

GLAUCO UBIRATAN KOHLER

Redes de Interação Planta-Beija-Flor em um Gradiente Altitudinal de Floresta Atlântica
no 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: Prof. Dra. Isabela G. Varassin

CURITIBA
2011

GLAUCO UBIRATAN KOHLER

Redes de Interação Planta-Beija-Flor em um Gradiente Altitudinal de Floresta Atlântica
no 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: Prof. Dra. Isabela G. Varassin

CURITIBA
2011

Sumário

Resumo	4
Abstract.....	5
Introdução	6
Métodos	8
Resultados.....	11
Discussão	15
Agradecimentos	22
Tabela 1	30
Tabela 2..	31
Tabela 3	33
Tabela 4	34
Tabela 5	35
Tabela 6	36
Figura 1.....	39
Figura 2.....	40
Figura 3.....	41
Figura 4.....	41
Figura 5.....	42
Figura 6.....	42
Figura 7.....	43
Figura 8.....	43
Legenda das Figuras	44

Resumo

Estudos da variação da composição das comunidades em gradientes de altitude informam sobre limitações da distribuição de espécies e estruturação comunitária. Os beija-flores, grupo de vertebrados de importância em comunidades animal-plantas, são considerados os principais vetores de pólen em vários ecossistemas americanos. Estando estas relações coligadas na forma de redes de mutualismos, objetivou-se a caracterização das redes de interação entre flores ornitófilas e beija-flores em um gradiente altitudinal de Floresta Atlântica no Sul do Brasil. Foram calculadas conectância de ligações, aninhamento das redes, grau de especialização destas, graus de dependência entre as espécies e correlacionados índices de especialização e força das espécies e o grau, além dos dois anteriores em três cotas altitudinais, sob as hipóteses de que a conectância aumenta com o aumento da altitude, as espécies com maiores dependências mútuas são encontradas nas regiões altas, o aninhamento diminui com o aumento da altitude e as redes mais especializadas encontrar-se-iam em menores altitudes. Foram também calculadas as centralidades dos graus para as espécies de plantas e animais nas três cotas. A estrutura das redes de interação diferiu entre as cotas altitudinais como produto da diminuição na riqueza comunitária com a altitude. Houve aumento na conectância e nas dependências mútuas com o aumento da altitude e ausência de aninhamento das redes, como produto da diminuição do tamanho destas com a elevação, corroborando parte das predições. As redes apresentaram maiores índices de especialização nas cotas menor e alta, em função do maior número de interações raras observadas nestas cotas. Duas espécies de beija-flores foram consideradas polinizadores chave na cota baixa, uma espécie na cota intermediária e duas na cota alta. As espécies de plantas apresentaram baixa centralidade do grau nas cotas baixa e intermediária, evidenciando a presença de interações especializadas ou raras; na cota alta três espécies de plantas foram consideradas recursos chave. Os índices de especialização e grau das espécies animais e vegetais foram negativamente correlacionados na cota intermediária, não sendo observadas correlações em outras altitudes. Não houve correlação entre o índice de especialização e a força em animais em todas as situações evidenciando o caráter generalista destes; para plantas isto não foi observado na cota intermediária, apenas nas cotas menor e maior, evidenciando o caráter central de algumas espécies de plantas como recurso sazonal ou preferencial. A força das espécies e o grau foram positivamente correlacionados para os animais nas cotas baixa e alta, como produto do grande número de interações observadas para estes nestas cotas; para as plantas esta relação foi observada apenas na cota intermediária, em função da disponibilidade sazonal de algumas espécies de plantas como recurso preferencial. Os resultados são relacionados ao tamanho das redes, diferenciação nas diversidades comunitárias nas três cotas altitudinais, dinâmicas subjacentes de interação e efeitos de amostragem. Fatores como a defesa por recurso de algumas espécies territoriais pode inflar a especialização, aliada a diferenças nas durações dos períodos de florações entre as cotas.

Palavras-chave: altitude, diversidade, conectância, aninhamento, mutualismo.

Abstract

Studies about varying communities composition on altitudinal gradients report on the limitations of species distribution and community structure. Hummingbirds, a important group of vertebrates in animal-plant communities, are considered the main pollen vectors in several American ecosystems. Since these relations are clustered in form of networks of mutualism, we featured interaction networks between ornitophilous flowers and hummingbirds in an altitudinal gradient in the Atlantic Rainforest in Brazil. We calculate connectance, nestedness, degree of specialization, species dependences and correlated degree of specialization and species strength and species degree, as well as the two previous on three altitudes, under the assumptions that the connectance increases with increasing altitude, species with larger mutual dependencies are found in the higher regions, nestedness decreases with increasing altitude and the more specialized networks would be found in lower altitudes. We also calculated the degree centralities for plants and animals at this altitudinal gradient. The structure of interaction networks differed among altitudes as a product of the decrease in community richness with elevation. We observed an increase in connectance and the mutual dependencies with increasing altitude and lack of nesting of networks, as a product of the reduction in size of networks with altitude, corroborating some of the predictions. The networks had higher levels of specialization in the low and high quotas, due to the higher number of rare interactions observed in these. Two species of hummingbird pollinators were considered keystones in the low quota, one at intermediate and two at high. Plant species showed a low degree of centrality at intermediate and low quotas, showing the presence of rare or specialized interactions, at high elevation three plant species were regarded as keystones. The indexes of specialization and species degree of plant and animal species were negatively correlated at intermediate elevation and correlations were not observed at other altitudes; this is expected as these metrics are inversely related. There was no correlation between the index of specialization and species strength in animals in all situations showing the general character of these; for plants this was not observed in the intermediate elevation, only at low and high quotas, showing the central character of some species of plants as a seasonal or preferred resource. Species strength and species degree were positively correlated to the animals in the low and high quotas as the product of many interactions observed for these; for the plants the relationship was observed only at intermediate elevation, as product of seasonal availability of some plants species as resource. These results are related to the size of networks, differentiation in community diversity at three different altitudes, underlying dynamics of interaction and sampling effects. In addition, factors such as resource defense by some territorial species may inflate the specialization, associated with the length of bloom periods between the elevations.

Keywords: altitude, diversity, connectance, nestedness, mutualism.

Introdução¹

Avaliações da influência das mudanças altitudinais na diversidade, abundância e composição de espécies podem fornecer informações importantes sobre o que limita a distribuição dos organismos e afeta a estrutura das comunidades. Os principais fatores que regem a estruturação altitudinal das comunidades biológicas são as mudanças abruptas nos ambientes e mudanças graduais nos parâmetros ambientais, como temperatura e exposição à radiação solar (Navarro 1992).

Em ambientes terrestres, aumentos na altitude conduzem à diminuição da diversidade de organismos, análogo ao que se observa em gradientes latitudinais (Gentry 1988; Rahbek 1995; Grytnes & Vetaas 2002). Os padrões gerais de diversidade de aves ao longo de gradientes de altitude também apontam um empobrecimento na riqueza de espécies com a elevação (Rahbek 1995; Lieberman *et al.* 1996), atribuído a fatores bióticos (declínio da abundância de recursos alimentares) (Blake & Loiselle 2000) e abióticos (diminuição da altura da floresta e alterações nas condições ambientais como a temperatura) (Terborgh 1977, Blake & Loiselle 2000). Deslocamentos locais de aves ao longo de gradientes de altitude são um importante fator na substituição da composição de espécies entre estas cotas (Martínez & Rechberger 2007).

Os beija-flores pertencem à família Trochilidae, composta por mais de 330 espécies (Bleiweiss 1998). São considerados os principais polinizadores vertebrados e representam o grupo dominante nas interações aves-flores, desempenhando um importante papel na polinização de diversas angiospermas (Buzato *et al.* 2000; Mendonça & Anjos 2005). Plantas polinizadas por beija-flores são um importante

¹ Texto formatado de acordo com as normas da revista Austral Ecology

componente nas comunidades vegetais, compreendendo uma porção significativa das espécies de angiospermas na Floresta Atlântica (Buzato *et al.* 2000). Na região Neotropical movimentações altitudinais e latitudinais de beija-flores estão diretamente relacionadas à sazonalidade e é sabido que populações de beija-flores migram das maiores para as menores altitudes em regiões cujo inverno é mais rigoroso (Sick 1997).

As interações entre plantas e seus polinizadores podem ser descritas na forma de redes complexas, estruturadas de forma que especialistas interagem principalmente com generalistas (Bascompte *et al.* 2006; Fontaine *et al.* 2006; Stang *et al.* 2007; Blüthgen *et al.* 2008, Stang *et al.* 2009, Vázquez *et al.* 2009).

Estatísticas de rede, como riqueza e abundância de espécies, conectância e densidade de ligação, calculados a partir de redes qualitativas, permitem comparações comunitárias a nível funcional e estrutural (Forup & Memmott 2005; Bascompte & Jordano 2007; Forup *et al.* 2008).

Parco é o conhecimento a cerca da distribuição altitudinal de beija-flores sendo a maioria dos trabalhos focados em interações comunitárias (Snow & Teixeira 1982; Snow & Snow 1986; Buzato *et al.* 2000; Kaehler *et al.* 2005; Mendonça & Anjos 2005; Freitas & Sazima 2006; Leal *et al.* 2006; Machado *et al.* 2007; Piacentini & Varassin 2007; Rocca & Sazima 2008) e suas frequências, movimentos sazonais (Cotton 2007) ou ainda a biologia de polinização (Canela & Sazima 2003; Jacobi & del Sarto 2007; Leite & Machado 2007; Jacobi & Antonini 2008). Embora alguns estudos tenham focado interações entre flores ornitófilas e beija flores em gradientes altitudinais (Buzato *et al.* 2000; Kessler & Krömer 2000; Krömer *et al.* 2006), são inexistentes os trabalhos que envolvam a distribuição altitudinal das interações planta beija-flor sob a análise de redes mutualísticas.

Assim, estudou-se o efeito da altitude na estrutura das redes de interação plantas-beija-flores em três diferentes cotas altitudinais de Floresta Atlântica no Sul do Brasil, calculando-se a conectância, o aninhamento, a especialização das redes (H'_2), bem como o grau, a dependência, a força e, o índice de especialização (d') e a centralidade do grau para as espécies. As hipóteses foram de que (1) a diminuição na riqueza com a altitude conduz a uma redução no tamanho das redes de interação e conseqüentemente diminuição do aninhamento com a elevação; (2) a conectância aumenta com a altitude em função da diminuição das redes com a altitude; (3) espécies com maiores dependências mútuas são encontradas nas regiões de maior altitude, em função da diminuição do tamanho das redes com a elevação levando a maior intensidade das interações entre os componentes dentro destas; (4) as redes em menores altitudes apresentam uma maior especialização em relação às de maiores altitudes, em função de sua maior riqueza que favorece a presença de espécies raras ou especialistas.

Métodos

O estudo foi conduzido na Reserva Particular do Patrimônio Natural Prima Luna (RPPNPL) (27°15'44" S e 49°00'18" O) que apresenta uma área de 100 hectares de Floresta Atlântica, situada a 14 km da cidade de Nova Trento, Santa Catarina, Sul do Brasil. A topografia da área é bastante acidentada, com altitudes que variam de 350 e 1.100 metros acima do nível do mar. O clima da região é classificado como Cfa (temperado úmido, sem estação seca) no sistema de Köppen (1948).

Para analisar a distribuição altitudinal das interações, a área foi dividida em três cotas altitudinais, com largura de 250m cada uma: baixa (de ±350 a ±600 m.a.n.m); intermediária (de ± 600 m a ±850m) e alta (±850 a ±1100 m) amostradas semanalmente, de janeiro a dezembro

de 2010, percorrendo-se, das 6 horas da manhã até o meio dia, uma trilha de cerca de 5 km que cruza verticalmente de forma irregular a área de estudo. Em cada cota altitudinal, foram observadas durante 15 minutos todas as espécies vegetais ornitófilas (como proposto por Faegri & van der Pijl 1978) em flor, num raio de 5 metros a partir da trilha, registradas as espécies de beija-flores que com elas interagiram e o número de interações. A abundância e riqueza mensais das aves foram calculadas com base nestas observações e também por observações ocasionais durante o deslocamento. A identificação dos beija-flores seguiu o Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO 2009). As plantas foram coletadas para a identificação e depositadas no herbário da Universidade Federal do Paraná. Por estas observações foram construídas matrizes quantitativas de interações e a partir delas as redes de interações para cada cota. As mesmas matrizes quantitativas foram transformadas em binárias a fim de calcular-se o aninhamento das redes.

O aninhamento organiza as redes em interações assimétricas entre as espécies com diferentes níveis de especialização (Bascompte *et al.* 2003). Este permite relacionar, por exemplo, o conjunto de animais que interage com uma espécie de planta, com um segundo conjunto de animais que interage com outra espécie vegetal (Bascompte & Jordano 2007). Este foi calculado pelo programa NODF, um sub-programa do *Aninhado* (Guimarães & Guimarães 2006) a partir de matrizes binárias. Para se estimar a significância do aninhamento observado, este foi comparado com um aninhamento esperado, obtido através da utilização do modelo nulo tipo CE, onde a probabilidade de uma interação ocorrer é proporcional ao grau de generalismo da planta e do animal associados a uma dada célula da matriz, sendo obtido pela relação

$\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R} \right) / 2$, onde P_i é o número de ocorrências de interação na linha i da matriz (animais),

P_j o número de ocorrências de interação na coluna j da matriz (plantas), C o número de colunas e R o número de linhas (Almeida-Neto *et al.* 2008).

A conectância é dada pela razão entre o número observado de interações e o número máximo de interações potenciais (ligações/espécies²) (Jordano 1987; Dunne *et al.* 2002) e foi calculada pelo pacote Bipartite, do programa estatístico R (R Development Core Team 2010), assim como a dependência d_{ji}^A e d_{ij}^P entre os pares.

Para cada par de interações, dois valores de dependência mútua são obtidos: d_{ji}^A para a dependência da espécie animal j sobre a espécie de planta i , e d_{ij}^P para a dependência da espécie de planta i na espécie de animal j . A dependência de uma espécie de planta pelo polinizador é estimada como a frequência relativa de visitas por flor. Da mesma forma, a dependência de uma espécie de polinizador a uma espécie de planta é estimada como a frequência relativa de flores visitadas em uma determinada espécie de planta (Bascompte & Jordano 2007).

O índice H'_2 caracteriza o grau de especialização da rede, sendo útil para comparações entre diferentes redes de interação (Blüthgen *et al.* 2006). Este índice foi calculado utilizando-se o pacote Bipartite, do programa estatístico R (R Development Core Team 2010).

A força das espécies é definida como a soma das dependências dos animais em uma determinada espécie de planta, ou vice versa, sendo desta forma, uma extensão quantitativa do grau das espécies, que, por sua vez, é representado pelo número de ligações que uma espécie pode efetuar com diferentes outras (Bascompte & Jordano 2007).

O índice d' descreve o quão especializadas são as interações a nível de espécie (Blüthgen *et al.* 2006). Este índice foi calculado utilizando-se o pacote Bipartite, do programa estatístico R (R Development Core Team 2010), assim como o grau e a força das espécies.

A centralidade do grau de uma espécie é dada pela razão entre o número de interações desta espécie e o número total de espécies na rede menos a espécie em questão ($\text{grau}/\text{número de espécies da rede} - 1$). Esta medida permite identificar espécies que são centrais em uma rede de interações devido a um grande número de interações com outras espécies. Espécies generalistas apresentam altos valores de centralidade do grau, enquanto baixos valores denotam espécies com poucas interações, tais como especialistas extremos ou espécies raras, estando esta métrica, portanto, relacionada ao grau de especialização e efeitos da abundância em uma comunidade (Sazima *et al.* 2010).

O efeito da altitude sobre os valores de dependência, força, grau e d' foram testados por Anova de dois fatores, considerando com co-fator o grupo ao qual pertence à espécie (animal ou planta). Para atender os pressupostos da Anova, houve transformação da força das espécies por raiz quadrada e do grau por logaritmo base 10. Para avaliar o quanto d' e a força das espécies varia em relação ao número de interações que as espécies realizam (grau) e como d' e força covariam, foram calculados os coeficiente de correlação de Spearman (Zar 1996).

Resultados

A riqueza de plantas ornitófilas diminuiu de forma expressiva com o aumento altitudinal, sendo esta diminuição discreta para os beija-flores. Somadas todas as cotas foram encontradas sete espécies de beija-flor (Tabela 1) e 24 espécies de plantas (Figura 1). Na cota baixa (de ± 350 a ± 600 m) foram encontradas seis espécies de beija-flores (Tabela 1) e 18 espécies de plantas (Figura 1); cinco espécies de beija-flor (Tabela 1) e

10 de plantas na cota intermediária (de ± 600 m a ± 850 m) (Figura 1) e na cota alta (± 850 a ± 1100 m) cinco espécies de beija-flor (Tabela 1) e sete de plantas (Figura 1).

A distribuição temporal de recursos florais para os beija-flores nas três cotas altitudinais variou (Figura 1), sendo que de julho a setembro não houve nenhuma espécie em floração na cota baixa. As plantas cujos períodos de floração foram mais longos são *Fuchsia regia*, *Vriesea incurvata* e *Nematanthus australis* (Figura 1). Uma parcela significativa de espécies vegetais, sobretudo na cota baixa, apresentaram períodos de floração curtos (ex. *Aechmea blumnavii*, *Hippeastrum aulicum*, *Vriesea carinata* e *Billbergia amoena*). Nos meses com mais quentes houve uma maior concentração de espécies florescendo nas cotas baixa e intermediária e nos meses mais frios a maior concentração de espécies em floração foi observada para a cota alta (Figura 1)

As espécies mais comuns de beija-flor na cota baixa foram *Phaethornis eurynome*, *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis*, na cota intermediária, *Clytolaema rubricauda*, *Thalurania glaucopis* e *Phaethornis eurynome*, e na cota alta *Clytolaema rubricauda*, *Thalurania glaucopis* e *Stephanoxis lalandi*, respectivamente (Tabela 1). A abundância dos beija-flores foi maior na cota baixa e semelhante nas cotas intermediária e alta (Tabela 1). As redes de interação para cada cota altitudinal estão representadas nas Figuras 1A, 1B e 1C, mostrando as diferenças na riqueza em cada cota, mais expressivamente a de plantas. A largura das setas ilustra a quantidade de interações observadas entre os pares, sendo as mais largas maior número de interações e as mais estreitas menor número.

Foi observado um aumento da conectância com aumento da altitude ($C_{\text{baixa}} = 0,269$, $C_{\text{int}} = 0,400$ e $C_{\text{alta}} = 0,536$) associado à diminuição da riqueza e das redes de

interação com aumento da altitude, conduzindo na cota alta a maior número de interações entre os componentes dentro da rede.

Em nenhuma das três cotas estudadas as redes de interação apresentaram aninhamento ($N_{baixa} = 31,12$, $P = 0,49$; $N_{int} = 41,98$, $P = 0,97$ e $N_{alta} = 58,80$, $P = 0,08$), como reflexo de seu tamanho reduzido. Os graus de especialização destas redes foram de $H'_{2baixa} = 0,865$, $H'_{2int} = 0,374$ e $H'_{2alta} = 0,698$, padrão gerado em função de um maior número de interações raras observadas na cota baixa, e menor abundância relativa de algumas espécies de polinizadores na cota alta.

Em média, as dependências das plantas ($X = 0,57$) foram maiores que para os animais ($X = 0,23$) ($F = 29,6473$; $GL = 2,57$; $P < -1$), mas não variaram com a altitude ($F = 0,2596$; $GL = 1,114$; $P = 0,77$), não havendo interação do efeito desta sobre a dependência por grupo (animal/planta) ($F = 1,1753$; $GL = 2,57$; $P = 0,31$) (Tabelas 2, 3 e 4). Os pares cujas dependências mútuas foram maiores são *Clytolaema rubricauda* (0,950) e *Fuchsia regia* (0,767) na cota baixa (Tabela 2); *Amazilia versicolor* (1,000) e *Vriesea altodaserrae* (0,400) na cota intermediária (Tabela 3) e *Amazilia versicolor* (1,000) e *Aechmea cylindrata* (0,172) na cota alta (Tabela 4). As maiores assimetrias observadas foram, na cota baixa, entre *Clytolaema rubricauda* (0,005) e *Vriesea erythrodactylon* (1,000), *Thalurania glaucopis* (0,013) e *Heliconia farinosa* (1,000) na cota intermediária e na cota alta *Thalurania glaucopis* (0,003) e *Nidularium inocentii* (1,000). O beija-flor com maior valor de centralidade do grau (Tabela 5) foi *Thalurania glaucopis* (0,43; 0,46 e 0,50 nas cotas baixa, intermediária e alta respectivamente), sendo que na cota alta *Clytolaema rubricauda* apresentou valor de centralidade similar ao de *T. glaucopis* (0,50), indicando um maior generalismo por parte destas espécies. O beija-flor com menor valor de centralidade do grau foi *Amazilia versicolor* (0,09; 0,08 e 0,10 nas cotas baixa, intermediária e alta respectivamente) sendo que na cota baixa, estes

valores são semelhantes aos de *Ramphodon naevius*, e *Amazilia fimbriata* (0,09). Para as plantas (Tabela 6), na cota baixa, maior valor de centralidade foi observado para *Ipomea* sp e *Vriesea vagans* (ambas com 0,13) indicando uma tendência a que estas espécies tenham papel central como recurso nesta rede. Os menores valores de centralidade na cota baixa foram encontrados para *Hedychium coronarium*, *Psychotria suterella*, *Nidularium inocentii*, *Vriesea incurvata*, *Vriesea erythrodactylon*, *Justicia brasiliana*, *Vriesea carinata*, *Billbergia amoena* e *Tillandsia* sp. (0,04) representando interações raras ou especializadas. Na cota intermediária maiores valores de centralidade foi observado em *Fuchsia regia*, *Nematanthus australis*, *Vriesea altodaserrae*, *Inga* sp., *Aegiphila obducta* e *Spirotheca rivieri* (0,15) diferindo de *Heliconia farinosa*, *Justicia carnea*, *Nidularium inocentii* e *Vriesea incurvata*) que apresentaram menores valores de centralidade (0,08). Na cota alta, o maior valor de centralidade foi observado em *Aechmea cylindrata* (0,40), enquanto *Nidularium inocentii*, *Aegiphila obducta* e *Gaylussacia brasiliensis* (0,10) apresentaram os menores valores.

Em média, o índice de especialização, d' , a força das espécies e o grau dos beija-flores ($X_d=0,58$; $X_f=2,5$; $X_g=4,3$, respectivamente) foi maior que das plantas ($X_d=0,34$; $X_f=0,4$; $X_g=1,7$, respectivamente) ($F_d=8,55$; $GL_d=1,43$; $P_d=0,0055$; $F_f=38,30$; $GL_f=1,43$; $P_f<-1$; $F_g=17,35$; $GL_g=1,43$; $P_g=-1$, respectivamente). Todas estas métricas não variaram com a altitude ($F_d=2,45$; $GL_d=2,43$; $P_d=0,10$; $F_f=0,38$; $GL_f=2,43$; $P_f=0,69$; $F_g=17,35$; $GL_g=1,43$; $P_g=-1$) e não houve também efeito da interação entre altitude e as métricas por grupo (animal/planta) ($F_d=0,45$; $GL_d=2,43$; $P_d=0,64$; $F_f=0,99$; $GL_f=2,43$; $P_f=0,38$; $F_g=0,42$; $GL_g=2,43$; $P_g=0,66$).

Foram observadas correlações negativas entre os índices de especialização (d') e os graus das espécies apenas na cota altitudinal intermediária, para animais (Figura 3) e

plantas (Figura 4), o que era esperado para todas as cotas, uma vez que aumentos no grau conduzem à diminuição na especialização. Para os animais não houve correlação entre índice de especialização e a força (Figura 5) em nenhuma das três cotas estudadas, evidenciando o caráter generalista das interações destes; para as plantas estas relações foram positivamente correlacionadas nas cotas baixa e alta, não sendo verificada na cota altitudinal intermediária (Figura 6), o que reflete o papel de algumas espécies como recursos preferenciais ou maior número de interações raras observadas. A força e o grau foram positivamente correlacionados nos animais na cota baixa e alta (Figura 7) e para as plantas na cota intermediária (Figura 8), justificadas pela já argumentada complementaridade das duas métricas analisadas.

Discussão

Os resultados corroboraram o padrão esperado para distribuição da riqueza e abundância de espécies em gradientes altitudinais, com consecutiva redução destes parâmetros com a elevação (Gentry 1988; Rahbek 1995; Lieberman *et al.* 1996; Grytnes & Vetaas 2002) de forma discreta para os beija-flores e mais expressivamente para as plantas. A maior parte das interações observadas na cota alta foi promovida por *Thalurania glaucopis*, também a espécie mais abundante nesta cota, seguida por *Clytolaema rubricauda*, responsável pelo maior número de interações observadas após a primeira. O grande número de interações observadas aliada aos valores de centralidade de grau observados para estas espécies, confere-lhes a condição de espécies chave nesta cota altitudinal. Este padrão difere do encontrado por Kaehler *et al.* (2005) para uma cota altitudinal similar, na qual *Phaethornis eurynome* foi a espécie promotora do maior número de interações. Esta espécie apresentou baixa abundância relativa e

número de registros de interações nas cotas alta e intermediária no presente trabalho. A sazonalidade local da espécie parece ser o principal fator, uma vez que esta é relativamente incomum em todos os meses, exceto abril. Isto é semelhante ao observado na cota baixa para *Ramphodon naevius*, cujas maiores abundâncias foram observadas nos meses de fevereiro e março.

O recurso floral mostrou-se distribuído de forma irregular temporalmente nas três cotas altitudinais e *Fuchsia regia* foi a única espécie que floresceu durante todo o período, embora não simultaneamente em todas as cotas, de forma a representar um importante recurso. A ocorrência de muitas espécies vegetais com períodos de floração curtos (ex. *Aechmea blumenvii*, *Hippeastrum aulicum*, *Vriesea carinata* e *Billbergia amoena*) deve aumentar a prevalência de interações raras, contribuindo para a observação de altas dependências e aumentos na especialização da rede na cota baixa. O padrão de floração observado, com mais espécies florescendo nos meses mais frios na cota alta, é distinto do padrão esperado, no qual regiões de maior altitude, nos períodos mais frios, possuem baixa quantidade ou ausência de espécies em floração (Whittaker & Niering 1975). Esta aparente incongruência pode ser justificada por diferenças na disponibilidade de luz nas três cotas no qual a cota baixa, por localizar-se numa região de vale, sofreria com o sombreamento nas primeiras horas do dia (em função da outra vertente do vale em sua porção frontal, leste) e também nas últimas horas do dia (pela incidência maior da luz na face oposta da montanha), conduzindo a um mais curto período de luminosidade nesta época do ano em relação às demais cotas. Além disto, características estruturais como a altura do dossel e densidade da vegetação, conduz a uma baixa luminosidade natural do ambiente de subosque (preferencial a espécies ornitófilas).

As redes de interação na RPPNPL apresentaram diferente nos tamanhos entre as cotas, como efeito, sobretudo da diminuição da riqueza de plantas com a elevação. Efeitos da amostragem como o tempo de observação em campo, tamanho da área amostral e duração do estudo podem ter afetado os resultados observados. Em um estudo de quatro anos com redes de polinização por insetos em vegetação mediterrânea na Grécia, Petanidou *et al.* (2008) encontraram diferenças entre os anos sobretudo na riqueza de animais, refletindo-se no tamanho e estrutura das redes, e alterações na conectância e aninhamento ao longo do tempo. No presente estudo o viés amostral está, neste caso, relacionado provavelmente às espécies de plantas encontradas, uma vez não serem raras comunidades de beija-flores com tamanho semelhante ao presente estudo (ver Snow & Teixeira 1982; Araujo & Sazima 2003; Abreu & Vieira 2004; Lara 2006; Leal *et al.* 2006; Machado *et al.* 2007; Machado 2009; Faria & Araujo 2010).

O alto valor de conectância em maior altitude poderia ser atribuído à baixa riqueza comunitária observada, principalmente de polinizadores, conduzindo a interações de maior intensidade entre os componentes dentro dessa rede. Este padrão de aumento da conectância com o aumento da altitude foi também encontrado por Ramos-Jiliberto *et al.* (2010), para redes de polinização por insetos em diferentes altitudes nos Andes chilenos (0,043 a 0,075), paralelamente Olesen & Jordano (2002) encontraram um padrão de diminuição da conectância com aumento da altitude. O aumento da conectância nas redes de interação com o aumento da altitude é provável função da diminuição da riqueza, esperada com a elevação (Gentry 1988; Rahbek 1995; Lieberman *et al.* 1996) e observado no presente estudo para as plantas e discretamente para os beija-flores. Os baixos valores de conectância nas cotas altitudinais baixa e intermediária podem ser consequência do número considerável de interações raras observadas nestas redes, como observado por redes de polinização por insetos em áreas

de restauração de áreas úmidas britânicas (0,18 e 0,37) (Forup *et al.* 2008). Além disto, o tamanho das redes talvez afete a conectância, pois os valores são semelhantes aos de redes de visitação floral (0,13-0,33) (Genini *et al.* 2010), cujo tamanho é comparável ao do presente estudo.

Redes mutualísticas que apresentam altos valores de conectância, como encontrado para a cota alta, quando apresentam baixa riqueza possuem grau médio relativamente elevado (Dunne *et al.* 2002) o que se traduz em maior número de interações entre todas as espécies dentro das redes. Além disto, a riqueza pode ainda afetar a estrutura da rede observada através dos efeitos de amostragem. Para espécies raras, muitas métricas podem ter interpretações tendenciosas. Por exemplo, espécies monotônicas (com apenas uma ligação observada), podem vir a ser erroneamente consideradas especialistas, inflando a estimativa da prevalência de especialização, aninhamento e assimetria das ligações (se estas espécies não estiverem associadas a parceiros exclusivos), reduzindo a conectância e diversidade de interações (Blüthgen *et al.* 2008). Interações mais especializadas, temporalmente breves, foram geradas pelo comportamento territorialista (ver Piratelli 1993; Mendonça & Anjos 2005; Freitas & Sazima, 2006; Jacobi & Antonini 2008; Temeles & Kress, 2010) de algumas espécies de beija-flores na defesa de recurso floral (ex. *Clytolaema rubricauda* em *Spirotheca rivieri*, *Inga* sp. e *Fuchsia regia* na cota intermediária). Este fato aliado à presença de espécies de plantas com curtos períodos de floração observadas nas três cotas, favorece o aparecimento de interações raras dentro das redes aumentando a especialização destas. Mesmo espécies que interagem com maior número de parceiros podem apresentar um índice de especialização relativamente alto, devido a uma baixa frequência em cada espécie, resultando na ausência de correlação observada entre os índices de especialização (d') e o grau das espécies para as cotas baixa e alta. Apenas na cota

intermediária o aumento do grau das espécies traduziu-se em aumento na generalidade, dada pelas correlações negativas encontradas entre o índice de especialização (d') e o grau para animais e plantas na, conforme esperado (Bascompte & Jordano, 2007).

Os maiores valores de dependências mútuas observados na cota alta seguida pela intermediária e baixa, respectivamente, corroboram a hipótese do aumento nas dependências mútuas com o aumento da altitude e redução na riqueza (Bascompte *et al.* 2006). O maior número de dependências de alta assimetria observado para as cotas baixa (19) e intermediária (13) é produto de uma maior quantidade de interações raras, provocadas por espécies de plantas com curtos períodos de floração (*Ipomea* sp, *Aechmea blumnavii*, *Hippeastrum aulicum*, *Vriesea carinata* e *Billbergia amoena* na cota alta e *Heliconia farinosa*, *Justicia brasiliana*, *Vriesea altodaserrae*, *Aegiphila obducta* e *Spirotheca rivieri*), aliado a baixa abundancia relativa de alguns beija-flores (*Ramphodon naevius*, *Amazilia versicolor* e *Amazilia fimbriata*), onde, de forma semelhante ao observado na cota alta, as espécies vegetais dependem mais de seus polinizadores do que o inverso.

Aparentemente, a maior dependência está associada a uma baixa riqueza comunitária, evidenciando que em tal situação, como compensação, as espécies tendem a interagir fortemente entre si dentro da rede, favorecendo a generalidade. Espécies de plantas com curtos períodos de floração aliado a baixa abundancia relativa e sazonalidade de algumas espécies de beija-flores gerando um número considerável de interações raras, conduziram ao aparecimento do valor máximo de dependência (1,000) para plantas em todas as cotas. Para os beija-flores especialmente nas cotas alta e intermediária os valores máximos de dependência, quando presentes, são reflexo de suas abundâncias relativas. A abundância pode ser o fator preponderante na estrutura de assimetria em algumas redes mutualísticas (Vázquez *et al.* 2007) ainda que fatores

como correspondência fenológica e dos atributos entre os pares também sejam apontados como determinantes de tal padrão (Jordano *et al.* 2003, Stang *et al.* 2006, Stang *et al.* 2007). A predominância das interações fracas, ou seja, com baixos valores de dependência, resulta em uma maior persistência e estabilidade da rede, tamponando a transmissão de perturbações através de toda a comunidade (Bascompte & Jordano 2007).

O papel central exercido por *Thalurania glaucopis* em todas as cotas sugere que para esta comunidade este beija-flor funcione como polinizador chave. Nas cotas intermediária e baixa, este papel é compartilhado com *Clytolaema rubricauda* e *Phaethornis eurynome* e é provável função de suas abundâncias relativas nestas cotas. É de conhecimento que a abundância relativa exerce efeitos diretos na estrutura das redes de interação e suas distribuições de especialização ou generalização (ver Vázquez *et al.* 2005; Vázquez *et al.* 2007) de forma que espécies abundantes tendem a ter maior número de interações (Vázquez *et al.* 2005) e centralidade de grau maior (Sazima *et al.* 2010). Na cota alta *Aechmea cylindrata*, *Fuchsia regia* e *Nematanthus australis* aparecem como recursos florais chave, sendo que neste caso, além do efeito da abundância dos indivíduos, suas representatividades nas interações parece estar mais relacionadas aos períodos de florações mais longos em relação às demais espécies na rede.

Os resultados obtidos para a especialização das redes corroboram a hipótese de que estas seriam mais especializadas em menores altitudes, em função de sua maior riqueza que favorece a presença de espécies raras ou especialistas, como observado Blüthgen *et al.* (2006). Em altitudes elevadas, o número relativo de plantas generalistas tende a diminuir em virtude de uma diminuição do número de visitantes potenciais, enquanto que nos animais há uma tendência em haver aumento destes (Ramos-Jiliberto

et al. 2010). Nenhuma das redes de interação apresentou aninhamento, característica comum a redes de tamanho pequeno (Bascompte *et al.* 2003; Genini *et al.* 2010).

A ausência de correlação entre o índice de especialização (d') e a força das espécies de animais em todas as cotas, deve-se, possivelmente, pela tendência a generalização por parte destes. As correlações positivas entre o índice de especialização e a força das espécies de plantas observadas para as cotas baixa e alta, suportam a idéia do papel central de algumas espécies de plantas como recurso sazonal (ex *Fuchsia regia* e *Aechmea cylindrata* na cota alta), ou prevalência de interações raras provocadas por espécies com baixas abundâncias ou de eventos breves de floração (ex *Billbergia amoena* e *Aechmea blumenvii* na cota baixa), pois este conjunto de espécies com pequenas dependências podem se refletir na elevada força das espécies, de forma que uma relação positiva com o índice de especialização (d') pode ser esperada, uma vez que estas dependências advinham de uma única espécie ou duas.

As correlações positivas entre a força e o grau das espécies observadas para os animais nas cotas baixa e alta e para plantas na cota intermediária são semelhantes aos encontrados por Aizen *et al.* (2008) e Bascompte *et al.* (2006), padrão justificado pela complementaridade das duas métricas, sendo a força uma extensão quantitativa do grau (Bascompte & Jordano 2007). Espécies com altos graus e força podem desempenhar o papel central em redes mutualísticas, através da prevalência de suas interações, como é o caso dos polinizadores *Thalurania glaucopis* e *Phaethornis eurynome* na cota baixa e *Clytolaema rubricauda* e *Thalurania glaucopis* nas cotas alta e intermediária. Este mesmo padrão observado para *Ipomea* sp e *Fuchsia regia* para plantas na cota baixa e *Fuchsia regia* na cota intermediária e também na alta juntamente com *Aechmea cylindrata*, é determinado por uma disponibilidade sazonal destas espécies como recurso preferencial em suas respectivas cotas.

As interações planta-beija-flor da RPPNPL resultaram em uma rede pequena, acentuada pelo empobrecimento da riqueza em virtude dos efeitos altitudinais, especialmente para as plantas. O maior número de interações raras observadas na cota baixa, e menor abundância relativa de algumas espécies de polinizadores na cota alta gerou valores de especialização das redes maiores na cota mais baixa seguido pela cota mais alta. Nenhuma métrica ao nível de espécie, grau, força e d' , foi afetada pela altitude. *Thalurania glaucopis* foi ser considerada a espécie chave nas três cotas. A abundância relativa das espécies, territorialidade e períodos de floração curtos resultaram em interações consideradas especializadas.

Agradecimentos

A Andrea Araújo e James Roper pelos comentários durante a banca de dissertação, a Valentim Camilo Casett, proprietário da RPPN Prima Luna, pela permissão concedida para as atividades realizadas, aos biólogos e amigos Evair Legal, Tiago Cadorin, Joana Zunino, Josias Alan Rezini e Alexandre Tamanini pela ajuda em campo, a Tiago Cadorin e Evair Legal pela ajuda nas identificações das plantas, a Leandro Corrêa pelo auxílio com o software R e Marcos Ricardo Bornschein por sugestões ao manuscrito. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão de Bolsa Mestrado para GK e ao Laboratório de Ecologia Vegetal da UFPR por concessão de materiais.

Referências

- Abreu, C. R. M., & Vieira, M. F. (2004) Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. *Lundiana* **5**, 129-134.
- Aizen M. A., Morales, C. L. & Morales, J. M. (2008) Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol* **6**, 396-403.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* **117**, 1227-1239.
- Araujo, A. C. & Sazima, M. (2003) The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* **198**, 427–435.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* **38**, 567-593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100**, 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J. M. (2006) Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science* **312**, 431-433.
- Blake J. G. & B. A. Loiselle (2000) Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* **117**, 663-686.
- Bleiweiss, R. (1998) Origin of hummingbird faunas. *Biol. Journ. of the Linn. Soc.* **65**, 77-97.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* **6**, 9.

- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P. & Menzel, F. (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* **89**, 3387–3399.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. (2000) Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* **32**, 824-841.
- Canela, M. B. F. & Sazima, M. (2003) *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil *Ann. of Bot.* **92**, 731-737.
- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO) Lista das aves do Brasil (2009), disponível em www.cbro.org.br (acesso em 08/10/2009).
- Cotton, P. A. (2007) Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* **149**, 135–142.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & Martinez, N. D. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* **5**, 558–567.
- Faegri, K. & Van Der Pijl, L. (1978) The principles of pollination ecology. – Pergamon Press, Oxford.
- Faria, R. R. & Araujo, A. C. (2010) Flowering phenology and pollination of ornithophilous species in two habitats of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *An. da Acad. Bras. de Ciênc.* **82**, 843-855.
- 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**, 001-007.
- Forup, M. L. & Memmott J. (2005) The restoration of plant–pollinator interactions in Hay Meadows. *Restor. Ecol.* **13**, 265–274.

- Forup, M. L., Henson, K. S. E., Craze, P. G. & Memmott J. (2008) The restoration of ecological interactions: plant–pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journ. of Appl. Ecol.* **45**, 742–752.
- Freitas, L. & Sazima, M. (2006) Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **93**, 465–516.
- Genini, J., Morellato, L. P. C., Paulo R. Guimarães Jr, P. R. & Olesen, J. M. (2010) Cheaters in mutualism networks. *Ecol. Lett.*, doi: 10.1098/rsbl.2009.1021.
- Gentry, A. H (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **75**, 1–34.
- Grytnes, J. A. & Vetaas, O. R. (2002) Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The Amer. Natur.* **159**, 294–304.
- Guimarães, P. R. & Guimarães, P. (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Modell. and Soft.* **21**, 1512–1513.
- Jacobi, C. M. & Antonini, Y. (2008) Pollinators and defense of *Stachytarpheta glabra* (Verbenaceae) nectar resources by the hummingbird *Colibri serrirostris* (Trochilidae) on ironstone outcrops in south-east Brazil. *Journ. of Trop. Ecol.* **24**, 301–308.
- Jacobi, C. M. & Del Sarto, M. C. L. (2007) Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil. *Acta Bot. Bras.* **21**, 325–333.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The Amer. Natur.* **5**, 657–677.

- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecol. Lett.* **6**, 69–81.
- Kaehler, M., Varassin, I. G. & Goldenberg, R. (2005) Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Rev. Brasil. Bot.* **28**, 219-228.
- Kessler, M. & Krömer, T. (2000) Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of andean forests in Bolivia. *Plant Biol.* **2**, 659-669.
- Köppen, W.P. (1948) *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. México, Fondo de Cultura Económica.
- Krömer, T., Kessler, M. & Herzog, S. K. (2006) Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* **38**, 183–195.
- Lara, C. (2006) Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* **13**, 23-29.
- Leal, F. C., Lopes, A. V. & Machado, I. C. (2006) Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Rev. Brasil. Bot.* **29**, 379-389.
- Leite, A. V. & Machado, I. C. (2007) Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinizadores de duas espécies simpátricas de Marantaceae em um fragmento de Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil *Rev. Brasil. Bot.* **30**, 221-231.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, And G. S. Hartshorn (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journ. of Ecol.* **84**, 137–152.

- Machado, C. G., Coelho, A. G., Santana, C. S. & Rodrigues, M. (2007) Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. *Rev. Bras. de Ornit.* **15**, 267-279.
- Machado, C. G. (2009) Beija-flores e seus recursos florais em uma área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Zoologia* **26**: 255-265.
- Martínez, O. & Rechberger, J. (2007) Características de la avifauna en un gradiente altitudinal de un bosque nublado andino en La Paz, Bolivia *Rev. Peru. Biol.* **14**, 225-236.
- Mendonça, L. B. & Anjos, L. (2005) Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. *Rev. Bras. de Zool.* **22**, 51–59.
- Navarro, A.G. (1992) Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *The Condor* **94**, 29-39.
- Olesen, J. M. & Jordano, P. (2002) Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology* **83**, 2416–2424.
- Piacentini, V. Q. & Varassin, I. G. (2007) Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journ. of Trop. Ecol.* **23**, 663–671.
- Piratelli, A. J. (1993) Comportamento alimentar de beija-flores em flores de *Inga* spp (Leguminosae, Mimosoidae) e *Jacaratia spinosa* (Caricaceae) em um fragmento florestal do sudeste brasileiro. *Ipef* **46**, 43-51.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P. & Pantis, J. D. (2008) Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization *Ecol. Lett.*, **11**, 564–575.

- R Development Core Team (2010) R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, disponível em <http://www.R-project.org>.
- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**, 200-205.
- Ramos-Jiliberto, R., Domínguez, D., Espinoza, C., López, G., Valdovinos, F.S., Bustamante, R.O. & Medel, R. (2009) Topological change of Andean plant-pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecol. Complex.* **1**, 86–90.
- Rocca, M. A. & Sazima, M. (2008) Ornithophilous canopy species in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. *Journ. of Field Ornit.* **79**, 130–137.
- Sazima, C., Guimarães-Jr, P. R., Reis, S. F. & Sazima, I. (2010) What makes a species central in a cleaning mutualism network? *Oikos* **119**, 1319–1325.
- Sick, H. (1997) Ornitologia Brasileira. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Snow, D. W. & Teixeira, D. L. (1982) Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journ. für Ornit.* **123**, 446–450.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. (1986) Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Horn.* **12**, 286-296.
- Stang M., Klinkhamer P. G. L., Meijden E. V. D. (2006) Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* **112**: 111-121.
- Stang, M., Klinkhamer, P. G. L. & Meijden, E. V. D. (2007) Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia* **151**, 442–453.

- Stang, M., Klinkhamer, P. G. L., Waser, N. M., Stang, I. & Meijden E. V. D. (2009) Size-specific interaction patterns and size matching in a plant–pollinator interaction webs. *Ann. of Bot.* **103**, 1459–1469.
- Temeles, E. J. & Kress, W. J. (2010) Mate choice and mate competition by a tropical hummingbird at a floral resource. *Proc. R. Soc. B* **277**, 1607–1613.
- Terborgh, J. (1977) Bird species diversity on an andean elevational gradient. *Ecology* **58**, 1007-1019.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N. P. (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Ann. of Bot.* **103**, 1445–1457.
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* **116**, 1120-1127.
- Vázquez, D. P., Poulin, R., Boris R. Krasnov, B. R. & Shenbrot, G. I (2005) Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. *J. Anim. Ecol.* **74**, 946–955.
- Whittaker, R. H. & Niering, W. A. (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology* **56**: 771-790.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice–Hall International Inc., New Jersey.

Tabela 1. Número de registros mensais de beija-flores nas três cotas altitudinais.

Espécie	Cota	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
<i>Clytolaema rubricauda</i>	Baixa	0	5	6	8	0	0	0	0	0	0	0	0	19
(Boddaert, 1783)	Interm.	7	11	3	5	4	11	11	4	1	3	1	0	61
	Alta	2	17	5	2	2	5	2	2	3	4	1	1	46
<i>Phaethornis eurynome</i>	Baixa	2	13	22	55	4	2	4	2	1	6	3	5	119
(Lesson, 1832)	Interm.	0	0	3	1	1	6	4	6	2	0	3	3	29
	Alta	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	1	5
<i>Ramphodon naevius</i>	Baixa	0	18	18	2	0	0	0	0	0	0	0	0	38
(Dumont, 1818)	Interm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Alta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amazilia versicolor</i>	Baixa	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
(Vieillot, 1818)	Interm.	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	Alta	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Amazilia fimbriata</i>	Baixa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
(Gmelin, 1788)	Interm.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	Alta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thalurania glaucopis</i>	Baixa	1	9	5	10	3	1	1	2	3	7	6	4	52
(Gmelin, 1788)	Interm.	0	2	5	5	2	5	5	4	2	5	9	0	44
	Alta	0	7	14	19	5	8	14	8	2	3	1	2	83
<i>Stephanoxis lalandi</i>	Baixa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(Vieillot, 1818)	Interm.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Alta	0	0	0	2	0	0	1	0	0	4	0	0	7

Tabela 1. Dependência dos polinizadores pelas plantas (d_{ji}^A) e das plantas pelos polinizadores (d_{ij}^P) na cota altitudinal baixa (± 350 a ± 600 m). As forças das plantas (FP) e dos animais (FA) estão indicadas nas bordas.

d_{ji}^A	<i>T. glaucopis</i>	<i>P. eurynome</i>	<i>A. versicolor</i>	<i>C. rubricauda</i>	<i>R. naevius</i>	<i>A. fimbriata</i>	FP
d_{ij}^P	(Gmelin, 1788)	(Lesson, 1832)	(Vieillot, 1818)	(Boddaert, 1783)	(Dumont, 1818)	(Gmelin, 1788)	
<i>H. farinosa</i>	0,185	0,007	-	-	-	-	
Raddi	0,971	0,029	-	-	-	-	0,19
<i>J. carnea</i> Lindl.	0,022	0,007	-	-	-	-	
	0,800	0,200	-	-	-	-	0,03
<i>Ipomea</i> sp.	0,039	-	0,333	-	-	0,350	
	0,467	-	0,067	-	-	0,467	0,72
<i>F. regia</i> (Vell.)	0,354	-	-	0,950	-	-	
Munz	0,232	-	-	0,767	-	-	1,30
<i>H. coronarium</i> J.	-	-	0,667	-	-	-	
König	-	-	1,000	-	-	-	0,67
<i>V. vagans</i>	0,022	-	-	0,018	0,500	-	
(L.B.Sm.)	0,444	-	-	0,444	0,111	-	
L.B.Sm.							0,54
<i>P. suterella</i> Mull.	0,180	-	-	-	-	-	
Arg.	1,000	-	-	-	-	-	0,18
<i>N. inocentii</i>	-	0,121	-	-	-	-	
Lemaire	-	1,000	-	-	-	-	0,12
<i>V. incurvata</i>	-	-	-	-	0,500	-	
Gaudichaud	-	-	-	-	1,000	-	0,50
V.	-	-	-	0,005	-	-	
<i>erythroductylon</i>	-	-	-	1,000	-	-	0,00
Morren ex Mez							
<i>A. blumenavii</i>	0,006	0,050	-	-	-	-	
Reitz	0,125	0,875	-	-	-	-	0,06
<i>H. aulicum</i>	0,017	0,229	-	-	-	-	
Herb.	0,086	0,914	-	-	-	-	0,25

<i>N. australis</i>	0,146	-	-	0,027	-	-	
Chautems	0,813	-	-	0,188	-	-	0,17
<i>J. brasiliانا</i>	-	0,507	-	-	-	-	
Roth.	-	1,000	-	-	-	-	0,51
<i>V. carinata</i>	-	0,021	-	-	-	-	
Wawra	-	1,000	-	-	-	-	0,02
<i>B. amoena</i>	-	0,043	-	-	-	-	
(Lodd.) Lindl.	-	1,000	-	-	-	-	0,04
<i>S. douglasii</i>	-	0,014	-	-	-	0,650	
(Lindl.)	-	0,133	-	-	-	0,867	0,66
Chautems							
<i>Tillandsia sp</i>	0,028	-	-	-	-	-	
	1,000	-	-	-	-	-	0,03
FA	5,94	6,15	1,07	2,40	1,11	1,33	

Tabela 2. Dependência dos polinizadores pelas plantas (d_{ji}^A) e das plantas pelos polinizadores (d_{ij}^P) na cota altitudinal intermediária (± 600 m a ± 850 m). As forças das plantas (FP) e dos animais (FA) estão indicadas nas bordas.

d_{ji}^A	<i>C. rubricauda</i>	<i>A. versicolor</i>	<i>T. glaucopsis</i>	<i>P. eurynome</i>	FP
d_{ij}^P	(Boddaert, 1783)	(Vieillot, 1818)	(Gmelin, 1788)	(Lesson, 1832)	
<i>F. regia</i> (Vell.) Munz	0,395	-	0,702	-	1,10
	0,661	-	0,339	-	
<i>V. altodaserrae</i> L.B.Sm.	0,004	1,000	-	-	1,00
	0,600	0,400	-	-	
<i>N. inocentii</i> Lemaire	-	-	-	0,061	0,06
	-	-	-	1,000	
<i>Inga</i> sp.	0,270	-	0,107	-	0,38
	0,897	-	0,103	-	
<i>N. australis</i> Chautems	0,004	-	0,022	-	0,03
	0,375	-	0,625	-	
<i>A. obducta</i> Vell.	-	-	0,129	0,061	0,73
	-	-	0,592	0,408	
<i>V. incurvata</i>	-	-	-	0,152	0,15
Gaudichaud	-	-	-	1,000	
<i>S. rivieri</i> (Decne.) Ulbr.	0,327	-	0,027	-	0,35
	0,977	-	0,023	-	
<i>J. carnea</i> Lindl.	-	-	-	0,182	0,18
	-	-	-	1,000	
<i>H. farinosa</i> Raddi	-	-	0,013	-	0,01
	-	-	1,000	-	
FA	3,51	0,40	2,68	3,41	

Tabela 3. Dependência dos polinizadores pelas plantas (d_{ji}^A) e das plantas pelos polinizadores (d_{ij}^P) na cota altitudinal alta (± 850 m a ± 1100 m). As forças das plantas (FP) e dos animais (FA) estão indicadas nas bordas.

d_{ji}^A	<i>C. rubricauda</i>	<i>T. glaucopis</i>	<i>S. lalandi</i>	<i>A. versicolor</i>	FP
d_{ij}^P	(Boddaert, 1783)	(Gmelin, 1788)	(Viellot, 1818)	(Viellot, 1818)	
<i>F. regia</i> (Vell.)	0,931	0,676	0,032	-	1,64
Munz	0,500	0,488	0,012	-	
<i>V. altodaserrae</i>	0,011	0,010	-	-	0,02
L.B.Sm.	0,444	0,556	-	-	
<i>N. australis</i>	0,028	0,226	0,044	-	0,30
Chautems	0,076	0,840	0,084	-	
<i>N. inocentii</i>	-	0,002	-	-	0,00
Lemaire	-	1,000	-	-	
<i>A. obducta</i> Vell.	0,017	-	-	-	0,02
	1,000	-	-	-	
<i>A. cylindrata</i>	0,014	0,086	0,257	1,000	1,36
Lindm.	0,037	0,313	0,478	0,172	
<i>G. brasiliensis</i>	-	-	0,667	-	0,67
(Spreng.) Meisn.	-	-	1,000	-	
FA	2,06	3,20	1,57	0,17	

Tabela 5. Centralidade do grau das espécies de beija-flores nas três cotas altitudinais.

Espécie	Cotas		
	baixa	intermediária	alta
<i>Clytolaema rubricauda</i> (Boddaert, 1783)	0,17	0,38	0,50
<i>Phaethornis eurynome</i> (Lesson, 1832)	0,39	0,31	-
<i>Ramphodon naevius</i> (Dumont, 1818)	0,09	-	-
<i>Amazilia versicolor</i> (Vieillot, 1818)	0,09	0,08	0,10
<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin, 1788)	0,09	-	-
<i>Thalurania glaucopis</i> (Gmelin, 1788)	0,43	0,46	0,50
<i>Stephanoxis lalandi</i> (Vieillot, 1818)	-	-	0,40

Tabela 6. Centralidade do grau das espécies de plantas nas três cotas altitudinais.

Espécie	baixa	Cotas intermediária	alta
<i>Heliconia farinosa</i>			
Raddi	0,09	0,08	-
<i>Justicia carnea</i> Lindl.	0,09	0,08	-
<i>Ipomea</i> sp.	0,13	-	-
<i>Fuchsia regia</i> (Vell.)			
Munz	0,09	0,15	0,30
<i>Hedychium coronarium</i>			
J. König	0,04	-	-
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.)			
L.B.Sm.	0,13	-	-
<i>Psychotria suterella</i> Mull.			
Arg.	0,04	-	-
<i>Nidularium innocentii</i>			
Lemaire	0,04	0,08	0,10
<i>Vriesea incurvata</i>			
Gaudichaud	0,04	0,08	-
<i>Vriesea erythrodactylon</i>			
Morren ex Mez	0,04	-	-
<i>Aechmea blumenavii</i>			
Reitz	0,09	-	-
<i>Hippeastrum aulicum</i>			
Herb.	0,09	-	-
<i>Nematanthus australis</i>			
Chautems	0,09	0,15	0,30
<i>Justicia brasiliiana</i> Roth.	0,04	-	-
<i>Vriesea carinata</i> Wawra	0,04	-	-
<i>Billbergia amoena</i>			
(Lodd.) Lindl.	0,04	-	-
<i>Sinningia douglasii</i>			
(Lindl.) Chautems	0,09	-	-

<i>Tillandsia sp.</i>	0,04	-	-
<i>Vriesea altodaserrae</i>			
L.B.Sm	-	0,15	0,20
<i>Inga sp.</i>	-	0,15	-
<i>Aegiphila obducta</i> Vell.	-	0,15	0,10
<i>Spirotheca rivieri</i>			
(Decne.) Ulbr.	-	0,15	-
<i>Aechmea cylindrata</i>			
Lindm.	-	-	0,40
<i>Gaylussacia brasiliensis</i>			
(Spreng.) Meisn.	-	-	0,10

Espécie	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Heliconia farinosa</i> Raddi	■	■	■							■	■	■
<i>Justicia carnea</i> Lindl.										■	■	■
<i>Ipomea</i> sp.		■										
<i>Fuchsia regia</i> (Vell.) Munz	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Hedychium coronarium</i> J. König	■	■										
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.		■	■									
<i>Psychotria suterella</i> Mull. Arg.		■	■									
<i>Nidularium inocentii</i> Lemaire												
<i>Vriesea incurvata</i> Gaudichaud	■	■							■	■	■	■
<i>Vriesea erythrodactylon</i> Morren ex Mez	■	■	■	■								
<i>Aechmea blumenavii</i> Reitz				■								
<i>Hippeastrum aulicum</i> Herb.				■								
<i>Nematanthus australis</i> Chautems		■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Justicia brasiliana</i> Roth.				■	■	■	■	■	■			
<i>Vriesea carinata</i> Wawra					■							
<i>Billbergia amoena</i> (Lodd.) Lindl.					■							
<i>Sinningia douglasii</i> (Lindl.) Chautems										■	■	■
<i>Tillandsia</i> sp.										■	■	■
<i>Vriesea altodaserrae</i> L.B.Sm	■	■										
<i>Inga</i> sp.					■	■						
<i>Aegiphila obducta</i> Vell.						■	■					
<i>Spirotheca rivieri</i> (Decne.) Ulbr.								■				
<i>Aechmea cylindrata</i> Lindm.								■	■	■	■	■
<i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Spreng.) Meisn.										■	■	■

Total	6	10	6	5	6	4	4	5	4	9	7	6
-------	---	----	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Fig. 1

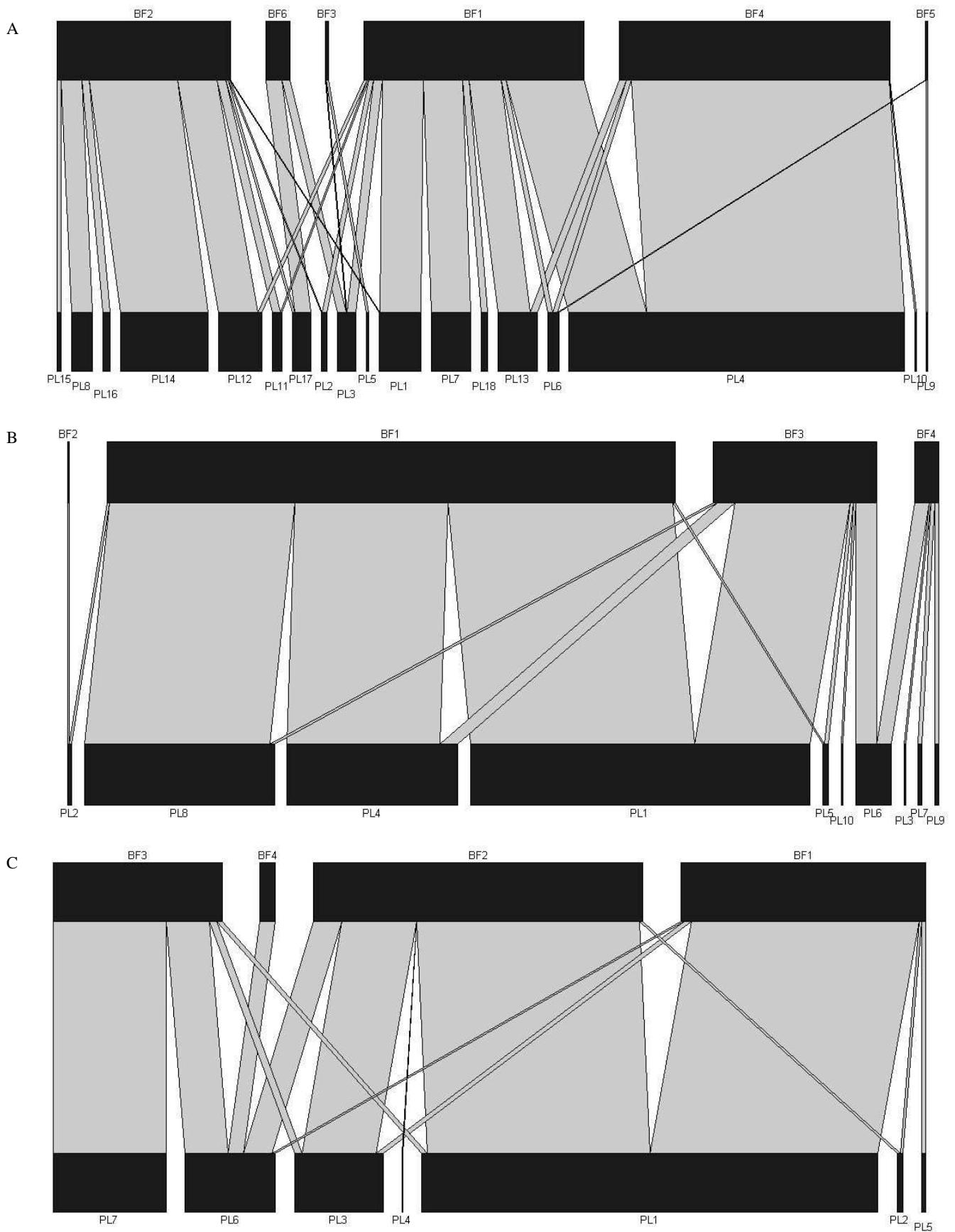


Fig. 2

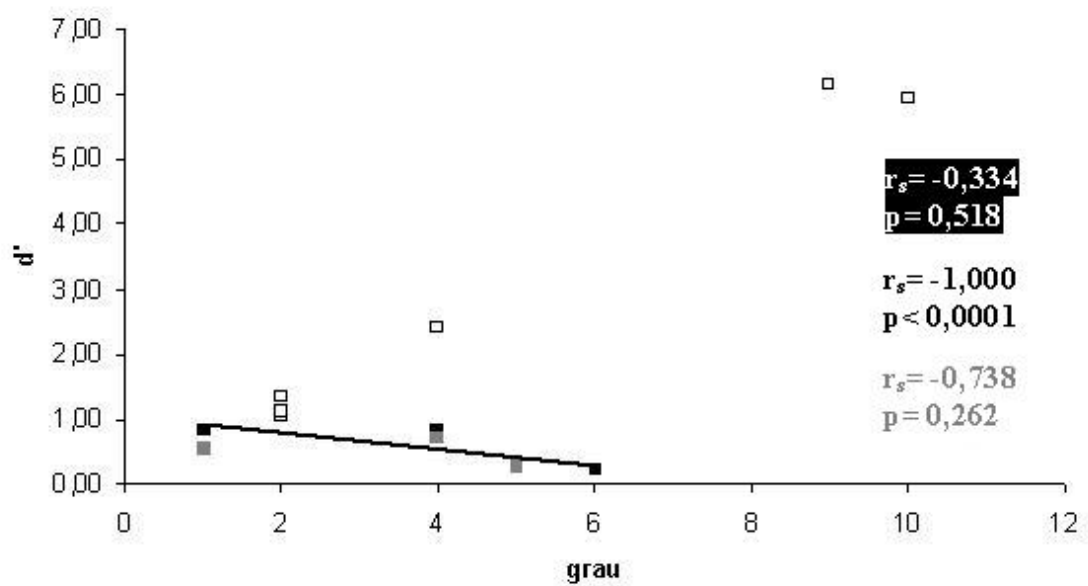


Fig. 3

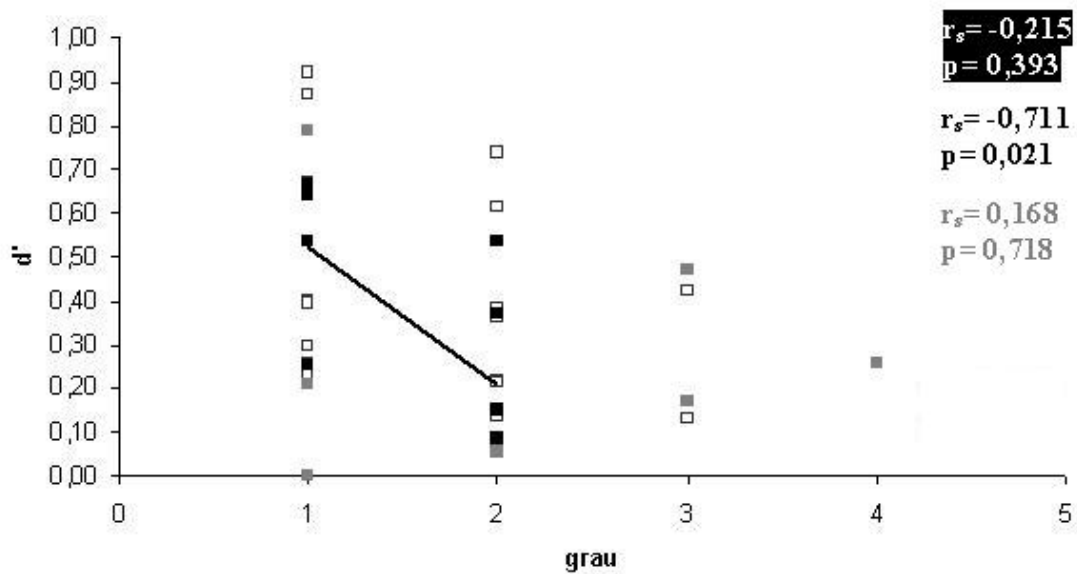


Fig. 4

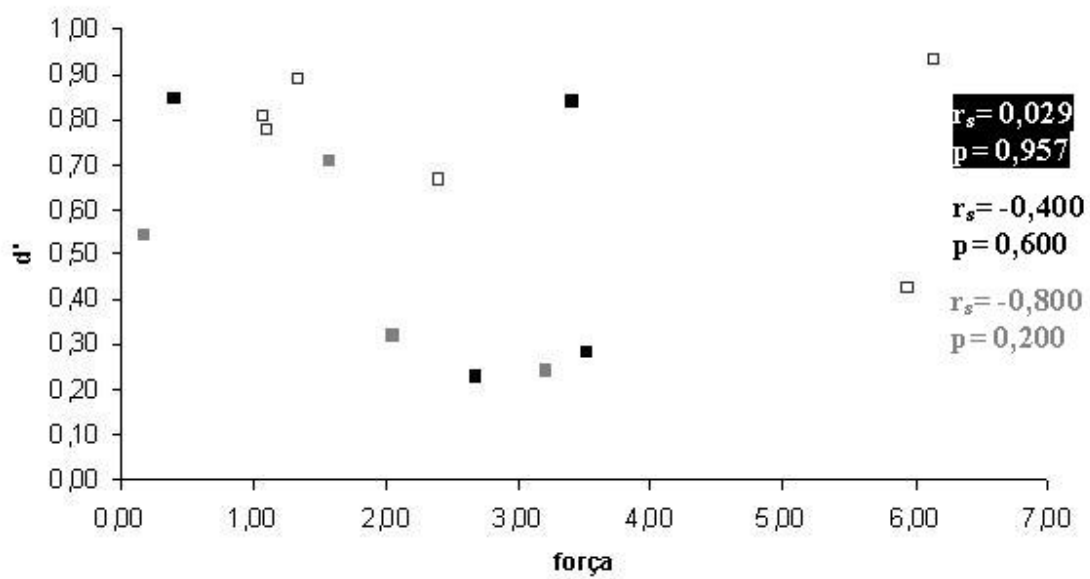


Fig. 5

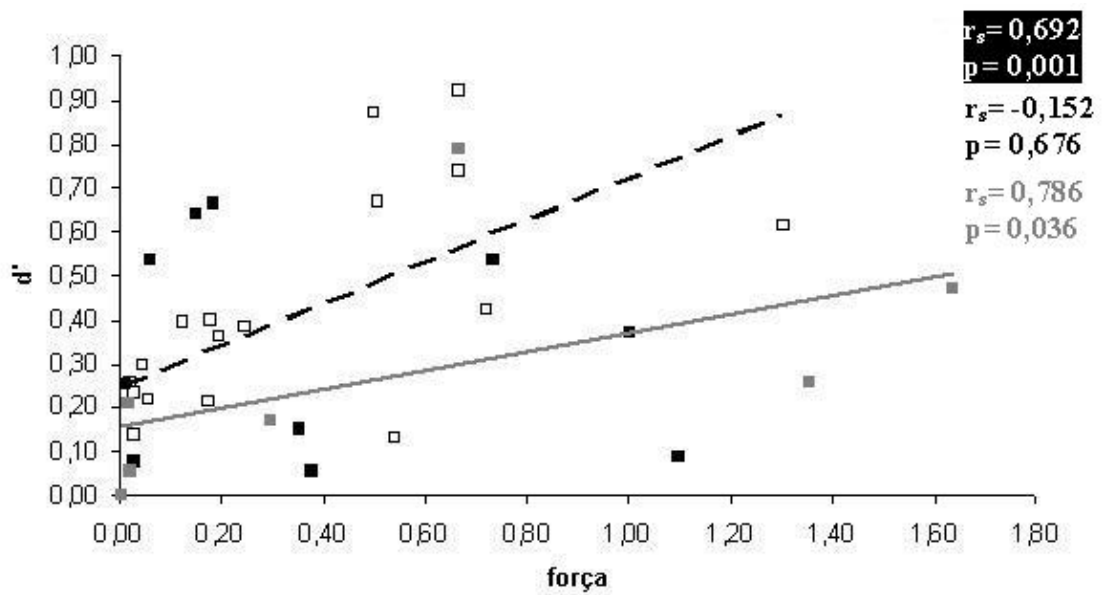


Fig. 6

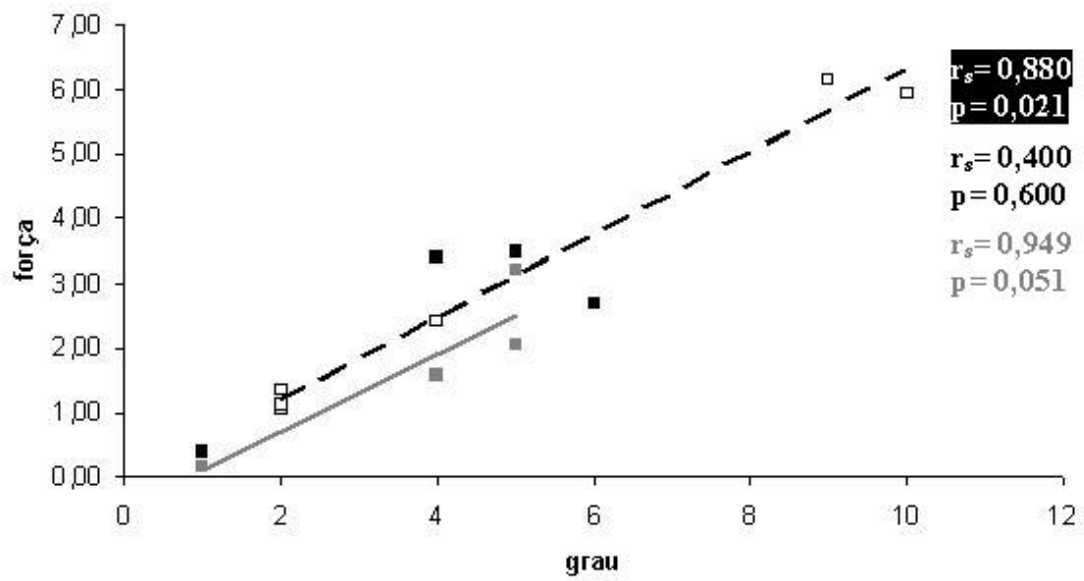


Fig. 7

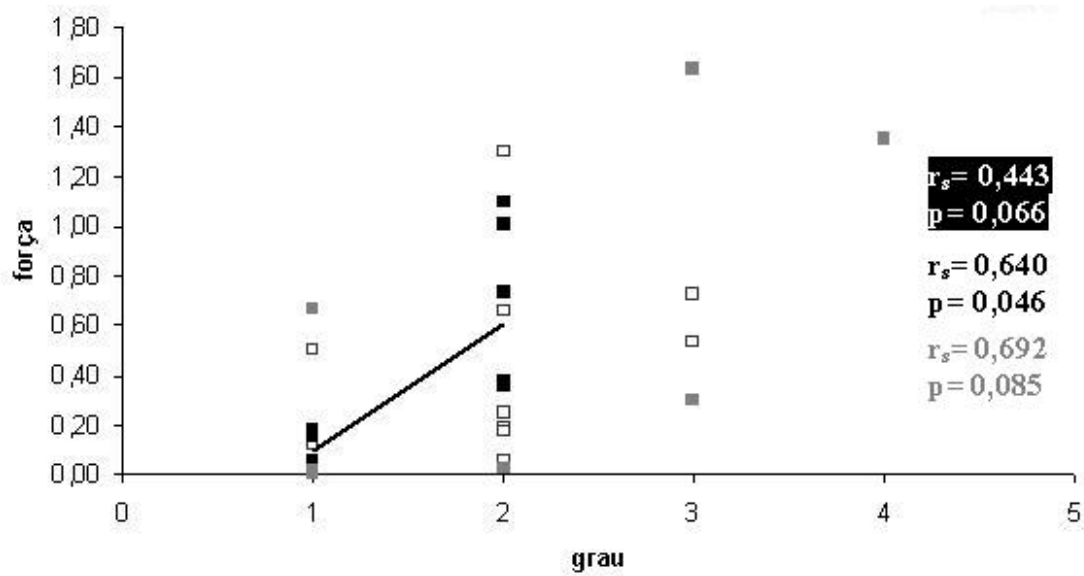


Fig. 8

Legenda das Figs.:

Fig 1. Períodos de floração das plantas encontradas em cada cota altitudinal: cinza com borda negra = cota baixa; preto = cota intermediária; cinza puro = cota alta.

Fig 2. Rede de interações planta-beija-flores nas três cotas altitudinais. Baixa: 1A, beija-flores: **BF1**= *Thalurania glaucopis* (Gmelin, 1788),

BF2= *Phaethornis eurynome* (Lesson, 1832), **BF3** = *Amazilia versicolor* (Vieillot, 1818),

BF4= *Clytolaema rubricauda* (Boddaert, 1783), **BF5**= *Ramphodon naevius* (Dumont, 1818),

BF6= *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788). plantas: **PL1**= *Heliconia farinosa* Raddi,

PL2= *Justicia carnea* Lindl.,

PL3= *Ipomea* sp., **PL4**= *Fuchsia regia* (Vell.) Munz, **PL5**= *Hedychium coronarium* J.Koenig,

PL6= *Vriesea vagans* (L.B.Sm.) L.B.Sm., **PL7**= *Psychotria suterella* Müll.Arg., **PL8**= *Nidularium innocentii* Lem.,

PL9= *Vriesea incurvata* Gaudichaud, **PL10**= *Vriesea erythrodactylon* E.Morren,

PL11= *Aechmea blumenavii* Reitz,

PL12= *Hippeastrum aulicum* Herb., **PL13**= *Nematanthus australis* Chautems, **PL14**= *Justicia brasiliana* Roth,

PL15= *Vriesea carinata* Wawra, **PL 16**= *Billbergia amoena* (Lodd.) Lindl., **PL 17**=

Sinningia douglasii (Lindl.) Chautems, **PL 18** = *Tillandsia* sp.; intermediária: 1B, beija-flores: **BF1** = *Clytolaema rubricauda* (Boddaert, 1783),

BF2 = *Amazilia versicolor* (Vieillot, 1818), **BF3** = *Thalurania glaucopis* (Gmelin, 1788), **BF4** = *Phaethornis eurynome* (Lesson, 1832); plantas: **PL1** = *Fuchsia regia* (Vell.) Munz, **PL2** = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.,

PL3 = *Nidularium innocentii* Lem., **PL4** = *Inga* sp. , **PL5** = *Nematanthus australis* Chautems, **PL6** = *Aegiphila obducta* Vell., **PL7** = *Vriesea incurvata* Gaudichaud, **PL8**

= *Spirotheca rivieri* (Decne.) Ulbr., **PL9** = *Justicia carnea* Lindl., **PL10** = *Heliconia farinosa* Raddi; alta 1C, beija flores: **BF1** = *Clytolaema rubricauda* (Boddaert, 1783),

BF2 = *Thalurania glaucopis* (Gmelin, 1788), **BF3** = *Stephanoxis lalandi* (Vieillot, 1818), **BF4** = *Amazilia versicolor* (Vieillot, 1818); plantas: **PL1** = *Fuchsia regia* (Vell.) Munz, **PL2** = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm., **PL3** = *Nematanthus australis* Chautems,

PL4 = *Nidularium innocentii* Lem., **PL5** = *Aegiphila obducta* Vell.,

PL6 = *Aechmea cylindrata* Lindm., **PL7** = *Gaylussacia brasiliensis* (Spreng.) Meisn.

Fig 3. Correlações entre o índice de especialização (d') e o grau em animais na cota

baixa (± 350 a ± 600 m), em vermelho; intermediária (± 600 a ± 850 m), em preto e na alta (± 850 a ± 1100 m) em azul.

Fig 4. Correlações entre o índice de especialização (d') e o grau em plantas na cota baixa (± 350 a ± 600 m), pontos em branco borda preta, linha tracejada; intermediária (± 600 a ± 850 m), em preto e na alta (± 850 a ± 1100 m) em cinza.

Fig 5. Correlações entre o índice de especialização (d') e a força das espécies em animais na cota baixa (± 350 a ± 600 m), pontos em branco borda preta, linha tracejada; intermediária (± 600 a ± 850 m), em preto e na alta (± 850 a ± 1100 m) em cinza.

Fig 6. Correlações entre o índice de especialização (d') e a força das espécies em plantas na cota baixa (± 350 a ± 600 m), pontos em branco borda preta, linha tracejada; intermediária (± 600 a ± 850 m), em preto e na alta (± 850 a ± 1100 m) em cinza.

Fig 7. Correlações entre a força das espécies e o grau em animais na cota baixa (± 350 a ± 600 m), pontos em branco borda preta, linha tracejada; intermediária (± 600 a ± 850 m), em preto e na alta (± 850 a ± 1100 m) em cinza.

Fig 8. Correlações entre a força das espécies e o grau em plantas na cota baixa (± 350 a ± 600 m), pontos em branco borda preta, linha tracejada; intermediária (± 600 a ± 850 m), em preto e na alta (± 850 a ± 1100 m) em cinza.