mathbf{DE})$, $\rho(\mathbf{XE}) = \rho(\mathbf{DX}, \mathbf{DE})$]. Em seguida, foi removido o componente de convergência (TCAP) da $\rho(\mathbf{XE})$, através da correlação parcial de matrizes obtendo-se $\rho(\mathbf{XE.T})$, que finalmente representa a magnitude do efeito TDAP em $\rho(\mathbf{XE})$, ou seja, sua relação ao longo do gradiente sucessional ou em parte dele.

Tendo em vista os padrões de organização por divergência de atributos (TDAP) dos distintos grupos de aves frugívoras, as UAs foram comparadas por intermédio de distâncias euclidianas a partir da matriz **X**. Estas UAs foram posteriormente ordenadas por Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para verificar a relação das UAs em diferentes estádios sucessionais com os atributos das espécies de aves que maximizaram a expressão de TDAP em cada grupo de frugívoros. Para a inclusão dos atributos no gráfico, foram

realizadas correlações dos valores brutos dos mesmos (retirados da matriz **T**) com os eixos 1 e 2 e em seguida a escala foi corrigida para a amplitude destes eixos. Complementarmente, os padrões de divergência dos atributos funcionais dos três grupos de frugívoros dentro das UAs foram analisados a partir da diversidade funcional, obtida por intermédio da entropia quadrática de Rao (Rao 1982) gerada pelo software SYNCOSA 2.6.9 (Pillar 2010). Os valores de diversidade funcional dos atributos que maximizaram TDAP em cada grupo de frugívoro foram relacionados ao gradiente estrutural por regressões lineares entre os valores de diversidade funcional e o primeiro e segundo eixo da PCA das variáveis estruturais (matriz **E**).

Para avaliar como são os padrões das assembléias de aves descritas pelos atributos que maximizaram a expressão de TCAP ao longo do gradiente ambiental, foram realizadas regressões lineares, utilizando-se os valores de cada atributo por unidade amostral (matriz **T**) e os escores dos eixos 1 e 2 da PCA das variáveis estruturais da vegetação (matriz **E**).

2.6.2. EFEITO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS SOBRE OS PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DOS DIFERENTES GRUPOS DE GRAU DE FRUGIVORIA

Para verificar se os atributos funcionais das plantas covariam com as variáveis estruturais das UAs de cada estágio sucessional foram realizados testes de Mantel (Mantel 1967). O teste de Mantel indicou que as relações entre as médias dos atributos das plantas nas UAs independem das médias das variáveis estruturais ($r = 0,07$; $P = 0,343$). Para a análise funcional sobre o efeito dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas nos padrões de organização dos atributos funcionais dos distintos grupos de frugívoros foram incorporadas as mesmas matrizes de atributos e de abundância (respectivamente, matriz **B** e **W**) dos respectivos grupos de frugivoria utilizadas anteriormente na análise do efeito da estrutura da vegetação sobre os atributos funcionais das aves frugívoras. Os escores das UAs, referentes ao primeiro e segundo eixo da PCoA das UAs descritas pelas médias dos atributos das plantas, foram utilizados na matriz **E** como variáveis ambientais.

Para verificar o efeito dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas nos padrões de organização por convergência (TCAP) e divergência (TDAP) dos atributos funcionais dos distintos grupos de frugívoros, foi utilizado o método proposto por Pillar *et al.*(2009), implementado no *software* SYNCOSA 2.6.9 (Pillar 2010). As multiplicações e correlações entre matrizes, assim como as ordenações para visualização dos padrões de TDAP seguiram o mesmo padrão descrito anteriormente na análise do efeito da estrutura florestal nos padrões de organização dos atributos das aves frugívoras. No entanto, os valores de diversidade funcional dos atributos que maximizaram TDAP em cada grupo de frugívoro foram relacionados ao gradiente funcional das plantas por intermédio de regressões lineares entre os valores de diversidade funcional e o primeiro e segundo eixo da PCoA das UAs descritas pelos atributos médios das plantas (matriz **E** das plantas). Da mesma forma, para avaliar como os padrões dos atributos que maximizaram a expressão de TCAP variaram em relação aos padrões dos atributos das plantas nas UAs, foram realizadas regressões lineares utilizando os valores médios de cada atributo das aves por UA (matriz **T**) e os escores dos eixos 1 e 2 das UAs oriundos da PCoA dos atributos das plantas (matriz **E** das plantas).

3. Resultados

3.1. REGISTROS DE INTERAÇÃO ENTRE AVES FRUGÍVORAS E PLANTAS ORNITOCÓRICAS

Foram obtidos registros de interação para 55 espécies de aves frugívoras residentes e 43 espécies de plantas ornitocóricas. A riqueza de aves foi maior no estágio inicial de sucessão ($S = 47$) seguido pelo estágio intermediário ($S = 33$) e avançado ($S = 28$). O grupo de frugívoros facultativos apresentou maior número de espécies ($S = 25$), seguido pelos frugívoros obrigatórios ($S = 16$) e frugívoros ocasionais ($S = 14$). Tendo em vista a composição de espécies de cada grupo de frugivoria entre estádios distintos, os frugívoros ocasionais apresentaram maior dissimilaridade ($IDJ = 0,85$) em relação aos facultativos ($IDJ = 0,73$), não havendo distinção entre os frugívoros obrigatórios ($IDJ=0,80$) e os demais

grupos ($F = 7,25$; $GL = 2, 256$; $P = 0,0009$). Além disto, a dissimilaridade foi semelhante quando comparados os pares de estádios ($F = 1,57$; $GL = 2, 256$; $P = 0,2109$) e não houve interação entre os pares de estádios e grau de frugivoria ($F = 0,78$; $GL = 4, 256$; $P = 0,540$). Por outro lado, considerando a semelhança das UAs de um mesmo estádio em relação à composição de espécies dos três grupos de grau de frugivoria, UAs em estádios avançado e intermediário de sucessão são mais dissimilares em relação à composição de frugívoros ocasionais que UAs de estádio inicial de sucessão, as quais tendem a apresentar uma composição de frugívoros ocasionais mais semelhantes entre si. No entanto, a dissimilaridade dentro das UAs de um mesmo estádio não difere entre estádios tanto para frugívoros facultativos quanto para frugívoros obrigatórios ($F = 4,04$, $GL = 4$, $P = 0,044$, Fig. 2a). As UAs de estádio intermediário foram as únicas que apresentaram dissimilaridades significativas entre os grupos de frugívoros, sendo que nestas áreas os frugívoros ocasionais são mais dissimilares do que frugívoros obrigatórios (Fig. 2a).

O estádio inicial e o avançado apresentaram a mesma riqueza de plantas ($S = 21$), seguidos pelo estádio intermediário ($S = 19$). A dissimilaridade na composição florística das áreas dentro de cada estádio sucessional foi alta e variou ($F = 12,53$, $GL = 2,42$, $P < 0.0001$), sendo que as áreas iniciais apresentaram uma dissimilaridade menor entre elas ($IDJ = 0,79$) que as áreas intermediárias ($IDJ = 0,93$) e áreas em estádios avançados ($IDJ = 0,96$), sem distinção da dissimilaridade média entre estas últimas ($q = 2.42949$). Quando comparada a composição florística entre os estádios distintos, também houve diferença na dissimilaridade ($H = 13,97$, $GL = 2$, $P = 0,009$) sendo que as médias de dissimilaridade entre as áreas iniciais e avançadas foram maiores ($IDJ = 0,98$) que entre iniciais e intermediárias ($IDJ = 0,92$) e intermediárias e avançadas ($IDJ = 0,93$).

Ao todo, entre as aves frugívoras e plantas ornitocóricas foram registrados o consumo de 2839 frutos. Os frugívoros facultativos foram os que mais consumiram frutos ($n = 1962$), seguidos pelos frugívoros obrigatórios ($n = 555$) e frugívoros ocasionais ($n = 322$). Houve maior número de frutos consumidos no estádio inicial de sucessão ($n = 1405$),

seguidas pelo estágio intermediário ($n = 858$) e avançado ($n = 576$), assim como os três grupos de frugívoros consumiram mais frutos no estágio inicial (Fig. 2b).

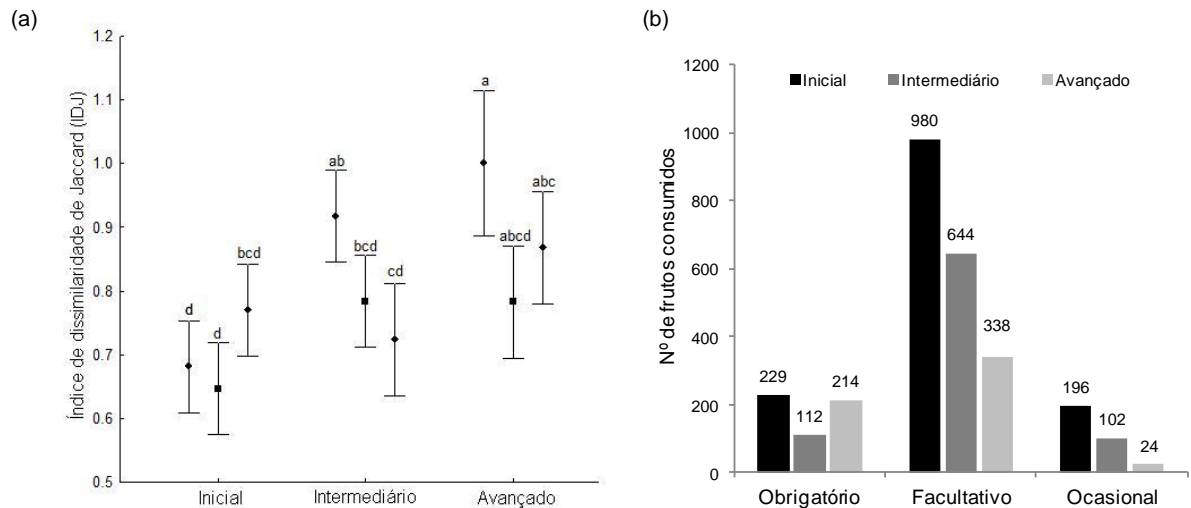


Fig. 2. Variação da frugivoria nos três estádios sucessionais das Reserva Natural Salto Morato (RNSM) e Reserva Natural Serra do Itaqui (RNSI), Guaraqueçaba, Paraná. a) Dissimilaridade da composição dos frugívoros obrigatórios (diamante), facultativos (quadrado) e ocasionais (círculo). ISJ = índice de dissimilaridade da Jaccard; (b) Número de frutos consumidos pelos grupos de frugívoros.

3.2. CARACTERIZAÇÃO DAS UAS EM RELAÇÃO AOS PADRÕES DA ESTRUTURA FLORESTAL E DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS

Com base na ordenação (PCA) das UAs descritas pelas variáveis estruturais da vegetação (Fig. 3a), as UAs mais à esquerda do diagrama apresentaram valores mais elevados da soma da área basal, variância da área basal, altura média, altura máxima e variância da altura dos indivíduos arbóreos. Desta forma, UAs de estádios intermediários e avançados apresentaram maior complexidade estrutural do hábitat, enquanto que UAs de estádios iniciais de sucessão (à direita do diagrama) apresentaram valores menores para as variáveis estruturais e conseqüentemente menores parâmetros de complexidade estrutural do habitat.

Considerando a ordenação (PCoA) das UAs descritas pelas médias dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas (Fig. 4b), as UAs de estágio inicial de sucessão apresentaram uma proporção maior de plantas de hábito herbáceo, lianas, frutos com

display bicolorido, fruto seco com sementes ariladas e frutos de cores variadas (amarelo, laranja, branco e azul). Por outro lado, UAs em estádios intermediários e avançados de sucessão apresentam maior proporção de plantas de hábito arbóreo e arbustivo, frutos do tipo drupa de cor preta e vermelha, com maiores valores e amplitude de tamanho (desde frutos pequenos até frutos grandes), assim como frutos grandes com poucas sementes e frutos pequenos com muitas sementes.

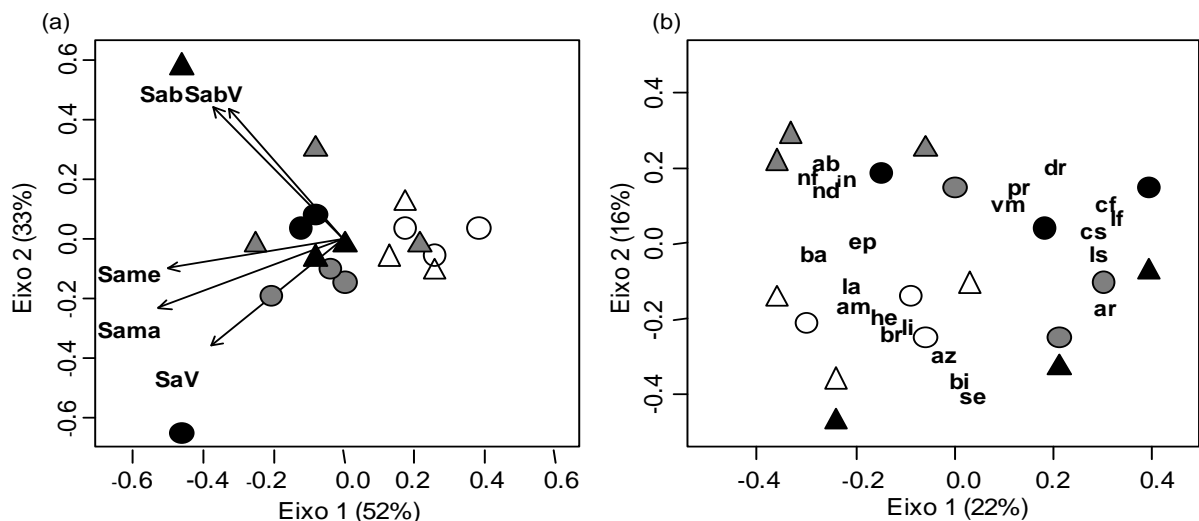


Fig. 3. Distribuição das UAs em relação às variáveis estruturais do habitat (a) e aos atributos funcionais das plantas ornitocóricas (b). **Rótulos das UAs:** florestas em estágio inicial (vazio), intermediário (cinza), avançado (preto), RNSM (círculos) e RNSI (triângulos). **Rótulos das variáveis estruturais:** Soma da área basal (Sab), variância da área basal (SabV), altura média (Same), altura máxima (Sama) e variância da altura (Sav). **Rótulos dos atributos das plantas:** Comprimento do fruto (cf), largura do fruto (lf), comprimento da semente (cs), largura da semente (ls), número de sementes por fruto (nf), número de sementes por diásporo (nd), hábito arbóreo (ar), arbustivo (ab), epífita (ep), herbáceo (he), liana (li), presença de infrutescência (if), frutos com *display* bicolorido (bi), fruto preto (pr), vermelho (vm), amarelo (am), laranja (la), branco (br), azul (az), tipo baga (ba), drupa (dr) e seco (se).

3.3. EFEITO DA ESTRUTURA FLORESTAL NOS PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS AVES FRUGÍVORAS

O efeito da estrutura florestal nos padrões de organização por convergência e divergência dos atributos das aves frugívoras variou de acordo com o grau de frugivoria das espécies (Tabela 1). Os atributos relacionados à largura de bico e ao comportamento de

ingestão (mandibular) dos frugívoros obrigatórios foram os únicos atributos que maximizaram a expressão de TCAP apresentando um nível de correlação parcial marginalmente significativo (ver $\rho(\text{TE})$, Tabela 1). Ao contrário do esperado, o grupo de frugívoros ocasionais não apresentou valores significativos de correlações para TCAP ($\rho(\text{TE})$, Tabela 1) quando consideradas as variações estruturais da vegetação arbórea ao longo da sucessão florestal.

Tabela 1. Subconjuntos de atributos funcionais que maximizaram a expressão de TCAP e TDAP, a partir das variáveis estruturais do habitat, e seus respectivos valores de correlação discriminados por grupo de grau de frugivoria. Rótulos dos atributos: *lb* - largura do bico; *ei* - engolir inteiro; *mc* - mandibular; *tp* - tira pedaço; *po* - coletar pousado; *al* - altura média de interação e *pe* - peso.

	Frugívoros obrigatórios		Frugívoros facultativos		Frugívoros ocasionais	
	TCAP	TDAP	TCAP	TDAP	TCAP	TDAP
Subconjunto de atributos	<i>lb, mc</i>	<i>mc, al, pe</i>	<i>tp</i>	<i>ei, po</i>	<i>lb</i>	<i>lb, tp, pe</i>
$\rho(\text{TE})$	0,270 <i>P = 0,051*</i>	0,037 <i>P = 0,340</i>	0,139 <i>P = 0,141</i>	-0,105 <i>P = 0,536</i>	0,136 <i>P = 0,172</i>	-0,067 <i>P = 0,507</i>
$\rho(\text{XE,T})$	0,059 <i>P = 0,1721</i>	0,361 <i>P = 0,007*</i>	0 <i>P = 0,309</i>	0,305 <i>P = 0,007*</i>	-0,19 <i>P = 0,865</i>	0,278 <i>P = 0,094*</i>

* Valores significativos de *P*.

Com base nos atributos que maximizaram TCAP, as UAs mais semelhantes quanto à estrutura florestal tendem a ser mais semelhantes quanto aos atributos largura do bico e comportamento de ingestão (mandibular) dos frugívoros obrigatórios. No entanto, as regressões lineares entre os valores médios destes atributos nas UAs com o primeiro e segundo eixo da PCA das variáveis estruturais, apresentaram baixos valores de coeficiente de explicação e não foram significativas, tanto para a largura de bico (respectivamente, $R = 0,07$, $P = 0,159$; $R = 0,02$, $P = 0,275$), quanto para mandibular (respectivamente, $R^2 = -0,006$, $P = 0,828$; $R = 0,03$, $P = 0,250$).

Os atributos funcionais que maximizaram a expressão de TDAP em um nível de correlação parcial significativo foram relacionados ao modo de ingestão (mandibular), altura de forrageio e peso dos frugívoros obrigatórios (ver $\rho(\text{XE,T})$, Tabela 1), assim como engolir o fruto inteiro e o modo de coletar o fruto pousado dos frugívoros facultativos. Em um nível

marginalmente significativo de correlação parcial, a largura de bico, tirar pedaço e peso foram os atributos dos frugívoros ocasionais que maximizaram TDAP (Tabela 1).

De acordo com o diagrama de ordenação das UAs descritas pelas abundâncias das espécies de frugívoros obrigatórios ponderadas pelos seus atributos que maximizaram TDAP (Fig. 4a), UAs mais à direita do eixo 1 apresentaram maiores valores em relação ao peso, além de maior proporção de espécies que não mandibulam os frutos antes de ingeri-los. Segundo o diagrama dos frugívoros facultativos (Fig. 4b) a maior variação dos dados está relacionada ao eixo 1 (98 %). No entanto, apesar da elevada porcentagem de explicação, este eixo apresentou uma pequena segregação das UAs em relação ao eixo e em relação ao comportamento de coleta (pousado) das aves. Por outro lado, as UAs descritas pelos frugívoros ocasionais apresentaram uma elevada amplitude dos escores no eixo 1, sendo que as UAs mais a esquerda do gráfico (maior complexidade estrutural) estão relacionadas a frugívoros ocasionais com valores mais elevados de largura do bico e peso e que não consomem frutos tirando pedaços ou bicando-os (Fig. 4c).

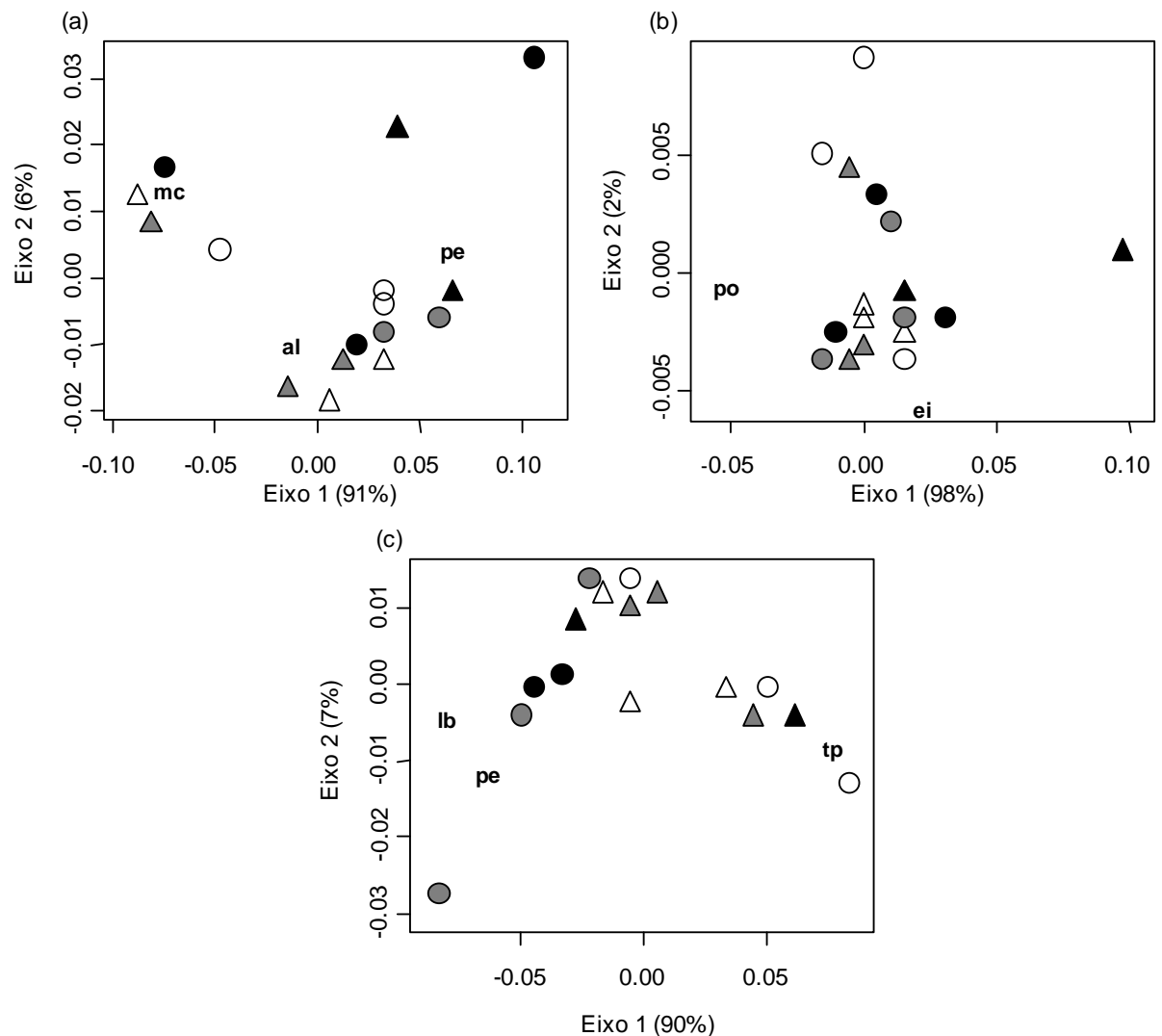


Fig. 4. Diagramas de dispersão originados a partir das Análises de Coordenadas Principais (PCoA) das matrizes X explicitando os padrões de organização a partir da divergência de atributos funcionais (TDAP) em (a) dos frugívoros obrigatórios, em (b) dos frugívoros facultativos e em (c) dos frugívoros ocasionais. Rótulos dos atributos: *lb* - largura do bico; *ei* - engolir inteiro; *mc* - mandibular; *tp* - tira pedaço; *po* - coletar pousado; *al* - altura média de interação e *pe* - peso. Rótulos das UAs ver Fig. 3.

Os índices de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) de frugívoros obrigatórios, frugívoros facultativos e frugívoros ocasionais não apresentaram correlações significativas com o primeiro eixo da ordenação (PCoA) das UAs descritas pelas variáveis estruturais da vegetação (respectivamente, $R = 0,02$, $P = 0,276$; $R = -0,06$, $P = 0,721$; $R = 0,02$, $P = 0,281$), assim como também não apresentaram correlações significativas com o segundo eixo (respectivamente, $R = -0,05$, $P = 0,624$; $R = 0,04$, $P = 0,209$; $R = -0,07$, $P = 0,949$).

3.4. EFEITO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS PLANTAS ORNITOCÓRICAS NOS PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO DOS ATRIBUTOS DAS AVES FRUGÍVORAS

Considerando o efeito dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas nos padrões de organização das aves frugívoras, os atributos funcionais que maximizaram a expressão de TCAP em um nível de correlação parcial significativo foram: a largura do bico e o modo de coleta do fruto (em voo) dos frugívoros obrigatórios ($\rho(\text{TE})$, Tabela 2), assim como a altura de forrageio dos frugívoros facultativos (Tabela 2). Por outro lado, espécies consideradas frugívoros ocasionais não apresentaram correlação significativa para TCAP (Tabela 2).

Tabela 2. Subconjuntos de atributos funcionais que maximizaram a expressão de TCAP e TDAP, a partir das variáveis estruturais da vegetação, e seus respectivos valores de correlação discriminados por grupo de grau de frugivoria. Rótulos dos atributos: *lb* - largura do bico; *ei* - engolir inteiro; *mc* - mandibular; *tp* - tira pedaço; *po* - coletar pousado; *et* - coletar em voo; *al* - altura média de interação e *pe* - peso.

	Frugívoros obrigatórios		Frugívoros facultativos		Frugívoros ocasionais	
	TCAP	TDAP	TCAP	TDAP	TCAP	TDAP
Subconjunto de atributos	<i>lb, et</i>	<i>lb, et, pe</i>	<i>al</i>	<i>lb, mc, al</i>	<i>lb, ei, po</i>	<i>lb, mc, et, al</i>
$\rho(\text{TE})$	0,334	0,173	0,199	-0,018	0,184	0,059
	<i>P</i> = 0,023*	<i>P</i> = 0,174	<i>P</i> = 0,014*	<i>P</i> = 0,447	<i>P</i> = 0,14	<i>P</i> = 0,477
$\rho(\text{XE,T})$	0,092	0,331	- 0,089	0,262	-0,039	0,237
	<i>P</i> = 0,230	<i>P</i> = 0,017*	<i>P</i> = 0,391	<i>P</i> = 0,004*	<i>P</i> = 0,699	<i>P</i> = 0,065*

* Valores significativos de *P*.

Tendo em vista as regressões lineares entre os atributos que maximizaram TCAP e o primeiro e segundo eixo da análise de ordenação (PCoA) das UAs pelos atributos funcionais das plantas consumidas pelas aves (Fig. 3b), nenhum dos atributos, tanto de frugívoros obrigatórios quanto de frugívoros facultativos, apresentou correlação significativa com o segundo eixo da PCoA. Desta forma, as regressões para este eixo não foram apresentadas. No entanto, tendo em vista as regressões destes atributos com o primeiro eixo da PCoA, a largura do bico dos frugívoros obrigatórios tende a aumentar conforme aumentam os valores das UAs neste eixo (Tabela 3), estando os valores mais altos deste eixo associados à maiores proporções de plantas ornitocóricas de hábito arbóreo e maiores dimensões dos

frutos e sementes (Fig. 3b). Por outro lado, UAs com menores valores neste eixo (mais a esquerda do diagrama) tendem a apresentar maior proporção de aves frugívoras obrigatórias que coletam o fruto em voo (Tabela 3). O atributo altura de forrageio dos frugívoros facultativos foi o único atributo que maximizou a expressão de TCAP, no entanto suas relações com a variação dos atributos das plantas ornitocóricas nas UAs (eixo 1) não foi significativa (Tabela 3).

Tabela 3. Equações dos modelos das regressões lineares e coeficientes de determinação (R^2) obtidos a partir da regressão entre as médias dos atributos que maximizaram TCAP e o primeiro eixo da PCA das variáveis estruturais da vegetação

Grupo / Atributo	Modelo da regressão	R²	P
Frugívoros obrigatórios			
Largura do bico (lb)	$y = 25,197x + 18,377$	0,465	0,002
Coletar o fruto em voo (et)	$y = -0,82760x + 0,742$	0,41	0,005
Frugívoros facultativos			
Altura de forrageio (al)	$y = 2,359x + 12,171$	0,109	0,107

Os três grupos de grau de frugivoria apresentaram atributos que maximizaram a expressão de TDAP em um nível de correlação parcial significativo, quando considerado o efeito dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas nos padrões de organização por divergência dos atributos funcionais das aves frugívoras (Tabela 2). Os atributos relacionados à largura do bico, ao comportamento de coleta (em voo) e ao peso dos frugívoros obrigatórios maximizaram a expressão de TDAP ($\rho(XE,T)$; Tabela 2), assim como os atributos relacionados à largura do bico, modo de ingestão (mandibular) e altura de forrageio dos frugívoros facultativos (Tabela 2) e os atributos relacionados à largura do bico, ao comportamento de ingestão (mandibular), comportamento de coleta (em voo) e altura de interação dos frugívoros ocasionais (Tabela 2).

Frugívoros obrigatórios de maior largura de bico, mais pesados e que não coletam fruto em voo estão associados à UAs a direita do diagrama, que são áreas sucessionais intermediárias ou avançadas (Fig. 5a), enquanto que frugívoros obrigatórios de menor largura do bico, menos pesados e que coletam frutos em voo estão associados à UAs a esquerda do diagrama, onde estão presentes UAs de todos os estádios sucessionais.

Quanto aos frugívoros facultativos (Fig. 5b), apesar de não haver uma segregação clara em relação aos estádios sucessionais das UAs, a maior variação dos dados está relacionado ao primeiro eixo da ordenação (87%) no qual UAs mais à direita do diagrama apresentaram maior proporção de espécies que mandibulam os frutos. Em relação aos atributos de frugívoros ocasionais que maximizaram TDAP, apesar de também não haver uma segregação clara das UAs em relação aos estádios sucessionais, as UAs com maior proporção de espécies que mandibulam os frutos (a direita do diagrama) apresentaram menor proporção de espécies que coletam frutos em voo e menores médias de largura de bico e altura de interação das aves (Fig. 5c).

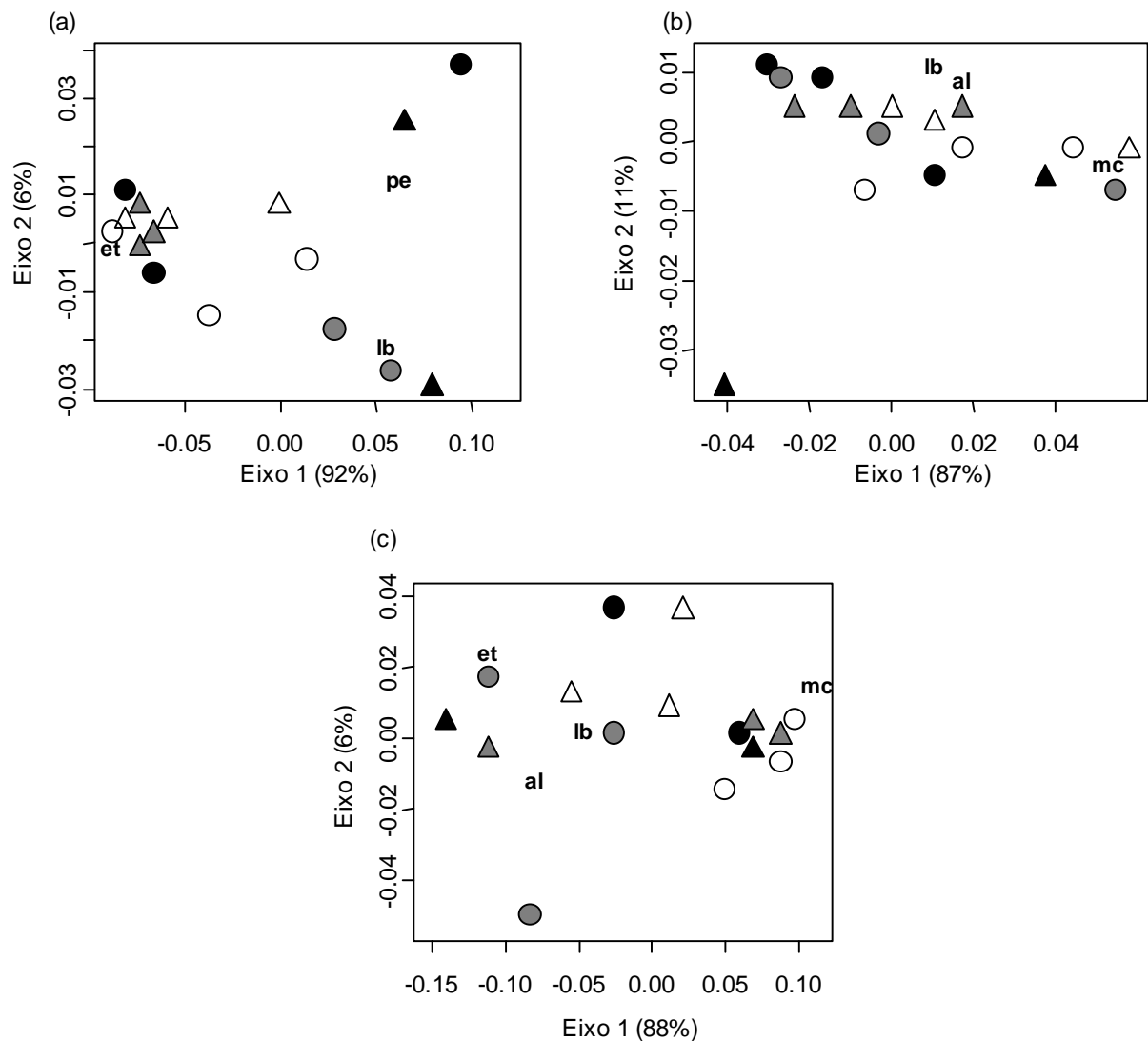


Fig. 5. Diagramas de dispersão originados a partir das Análises de Coordenadas Principais (PCoA) das matrizes X explicitando os padrões de organização a partir da divergência de atributos funcionais (TDAP) em (a) dos frugívoros obrigatórios e em (b) dos frugívoros

facultativos e (c) frugívoros ocasionais. Rótulos dos atributos: *lb* - largura do bico; *mc* - mandibular; *et* - coletar em voo; *al* - altura média de interação; *pe* - peso. Rótulos das UAs: ver Fig. 3).

Os índices de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) de frugívoros obrigatórios apresentou correlação significativa com o primeiro eixo da PCoA dos atributos das plantas ($R = 0,30$, $P = 0,017$; Fig. 6a) enquanto que os índices de frugívoros facultativos apresentaram correlação marginalmente significativa ($R = 0,12$; $P = 0,096$; Fig. 6b). Ambos os grupos não apresentaram correlação com o segundo eixo da ordenação (respectivamente, $R = 0,02$, $P = 0,267$; $R = -0,07$, $P = 0,934$), enquanto que a diversidade funcional de frugívoros ocasionais não apresentou correlação significativa tanto com o primeiro ($R = 0,02$, $P = 0,281$), quanto com o segundo eixo da ordenação ($R = -0,07$, $P = 0,949$). Sendo assim, à medida que aumenta a proporção de espécies arbóreas e o tamanho de frutos e sementes, a diversidade funcional de frugívoros obrigatórios nas UAs aumenta e a dos frugívoros facultativos tende a diminuir (Fig. 6).

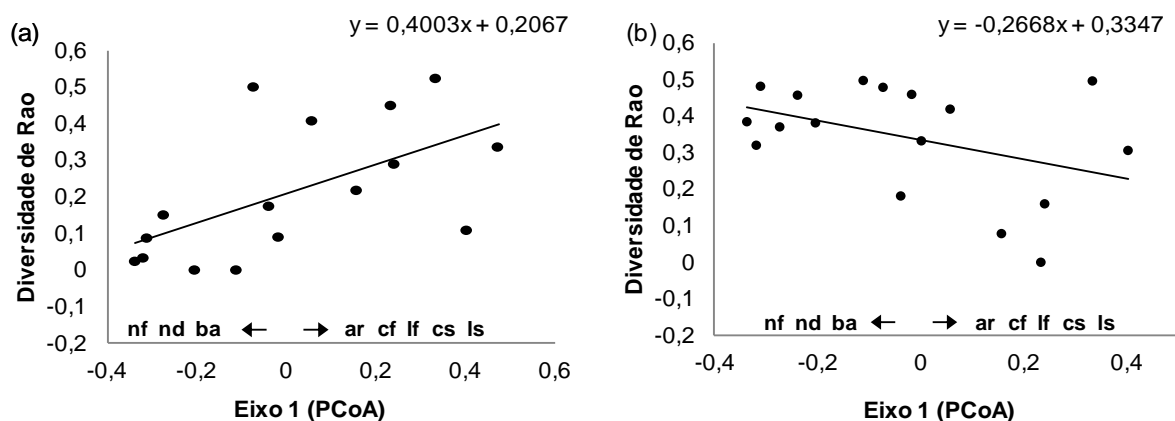


Fig. 6. Padrões de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) a partir dos atributos que maximizaram TDAP (a) dos frugívoros obrigatórios e (b) dos frugívoros facultativos em relação aos atributos funcionais das plantas ornitocóricas. Objetivando a melhor visualização dos padrões de diversidade de Rao foram plotados os oito atributos funcionais das plantas mais correlacionados com o eixo 1 da PCoA. **Rótulos dos atributos das plantas:** Comprimento do fruto (cf), largura do fruto (lf), comprimento da semente (cs), largura da semente (ls), número de sementes por fruto (nf), número de sementes por diásporo (nd), hábito arbóreo (ar), fruto tipo baga (ba).

4. Discussão

Este estudo não só reforça a hipótese de que quanto maior o grau de frugivoria maior o efeito dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas, relacionados à dispersão de sementes, nos padrões de organização destas aves, mas também elucida a importância das interações mutualísticas nos padrões de convergência e divergência dos atributos de parceiros mutualísticos e conseqüentemente na organização destas comunidades.

Apesar da similaridade de espécies frugívoras entre os três estádios sucessionais, florestas em estágio inicial apresentaram maior riqueza de frugívoros e maior número de frutos consumidos por grupo de grau de frugivoria. Esta maior riqueza de aves frugívoras em estádios iniciais de sucessão já foi reportada em diversos estudos (e.g. Levey 1988; Blake & Loiselle, 2001), sendo este padrão encontrado para toda a assembléia de aves em Floresta Atlântica (Aleixo 1999; Protomastro 2001; Boçon 2010). Além disto, a produtividade (abundância) de frutos é muito maior em florestas que recentemente sofreram distúrbios naturais (e.g. Blake & Hoppes 1986) ou pertencentes a sistemas silviculturais recentes (e.g. Perry *et al.* 1999; Greenberg, Levey & Loftis 2004). Esta maior disponibilidade de recurso alimentar deve ser, portanto, responsável pela atração de muitas aves frugívoras para estas florestas iniciais, dada a relação positiva entre abundância de frutos e abundância e riqueza de aves estar cada vez mais consistente (Levey 1988). Esta maior riqueza de aves em estádios iniciais provavelmente só é possível devido à presença de extensas matrizes florestais próximas que atuam como áreas fontes de espécies permitindo que espécies florestais de maior exigência ecológica coexistam com espécies típicas de áreas alteradas (Aleixo 1999; Protomastro 2001; Boçon 2010). Na ausência destas áreas fontes, muitas espécies de grandes frugívoros (e.g. Cracidae, Trogonidae e Ramphastidae) tornam-se raras ou ausentes (Alves 2008), o que certamente afeta o recrutamento de sementes para estes locais. Além disto, o fato de uma ave frugívora consumir frutos em uma floresta em início de regeneração não significa que sua população é reprodutivamente viável nestas

florestas, podendo esta ave utilizar destas florestas apenas como área de uso e não como área de vida (Aleixo 2001).

Em relação às UAs em estágio inicial, além da maior dissimilaridade e complexidade estrutural, as UAs em estágio intermediário e avançado de sucessão apresentaram também maior amplitude dos atributos funcionais das plantas estudadas (i.e maior complexidade funcional). A maior complexidade estrutural de florestas secundárias em estádios mais avançados de sucessão, principalmente em relação à área basal, é um padrão comum não só para a macrorregião de estudo (Liebsch, Goldenberg & Marques 2007; Casas 2010; Silva 2010), mas também para florestas úmidas neotropicais (Guariguata & Ostertag 2001). Em contraste, poucos são os padrões sucessionais de atributos funcionais de plantas ornitocóricas (e.g. fenotipia de frutos e sementes) encontrados na literatura (Gitay, Noble & Connell 1999; Santos et al. 2007; Hammond & Brown 2012), sendo a maioria dos estudos relacionados aos padrões gerais das características fenotípicas dos frutos e sementes (e.g. Primack 1987; Moles *et al.* 2005) ou às interações entre dispersor-fruto (e.g. Herrera 1992; Wheelwright 1993; Cazetta 2008; Flörchinger *et al.* 2010; Fleming & Kress 2011; Galetti *et al.* 2011), independente do estágio sucessionais das florestas.

Tendo em vista os padrões de organização dos diferentes grupos de frugívoros, a ausência de uma clara distinção dos atributos de frugívoros facultativos que maximizaram divergência em relação aos padrões estruturais e funcionais dos diferentes estádios sucessionais deve estar associada com uma elevada plasticidade espacial, temporal e alimentar nas estratégias de forrageamento destas espécies (Levey 1988; Loiselle & Blake 1994). Espécies como os frugívoros facultativos, que apresentam uma ampla gama de itens alimentares na sua dieta, podem manter a mesma proporção de itens alimentares (Pizo 2007) ou variar de acordo com a disponibilidade de cada recurso (Manhães 2003). Além disto, estes frugívoros experimentam diferenças sazonais na abundância de artrópodes e frutos (Develey & Perez 2000) e espaciais de frutos (Loiselle & Blake 1993) o que pode explicar esta plasticidade (Levey 1988, Loiselle & Blake 1994).

Em contraste, florestas com maior complexidade estrutural e funcional das plantas ornitocóricas (i.e. estádios intermediários e avançados de sucessão) tendem a apresentar valores mais altos e maior amplitude (divergência) dos atributos dos frugívoros obrigatórios (principalmente largura de bico, peso, altura de forrageio e comportamento de coleta em voo) e dos frugívoros ocasionais (principalmente largura de bico, peso, altura de forrageio, comportamento de coleta em voo e comportamento de ingestão por mandibulação). A divergência de atributos de frugívoros obrigatórios e ocasionais em florestas avançadas sugere complementaridade no uso dos recursos entre as espécies de cada grupo, separadamente. No entanto, o fato de ambos os grupos terem compartilhado os mesmos atributos levanta duas hipóteses: uma delas seria que em florestas de elevada complexidade estrutural e funcional há complementaridade no uso dos recursos não só entre as espécies de um mesmo grupo, mas também entre os distintos grupos de frugívoros tendo em vista que ambos os grupos compartilham os mesmos itens alimentares, porém em proporções diferentes; A outra hipótese é que os artrópodes, que compõem a maior parte da dieta dos frugívoros ocasionais, seguem um padrão funcional ao longo da sucessão semelhante ao das plantas ornitocóricas, ou seja, grandes amplitudes verticais de distribuição, tamanhos maiores e conspicuidades distintas em florestas mais avançadas de sucessão, o que leva a padrões similares de divergência de atributos entre os dois grupos.

Com base na primeira hipótese, em florestas com elevada complexidade estrutural e funcional das plantas ornitocóricas, comunidades de grupos distintos de frugívoros podem estar sendo organizadas por divergência de atributos (limitação de similaridade) o que leva à complementaridade no uso do recurso. No entanto, florestas de menor complexidade estrutural e funcional não permitem tal complementaridade aumentando a partição de nicho e a competição entre as espécies de cada grupo, impedindo padrões de divergência de atributos nestes ambientes. De fato, a partilha de recursos de duas espécies, *Chiroxiphia caudata* (frugívoro obrigatório) e *Schiffornis virescens* (frugívoro ocasional), varia de acordo com a disponibilidade de frutos e com o estado de conservação (complexidade estrutural)

das florestas (Hasui *et al.* 2009). De acordo com este estudo, em condições de elevada disponibilidade frutos não há partilha de recursos entre as duas espécies, independente do estado de conservação das florestas. Por outro lado, em períodos de baixa disponibilidade de frutos há sobreposição intensa de nicho em florestas secundárias, onde ambas as espécies consumiram frutos pequenos, enquanto que em florestas primárias (semelhantes às em estágio avançado deste estudo) *C. caudata* consumiu frutos grandes de dossel e *S. virescens* consumiu frutos pequenos de subosque, o que caracteriza complementaridade no uso dos recursos por divergência de atributos. Desta forma, apesar de frugívoros obrigatórios e ocasionais apresentarem importâncias distintas em relação à proporção de frutos na dieta, as variações estruturais, funcionais e sazonais na disponibilidade de frutos podem influenciar as interações bióticas não só das espécies contidas em um grupo de grau de frugivoria, mas também entre as espécies de grupos distintos.

Considerando a segunda hipótese, estudos sugerem que diferentes taxa de macroartrópodes respondem diferentemente a distúrbios florestais (Niemela *et al.* 1993) estando este grupo diretamente relacionado à características da estrutura florestal, como distribuição vertical das plantas, disponibilidade de substrato, estratificação, microclimas, etc (Blake & Hoppes 1986; Van Horne & Bader 1990; Duguay *et al.* 2000; Haskell 2000). Ambientes florestais conservados apresentam maior heterogeneidade de microhabitats elevando a amplitude de distribuição vertical, abundância, diversidade, biomassa e amplitude de tamanho de macroartrópodes nestes ambientes (Niemela 1996; Greenberg & Forrest 2003). Assim como para os frutos, o tamanho de macroartrópodes tem demonstrado uma importante implicação na disponibilidade, atratividade e seletividade para os predadores, os quais aparentemente selecionam presas que irão maximizar a obtenção de energia tendo em vista suas limitações de abertura bucal (e.g. Schoener 1971). Adicionalmente, características reprodutivas das plantas como flores e frutos também podem influenciar a composição funcional (Girão *et al.* 2007), a abundância e a distribuição de artrópodes, uma vez que estes podem se alimentar e/ou depositar ovos em flores e

frutos. Assim a maior complexidade tanto para características estruturais da vegetação quanto funcionais (i.e frutos) das plantas ornitocóricas nas florestas em estádios avançados de sucessão aqui estudadas, podem estar associadas com padrão similar em características funcionais de macroartrópodes, justificando os padrões similares de divergência de atributos entre os dois grupos de frugívoros.

Ambas as hipóteses são plausíveis e em conjunto podem gerar uma terceira hipótese mais complexa e provável. Como ambos os recursos partilhados entre os grupos são abundantes em períodos distintos ao longo do ano e ambos seguem o mesmo padrão funcional ao longo da sucessão é de se esperar que os padrões de organização por divergência dos atributos relacionados à obtenção de alimento de ambos os grupos sejam os mesmos, havendo diferenças sazonais quanto à complementaridade no uso de recursos entre as espécies de mesmo grupo e entre espécies de grupos distintos.

A diversidade funcional, acessada pela entropia quadrática de Rao (Rao 1982), dos subconjuntos dos três grupos de frugívoros que maximizaram divergência não apresentaram relações claras com o gradiente estrutural das UAs em diferentes estádios sucessionais. Isto indica que apesar de haver um subconjunto de atributos para cada grupo de frugívoro que maximiza divergência ao longo do gradiente estrutural, cada atributo dentro dos respectivos subconjuntos diverge independentemente dos outros não havendo um padrão para todo o subconjunto de atributos. Em contraste, em relação ao gradiente funcional das plantas ornitocóricas a diversidade funcional de frugívoros obrigatórios tende a ser maior em UAs com frutos e sementes maiores, maior proporção de plantas ornitocóricas arbóreas, menor proporção de plantas epífitas e frutos do tipo baga (i.e. estádios intermediário e avançado), sugerindo uma forte relação da divergência dos atributos destas aves com o aumento da complexidade funcional das plantas ornitocóricas ao longo da sucessão. Apesar de frugívoros facultativos não terem apresentado uma distinção clara dos atributos que maximizaram divergência em relação às UAs em distintos estádios sucessionais, a diversidade funcional, ao contrário de frugívoros obrigatórios, tende a ser maior em florestas

com frutos e sementes menores, maior proporção de plantas com frutos do tipo baga, de hábito arbustivo e epífitas, No entanto o valor de explicação foi baixo e marginalmente significativo reforçando a ideia de que a gama funcional dos atributos dos frugívoros facultativos se distribui similarmente ao longo da sucessão. Por outro lado, frugívoros obrigatórios apresentaram a maior correlação da diversidade funcional com o gradiente funcional das plantas ornitocóricas, enquanto que frugívoros facultativos apresentaram baixa correlação e frugívoros ocasionais não apresentaram correlação significativa, o que corrobora com a hipótese de que o efeito dos atributos funcionais das plantas ornitocóricas nos padrões de organização de atributos é maior quanto maior o grau de frugivoria das espécies.

Os padrões de organização por convergência de atributos relacionados ao consumo de frutos pelas aves foram diretamente relacionados ao grau de frugivoria, no entanto apresentaram baixas relações com os gradientes ambientais e foram menos representativos na estruturação das comunidades de frugívoros quando comparados aos padrões de divergência. Uma vez que as escalas espaciais (local) e temporais (sucessão) deste estudo são relativamente pequenas, o esperado é que fatores bióticos dependentes de densidade (e.g. competição e interações mutualísticas) sejam mais fortes que filtros ambientais (Cavender-Bares *et al.* 2009), justificando a maior representatividade de padrões de organização por divergência que por convergência de atributos. No entanto, apesar da escassez de estudos desta natureza, algumas evidências indicam que interações mutualísticas podem atuar como filtros bióticos, uma vez que as características de um parceiro mutualístico podem gerar convergência nos atributos do outro parceiro mutualístico (Sargent & Ackerly 2008).

De fato, os únicos atributos que apresentaram uma clara relação de convergência foram a largura de bico e a coleta de frutos em voo pelos frugívoros obrigatórios em relação aos aspectos funcionais das plantas ornitocóricas, sendo que florestas com maior complexidade funcional de plantas tendem a possuir espécies de aves com bicos mais

largos e que não coletam frutos em voo. Tendo em vista que a largura do bico é considerada um fator limitante em relação ao tamanho do maior fruto que uma ave consegue ingerir (Wheelwright 1985), diversos estudos tem documentado a importância da presença de espécies com bicos largos na dispersão de frutos e sementes grandes (e.g Silva & Tabarelli 2000). Assim, certamente ocorrem interações mais especializadas entre plantas com frutos grandes e frugívoros obrigatórios com bicos largos em florestas em estádios avançados de sucessão, indicando que o tamanho do fruto pode agir como um filtro biótico sobre a largura do bico das aves gerando convergência de frugívoros obrigatórios com bicos mais largos nestas florestas. No entanto, conforme visto nos padrões de organização por divergência de atributos, florestas em estádios avançados de sucessão também apresentaram aves com larguras de bico menores, o que deve estar diretamente associado à grande amplitude de tamanhos de frutos e sementes nestas florestas, a qual permite complementaridade no uso dos recursos e coexistência de espécies com larguras de bico distintas.

De acordo com estes resultados, os atributos funcionais das plantas relacionados ao consumo de frutos pelas aves agem somente nos padrões de organização por convergência de atributos de frugívoros obrigatórios, indicando maior relação deste grupo com os atributos das plantas ornitóricas. Sendo assim, espécies de aves cujos frutos compõem predominantemente ou exclusivamente a dieta parecem não só selecionarem e/ou serem selecionadas por filtros ambientais em habitats cuja complexidade estrutural e composição florística sejam favoráveis às suas existências, mas também por habitats cujas características funcionais reprodutivas (i.e. dos frutos) e de forma de vida das plantas ornitóricas também as sejam.

Em suma, tendo em vista os padrões de organização dos atributos funcionais das aves frugívoras, tanto a estrutura florestal quanto os atributos funcionais das plantas ornitóricas tendem a agir mais nos padrões de organização por divergência, que nos padrões de organização por convergência de atributo. Embora os três grupos de frugívoros tenham apresentado subconjuntos de atributos que maximizaram divergência ao longo dos

gradientes ambientais, o grupo frugívoros obrigatórios foi o que apresentou os padrões mais fortes e bem distribuídos, principalmente ao longo do gradiente funcional das plantas ornitocóricas. Além disto, o grupo de frugívoros obrigatórios foi o único que apresentou fortes padrões de organização por convergência de atributos, o qual também foi relacionado principalmente ao gradiente funcional das plantas.

Assim, este estudo evidencia pela primeira vez a importância das relações funcionais das interações mutualísticas entre frugívoro - planta na organização das comunidades de aves da Floresta Atlântica. Desta forma, sugerimos que as interações tróficas e mutualísticas devem ser incorporadas em estudos futuros que envolvam processos e padrões de organização de comunidades, principalmente em escalas pequenas.

Referências bibliográficas

- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *Condor*, **101**, 537-548.
- Alves, K.J.F. (2008) *Composição da avifauna e frugivoria por aves em um mosaico sucessional na Mata Atlântica*. Msc thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Batista, E.C. (2008) *Comportamentos de colher e consumir frutos e interações agonísticas entre aves frugívoras: padrões e variação*. Msc thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007) Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **38**, 567–593.
- Blake, J.G. & Hoppes W.G. (1986) Resource abundance and microhabitat use by birds in an isolated east-central Illinois woodlot. *Auk*, **103**, 328–340.
- Blake, J.G. & Loiselle, B.A. (2001) Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and Point Counts. *The Auk*, **118**, 304–326.
- Boçon, R. (2010) *Riqueza e abundância de aves em três estágios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa submontana, Antonina, Paraná*. PhD thesis, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Borgo, M. (2010) *A Floresta Atlântica do litoral norte do Paraná, Brasil: Aspectos florísticos, estruturais e estoque de biomassa ao longo do processo sucessional*. PhD thesis, Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Casas, G. (2011) *A influência da heterogeneidade de habitats em assembleias de aves de remanescentes da mata atlântica: Parâmetros estruturais, atributos funcionais e padrões de organização* Msc thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Cazetta, E. (2008) *Varição morfológica e química dos frutos na escolha dos animais frugívoros da Mata Atlântica*. PhD thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, **12**, 693–715.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343–366.

- Develey, P.F. & Peres, C.A. (2000) Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a costal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 33–53.
- Fleming, T.H. & Kress, W.J. (2011) A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica*, **37**, 521–530.
- Duguay, J.P., P.B. Wood, and G.W. Miller. (2000) Effects of timber harvests on invertebrate biomass and avian nest success. *Wildlife Society Bulletin*, **28**, 1123–1131.
- Flörchinger, M., Braun, J., Böhning-Gaese, K. & Schaefer, H.M. (2010) Fruit size, crop mass, and plant height explain differential fruit choice of primates and birds. *Oecologia*, **164**, 151–61.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2006) Functional diversity of plant – pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, **4**, 129–135.
- Galetti, M., Pizo, M.A. & Morellato, P.C. (2011) Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropica*, **11**, 182–193.
- Gause, I. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, MD.
- Gitay, H., Noble, I.R. & Connell, J.H. (1999) Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 641–650.
- Girão, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M. & Bruna, E.M. (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *PLoS ONE*, **2**, 1–12.
- Greenberg, C.H. & Forrest, T.G. (2003) Seasonal abundance of ground- occurring macroarthropods in forest and canopy gaps in the southern Appalachians. *Southeastern Naturalist*, **2**, 591–608.
- Greenberg, C.H., Levey, D.J. & Loftis, D.L. (2004) Fruit production in mature and recently regenerated forests of the Appalachians. *The Journal of Wildlife Management*, **71**, 321–335.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**, 185–206.
- Guapyassú, M.S. (1994) *Caracterização fitossociológica de três fases sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa Submontana, Morretes - Paraná* PhD thesis, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Grime, J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.

- Grinnell J. (1917) The niche-relationship of the California thrasher. *Auk*, **34**,427–33.
- Hammond, D. & Brown, V. (2012) Seed size of woody plants in relation to disturbance , dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, **76**, 2544–2561.
- Haskell, D.G. (2000) Effects of forest roads on macroinvertebrate soil fauna of the southern Appalachian Mountains. *Conservation Biology*, **14**, 57–63.
- Hasui, E., Gomes, V.S. da M. & Silva, W.R. (2007) Effects of vegetation traits on habitat preferences of frugivorous birds in Atlantic rain forest. *Biotropica*, **39**, 502–509.
- Hasui, É., Souza, V., Kiefer, M.C., Tamashiro, J. & Silva, W.R. (2009) Spatial and seasonal variation in niche partitioning between blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) and greenish schiffornis (*Schiffornis virescens*) in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **44**, 149–159.
- Herrera, C.M. (1992) Interspecific variation in fruit shape: allometry , phylogeny , and adaptation to dispersal agents. *Ecology*, **73**, 1832–1841.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145–159.
- IAPAR - INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ. *Cartas climáticas de estado do Paraná – classificação segundo W. Köppen*. Disponível em:< <http://www.iapar.br/modules/conteudo/conteudo.php?conteudo=597> >. Acessado em 2 de maio de 2012.
- IPARDES (Instituto Paranaense de Desenvolvimento Econômico e Social). 1995. *Diagnóstico ambiental da APA de Guaraqueçaba*. Curitiba: IPARDES. 166p.
- Jordano P., (2000) Fruits and frugivory. *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities* (ed Fenner, M.), pp.125-166. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. a, Meave, J. a, Bongers, F. & Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**, 386–98.
- Levey, D.J. (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist*, **129**, 471–485.
- Levey, D.J. (1988) Spatial and temporal variation in costa rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*, **58**, 251–269.

- Liebsch, D., Goldenberg, R. & Marques, M.C.M. (2007) Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronoseqüência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **21**, 983–992.
- Loiselle, B.A. & Blake, J.G. (1993) Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. *Vegetatio*, **107/108**, 177–189.
- Loiselle, B.A. & Blake, J.G. (1994) Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *The Condor*, **96**, 368–380.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**: 377-385.
- Malo, J.E. & Boanza J. (2002) Are there predictable clines in plant–pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions*, **8**, 365-371.
- Manhães, M.A. (2003) Variação sazonal da dieta e do comportamento alimentar de traupíneos (Passeriformes: Emberizidae) em Ibitipoca , Minas Gerais , Brasil. *Ararajuba*, **11**, 45–55.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, **27**, 209-220.
- Medel, R., Valiente, A., Botto-mahan, C., Pe, F. & Navarro, L. (2007) The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography*, **30**, 812–818.
- Moeller, D.A. (2004) Facilitative Interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, **85**, 3289–3301.
- Moermond, T.C. & Denslow, J.S. (1985) Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs*, **36**, 865–897.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B. & Westoby, M. (2005) A brief history of seed size. *Science*, **307**, 576–80.
- Moran, C., Catterall C.P., Green, R.J., Olsen, M.. (2004) Functional variation among frugivorous birds: implications for rainforest seed dispersal in a fragmented subtropical landscape. *Oecologia*, **141**, 584–595.
- Niemela, J., Htrila Y., & Punttila, P. (1996) The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography*, **19**, 352–368.

- Niemela, J., Langor D., & Spence J.R. (1993). Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Western Canada. *Conservation Biology*, **7**, 551–561.
- Perry, R.W., Thill, R.E., Peitz, D.G. & Tappe, P.A. (1999) Effects of different silvicultural systems on initial soft mast production. *Wildlife Society Bulletin*, **27**, 915–923.
- Pillar, V.D. (2010) SYNCSA Character-Based Community Analysis, Version 2.6.9. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., Sosinski, E.E. & Joner, F. (2009) Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 334-348.
- Pillar, V.P. & Sosinski Jr., E.E. (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 323-332.
- Pizo, M.A. (2007) The relative contribution of fruits and arthropods to the diet of three trogon species (Aves, Trogonidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**, 515–517.
- Primack, R.B. (1987) Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 409–430.
- Protomastro, J. J. 2001. A test for preadaptation to human disturbances in the bird community of the Atlantic Forest. *Ornitologia e Conservação: da ciência às estratégias* (eds J.L.B. Albuquerque, J. F. Candido, F. C Straube e A. L. Roos), pp. 179-198. Sociedade Brasileira de Ornitologia, Curitiba.
- Rao, C.R. (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, **21**, 24-43.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Santos, A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P. & Tabarelli, M. (2007) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*, **141**, 249–260.
- Sargent, R.D. & Ackerly, D.D. (2008) Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in ecology & evolution*, **23**, 123–30.
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 369–404.
- Silva, J.M.C. da & Tabarelli, M. (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*, **404**, 72–74.

- Silva, J.V. da. (2010) *Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em comunidades em estágio inicial e avançado de sucessão em floresta com araucária* Ms thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- R Development Core Team 2012. R: a language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing Vienna.
- Valido, A, Schaefer, H.M. & Jordano, P. (2011) Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of evolutionary biology*, **24**, 751–60.
- Van Horne, B. & Bader A. (1990) Diet of nestling winter wrens in relationship to food availability. *Condor*, **92**, 413–420.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **366**, 2403–13.
- Wheelwright, N.. (1985) Fruit-Size, Gape Width , and the Diets of Fruit-Eating Birds. *Ecology*, **66**, 808–818.
- Wheelwright, N.T. (1993) Fruit size in a tropical tree species: variation , preference by birds , and heritability. *Vegetatio*, **107/108**, 163–174.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, **19**, 639–44.
- Wiescher, P.T., Pearce-Duvel, J.M.C. & Feener, D.H. (2012) Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, **169**, 1063–1074.
- Zobel, M. (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 266–269.

Apêndices

Apêndice 1. Lista de espécies de plantas com presença ou ausência de registro de interação por estágio sucessional de Floresta Atlântica do litoral norte do Paraná.

Legenda: INI - Florestas em estágio inicial de sucessão; INTER - Florestas em estágio intermediário; AVA - Florestas em estágio avançado.

Espécies	Inicial	Intermediário	Avançado
<i>Alchornea glandulosa</i>	1	0	0
<i>Alchornea triplinervia</i>	0	0	1
<i>Amaioua guianensis</i>	0	1	1
<i>Araceae</i> sp.	1	1	0
<i>Casearia decandra</i>	1	0	0
<i>Casearia sylvestris</i>	1	1	0
<i>Costus spicatus</i>	1	0	0
<i>Coussapoa microcarpa</i>	1	1	1
<i>Cupania oblongifolia</i>	1	1	0
<i>Doliodarpus</i> cf. <i>schottianus</i>	0	0	1
<i>Eugenia sulcata</i>	0	1	1
<i>Euterpe edulis</i>	0	0	1
<i>Guapira opposita</i>	0	1	0
<i>Guarea macrophilla</i>	1	0	0
<i>Hedyosmum brasiliensis</i>	1	0	0
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	1	1	1
<i>Ilex</i> sp.	1	0	0
<i>Leandra dasytricha</i>	0	1	1
<i>Maprounea brasiliensis</i>	0	1	1
<i>Maytenus</i> sp.	0	0	1
<i>Melastomataceae</i> sp.	1	0	0
<i>Miconia cabucu</i>	1	0	1
<i>Miconia cinerascens</i>	1	0	0
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	1	0	0
<i>Miconia dodecandra</i>	1	0	0
Morfoespécie 1	0	0	1
Morfoespécie 2	0	1	0
<i>Myrcia</i> cf. <i>glabra</i>	0	1	1
<i>Myrcia splendens</i>	1	1	0
<i>Myrsine coriacea</i>	1	0	0
Myrtaceae sp1.	0	0	1
Myrtaceae sp2.	0	0	1
<i>Nectandra membranaceae</i>	0	1	0
<i>Neea schwackeana</i>	0	0	1
<i>Ocotea teleiandra</i>	1	1	1
<i>Pera glabrata</i>	1	0	0
<i>Pleiochiton blepharodes</i>	0	0	1
<i>Pouroma guianensis</i>	0	1	0
<i>Protium</i> cf. <i>kleinii</i>	0	1	0
<i>Psychotria nuda</i>	0	0	1

Espécies	Inicial	Intermediário	Avançado
<i>Psychotria</i> sp1.	1	1	0
<i>Rudgea jasminoides</i>	0	1	1
<i>Virola bicuyba</i>	0	0	1
Riqueza	21	19	21

Apêndice 2. Espécies com registro de interação, ordenadas por ordem alfabética por grupo de grau de frugivoria e seus respectivos número de frutos consumidos por estágio e considerando os três estádios. Rótulos dos grupos: F - Frugívoro obrigatório; FF - Frugívoro facultativo; FO - Frugívoro ocasional.

Espécie	Grupo	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
<i>Aburria jacutinga</i>	F	0	0	69	69
<i>Carpornis melanocephala</i>	F	10	13	34	57
<i>Chiroxiphia caudata</i>	F	28	23	28	79
<i>Euphonia pectoralis</i>	F	19	11	0	30
<i>Ilicura militaris</i>	F	15	18	0	33
<i>Lipaugus lanioides</i>	F	0	5	35	40
<i>MaOcus manacus</i>	F	17	0	0	17
<i>Patagioenas cayanensis</i>	F	33	0	0	33
<i>Patagioenas picazuro</i>	F	10	0	0	10
<i>Penelope superciliares</i>	F	0	0	25	25
<i>Procnias nudicollis</i>	F	14	5	4	23
<i>Pyroderus scutatus</i>	F	47	8	0	55
<i>Ramphastos dicolorus</i>	F	10	0	5	15
<i>Ramphastos vitellinus</i>	F	13	10	0	23
<i>Selenidera maculirostris</i>	F	0	19	14	33
<i>Tityra inquisitor</i>	F	13	0	0	13
<i>Cacicus haemorrhous</i>	FF	66	42	11	119
<i>Chlorophonia cyanea</i>	FF	10	0	0	10
<i>Coereba flaveola</i>	FF	5	3	0	8
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	FF	36	0	0	36
<i>Dacnis cayana</i>	FF	35	0	0	35
<i>Elaenia obscura</i>	FF	23	0	0	23
<i>Elaenia sp</i>	FF	19	0	0	19
<i>Euphonia violacea</i>	FF	19	16	0	35
<i>Lanio melanops</i>	FF	48	14	10	72
<i>Orchesticus abeillei</i>	FF	3	0	6	9
<i>Orthogonys chloricterus</i>	FF	6	45	20	71
<i>Oxyruncus cristatus</i>	FF	9	8	0	17
<i>Tachyphonus coronatus</i>	FF	41	25	8	74
<i>Tangara cyanocephala</i>	FF	130	17	11	158
<i>Tangara cyanoptera</i>	FF	82	74	18	174
<i>Tangara ornata</i>	FF	2	0	8	10
<i>Tangara palmarum</i>	FF	5	0	0	5
<i>Tangara seledon</i>	FF	79	70	7	156
<i>Tersina viridis</i>	FF	4	0	0	4
<i>Tityra cayana</i>	FF	6	51	3	60
<i>Trogon rufus</i>	FF	17	21	3	41
<i>Trogon viridis</i>	FF	21	32	35	88
<i>Turdus albicollis</i>	FF	172	175	159	506
<i>Turdus flavipes</i>	FF	106	51	39	196
<i>Turdus rufiventris</i>	FF	36	0	0	36

Espécie	Grupo	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
<i>Attila rufus</i>	FO	0	0	5	5
<i>Celeus flavencens</i>	FO	0	7	0	7
<i>Chlorophanes spiza</i>	FO	7	6	2	15
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	FO	9	6	0	15
<i>Habia rubica</i>	FO	20	11	8	39
<i>Hemithraupis guira</i>	FO	15	0	0	15
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	FO	56	15	2	73
<i>Lanio cristatus</i>	FO	59	16	2	77
<i>Mionectes rufiventris</i>	FO	8	36	0	44
<i>Pachyramphus castaneus</i>	FO	8	0	0	8
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	FO	0	2	0	2
<i>Pachyramphus viridis</i>	FO	8	0	0	8
<i>Saltator fuliginosus</i>	FO	0	3	0	3
<i>Schiffornis virescens</i>	FO	6	0	5	11
Total de frutos consumidos		1405	858	576	2839