

TIAGO SIMÕES MALUCELLI

FATORES ENVOLVIDOS NA ESTRUTURAÇÃO DAS REDES DE  
POLINIZAÇÃO BEIJA-FLOR-PLANTA EM UM GRADIENTE  
SUCESSIONAL

Dissertação apresentada como requisito parcial à  
obtenção do título de Mestre em Ecologia e  
Conservação, no Curso de Pós-Graduação em  
Ecologia e Conservação, Setor de Ciências  
Biológicas, Universidade Federal do Paraná

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Isabela Galarda Varassin

CURITIBA

2014



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 Simões Malucelli** 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, 19 de fevereiro de 2014.

BANCA EXAMINADORA:

Prof.<sup>a</sup> Dra. Isabela Galarda Varassin  
Orientadora e Presidente

Prof. Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello  
Membro

Prof.<sup>a</sup> Dra. Marcia Cristina Mendes Marques  
Membro

Visto:

Prof.<sup>a</sup> Dra. Maria Regina Torres Boeger  
Coordenadora do PPG-ECO

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família pelo apoio e carinho, especialmente aos meus pais e minha irmã que estiveram sempre presentes durante toda a minha formação

À Isabela Galarda Varassin, pelos seus conhecimentos e grande dedicação, sem os quais não poderia ter realizado este trabalho

Ao Fabrício Meyer pela ajuda na identificação das plantas e pelas conversas sempre construtivas

À Isabela Veloso Chiquim pela ajuda na formatação das figuras e principalmente pelo carinho, companheirismo e compreensão em todos os momentos

À Jana Magaly Tesseroli de Souza, pelas discussões e ajuda com as análises e pela amizade desde a graduação

A todos os funcionários da Reserva Natural do Rio Cachoeira que sempre estiveram dispostos a ajudar na fase de campo

Aos meus amigos da graduação e do mestrado pelas trocas de conhecimento e pelos diversos momentos de alegria

Ao pessoal do LEV pela convivência diária e principalmente pela troca de conhecimentos e experiências

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação

A CAPES pela bolsa

A todos que participaram de alguma forma para a realização deste trabalho.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	3
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	6
2.1 Local de Estudo .....	6
2.2 Observação das interações.....	6
2.3 Métricas de Rede .....	8
2.4 Redes de Interação.....	10
3. RESULTADOS .....	12
4. DISCUSSÃO.....	16
REFERÊNCIAS .....	23
APÊNDICES .....	37

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Riqueza de plantas (triângulos) e de beija flores (quadrados) em quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)) da Mata Atlântica do sul do Brasil.....31

Figura 2 - Redes de interação polinizador-planta para os estádios sucessionais jovem (*young*) (a), sucessional inicial (*early sucessional*) (b), sucessional tardio (*late sucessional*) (c) e maduro (*old growth*) (d) da Mata Atlântica do sul do Brasil. As bandas pretas representam a proporção das interações feitas pelas espécies de planta (bandas superiores) ou polinizadores (bandas inferiores) em relação ao total de interações. Ao lado de cada banda está o nome da espécie que esta representa e o número de parceiros com quem interage (grau). As ligações em cinza representam interações quantitativas entre as espécies, sendo que a largura dessa ligação representa o número de interações.....32

Figura 3 – Variação do índice de especialização ( $d'$ ) dos beija flores (a) e das plantas (b) em quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)), da Mata Atlântica do sul do Brasil. Em b letras iguais entre as classes de estágio indicam igualdade entre as medianas, enquanto letras diferentes indicam medianas diferentes.....33

Figura 4 – Médias e intervalo de confiança das métricas calculadas a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo a abundância (A), o acoplamento fenológico (F), o acoplamento morfológico (M), as combinações possíveis entre esses fatores (AF, MF, AM, AMF) e segundo o modelo nulo (*null*) onde todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrência. A linha vertical mais espessa indica o valor observado para a métrica. Considera-se que o modelo prediz a métrica se o seu intervalo de confiança atinge a linha do valor observado. A primeira coluna de gráficos mostra os valores dos modelos para a conectância, a segunda coluna mostra os valores para a equitatividade de interações e a terceira coluna mostra os valores para o índice de especialização da rede ( $H2'$ ). Em cada coluna o gradiente sucessional aumenta de cima para baixo, compreendendo quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)), da Mata Atlântica do sul do Brasil.....34

Figura 5 – Médias e intervalo de confiança das métricas calculadas a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo a abundância (A), o acoplamento fenológico (F), o acoplamento morfológico (M), as combinações possíveis entre esses fatores (AF, MF, AM, AMF) e segundo o modelo nulo (*null*) onde todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrência. A linha vertical mais espessa indica o valor observado para a métrica o. Considera-se que o modelo prediz a métrica se o seu intervalo de confiança atinge a linha do valor observado. A primeira coluna de gráficos

mostra os valores dos modelos para o aninhamento (*NODF*), a segunda coluna mostra os valores para a assimetria dos polinizadores e a terceira coluna mostra os valores para a assimetria das plantas. Em cada coluna o gradiente sucessional aumenta de cima para baixo, compreendendo quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early successional*), sucessional tardio (*late successional*) e maduro (*old growth*)) da Mata Atlântica do sul do Brasil.....35

Figura 6 – Análise de verossimilhança das redes de interação beija flor-planta para os estádios jovem (*young*) (a), sucessional inicial (*early successional*) (b), sucessional tardio (*late successional*) (c) e maduro (*old growth*) (d) da Mata Atlântica do sul do Brasil. Essa análise foi feita a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo a abundância (A), o acoplamento fenológico (F), o acoplamento morfológico (M), as combinações possíveis entre esses fatores (AF, MF, AM, AMF) e segundo o modelo nulo (*null*), onde todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrência. O  $\Delta AIC$  se reporta à diferença entre o AIC da matriz observada e o AIC da matriz baseada no modelo em questão. Quanto menor o valor de  $\Delta AIC$  melhor é a capacidade do modelo em prever as frequências das interações observadas.....36

# FATORES ENVOLVIDOS NA ESTRUTURAÇÃO DAS REDES DE POLINIZAÇÃO BEIJA-FLOR-PLANTA EM UM GRADIENTE SUCESSIONAL\*

## RESUMO

Mudanças nos componentes bióticos e abióticos, que ocorrem ao longo do processo sucessional, se refletem em alterações das redes de polinização. Neste trabalho foram avaliadas as mudanças estruturais de redes de polinização beija flor-planta durante a sucessão secundária. Foram testados os fatores determinantes da estrutura da rede e da frequência das interações em quatro estádios sucessionais da Mata Atlântica brasileira. Em cada um dos quatro estádios sucessionais foram observados três transectos de 800m, durante onze meses. À partir das observações foram construídas matrizes de interação quantitativas para determinar as propriedades de rede e matrizes probabilísticas para gerar redes baseadas nos fatores abundância, acoplamento fenológico e morfológico. O índice de especialização dos beija-flores não variou, enquanto as plantas se tornaram mais generalistas no estágio mais avançado. Com o tempo a conectância aumentou, enquanto a modularidade diminuiu, possivelmente pelo papel do beija flor *Ramphodon naevius* como um melhor conector em idades mais avançadas. A variação da equitatividade de interações parece se relacionar com a dominância de algumas espécies de plantas dentro dos estádios. Tanto a estrutura como a frequência de interações nas redes foram preditas por fatores relacionados ao nicho e fatores neutros, com a importância destes variando durante a sucessão. Fatores neutros parecem ser mais importantes no início da sucessão enquanto fatores relacionados ao nicho parecem ser mais importantes em fases mais avançadas.

*Palavras-chave:* Mata Atlântica. Redes complexas. Sucessão ecológica.

\*Parcialmente organizado segundo as normas para submissão na revista Biotropica

## ABSTRACT

Biotic and abiotic changes during the successional process leads to changes on pollination networks. The present study evaluated the structural changes of hummingbird-plant pollination networks during the secondary succession. The factors determining this structure and the frequency of pair-wise interactions on the Brazilian Atlantic Rainforest were tested. Three transects of 800m were sampled in 4 successional stages, for 11 months. Based on field observations we constructed quantitative interactions matrices to determine the network properties and probabilistic matrices to generate networks based on the factors abundance, temporal matching and morphological matching. The hummingbirds specialization index did not vary while plants became more generalist in the latest stage. While the connectance increased, the modularity decreased in time. This is possibly due to the role of the hummingbird *Ramphodon naevius* as a better connector at advanced stages. The interaction evenness variation seems to be related to the dominance of some plants at the stages. Both the structure and the interaction frequencies of the observed networks were predicted by neutral and niche-based factors, with the importance of these factors varying along succession. Neutral factors seems to be more important in younger successional areas while niche-based factors seem to be more important in advanced successional areas.

*Key-words:* Atlantic Rainforest. Complex networks. Ecological succession.

## 1. INTRODUÇÃO

Um dos grandes objetivos de estudos ecológicos é determinar qual a contribuição da diferenciação de nicho (CHASE; LEIBOLD, 2003) e da neutralidade (HUBBEL *et al.*, 2001) para a formação das comunidades. Tanto a diferenciação de nicho quanto fatores neutros atuam na montagem das comunidades (CHASE, 2007; CHU *et al.*, 2007; STOKES; ARCHER, 2010). Do ponto de vista das interações mutualísticas entre polinizadores e plantas existem evidências de que tanto fatores neutros, quanto fatores relacionados ao nicho atuam em conjunto para a determinação das redes de polinização, com a importância desses fatores variando entre os estudos (VÁZQUEZ *et al.*, 2009, STANG *et al.*, 2009; VIZENTIN-BUGONI *et al.*, 2014). Aspectos relacionados ao nicho das espécies podem ser os determinantes das interações observadas e, conseqüentemente, da estrutura nas redes polinizador-planta, pois estas são fortemente afetadas por restrições biológicas, como diferenças morfológicas ou ocorrência temporal e espacial não coincidente entre espécies (JORDANO *et al.*, 2003). Por outro lado, aspectos neutros também podem ser importantes, fazendo com que as interações sejam fortemente afetadas pelas abundâncias das espécies (VÁZQUEZ *et al.*, 2007).

O processo de sucessão secundária compreende mudanças de longo prazo na composição da comunidade após distúrbios (CHAZDON *et al.*, 2003). Essas mudanças que ocorrem ao longo do processo sucessional se refletem em alterações das redes de polinização (ALBRECHT *et al.*, 2010; DEVOTO *et al.*, 2012). Apesar da dinâmica das redes de interação entre plantas e animais ao longo do tempo ter sido explorada recentemente em diferentes escalas de tempo (ALBRECHT *et al.*, 2010; DEVOTO *et al.*, 2012; OLESEN *et al.*, 2008; PETANIDOU *et al.*, 2008), apenas Albrecht *et al.* (2010) e Devoto *et al.* (2012) enfocam a influência da sucessão ecológica em redes de polinização. O processo sucessional refletiu-se em um aumento da riqueza de plantas

polinizadas por insetos e de seus polinizadores, e aumento da frequência de visitação por polinizadores ao longo de um gradiente de sucessão primária em geleiras (ALBRECHT *et al.*, 2010). As mudanças da estrutura da floresta, ao longo da sucessão secundária, explicaram as variações na estrutura das redes polinizador-planta em florestas da Escócia (DEVOTO *et al.*, 2012).

Apesar de haver muitos estudos sobre a polinização por beija-flores na Mata Atlântica brasileira e.g (BUZATO *et al.*, 2000; KAEHLER *et al.*, 2005; LOPES 2002; SAZIMA *et al.*, 1999; SNOW; TEIXEIRA, 1982; VARASSIN; SAZIMA, 2012), inclusive estudos avaliando as redes de interação beija-flor-planta (VIZENTIN-BUGONI *et al.*, 2014), não existem informações sobre a variação das redes beija-flor-planta ao longo de gradientes sucessionais. No entanto, alguns estudos fornecem evidências de alguns aspectos relacionados às variações das redes beija flor-planta ao longo dos anos. Parece existir um aumento na riqueza de plantas polinizadas por beija flores em áreas de floresta mais avançada quando comparadas a áreas de capoeira (ARAÚJO, 1996). Além disso, a partir da fase de início do fechamento do dossel, ocorre a entrada de várias espécies de bromélias (BONNET; QUEIROZ, 2006), das quais muitas são importantes recursos alimentares para beija-flores (ARAÚJO *et al.*, 1994; SAZIMA *et al.*, 1995). No entanto, a riqueza de beija flores parece diminuir ao longo da sucessão (ARAÚJO, 1996).

Seguindo a ideia da teoria de nicho, espera-se que as plantas tornem-se mais especializadas ao longo da sucessão, já que o aumento de riqueza de plantas aumentaria a competição interespecífica entre elas (PARRISH; BAZZAZ, 1979). No caso dos polinizadores, pode-se esperar um aumento na especialização se isso melhorar a eficiência de obtenção do recurso (PYKE, 1984). Por outro lado, polinizadores mais generalistas poderiam ser mais comuns em áreas sucessionais mais avançadas se, por

exemplo, os recursos disponíveis tornarem-se mais similares e acessíveis (ex. entre espécies de bromélias), levando a uma diminuição no tempo de forrageio (PYKE, 1984), ou se o aumento da densidade de polinizadores levar a uma diminuição na disponibilidade de recursos (FONTAINE *et al.*, 2008). Ao longo do processo sucessional parece haver uma mudança de importância de fatores neutros, em estádios iniciais, para fatores relacionados ao nicho, em estádios avançados (CHU *et al.*, 2007). No entanto, pelo nosso conhecimento, não existem informações relacionadas à variação da importância desses fatores no estabelecimento das interações polinizador-planta ao longo do gradiente sucessional. Ao longo da sucessão esperamos um aumento da especialização das plantas e animais. Assim, também esperamos que as interações sejam mais determinadas por fatores neutros no início da sucessão, onde as interações entre as espécies apresentariam uma grande sobreposição (espécies mais generalistas) e assim, seriam determinadas mais fortemente pelas abundâncias das espécies. Por outro lado, em fases mais avançadas da sucessão, esperamos que as interações seriam menos sobrepostas (espécies mais especialistas) sendo as interações cada vez mais determinadas por fatores relacionados ao nicho.

A variação dos padrões e suas causas em redes de polinização ao longo de gradientes temporais, como a sucessão secundária, ainda necessitam de mais estudos para que sejam possíveis generalizações. A partir destas, é possível que sejam feitos avanços teóricos e metodológicos, que permitam a implementação de planos de manejo para a conservação e manutenção das áreas em regeneração natural da Mata Atlântica. Assim, os objetivos do presente estudo são: (1) Comparar a estrutura das redes de interação entre beija-flores e plantas nos diferentes estádios sucessionais; (2) avaliar se a abundância das espécies (fator neutro), acoplamento fenológico e acoplamento morfológico (fatores relacionados ao nicho), predizem as estruturas das redes e as

frequências das interações par-a-par das matrizes observadas. Espera-se que, ao longo da sucessão, as redes de polinização entre os beija-flores e espécies vegetais tornem-se maiores e mais complexas, levando a um aumento na modularidade, porém a uma diminuição na conectância e aninhamento. Áreas mais avançadas apresentarão interações mais especializadas e, conseqüentemente, um maior índice de especialização das espécies. A especialização ao nível de rede também se tornará maior, levando a uma menor sobreposição das interações feitas pelas espécies em estádios mais avançados. Espera-se que a abundância das espécies, o acoplamento fenológico e o acoplamento morfológico sejam importantes na determinação da estrutura e da distribuição das interações par-a-par, sendo que áreas mais iniciais da sucessão seriam mais fortemente determinadas pela abundância das espécies enquanto áreas mais avançadas seriam mais fortemente determinadas pelo acoplamento fenológico e morfológico..

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Local de Estudo**

O estudo foi realizado na Reserva Natural Rio Cachoeira (RNRC) (25°19'15''S e 48°42'24''W), localizada na Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. A RNRC está localizada em formação de Mata Atlântica (IBGE, 1992), com a presença de áreas que sofreram processos de degradação e hoje se encontram em diferentes estádios de regeneração.

### **2.2 Observação das interações**

Para observação dos beija flores foram feitos 3 transectos de 800 metros de comprimento em cada um dos quatro estágios sucessionais (4 a 6 anos - jovem (*young*), 15 a 20 anos – sucessional inicial (*early sucessional*), 40 a 50 anos – sucessional tardio

(*late successional*) e mais de 80 anos – maduro (*old growth*). Os transectos foram separados entre si por uma distância de pelo menos 1000 metros.

As observações foram mensais, durante o período de 11 meses. O registro das visitas foi feito a partir de observações visuais e com o auxílio de binóculos. Os beija flores foram classificados como polinizadores, se houve contato com as estruturas reprodutivas, ou pilhadores, se o contato não ocorreu. Durante os trabalhos de campo, todas as plantas visitadas por beija flores, encontradas em até 10 metros de distância perpendicular a cada transecto, foram observadas mensalmente por 120 minutos através do método focal animal (DAFNI, 1992). As plantas foram identificadas através da comparação com exemplares de herbário.

Para avaliar os fatores que afetam a estrutura e a frequência de interações par-a-par das redes de polinização, vários parâmetros foram considerados. O número de flores de cada espécie vegetal foi contada a cada mês em cada transecto. A abundância de recursos florais de cada espécie vegetal foi dada pela soma do número de flores contadas nos três transectos desse estágio ao longo do período total de coleta. A abundância dos beija flores foi estimada através da soma do número de visitas feitas pelos mesmos em cada estágio. O comprimento da corola das flores e o comprimento do bico dos beija flores, este multiplicado por dois, foram os parâmetros utilizados para determinar o acoplamento morfológico entre flores e beija-flores. O comprimento da corola das flores, definido aqui como a distância do ápice da corola até a base do carpelo, foi determinado pela média de 10 flores de cada espécie. Já o comprimento do bico dos beija flores foi obtido da literatura. Além disso, foi considerado que a língua dos beija-flores estica até um comprimento igual ao tamanho do bico. Essa estimativa foi baseada na medida do tamanho da língua e do bico do beija flor *Archilochus colubris*, já que não foram encontradas informações de tamanho da língua para outras

espécies. Segundo a literatura, o tamanho da língua nessa espécie é de aproximadamente 25mm (RICO-GUEVARA; RUBEGA, 2011) e o tamanho do bico é de 17.2mm (MONTGOMERIE, 1984). Assim, foi considerado que um beija flor consegue coletar néctar de uma flor com tamanho de corola até duas vezes o comprimento do seu bico. O período de floração das plantas e o período de ocorrência dos beija flores nos estádios foram os parâmetros para se avaliar o acoplamento fenológico. A fenologia das plantas foi determinada pelo período em que certa espécie vegetal encontrou-se florida em cada estágio. Para os beija flores a ocorrência no tempo foi estimada a partir da presença dos mesmos visitando as espécies vegetais observadas dentro de cada estágio.

### 2.3 Métricas de Rede

Para avaliar como a estrutura das redes responde à sucessão e por quais fatores a estrutura e as interações dessas redes são determinadas, foram utilizadas métricas ao nível do vértice e ao nível da rede. As métricas ao nível do vértice utilizadas foram: o grau das espécies, que é caracterizado pelo número de conexões que incide sobre um dado vértice (planta ou animal); a dependência entre as espécies que, para um polinizador a uma planta, por exemplo, é a proporção entre as interações feitas por ele com essa planta dividida pelo total de interações feitas pelo polinizador; e o índice de especialização das espécies ( $d'$ ) (BLÜTHGEN *et al.*, 2006; BLÜTHGEN *et al.*, 2008), que mede a especialização de uma espécie baseada na frequência de interações desta em relação ao total de interações da rede.

Também foram utilizadas várias métricas ao nível de rede. A conectância representa a porcentagem de todas as possíveis interações na rede observada. A equitatividade de interações, baseada no índice de diversidade de Shannon, quantifica a

igualdade da distribuição das frequências de interação entre as espécies (BERSIER *et al.*, 2002). O índice de especialização da rede ( $H_2'$ ) determina o grau de especialização da rede como um todo (BLÜTHGEN *et al.*, 2006; BLÜTHGEN *et al.*, 2008). A especialização da rede avalia a especialização complementar, onde um valor igual a 0 indica que todas as espécies interagem com os mesmos parceiros em proporções semelhantes, enquanto um valor igual a 1 indica que cada espécie interage com um grupo particular de parceiros (MELLO *et al.*, 2011). O aninhamento (*NODF*) é um padrão onde as espécies generalistas interagem entre si e com especialistas enquanto as especialistas interagem mais com as generalistas, sendo encontrado na maioria das redes mutualísticas (BASCOMPTE *et al.*, 2003). A modularidade identifica grupos de espécies que interagem mais entre si do que com outras espécies (OLESEN *et al.*, 2007). A assimetria dos polinizadores e das plantas que representa a diferença média entre a dependência da espécie focal pelos seus parceiros e a dependência desses parceiros na espécie focal (VÁZQUEZ *et al.*, 2007).

As métricas de rede conectância, equitatividade de interações, especialização da rede ( $H_2'$ ) e especialização das espécies ( $d'$ ) foram calculadas no programa R versão 3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012), utilizando o pacote *bipartite*. O aninhamento (*NODF*) foi determinado através da métrica *NODF* no programa ANINHADO (GUIMARÃES; GUIMARÃES, 2006). A modularidade foi calculada no programa Modular, sendo que a detecção de módulos na rede foi feita através do método de Barber (MARQUITTI *et al.*, 2013).

Para avaliar a diferença média do índice de especialização das espécies ( $d'$ ) entre os estádios, foram feitas análises de variância. Para as métricas conectância, equitatividade de interações, especialização da rede ( $H_2'$ ), aninhamento (*NODF*) e modularidade, foram usados os valores absolutos em cada estádio, já que os transectos

de cada idade foram agrupados (ver seção 2.4), impossibilitando análises que envolvem réplicas.

## 2.4 Redes de Interação

A partir dos dados obtidos, foram construídas matrizes binárias e quantitativas de interação planta-polinizador para cada estágio sucessional. A partir das matrizes, foram calculadas métricas ao nível de rede e de espécie. Para o cálculo das métricas os dados dos transectos foram agrupados nos estádios, a fim de evitar que o tamanho pequeno das redes interferisse nos cálculos (ALBRECHT *et al.*, 2010).

Para determinar a influência da abundância (dos beija-flores e das flores das plantas), da ocorrência temporal e do acoplamento morfológico (entre beija flores e plantas) nas métricas das redes de interação nos diferentes estádios, foi usado o método proposto por Vázquez *et al.* (2009b). O método consiste em criar redes a partir de probabilidades de interação. Essas probabilidades são geradas com base em uma regra estabelecida para cada fator. No presente estudo foram utilizados os fatores neutros, abundância (A), e fatores relacionados ao nicho, acoplamento fenológico (F), acoplamento morfológico (M) e a interação entre esses fatores (AF, AM, FM, AFM). A matriz probabilística de abundância foi calculada a partir da multiplicação da abundância de recursos florais pela abundância de cada beija flor. O resultado dessa operação foi dividido pela soma de todas as multiplicações feitas na matriz, gerando uma probabilidade de interação baseada na abundância. A matriz probabilística de acoplamento fenológico foi obtida através da multiplicação entre uma matriz com a ocorrência temporal das plantas nos meses por outra contendo a ocorrência temporal dos beija flores nos meses, gerando uma matriz de interação onde o valor das células

representa a sobreposição da ocorrência temporal entre beija flores e plantas. Os valores dessa nova matriz foram divididos pela soma de todos os valores desta, gerando a probabilidade de ocorrência das interações baseado no acoplamento fenológico. A matriz probabilística de acoplamento morfológico foi determinada através da atribuição de valor um, para as interações que ocorreriam, e zero, para as interações que não ocorreriam, segundo os parâmetros para acoplamento morfológico. Esses valores foram divididos pela soma dos valores da matriz inteira, gerando uma probabilidade de interação entre as espécies baseada no acoplamento morfológico. Além disto, foi feita uma matriz probabilística baseada em um modelo nulo, onde as interações entre plantas e polinizadores têm a mesma probabilidade de ocorrer.

Com base nessas matrizes probabilísticas foram calculadas as métricas conectância, equitatividade de interações, especialização da rede ( $H_2'$ ), aninhamento (*NODF*), assimetria dos polinizadores e assimetria das plantas, após 1000 aleatorizações, gerando uma média e um intervalo de confiança para cada fator ou combinação de fatores (modelos). Cada modelo foi considerado preditor de uma métrica se o intervalo de confiança da métrica, em questão, incluiu o valor da métrica observada em um determinado estágio. Os cálculos foram realizados no pacote *bipartite* do programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012), utilizando as funções implementadas por Diego Vázquez (VÁZQUEZ *et al.*, 2009b). A métrica modularidade não foi incluída neste teste por não existir uma função que permita seu cálculo nesse método, uma vez que a modularidade foi gerada em um pacote não disponível no R.

Apesar de diferentes fatores e suas combinações serem importantes para prever a estrutura de redes de polinização, isso não significa necessariamente que as redes preditas, estruturalmente semelhantes às observadas, tenham frequências de interações par-a-par similares às observadas (VÁZQUEZ *et al.*, 2009b). Para avaliar este aspecto,

além do método descrito acima, foi usado o método da máxima verossimilhança para verificar se abundância (A), acoplamento fenológico (F) e morfológico (M), assim como as combinações possíveis entre eles levam à matrizes com frequências das interações par-a-par próximas às observadas nos estádios. Como na análise anterior, também foi usado um modelo nulo, onde a probabilidade de interação é igual para todas as células da matriz. Para a definição do valor de AIC, foi considerado o número de parâmetros usados para definir a matriz probabilística, ou seja, o número de fatores incorporados em cada modelo. Por exemplo, se foi usado apenas o fator abundância para a construção da matriz probabilística, o parâmetro é um. Se os fatores abundância e acoplamento fenológico foram combinados, então foi considerado que o parâmetro é igual a dois. O  $\Delta AIC$  calculado mostra a diferença entre o AIC da matriz observada menos o AIC da matriz baseada no modelo em questão.

### 3. RESULTADOS

No total foram observadas 10 espécies de beija flores e 24 espécies de planta visitadas por eles. A riqueza dos beija flores varia pouco até o estágio sucessional tardio, caindo no estágio maduro (FIGURA 1). A riqueza de plantas polinizadas por beija flores aumentou até o estágio sucessional tardio, estabilizando em seguida (FIGURA 1).

No estágio jovem (4-6 anos), foram encontradas sete espécies de beija flores e oito espécies de plantas. O grau dos beija flores variou de um a cinco, sendo que a maioria das espécies, cinco das sete, interagiu somente com uma planta (FIGURA 2a). Já para as plantas, o grau foi relativamente baixo, variando de um até três (FIGURA 2a). Nesse estágio, as espécies de plantas *Acnistus arborescens*, *Erithryna speciosa* e *Musa*

*rosacea*, esta uma espécie exótica, foram importantes para a alimentação dos beija flores, já que 77% das interações ocorreram com elas (FIGURA 2a). *Erithryna speciosa* ainda apresentou uma dependência completa do beija flor *Ramphodon naevius*, sendo visitada somente por ele (FIGURA 2a).

No estágio sucessional inicial (15-20 anos) foram encontradas 6 espécies de beija flores e 12 espécies de plantas (FIGURA 2b). O grau dos polinizadores variou de um até oito (FIGURA 2b). Para as plantas a variação foi menor, de 1 até 4, sendo que 8 das 12 espécies apresentaram apenas um parceiro de interação (FIGURA 2b). Nesse estágio destacam-se as plantas *Psychotria nuda* e novamente *M. rosacea*. As interações das quais participam somam 70% do total de interações feitas nessa rede (FIGURA 2b). Interessante notar que neste estágio, *Musa rosacea* acumula 41% das interações ocorridas (FIGURA 2b).

No estágio sucessional tardio (40-50 anos) foram observadas 7 espécies de beija flores e 13 espécies vegetais (FIGURA 2c). O grau dos polinizadores variou de 1 a 11, sendo quatro espécies com grau 1 e apenas uma espécie com grau acima de 6 (*R. naevius* apresentou grau igual a 11) (FIGURA 2c). Para as plantas o grau variou menos, de 1 a 4, sendo que 7 das 13 espécies tiveram grau igual a 1 (FIGURA 2c). Nesse estágio houve uma melhor distribuição das interações entre as plantas, quando comparado aos dois estágios anteriores (FIGURA 2c). No entanto duas espécies, *Costus spiralis* e *P. nuda* ainda apresentam uma proporção relativamente grande (47%) das interações com os beija flores (FIGURA 2c). Esse estágio revelou muitas plantas (sete espécies) sendo visitadas exclusivamente por *R. naevius* (Figura 2c).

No estágio maduro (> que 80 anos) ocorreram 4 espécies de beija-flores e 13 espécies de plantas (FIGURA 2d). O grau dos polinizadores teve a maior variação (de 1

a 12), no entanto, apenas uma espécie interage com 12 parceiros enquanto o restante interage com no máximo 2 parceiros (FIGURA 2d). Para as plantas a variação do grau é pequena, de 1 a 2, sendo que a maioria, 10 das 13 espécies, teve grau igual a 1 (FIGURA 2d). Nesse estágio as interações se tornam ainda mais bem distribuídas entre as plantas, porém, *P. nuda* e *C. spiralis* ainda somam uma proporção grande do número de interações total (35% do total de interações para esse estágio) (FIGURA 2d). Novamente, muitas plantas (nove espécies) são visitadas somente por *R. naevius* (FIGURA 2d).

O índice de especialização dos beija-flores ( $d'$ ) não diferiu entre os estádios ( $F = 0.244$ ; G.L = 3;  $p > 0.05$ ) (FIGURA 3a). No entanto, a variação do índice de especialização ( $d'$ ) parece aumentar no último estágio, mostrando que estádios mais avançados apresentam tanto animais com alta, como animais com baixa especialização ( $d'$ ). Por outro lado, os demais estádios parecem conter animais com valores intermediários de especialização ( $d'$ ). A especialização das plantas ( $d'$ ) é menor, indicando predominância de espécies mais generalistas, apenas no estágio mais avançado da sucessão (maduro) ( $H = 13.63$ ; G.L = 3;  $p < 0.01$ ) (FIGURA 3b). Ao longo da sucessão a especialização ( $d'$ ) dos beija-flores foi em média maior que a das plantas.

A conectância pareceu aumentar ao longo da sucessão, apesar de ocorrer uma sensível diminuição na passagem do estágio sucessional inicial para o estágio sucessional tardio (FIGURA 4). A equitatividade de interações diminui do estágio jovem para o estágio sucessional inicial, para, em seguida, aumentar até o fim da sucessão (FIGURA 4). A especialização da rede ( $H_2'$ ) diminui da primeira idade para a última, no entanto essa propriedade varia muito ao longo dos estádios, não sendo detectado um padrão (FIGURA 4). O aninhamento ( $NODF$ ) pareceu diminuir com o passar dos anos, porém do primeiro para o segundo estágio ocorre um aumento dessa

métrica (FIGURA 5). A modularidade diminuiu ao longo do gradiente sucessional tendo valor de 0.55 no estágio jovem, 0.47 no estágio sucessional inicial, 0.41 no estágio sucessional tardio e 0.35 no estágio maduro.

A média das métricas, calculadas a partir das matrizes probabilísticas de abundância (A), acoplamento fenológico (F) e acoplamento morfológico (M) e a interação entre esses fatores, predisseram de forma bastante variável as propriedades de rede observadas, variando também de acordo com o estágio (FIGURAS 4 e 5). A conectância foi predita mais parcimoniosamente pelo modelo AF no estágio sucessional tardio, pelo modelo A no estágio maduro, e por nenhum modelo nos estádios jovem e sucessional. A equitatividade de interações foi predita mais parcimoniosamente pelo modelo A nos estádios jovem e sucessional inicial, pelo modelo F no estágio maduro e por nenhum modelo no estágio sucessional tardio. A especialização de rede ( $H_2'$ ) foi predita mais parcimoniosamente pelos modelos A, F e M apenas no último estágio (maduro). O aninhamento (*NODF*) foi predito mais parcimoniosamente pelos modelos A e M no estágio jovem, pelos modelos A, F e M nos estádios sucessional inicial e sucessional tardio e pelo modelo M no estágio maduro. A assimetria dos polinizadores foi predita mais parcimoniosamente pelo modelo A nos estádios jovem, sucessional tardio e maduro e pelo modelo AMF no estágio sucessional inicial. A assimetria das plantas foi predita mais parcimoniosamente pelo modelo A em todos os estádios.

O modelo que melhor predisse a frequência das interações par-a-par variou com a idade da floresta, de acordo com as análises de verossimilhança (FIGURA 6). A frequência das interações par-a-par foi melhor predita pelo acoplamento fenológico no estágio jovem (FIGURA 6a), pela combinação de abundância e acoplamento morfológico no estágio sucessional inicial (FIGURA 6b), pela abundância das espécies no estágio sucessional tardio (FIGURA 6c) e pela combinação de acoplamento

morfológico e acoplamento fenológico no estágio maduro (FIGURA 6d). Considerando os modelos que melhor explicaram a frequência das interações par-a-par em cada estágio, a abundância sempre foi incluída nos dois melhores modelos para todos os estágios, exceto para maduro, onde a abundância só apareceu incluída no terceiro melhor modelo. Já acoplamento fenológico e morfológico (fatores relacionados ao nicho) estiveram incluídos nos dois melhores modelos em todos os estágios.

#### 4. DISCUSSÃO

As redes de interação beija-flor e planta da Floresta Atlântica no sul do Brasil apresentaram aumento da generalização das plantas no gradiente sucessional avaliado. Isto ocorreu concomitantemente ao aumento da riqueza de plantas, diminuição da riqueza dos beija flores, aumento da conectância e diminuição da modularidade nestas redes. As propriedades de rede foram determinadas, muitas vezes, por uma combinação de fatores relacionados ao nicho e neutros. Estes fatores também determinaram as frequências das interações par-a-par, com variação de suas importâncias dentro do gradiente sucessional. A abundância, fator neutro, teve um papel preponderante nas fases mais jovens da sucessão enquanto que fatores ligados ao nicho foram mais relevantes no estágio maduro. O aumento da participação de *R. naevius* ao longo da sucessão pode estar associado a estes fatores neutros devido ao aumento da abundância de suas interações ao longo da sucessão. No entanto, fatores associados ao nicho, como competição com outros beija-flores, podem também resultar nesta maior participação de *R. naevius*.

A diminuição brusca da riqueza de beija flores no estágio maduro pode ser causada pela dominância de *R. naevius* neste estágio, diminuindo a atuação dos outros

beija flores através de competição. De fato, a frequência de interações de *R. naevius* é de 10 a 30 vezes maior que a frequência de interações dos outros beija flores. O aumento da riqueza de plantas parece ser comum com o aumento da idade da comunidade, porém a diminuição da riqueza de polinizadores parece ser incomum em outros ambientes em processo sucessional (GATHMANN *et al.*, 1994; ALBRECHT *et al.*, 2010). Essa diferença pode estar relacionada ao fato de que estes outros estudos abordam polinizadores de grupos diferentes, englobando vertebrados e invertebrados, já que redes de polinização que são sub-módulos de redes maiores, como a estudada aqui, podem apresentar propriedades bastante diferentes das propriedades dessas redes maiores (BEZERRA *et al.*, 2009). De fato, em um estudo envolvendo apenas a polinização por beija-flores na Mata Atlântica houve aumento de riqueza de plantas e diminuição da riqueza de beija flores ao longo da sucessão (ARAÚJO, 1996).

O aumento da variação do índice de especialização ( $d'$ ) dos animais com o avançar da sucessão indica que áreas avançadas apresentam uma mistura de animais especialistas e generalistas, enquanto áreas mais jovens apresentam uma predominância de animais medianamente especializados. Esta variação não está associada a uma mudança da composição dos polinizadores e sim a uma mudança da amplitude de dieta das espécies de polinizadores, que pode variar dependendo da idade da área. Isso é perceptível principalmente para *R. naevius*, que apresenta aumento de grau e diminuição do índice de especialização ( $d'$ ), tornando-se mais generalista com o avanço da sucessão. O aumento da generalização de *R. naevius* pode estar relacionado ao aumento de sua abundância ao longo da sucessão e conseqüentemente a um aumento na competição intraespecífica por recursos. Para as plantas o índice de especialização ( $d'$ ) indica que até o estágio sucessional tardio existem tanto plantas especialistas como generalistas, porém no estágio maduro as plantas são mais generalistas. Isso parece

ocorrer devido à dominância do beija flor *R. naevius*, ao invés de ser causado por uma ausência de diferenciação morfológica ou ausência de diferenciação na ocorrência temporal das flores entre as espécies de planta.

Interessante que, assim como a conectância aumenta, a modularidade decresce ao longo do tempo na sucessão. Isto parece estar associado com o papel de *R. naevius*, cuja proporção de plantas com quem interage aumenta ao longo da sucessão. Assim, *R. naevius* vai se tornando um melhor conector, levando a redes mais conectadas e menos modulares com o avançar do processo sucessional. Este aumento da conectividade entre as espécies pode também explicar a diminuição do aninhamento (*NODF*), diferente do aumento observado para uma rede inseto planta em sucessão primária (ALBRECHT *et al.*, 2010). Na passagem do estágio jovem para o estágio sucessional inicial, a conectância aumenta assim como o tamanho da rede. Isso indica que outros efeitos, que não o tamanho da rede reportado em outros estudos (JORDANO, 1987) está afetando o padrão de conectância nesse intervalo da sucessão. No entanto, nenhum dos modelos avaliados neste estudo predisse valor de conectância observado neste gradiente temporal (Figura 4). Por outro lado, as variações de conectância para os outros estágios sucessionais podem sim estar relacionadas às variações do tamanho da rede. Além disso, a abundância das espécies e modelos que incluem a abundância juntamente com acoplamento morfológico ou fenológico também parecem ser determinantes para essa propriedade de rede. Já os fatores determinantes do aninhamento variaram muito, não sendo possível destacar um deles como mais importante para essa propriedade na sucessão.

A variação da equitatividade de interações foi principalmente causada pela variação no número de interações ocorridas com as plantas *M. rosacea* e *P. nuda*. No estágio jovem ocorre uma dominância de interações por *M. rosacea* e *P. nuda* e uma

frequência baixa de visitas com o restante das espécies vegetais (Figura 2). Do estágio sucessional inicial para o estágio sucessional tardio, o aumento de equitatividade deve estar relacionado à diminuição da dominância de interações com *M. rosacea* e *P. nuda* (Figura 2). O aumento da equitatividade no estágio maduro pode estar relacionado à ausência de *M. rosacea* e ao aumento da especialização das plantas nesse estágio. Os fatores determinantes da equitatividade de interações variaram muito dependendo do estágio, não sendo possível destacar um deles como mais importante para essa propriedade na sucessão.

A especialização da rede ( $H_2'$ ) diminuiu do primeiro para o último estágio, como já observado em redes de polinização em um gradiente de sucessão primária (ALBRECHT *et al.*, 2010). No entanto, aqui não houve uma variação com uma direção consistente do início ao fim do gradiente temporal, com aumento e redução dentro deste. Nenhum dos fatores analisados foi determinante do valor de especialização ao nível de rede, até o estágio sucessional tardio. No estágio maduro essa propriedade pôde ser gerada pela maioria dos modelos testados, incluindo o modelo aleatório, indicando que nesse estágio que a estruturação da rede pode estar sendo determinada apenas por fatores de chance.

A abundância parece ser um fator bastante importante para a estruturação das redes observadas, porém não é o único. Todos os fatores testados, assim como a interação entre eles, predisseram a estruturação das redes, em pelo menos alguma fase da sucessão. Para a assimetria dos polinizadores e das plantas, a abundância parece ser o fator mais importante em todos os estágios já que esse fator isolado ou em conjunto com os outros incluiu os valores observados dessa propriedade da rede (VÁZQUEZ *et al.*, 2007). É importante ressaltar que a estruturação das redes observadas pode estar sendo determinada também por fatores não incluídos nas análises.

Os modelos que melhor predisseram as frequências das interações par-a-par foram bastante variáveis, mostrando que as interações dentro de comunidades em diferentes tempos de sucessão são determinadas por diferentes fatores. Fatores relacionados ao nicho das espécies, nesse caso acoplamento morfológico e fenológico, parecem ser bastante importantes para a determinação das interações ao longo da sucessão, principalmente no último estágio. A importância de fatores relacionados ao nicho (acoplamento fenológico e morfológico), para redes beija-flor-planta, já foi vista em áreas de Mata Atlântica (VIZENTIN-BUGONI *et al.*, 2014). Porém, a abundância das espécies também apresenta um bom ajuste nos estádios jovem, sucessional inicial e sucessional tardio. Assim, o presente estudo dá apoio tanto a fatores neutros como a fatores relacionados ao nicho como preditores das frequências das interações par-a-par encontradas em diferentes comunidades. Os fatores relacionados ao nicho parecem atuar ao longo de toda sucessão, porém principalmente no final da sucessão enquanto que fatores neutros parecem ser mais importantes até os primeiros 50 anos de sucessão secundária, confirmando em parte a hipótese esperada (CHU *et al.*, 2007). No entanto, esse padrão não é acompanhado por um aumento da especialização da rede como esperado. Ao invés disso, a maior influência de fatores relacionados ao nicho no último estágio parece estar mais ligada à dominância por *R. naevius*. Como esse beija-flor ocorre o ano inteiro e possui bico longo, o acoplamento fenológico e morfológico pode explicar a maioria das interações feitas por esse polinizador e, conseqüentemente, a maior parte das interações observadas no estágio maduro. Apesar da evidência da influência dos fatores testados, os melhores modelos encontrados nos estádios deixam muita variação não explicada, ou seja, predizem apenas parte das interações observadas (VÁZQUEZ *et al.*, 2009b). Assim, como na estruturação das redes, é possível que

diversos outros fatores não avaliados aqui estejam contribuindo para gerar as frequências das interações observadas na natureza.

Um resultado interessante do presente estudo envolve a discussão sobre organismos invasores em redes ecológicas. Nos dois primeiros estádios, uma planta exótica, *M. rosacea*, contribuiu com grande parte das interações, o que pode ter consequências negativas para a reprodução das plantas nativas, devido à competição por polinizadores (BARTOMEUS *et al.*, 2008, KANDORI *et al.*, 2009). As visitas a *C. spiralis* parecem ser negativamente influenciadas pela presença dessa planta exótica. Nos dois primeiros estádios (jovem e sucessional inicial) entre 7 e 8% das interações são feitas com *C. spiralis*, enquanto que no estádio sucessional tardio, quando *M. rosacea* não está presente, essa porcentagem aumenta para 20%. Isso sugere competição entre as duas pelo polinizador *R. naevius*, uma vez que *C. spiralis* é polinizada quase exclusivamente por *R. naevius*, o qual também é um importante visitante de *M. rosacea*. De fato, polinizadores podem depender mais de espécies invasoras que de plantas nativas, como já observado por Vilà *et al.* (2009). No estádio sucessional inicial, a frequência de visitas de *R. naevius* para *M. rosacea* é quase o dobro da frequência de visitas por *C. spiralis*. Esse deslocamento das interações de *R. naevius* em direção à planta exótica pode ser atribuído a grande quantidade de néctar produzido por *M. rosacea* (Isabela G. Varassin, comunicação pessoal), levando a uma preferência por parte desse polinizador.

Os resultados apresentados nesse estudo podem estar sendo afetados pelo esforço amostral. As 10 espécies de beija flores encontradas somam apenas 65% das espécies encontradas para a região (STRAUBE; URBEN-FILHO, 2005). Assim, podemos prever que houve uma amostragem insuficiente das interações, levando a resultados que podem não representar as redes reais, mas apenas parte delas. Realmente,

o método de observação focal registra menos interações do que aquele que combina os métodos focais e registro de pólen em insetos (OLESEN *et al.*, 2011) ou do pólen no corpo de aves nectarívoras (Thais Zanata, comunicação pessoal).

O presente estudo revelou um aumento da riqueza e generalização de plantas e diminuição da riqueza, porém sem mudança na especialização média dos beija flores, ao longo da sucessão. Foi observado um padrão de aumento da conectância e equitatividade de interações e diminuição da modularidade e aninhamento nas redes mutualísticas. A abundância foi um importante fator para a estruturação das redes, no entanto os fatores relacionados ao nicho também apresentaram papel fundamental na estrutura de certas propriedades em alguns momentos da sucessão. A variação nas frequências de interação foi explicada em conjunto por fatores neutros e fatores relacionados ao nicho, mostrando importância de fatores relacionados ao nicho em todos os estádios, principalmente no último estágio e uma maior importância de fatores neutros até os 50 anos de sucessão. Além disso, foram encontradas evidências de que as mudanças nas frequências de interação podem ser causadas por competição entre espécies nativas e por competição entre espécies exóticas e nativas. Esses resultados são importantes para incorporar os dados disponíveis sobre a variação de redes ecológicas no tempo, principalmente se levarmos em conta que o sistema analisado aqui tem sido pouco explorado quando comparado a redes de polinização que incluem apenas polinizadores invertebrados. De fato os resultados encontrados aqui muitas vezes diferiram de estudos que avaliaram as propriedades de rede em gradientes sucessionais, porém utilizando outros sistemas de polinização. Isso ressalta a especificidade das redes de polinização beija flor-planta e a importância de se estudar sistemas de polinização mais específicos, que são sub-módulos de sistemas maiores, para que a base de dados relacionados a redes de polinização se torne mais geral (BEZERRA *et al.*, 2009).

## 5. REFERÊNCIAS

AIZEN, M. A., FEISINGER, P. 2003. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine “Chaco Serrano”. *Ecological Applications*, 4: 378-392.

ALBRECHT, M., RIESEN, M., AND SCHMID, B. 2010. Plant–pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos* 119: 1610-1624.

ARAÚJO, A. C. 1996. Beija flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. MSc Dissertation. Universidade Estadual de Campinas.

ARAÚJO, A. C.; FISCHER, E. A.; AND SAZIMA, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, Sudeste do Brasil. *Revista brasileira de Botânica*. 17: 113-118.

BARTOMEUS, I.; VILLÀ, M.; AND SANTAMARÍA, L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia*, 155: 761-770.

BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J., AND OLESEN, J. M. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *PNAS* 100: 9383-9387.

BERSIER, L., BANASEK-RICHTER, C., AND CATTIN, M. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83: 2394-2407.

- BEZERRA, E. L. S., MACHADO, I. C. S. AND MELLO, M. A. R. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology* 78: 1096–1101.
- BLÜTHGEN, N, MENZEL, F, AND BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *Ecology* 6: 1–12.
- BLÜTHGEN, N, FRÜND, J, VÁZQUEZ D. P., AND MENZEL, F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89: 3387–3399.
- BONNET, A., AND QUEIROZ, M. H. 2006. Estratificação vertical de bromélias epifíticas em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 217-228.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M. AND SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- CHAZDON, R.L. 2003. Tropical forest recovery : legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51–71.
- CHASE, J. M., AND LEIBOLD, M. A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

CHASE, J. M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *PNAS* 104: 17430-17434.

CHU, C., WANG, Y., DU, G., MAESTRE, F. T., LUO, Y., AND WANG, G. 2007. On the balance between niche and neutral processes as drivers of community structure along a successional gradient: insights from alpine and sub-alpine meadow communities. *Annals of Botany* 100: 807-812.

DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*, 250 p. Oxford University Press. New York.

DEVOTO, M., BAILEY, S., CRAZE, P., AND MEMMOTT, J. 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant–pollinator networks. *Ecology Letters* 15: 319-328.

FONTAINE, C., COLLIN, C. C., AND DAJOZ, I. 2008. Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Journal of Ecology*, 96: 1002-1010.

GATHMANN, A., GREILER, H. J., AND TSCHARNTKE, T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields – succession and body-size, management by cutting and sowing. *Oecologia* 98: 8-14.

GUIMARÃES, P.R., AND GUIMARÃES, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21: 1512 – 1513.

HUBBELL, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

IBGE. 1992. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Rio de Janeiro, Série Manuais Técnicos em Geociências: IBGE, 92 p.

JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.

JORDANO P, BASCOMPTE J, AND OLESEN, JM. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69– 81.

KANDORI, I., HIRAO, T., MATSUNAGA, S., AND KUROSAKI, T. 2009. An invasive dandelion unilaterally reduces the reproduction of a native congener through competition for pollination. *Oecologia* 159: 559-569.

KAEHLER, M., VARASSIN, I. G., AND GOLDENBERG, R. 2002. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*.28: 219-228.

LOPES, A. V. F., AND SAZIMA, M. 2002. Polinização por Beija Flores em Remanescentes da Mata Atlântica Pernambucana, Norte do Brasil. Dissertation. Universidade Estadual de Campinas

MELLO, M. A. R., MARQUITTI, F., GUIMARÃES, P., KALKO, E., JORDANO, P. AND de AGUIAR, M. 2011. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. *Oecologia* 167: 131-140.

MARQUITTI, F. M. D., GUIMARÃES, P. R., PIRES, M. M., AND BITTENCOURT, L. F. 2013. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00506x

MONTGOMERIE, R. D. 1984. Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. *Oecologia* 63: 229-236.

OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L., AND JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS* 104: 19891–19896.

OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., ELBERLING, H., AND JORDANO, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89: 1573-1582.

OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L., ELBERLING, H., RASMUSSEN, C., AND JORDANO, P. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proc. R. Soc. B* 278: 725-732.

PARRISH, J. A. D., AND BAZZAZ, F. A. 1979. Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology* 60: 597-610.

PETANIDOU, T, KALLIMANIS, A. S., TZANOPOULOS, J., SGARDELIS, S. P, AND 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. *Ecology Letters* 11: 564-575

PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-75.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL: <http://www.r-project.org>

RICO-GUEVARA, A., AND RUBEGA, M. A. 2011. The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary tube. *PNAS* 18: 9356-9360.

SAZIMA, M., BUZATO, S., AND SAZIMA, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcego no sudeste brasileiro. *Bromélia* 2: 29-37.

SAZIMA, M., BUZATO, S., AND SAZIMA, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.

SNOW, D.W., AND TEIXEIRA, D.L.. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal Für Ornithology* 123: 446-450.

STANG, M., KLINKHAMER, P. G. L., AND VAN DER MEIJDEN, E. 2007. Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia* 151: 442–453.

STRAUBE, F. C., AND URBEN-FILHO, A. 2005. Avifauna da Reserva Natural Salto Morato (Guaraqueçaba, Paraná). *Atualidades Ornitológicas* 124: 12p.

VARASSIN, I. G., AND SAZIMA, M. 2012. Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliads in the Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 43: 104-112.

VÁZQUEZ, D. P., MELIÁN, C. J., WILIANS, N. M., BLÜTHGEN, N., KRASNOV, B. R., AND POULIN, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127.

VÁZQUEZ, D. P., BLÜTHGEN, N., CAGNOLO, L., AND CHACOFF, N. P. 2009a. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* 103: 1445-1457.

VÁZQUEZ, D. P., CHACOFF, N. P., AND CAGNOLO, L. 2009b. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039-2046.

VILLÀ, M., BARTOMEUS, I., DIETZSCH, A. C., PETANIDOU, T., STEFFAN-DEWENTER, I., STOUT, J., AND TSCHULIN, T. 2009. Invasive plant-pollinator networks across Europe. *Proc. R. Soc. B* 276: 2887-3893.

VIZENTIN-BUGONI, J., MARUYAMA, PK., AND SAZIMA, M. 2014 Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proc. R. Soc. B* 281:

## 6. LISTA DE FIGURAS E TABELAS

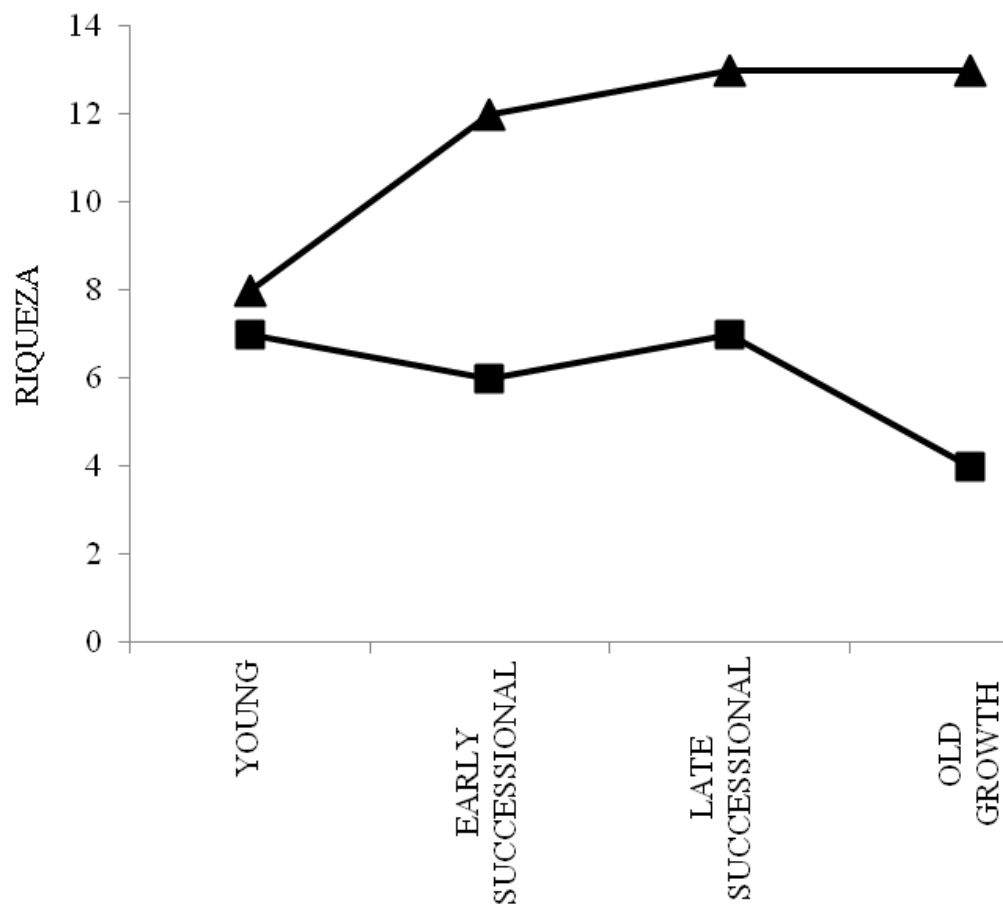


Figura 1 - Riqueza de plantas (triângulos) e de beija flores (quadrados) em quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)) da Mata Atlântica do sul do Brasil.

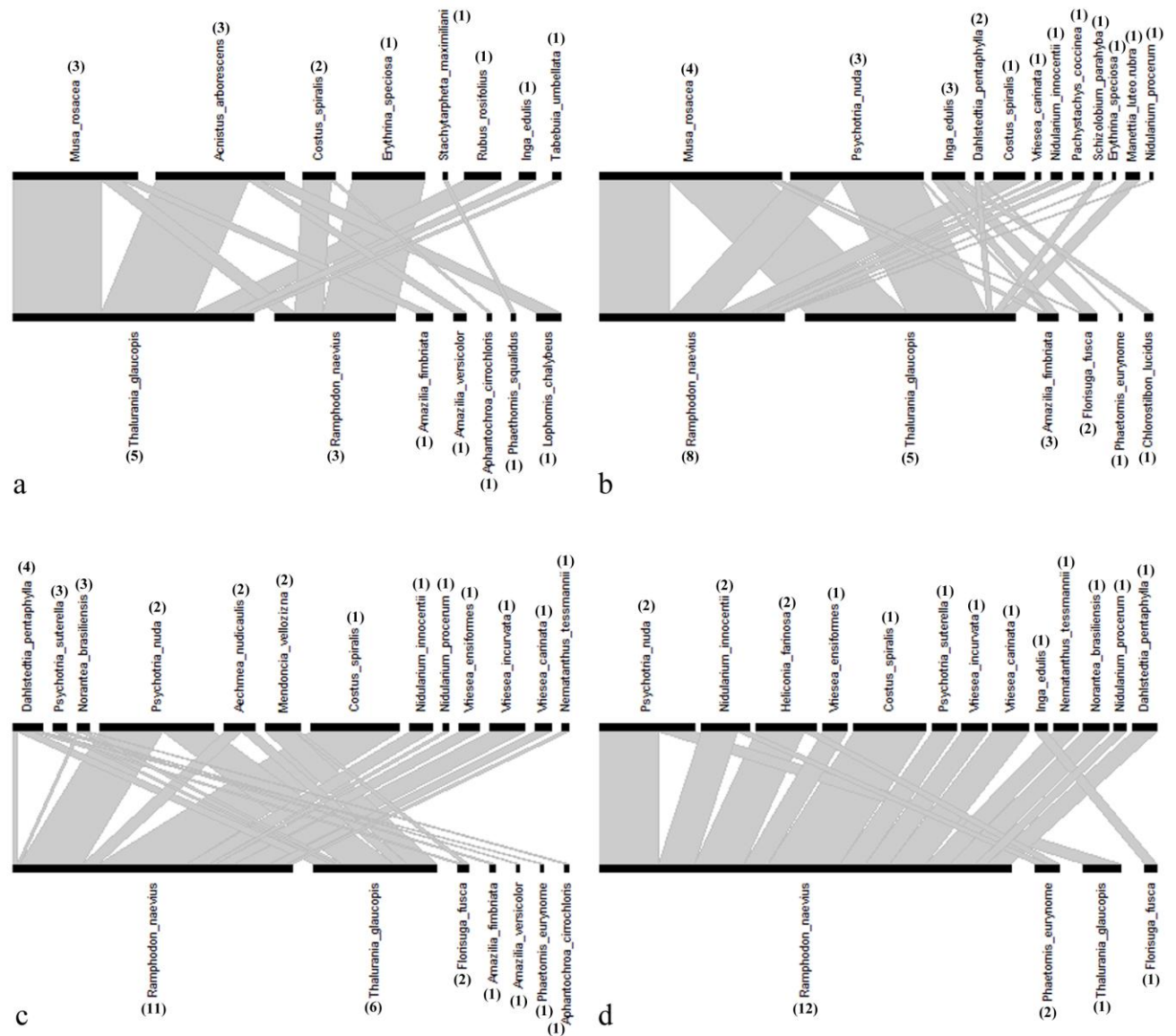


Figura 2 - Redes de interação polinizador-planta para os estádios sucessionais jovem (*young*) (a), sucessional inicial (*early sucessional*) (b), sucessional tardio (*late sucessional*) (c) e maduro (*old growth*) (d) da Mata Atlântica do sul do Brasil. As bandas pretas representam a proporção das interações feitas pelas espécies de planta (bandas superiores) ou polinizadores (bandas inferiores) em relação ao total de interações. Ao lado de cada banda está o nome da espécie que esta representa e o número de parceiros com quem interage (grau). As ligações em cinza representam interações quantitativas entre as espécies, sendo que a largura dessa ligação representa o número de interações.

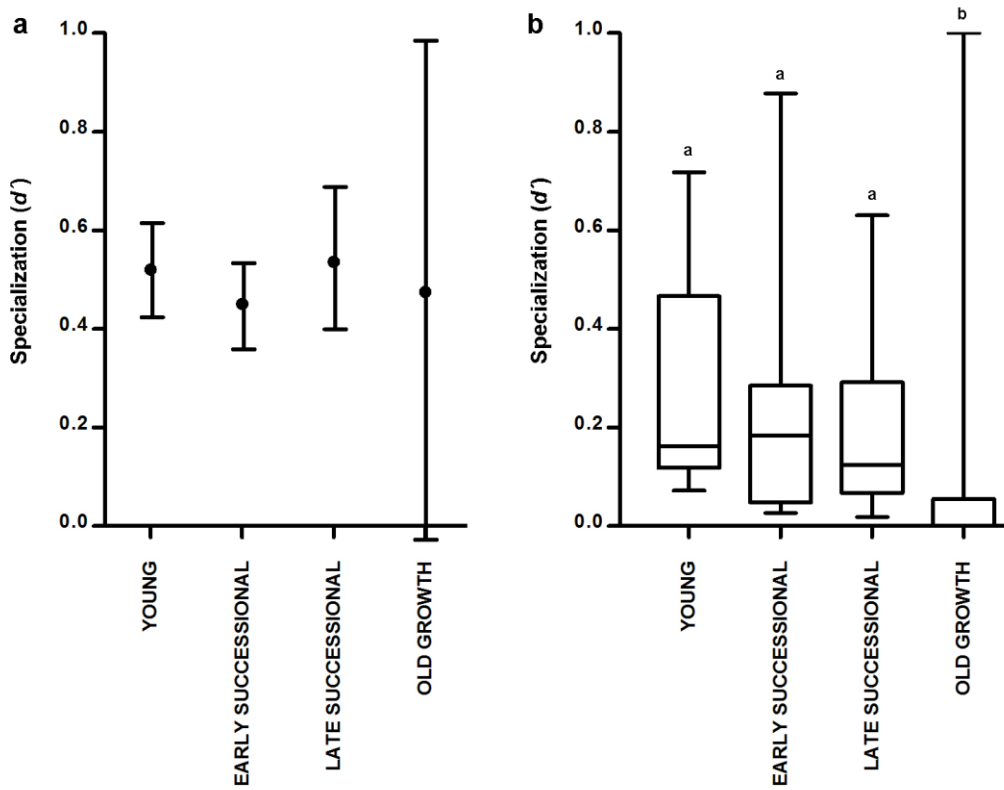


Figura 3 – Variação do índice de especialização ( $d'$ ) dos beija flores (a) e das plantas (b) em quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)), da Mata Atlântica do sul do Brasil. Em b letras iguais entre as classes de estágio indicam igualdade entre as medianas, enquanto letras diferentes indicam medianas diferentes.

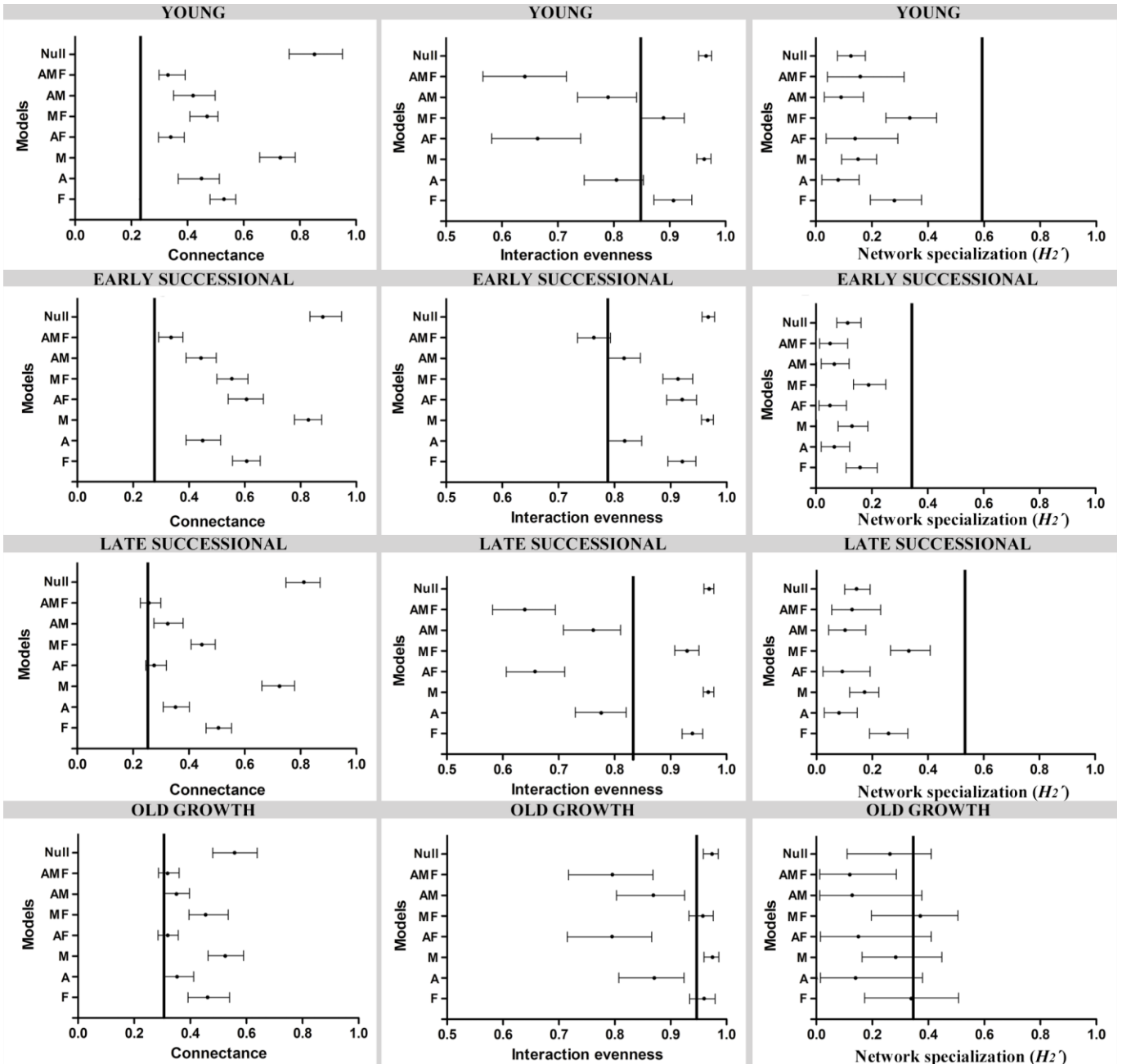


Figura 4 – Médias e intervalo de confiança das métricas calculadas a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo a abundância (A), o acoplamento fenológico (F), o acoplamento morfológico (M), as combinações possíveis entre esses fatores (AF, MF, AM, AMF) e segundo o modelo nulo (*null*) onde todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrência. A linha vertical mais espessa indica o valor observado para a métrica. Considera-se que o modelo prediz a métrica se o seu intervalo de confiança atinge a linha do valor observado. A primeira coluna de gráficos mostra os valores dos modelos para a conectância, a segunda coluna mostra os valores para a equitatividade de interações e a terceira coluna mostra os valores para o índice de especialização da rede ( $H_2'$ ). Em cada coluna o gradiente sucessional aumenta de cima para baixo, compreendendo quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)), da Mata Atlântica do sul do Brasil.

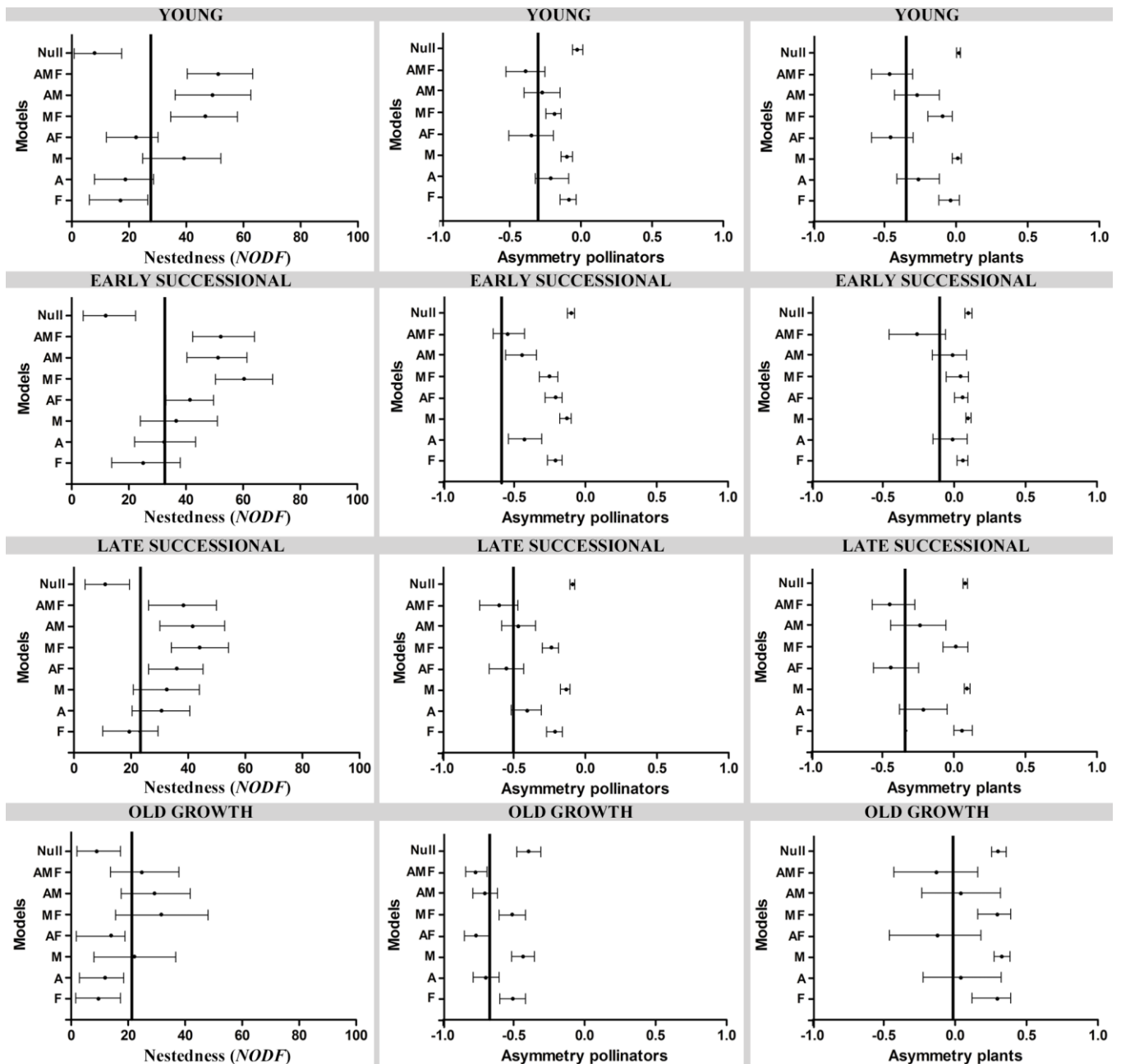


Figura 5 – Médias e intervalo de confiança das métricas calculadas a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo a abundância (A), o acoplamento fenológico (F), o acoplamento morfológico (M), as combinações possíveis entre esses fatores (AF, MF, AM, AMF) e segundo o modelo nulo (*null*) onde todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrência. A linha vertical mais espessa indica o valor observado para a métrica. Considera-se que o modelo prediz a métrica se o seu intervalo de confiança atinge a linha do valor observado. A primeira coluna de gráficos mostra os valores dos modelos para o aninhamento (*NODF*), a segunda coluna mostra os valores para a assimetria dos polinizadores e a terceira coluna mostra os valores para a assimetria das plantas. Em cada coluna o gradiente sucessional aumenta de cima para baixo, compreendendo quatro estádios sucessionais (jovem (*young*), sucessional inicial (*early sucessional*), sucessional tardio (*late sucessional*) e maduro (*old growth*)) da Mata Atlântica do sul do Brasil.

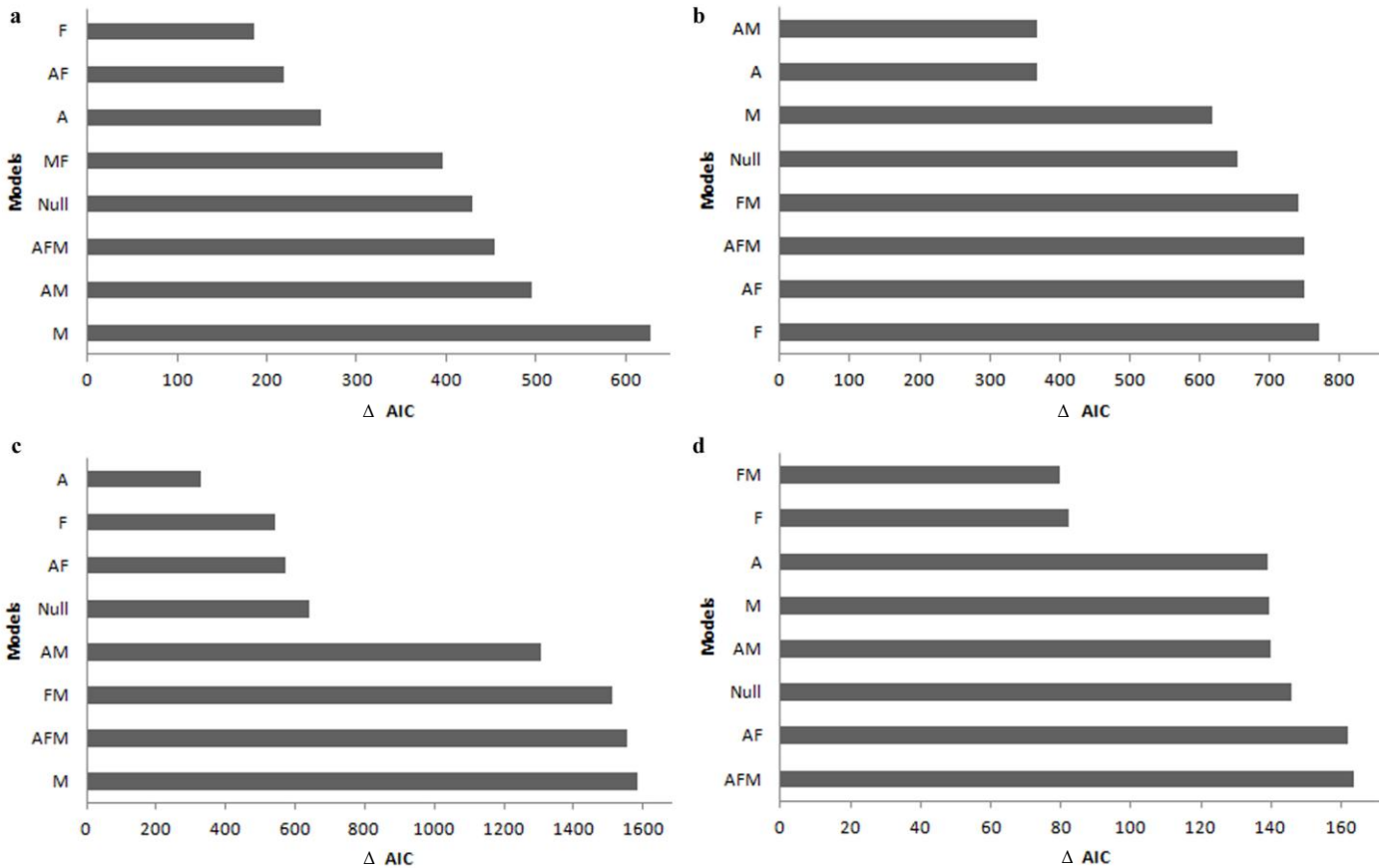


Figura 6 – Análise de verossimilhança das redes de interação beija-flor-planta para os estádios jovem (*young*) (a), sucessional inicial (*early successional*) (b), sucessional tardio (*late successional*) (c) e maduro (*old growth*) (d) da Mata Atlântica do sul do Brasil.. Essa análise foi feita a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo a abundância (A), o acoplamento fenológico (F), o acoplamento morfológico (M), as combinações possíveis entre esses fatores (AF, MF, AM, AMF) e segundo o modelo nulo (*null*), onde todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrência. O  $\Delta AIC$  se reporta à diferença entre o AIC da matriz observada e o AIC da matriz baseada no modelo em questão. Quanto menor o valor de  $\Delta AIC$  melhor é a capacidade do modelo em prever as frequências das interações observadas.

## 7. APÊNDICES

Apêndice 1 – Espécies de beija-flor das redes de polinização de quatro estádios sucessionais da Mata Atlântica do sul do Brasil

Espécies	Jovem	Sucessional		Maduro
		inicial	tardio	
<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin, 1788)	X	X	X	
<i>A. versicolor</i> (Vieillot, 1818)	X		X	
<i>Aphantochroa cirrochloris</i> (Vieillot, 1818)	X		X	
<i>Chlorostilbon lucidus</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1838)	X		X	
<i>Lophornis chalybeus</i> (Vieillot, 1822)	X			
<i>Florisuga fusca</i> (Vieillot, 1817)		X	X	X
<i>Phaethornis eurynome</i> (Lesson, 1832)		X	X	X
<i>P. squalidus</i> (Temmink, 1822)	X			
<i>Ramphodon naevius</i> (Dumont, 1818)	X	X	X	X
<i>Thalurania glaucopis</i> (Gmelin, 1788)	X	X	X	X

Apêndice 2 – Espécies de planta das redes de polinização de quatro estádios sucessionais da Mata Atlântica do sul do Brasil

Espécies	Jovem	Sucessional	Sucessional	Maduro
		inicial	tardio	
<i>Acnistus arborescens</i>	X			
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb			X	
<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	X	X	X	X
<i>Dahlsteddia pentaphylla</i> (Taub.) Burk		X	X	X
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews	X			
<i>Heliconia farinosa</i> Raddi				X
<i>Inga edulis</i> Martius	X	X		X
<i>Manettia luteo-rubra</i> (Vell.) Benth.		X		
<i>Mendoncia velloziana</i> (Mart.) Nees			X	
<i>Musa rosacea</i> Jacq.	X	X		
<i>Nematanthus tessmannii</i> (Hoehne) Chautems			X	X
<i>Nidularium innocentii</i> Lem.		X	X	X
<i>N. procerum</i> Lidman		X	X	X
<i>Norantea brasiliensis</i> Choisy			X	X
<i>Pachystachys coccínea</i> (Aubl.)		X		

<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schlecht.) Wawra		<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<i>P. suterella</i> Müll. Arg.			<b>X</b>	<b>X</b>
<i>Rubus rosifolius</i> Sm.	<b>X</b>			
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake.		<b>X</b>		
<i>Stachytarpheta maximiliani</i> Scham.	<b>X</b>			
<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandwith.	<b>X</b>			
<i>Vriesea carinata</i> Wawra		<b>X</b>	<b>X</b>	<b>X</b>
<i>V. ensiformes</i> (Vell.) Beer.			<b>X</b>	<b>X</b>
<i>V. incurvata</i> Gaudich.			<b>X</b>	<b>X</b>

---