

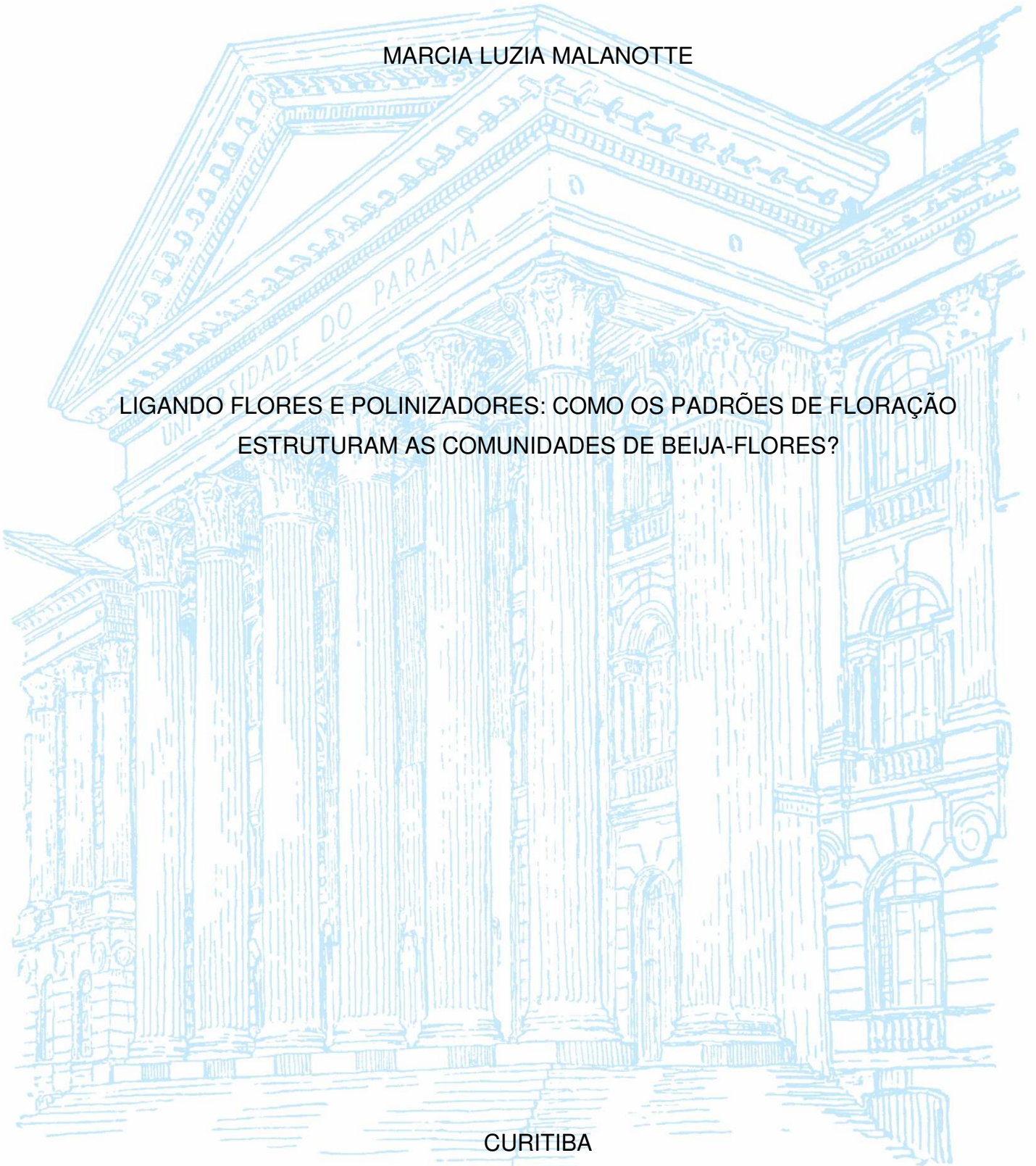
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARCIA LUZIA MALANOTTE

LIGANDO FLORES E POLINIZADORES: COMO OS PADRÕES DE FLORAÇÃO
ESTRUTURAM AS COMUNIDADES DE BEIJA-FLORES?

CURITIBA

2018



MARCIA LUZIA MALANOTTE

LIGANDO FLORES E POLINIZADORES: COMO OS PADRÕES DE FLORAÇÃO
ESTRUTURAM AS COMUNIDADES DE BEIJA-FLORES?

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

Orientadora: Profa. Dra. Isabela Galarda Varassin
Coorientador: Prof. Dr. André de Camargo Guaraldo

CURITIBA

2018

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Telma Terezinha Stresser de Assis –CRB/9-944)

Malanotte, Marcia Luzia

Ligando flores e polinizadores: como os padrões de floração estruturam as comunidades de beija-flores? / Marcia Luzia Malanotte. – Curitiba, 2018.
119 p.: il. ; 30cm.

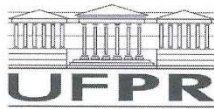
Orientadora: Isabela Galarda Varassin

Co-orientador: André de Camargo Guaraldo

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Beija-flor. 2. Polinização. 3. Fenologia. I. Título. II. Varassin, Isabela Galarda. III. Guaraldo, André de Camargo. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 581.16



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **MARCIA LUZIA MALANOTTE** intitulada: **LIGANDO FLORES E POLINIZADORES: COMO OS PADRÕES DE FLORAÇÃO ESTRUTURAM AS COMUNIDADES DE BEIJA-FLORES?**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua Aprovação no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 28 de Março de 2018.

ISABELA GALARDA VARASSIN
Presidente da Banca Examinadora

PAULO EUGENIO ALVES MACEDO DE OLIVEIRA
Avaliador Externo

MARINA WOLOWSKI TORRES
Avaliador Externo

GUILHERME DUBAL DOS SANTOS SEGER
Avaliador Externo

JERSON VIZENIN BIONANI
Avaliador Externo



*Dedico este trabalho aos meus pais J.
Sergio e Marlei e ao Luís H.*

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Profa. Isabela G. Varassin, por aceitar continuar contribuindo para minha formação. Pela oportunidade de me inserir nesse meio das interações. Por me auxiliar sempre que necessário tanto pessoalmente como virtualmente. Por confiar e permitir que eu desenvolvesse parte do meu trabalho a distância.

Ao meu coorientador Prof. André C. Guaraldo por aceitar me ajudar no desenvolvimento do meu trabalho, mesmo antes de aceitar me coorientar. Sempre muito prestativo e esclarecendo minhas dúvidas, quase sempre analíticas, em várias videoconferências.

Ao meu parceiro de campo e amigo Tiago Malucelli, por me apresentar a essas aves maravilhosas que são os beija-flores, que durante os dez dias mensais em campo sempre mantinha a animação. Pelas discussões, pelos finais de tarde regados a amendoim e fotografia de flores e beija-flores.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade Mata Atlântica (PPBio.ma) pelo financiamento do trabalho.

À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS) por permitir a coleta de dados na Reserva Natural Guaricica, pelo ótimo alojamento e pela boa receptividade de seus funcionários.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação pelos ótimos professores e pela possibilidade de realizar meu doutorado.

Ao Cilmar Damaso por me ajudar com as análises de distribuição espacial das plantas, sempre muito solícito, pessoalmente ou por vídeoconferência.

Ao Ricardo Camargo (Turisss) por me ajudar com as análises de modelos de equações estruturais, pela amizade e companhia em períodos de campo.

Ao Fabiano Maia por discussões e esclarecimentos no desenvolvimento de análises circulares.

Aos membros da banca, os Professores Paulo Eugênio de Oliveira, Marina Wolowski, Guilherme Seger e Jeferson Vizentin-Bugoni, por aceitarem o convite e pela contribuição na revisão da tese.

À Profa. Márcia Marques pelos ensinamentos, convivência no laboratório, amizade e pela ótima coordenação dos módulos PPBio Mata Atlântica no PR.

Ao laboratório de ecologia vegetal (LEV) e todos os LEVianos por toda ajuda e amizade. Em especial aos meus queridos amigos, Daniele Moraes, Tiago Malucelli, Ricardo Camargo, Thais Zanata, Tiago Machado, Carolina Yumi, Carolina Rosa, Carolina Ribeiro e Vinicius Marcilio.

Aos meus amigos em Curitiba que de alguma forma fizeram dos anos em que vivi na Capital ou quando “visitei” mais alegres: Tiaguinho, Turista, Dani, Carol Yumi, Jana Souza, Fer Fernandes, Gabrielzinho, Felipe e Francisco Grotta. As minhas queridas bagacinhas que a Eco de campo me permitiu conhecer e que pretendo leva-las para toda a vida: Gabi Decker, Carol Sereneski e Day Pilatti.

Ao Luís que esteve sempre ao meu lado, em especial neste período da minha vida acadêmica. Por ter sido compreensivo com as minhas ausências em dias e mais dias de campo. Por ser um bom ouvinte das várias reclamações que fiz ao longo destes anos, por ser meu suporte nos meus momentos de “surtos”. Pela motivação, e por sempre me lembrar que esses anos de dedicação me trouxeram crescimento pessoal, que me fizeram desenvolver um pensamento mais crítico e que de quebra ainda pode me render bons frutos profissionais. E por ser a pessoa que, tanto quanto eu, torce pela finalização deste trabalho. Obrigada por todo seu amor, carinho e pela escolha de fazer parte da minha vida.

À toda minha família, em especial meus pais, Jesus Sergio e Marlei, pelo apoio de sempre. Pelo amor, confiança e incentivo no desenvolvimento do meu trabalho. Por me darem suporte nos anos em que vivi em Curitiba. Vocês são meus exemplos e meu porto seguro.

A todos que me ajudaram de alguma forma ao longo desses anos de doutorado, muito obrigada.

RESUMO

A fenologia é reconhecida dentro da ecologia de comunidades pelo papel na organização temporal dos recursos, especialmente para o estabelecimento das interações de polinização e dispersão. A fenologia de floração tem sido descrita em estudos de diferentes ecossistemas devido à sua importância frente a mudanças climáticas e suas interações com polinizadores. Os padrões de floração, como sobreposição e abundância, podem influenciar processos de competição e facilitação entre as plantas por polinizadores, como também o comportamento de forrageamento dos beija-flores e, conseqüentemente, nas taxas de visitação. Plantas polinizadas por beija-flores e a diversidade de padrões fenológicos estão entre os mecanismos responsáveis pela manutenção da biodiversidade. Neste contexto, a tese contribui de forma geral para o entendimento da interação entre plantas e beija-flores, e, especificamente, na relação da organização temporal dos recursos florais com a frequência de visitação dos polinizadores, com a determinação de espécies-chave e como mediadora da diversidade de beija-flores na Floresta Atlântica. No primeiro capítulo testamos a relação dos padrões de floração e a frequência de visitação de beija-flores com diferentes comportamentos de forrageamento. No segundo capítulo analisamos as características ecológicas das plantas responsáveis por indicar espécies-chave, ou seja, espécies centrais numa rede de interação planta-beija-flor. No terceiro capítulo investigamos os efeitos diretos e indiretos do ambiente na diversidade de plantas e beija-flores, e suas relações tróficas mediadas pela fenologia considerando diferentes estudos ao longo da Floresta Atlântica. Para o primeiro e segundo capítulo, os dados foram coletados mensalmente ao longo de um ano na Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. No terceiro capítulo, coletamos dados de literatura em estudos sobre fenologia e riqueza de plantas e beija-flores em comunidades da Floresta Atlântica. O primeiro capítulo evidencia que a abundância de indivíduos e a intensidade de floração apresentam influência direta e indireta nas interações entre as espécies dessa comunidade. Espécies mais abundantes influenciam de forma direta as relações entre as plantas, divergência e sobreposição temporal de floração, e de forma indireta entre plantas via polinizadores compartilhados, aumentando as interações com beija-flores. Uma vez que a maior frequência de visitação de beija-flores com comportamento *trapliner* indica que esta área deve apresentar recurso em abundância, caso contrário, a criação de territórios e sua defesa seria mais frequente. O segundo capítulo demonstra que a fenologia de floração, como a duração da floração, determina as espécies-chave de plantas e que, portanto, apresentam forte influência na manutenção da rede beija-flor-planta. Dentre as características ecológicas, a extensão temporal de floração foi a mais importante para explicar a centralidade das espécies. O terceiro capítulo indica que a associação dos diferentes fatores do ambiente (altitude), do clima (temperatura e precipitação) e a relação trófica entre plantas e beija-flores influenciam a diversidade de beija-flores. Contudo, a diversidade de plantas apresentou maior efeito sobre a diversidade de beija-flores. A fenologia das plantas funcionou como uma mediadora dos efeitos do clima na diversidade de beija-flores. Este estudo destaca a importância da fenologia na

estruturação das interações em diferentes escalas espaciais, além de sua influência na centralidade das espécies.

Palavras-chave: Centralidade. Comportamento. Diversidade. Espécies-chave. Fenologia. Floresta atlântica. Forrageamento. Riqueza.

ABSTRACT

Phenology is recognized within the ecology of communities by the role in temporal organization of resources, especially for pollination and dispersal interaction establishment. Flowering phenology has been described in studies of different ecosystems, due to its importance on climate change and its interactions with pollinators. Flowering patterns, such as overlap and density, can influence competition and facilitation processes between plants by pollinators, as well as the foraging behaviour of hummingbirds and, consequently, visitation rates. Plants pollinated by hummingbirds and the diversity of phenological patterns are mechanisms responsible for maintaining biodiversity. In this context, the thesis contributes to the understanding of the interaction between plants and hummingbirds, and specifically the relationship of the temporal organization of floral resources and the visitation rate of pollinators, as well as to the determination of key-species and as mediator of diversity of hummingbirds in the Atlantic Forest. In the first chapter we tested the relationship of flowering patterns and frequency of visitation of hummingbirds with different foraging behaviors. In the second chapter we analyzed the ecological characteristics of the plants responsible for indicating key-species, i.e., central species in a plant-hummingbird interaction network. In the third chapter we investigated the direct and indirect effects of the environment on the diversity of plants and hummingbirds, mediated by phenology considering different studies throughout the Atlantic Forest. For the first and second chapter, the data were collected monthly during one year in the Guaricica Natural Reserve, Antonina, Paraná. In the third chapter we used literature data about phenology and plant and hummingbird richness from communities of the Atlantic Forest. The first chapter shows that the abundance of individuals and flowering intensity have direct and indirect influence on the interactions among species of this community. Most abundant species influence directly the relationship between plants, divergence and temporal overlap of flowering, and indirectly the increase in interactions with hummingbirds. Since, the greater frequency of visitation of hummingbirds with trapliner behavior indicates that this area should have abundant resource, otherwise, the creation and defense of territories would be more frequent. The second chapter demonstrates that the flowering phenology, as the period of flowering, determine plant key-species that, therefore, have strong influence on the maintenance of the hummingbird-plant network. Among the ecological characteristics, temporal extension of flowering was highlighted as the most important to explain species centrality. The third chapter indicates that the association of different environmental factors (altitude), climate (temperature and precipitation) and the functional trophic relationship between plants and hummingbirds influences the diversity of hummingbirds. However, plant diversity had a greater effect on the diversity of hummingbirds. Plant phenology acted as a mediator of the effects of climate on hummingbird diversity. This study highlights the importance of phenology in the structuring of interactions at different spatial scales, as well as its influence on the centrality of the species.

Key-words: Atlantic Forest. Behaviour. Centrality. Diversity. Foraging. Key-species. Phenology. Richness.

LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO 1

- Figura 1 – Predições gráficas esperadas neste estudo. A: Plantas com maior abundância de indivíduos “*Abundance of plants*” apresentam uma maior extensão temporal (meses) “*Temporal extention of flowering*” e menor abundância de floração (intensidade de floração) “*Flowering intensity*”; B: Plantas com distribuição espacialmente agrupada “*cluster*” devem ser mais visitadas por beija-flores de comportamento de forrageamento territorial enquanto plantas distribuídas aleatoriamente no espaço “*random*” devem ser mais visitadas por beija-flores que usam rotas regulares de visitaçãõ “*trapliners*”. A espessura da seta indica a intensidade de visitaçãõ.....49
- Figura 2 – A: Módulo constituído por dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros) com 1 km de distância entre elas; B: Modelo da parcela para coleta dos dados de floração e visitaçãõ dos beija-flores na cor verde (20x250m) (Fonte: Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBio - modificado); C: Contorno de três das 10 parcelas utilizadas para coletas dos dados no estudo (20x250m).....50
- Figura 3 – Padrões de floração em relação à abundância das espécies de plantas (número de indivíduos absoluto logaritmizados) no Módulo Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, PR. A= Extensão temporal de floração em meses “*Temporal extention of flowering*” (logaritmizadas); B= Intensidade de floração “*Flowering intensity*” (número de flores total, logaritimizadas). Legenda das espécies de plantas: niin= *Nidularium innocentii*, psnu= *Psychotria nuda*, vrca= *Vriesea carinata* e vrin= *Vriesea incurvata*.....51
- Figura 4 – Intensidade de floração das 18 espécies de plantas potenciais de interação com beija-flores ao longo de um ano (novembro/2014 a outubro/2015) de observação na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata

Atlântica), Antonina, Paraná. O percentual máximo de floração para cada mês está em vermelho, indicando a espécie responsável por esse percentual.....52

LISTA DE TABELAS CAPÍTULO 1

Tabela 1 – Sumário do modelo linear generalizado (GLM), considerando o melhor modelo que influencia a frequência de visitação de beija-flores na Reserva Guaricica, Módulo Rio Cachoeira (PPBio Mata Atlântica), Antonina, PR. Legenda das categorias: Distrib. Agrupada = Distribuição das plantas em floração agrupadas; Comp. Ambos= Comportamento de forrageamento dos beija-flores considerando <i>trapliner</i> e territorial; Comp. Territorial= Comportamento de forrageamento territorial. Em negrito estão os valores de $p < 0,05$	47
---	----

LISTA DE APÊNDICES CAPÍTULO 1

- Apêndice 1A – Lista de espécies de plantas e seus respectivos padrões de floração na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná. Legendas: Abund = número de indivíduos absoluto (acumulado), Ext. temp = Extensão temporal floração (meses), Int. flor = Intensidade de floração (número de flores total), Temp. obs = Tempo de observação total (horas).....53
- Apêndice 1B – Rede de interação de plantas e beija-flores na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná. Legenda: Espécies de plantas em preto e espécies de beija-flores em vermelho. A espessura das ligações que conectam as caixas das espécies indica a intensidade da interação entre as espécies.....54
- Apêndice 2 – Percentual total de visitas das quatro espécies de beija-flores deste estudo em diferentes comportamentos de forrageamento “*Hummingbirds behaviour*” na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná. Percentual de cada comportamento intraespecífico representado em diagrama circular. As tonalidades de cinza indicam o comportamento de forrageamento dos beija-flores: cinza claro= *trapliner*; cinza escuro= territorial.....55

LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO 2

- Figura 1 – Módulo constituído por dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros; pontos verdes) com 1 km de distância entre elas, sendo a coleta dos dados em subparcelas (20 x 250 metros). (Fonte: PPBio).....76
- Figura 2 – Rede de interação entre plantas (verde) e beija-flores (preto) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Guaricica, Antonina, PR. A espessura das ligações conectando as espécies indica a força de interação entre elas.....77
- Figura 3 – Centralidade das espécies de plantas, indicando espécies-chave ao longo das variações sazonais (A= transição de seco para úmido (setembro a novembro), B= úmido (dezembro a fevereiro), C= transição de úmido para seco (março a maio), D= seco (julho a agosto) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. Duas espécies estão conectadas entre si caso interajam pelo menos com uma espécie de beija-flor em comum (o peso das ligações é proporcional à frequência de visitação das espécies de beija-flores que estão sendo compartilhadas). A rede apresentada é unipartida, proveniente da rede original bipartida (plantas-beija-flores). Tons mais escuros indicam maior centralidade.....78

LISTA DE TABELAS CAPÍTULO 2

Tabela 1 – Modelos potenciais para explicar a centralidade por proximidade (<i>closeness centrality</i> , variável resposta) das espécies de plantas da Floresta Atlântica. Variáveis preditoras: Índice de sobreposição temporal de floração (IS); Extensão Temporal de floração (ET); Comprimento da corola (C). df = graus de liberdade. wAIC= peso de AIC dos modelos.....	75
---	----

LISTA DE APÊNDICES CAPÍTULO 2

- Apêndice 1 – Espécies de plantas que tiveram interação com beija-flores ao longo de um ano (novembro-2014 a outubro-2015) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. Legenda das espécies: A= *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb, B= *A. ornata* Baker, C= *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe, D= *Dahlstedtia pentaphylla* (Taub.) Burkart, E= *Heliconia farinosa* Raddi, F= *Musa ornata* Roxb., G= *Nidularium innocentii* Lem., H= *N. procerum* Lindm., I= *Psychotria nuda* (Cham. & Schldl.) Wawra, J= *P. suterella* Müll. Arg., K= *Spiroteca rivieri* (Decne.) Ulbr., L= *Vriesea carinata* Wawra, M= *V. incurvata* Gaudich.....79
- Apêndice 2 – Espécies de beija-flores da rede de interação observada entre novembro (2014) a outubro (2015) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. Legenda das espécies: A= *Amazilia versicolor* (Vieillot), B= *Aphantochroa cirrochloris* (Vieillot), C= *Ramphodon naevius* (Dumont), D= *Thalurania glaucopis* (Gmelin).....81
- Apêndice 3 – Extensão temporal de floração das 13 espécies de plantas que interagiram com os beija-flores ao longo de 12 meses (novembro/2014 a outubro/2015) na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, PR.....82

LISTA DE FIGURAS CAPÍTULO 3

- Figura 1 – Diagramas de caminho indicando os relacionamentos hipotéticos entre as variáveis. As setas em azul indicam as relações esperadas de acordo com as hipóteses propostas pelo estudo, ou seja, relações que esperamos ser estatisticamente significativas. As setas pretas são relações que ocorrem, porém que esperamos não ser estatisticamente significativas A: diagrama esperado para as predições relacionadas a hipótese de relações tróficas; B: diagrama esperado para relacionada a hipótese de efeitos ambientais similares. Ambos os diagramas consideram as diferentes medidas de diversidade de plantas (anual/contínua) e beija-flores (residentes/não residentes).....109
- Figura 2 – Resultados de modelos de equações estruturais (SEM) testando o efeito da riqueza geral de plantas (Overall plant richness) na riqueza geral dos beija-flores (Overall hummingbird richness), incluindo efeitos diretos e indiretos das variáveis ambientais e sazonalidade das plantas (Plant seasonality) e beija-flores (Hummingbird seasonality). Variáveis ambientais (Altit: Altitude, Precip: precipitação, temp: temperatura). Valores de coeficientes parciais padronizados de regressão entre as setas, as unidirecionais indicam causa entre uma variável e outra, e as setas bidirecionais indicam covariância entre as variáveis. Valores de $p \leq 0,05$ representados em azul.....111
- Figura 3 – Resultados de modelos de equações estruturais (SEM) da influência da riqueza de plantas, variáveis ambientais e sazonalidade das plantas (Plant seasonality) e beija-flores (Hummingbird seasonality) na riqueza de beija-flores. A: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração contínua ao longo do ano (Continual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores residentes (Resident hummingbird richness); B: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração anual ao longo do ano (Annual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores residentes (Resident hummingbird richness). Variáveis ambientais (Altit: Altitude, Precip: precipitação, temp: temperatura). Valores de coeficientes parciais padronizados de regressão entre as setas, as

unidirecionais indicam causa entre uma variável e outra, e as setas bidirecionais indicam covariância entre as variáveis. Valores de $p \leq 0,05$ representados em azul.....112

Figura 4 – Resultados de modelos de equações estruturais (SEM) da influência da riqueza de plantas, variáveis ambientais e sazonalidade das plantas (Plant seasonality) e beija-flores (Hummingbird seasonality) na riqueza de beija-flores. A: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração anual ao longo do ano (Annual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores não-residentes (Non-resident hummingbird richness); B: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração contínua ao longo do ano (Continual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores não-residentes (Non-resident hummingbird richness). Variáveis ambientais (Altit: Altitude, Precip: precipitação, temp: temperatura). Valores de coeficientes parciais padronizados de regressão entre as setas, as unidirecionais indicam causa entre uma variável e outra, e as setas bidirecionais indicam covariância entre as variáveis. Valores de $p \leq 0,05$ representados em azul.....113

LISTA DE TABELAS CAPÍTULO 3

- Tabela 1 – Comunidades de plantas-beija-flores usadas nas análises dos dados, com suas respectivas riquezas geral de cada grupo taxonômico. As comunidades de Floresta Atlântica estão distribuídas entre diferentes Estados das regiões Sul (Santa Catarina – SC e Paraná – PR), Sudeste (São Paulo – SP, Rio de Janeiro – RJ, Minas Gerais – MG e Espírito Santo – ES) e Nordeste (Bahia – BA) do Brasil.....105
- Tabela 2 – Resultados dos Modelos de Equações Estruturais (SEM). χ^2 (Qui-quadrado) = indica medida de ajuste absoluto do modelo; R^2 = Coeficiente de determinação; $p>0.05$ = indica que o modelo se ajustou aos dados. Legenda: RiqBF = Riqueza geral de beija-flores, RiqBFr = Riqueza de beija-flores residentes, RiqBFnr = Riqueza de beija-flores não residentes, RiqP = Riqueza geral de plantas, RiqPa = Riqueza de plantas floração anual, RiqPc = Riqueza de plantas floração contínua, Saz= sazonalidade, Alt= altitude, Prec= precipitação, Temp= temperatura.....106

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	23
2. CAPÍTULO 1 - COMO A ORGANIZAÇÃO TEMPORAL DOS RECURSOS FLORAIS AFETA A FREQUÊNCIA DE VISITAÇÃO DE BEIJA-FLORES?	28
2.1 Resumo	30
2.2 Introdução	31
2.3 Material e Métodos	33
2.4 Resultados	37
2.5 Discussão	38
2.6 Conclusão	41
2.7 Referências	42
2.8 Tabela	47
2.9 Figuras	48
2.10 Apêndices	53
3. CAPÍTULO 2 - ESPÉCIES-CHAVE EM REDES PLANTA-BEIJA-FLOR FLORESCEM POR MAIS TEMPO	56
3.1 Resumo	58
3.2 INTRODUÇÃO	59
3.3 METODOLOGIA	61
3.4 RESULTADOS	65
3.5 DISCUSSÃO	66
3.6 LITERATURA CITADA	69
3.7 Tabela	75
3.8 Figuras	76
3.9 Apêndices	79

4. CAPÍTULO 3 – CLIMA E FENOLOGIA REGULAM A DIVERSIDADE DE BEIJA-FLORES NA FLORESTA ATLÂNTICA	83
4.1 Resumo	85
4.2 Introdução	87
4.3 Métodos	90
4.4 Resultados.....	93
4.5 Discussão.....	93
4.6 Referências.....	97
4.7 Tabelas.....	105
4.8 Figuras.....	107
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	114
REFERÊNCIAS.....	116

1. INTRODUÇÃO GERAL

Cada mês traz uma perspectiva da floresta, em que uma edição da vida da flor aparece completamente para harmonizar com a sua própria estação peculiar... A verdade é que os vários grupos de plantas com flores não estão espalhados indiscriminadamente nas estações de um ano para o outro, mas são regulados por princípios sistemáticos definidos.

Clarke (1893)

A fenologia é descrita como o estudo das mudanças do ciclo de vida das plantas e animais sob efeito do clima (ODUM; BARRETT, 2011), e por muito tempo recebeu pouca atenção em estudos ecológicos. Atualmente esse enfoque tem surgido para assumir uma nova importância frente às mudanças ambientais e climáticas globais. A fenologia das plantas vem sendo descrita na forma de registros de floração há muito tempo. No passado, as observações fenológicas foram coletadas para aplicações na agricultura e silvicultura, especialmente sobre a seleção de culturas adequadas e na descrição das condições de crescimento com base no clima (GARNER; ALLARD, 1920; MENZEL, 2002). Um dos primeiros registros relatado foi para floração da cerejeira em 705 d.C. na Corte Real em Kyoto (MENZEL, 2002). Lineu em 1751 em seu livro *Philosophia Botanica* abordou tanto a fenologia vegetativa, como a brotação e queda das folhas, como a fenologia reprodutiva, como floração e frutificação e relacionou a fenologia ao clima. Em estudos mais recentes, a fenologia das plantas tem sido retratada nas comunidades de diferentes ecossistemas (MORELLATO *et al.*, 2000; MEHLIG 2006; SANTANA; MACHADO 2010; CARADONNA *et al.*, 2014), e com enfoque na floração relacionada às mudanças climáticas (FITTER; FITTER, 2002), como também nas interações com seus polinizadores (STILES, 1977; BUZATO *et al.*, 2000; FONSECA *et al.*, 2015).

Dentre os polinizadores, os beija-flores apresentam importante papel na reprodução de espécies vegetais, sendo o maior grupo de polinizadores vertebrados de plantas neotropicais (BAWA, 1990; ROCCA; SAZIMA, 2010). Os beija-flores são

exclusivos do continente americano com 330 espécies (SCHUCHMANN, 1999), sendo encontradas 83 espécies no Brasil (MACEDO 2002). Eles pertencem à família Trochilidae, que tem sido tradicionalmente subdividida em duas subfamílias: Phaethornithinae e Trochilinae (BLEIWEISS *et al.*, 1994; SICK 1997; STILES, 1981), apesar de estudos recentes indicarem a ocorrência de nove clados bem definidos de beija-flores (McGuire *et al.* 2014). Embora o néctar não seja a única fonte de alimento utilizada pelos beija-flores, ele fornece a maioria dos carboidratos que fornecem a energia que essas aves precisam para voos contínuos (BRICE; GRAU, 1991). Por isso, os beija-flores apresentam alto grau de adaptação morfológica, fisiológica e comportamental para coletar néctar nas flores (LASPRILLA, 2003).

Nas comunidades de plantas tropicais, estudos que abordam os padrões de floração de espécies polinizadas por beija-flores têm avaliado os fatores bióticos e abióticos que regem a floração nessas comunidades, assim como os diferentes processos evolutivos que regulam a organização dos recursos utilizados pelos polinizadores (STILES, 1978). A extensão temporal da floração de cada espécie está relacionada com o ciclo de vida das plantas, a reprodução, i.e., o período em que fica disponível o recurso e que possibilita a polinização. O período em que as plantas se encontram em floração e a sincronia de floração entre elas podem afetar as interações com seus polinizadores (STILES, 1977; THOMSON, 1981). Assim, a sobreposição de floração pode ser influenciada por diferentes fatores na comunidade, sendo a competição por meio da atração diferencial por polinizadores mais provável de ocorrer quando as populações de plantas e polinizadores não estão em equilíbrio (MACARTHUR, 1972; PULLIAM, 1976). A falta de equilíbrio pode refletir a limitação de fornecimento dos recursos florais para os polinizadores, ou fatores em que os polinizadores não selecionam flores com base em maximizar as taxas de retorno energético (MACARTHUR, 1972; PULLIAM, 1976). Contudo, alguns estudos indicaram que as divergências no período de floração entre espécies podem ter evoluído para evitar competição (STILES, 1977; WASER, 1983; ARMBRUSTER, 1986). Por outro lado, as espécies de plantas podem utilizar a estratégia de facilitação para manter os polinizadores ao longo do tempo (RATHCKE, 1983; MORALES; TRAVESET, 2009). Nessa estratégia, as plantas podem apresentar uma sobreposição de floração contínua durante uma estação sustentando tanto os polinizadores que chegam ao início da estação como os que

chegam ao final da estação (RATHCKE, 1983). A vantagem dessa estratégia é que as espécies de plantas com sobreposição de floração tendem a aumentar a perceptibilidade de exibição floral quando comparadas a espécies ou indivíduos com pico de floração fora de uma estação específica (STAGGEMEIER *et al.*, 2010). Na hipótese proposta por Rathcke (1983), a facilitação e a competição entre as plantas por polinizadores deveriam depender da densidade das plantas. Desta forma, o sucesso na polinização de uma planta pode também ser reflexo da densidade regional de flores e polinizadores (THOMSON, 1981). O aumento de densidade das flores, tanto de uma espécie ou das espécies vizinhas, implica no aumento da taxa de visitação de beija-flores, e a intensidade da dependência de densidade varia entre as espécies que compartilham polinizadores (FEINSINGER *et al.*, 1991). Geralmente, os polinizadores podem ser mais predispostos a forragear plantas em maior densidade (KUNIN, 1997; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 1999), e podem por consequência visitar menos flores em aglomerados de plantas em menor densidade (YE *et al.*, 2014).

As interações reprodutivas têm sido examinadas no contexto de como compartilhar polinizadores, e a influência de padrões de forrageio dos polinizadores nas comunidades de plantas e, por sua vez, os seus efeitos sobre as taxas de visitação (MOELLER, 2004). Assim, plantas com floração restrita a um período podem ter uma diversidade de polinizadores limitados também a este período, sobrepondo as interações entre as espécies de polinizadores e plantas (RAMIREZ, 2006; MARUYAMA *et al.*, 2014; VIZENTIN-BUGONI *et al.*, 2014). Entretanto, diferentes estratégias de forrageamento permitem que organismos com sobreposição de nicho consigam partilhar recursos e coexistir no espaço ao longo do tempo (MACARTHUR, 1958; JOHNSON, 1980; PYKE, 1981). Desta forma, a teoria de forrageamento ótimo, que considera em quais manchas uma espécie poderia se alimentar e qual seria sua dieta para que tivesse uma ótima alocação de energia e tempo gastos (MACARTHUR; PIANKA, 1966), pode estar ligada com a partilha de recursos, pois as espécies podem utilizar os mesmos recursos com partilha temporal, ou seja, utilizando-os em momentos diferentes evitando competição interespecífica e estabelecendo a coexistência (MACARTHUR, 1958; SCHOENER, 1974). Contudo, a qualidade e a distribuição dos recursos ofertados pelas flores afetam o comportamento de forrageamento dos polinizadores, que podem variar no

gasto de energia metabólica durante o forrageamento e a termorregulação (HEINRICH, 1975). Os beija-flores podem apresentar duas estratégias básicas de comportamento alimentar (LINHART, 1973). Uma delas é o comportamento territorialista, em que o beija-flor fica empoleirado e se alimenta de néctar em uma área que ele defende de intrusos, raramente abandonando o território (LINHART, 1973). Outra alternativa é o comportamento de *trapping*, em que há uma busca ampla no espaço por alimento e o beija-flor forrageia entre flores que estão esparsas (LINHART, 1973; STILES, 1975; 1978). Portanto, vários aspectos da fenologia de floração podem favorecer beija-flores de comportamento territorial ou *trappers*, como a quantidade e o tempo em que o recurso fica disponível, além de sua acessibilidade morfológica (STILES, 1975). Desta forma, as flores devem fornecer recompensa suficiente para atrair polinizadores, mas devem limitar esta recompensa para que os animais continuem visitando outras plantas da mesma espécie (FEINSINGER, 1976). A distribuição das flores no ambiente, também pode favorecer diferentes comportamentos de forrageamento. Flores agrupadas podem sustentar um beija-flor por períodos longos, que passa a defender este recurso de forma agressiva, apresentando um comportamento territorialista (STILES, 1975; 1978; FEINSINGER, 1976). Flores dispersas dificultam a defesa de territórios de alimentação, o que favorece visitas de beija-flores com comportamento de forrageamento mais móvel e com rotas de alimentação, como os *trappers* (STILES, 1975; 1978).

A diversidade de espécies é de grande importância para o funcionamento do ecossistema, pois auxilia na compreensão de processos ecológicos, como a produção primária, transferência trófica de energia e matéria entre plantas e animais, entre outras (DÍAZ; CABIDO, 2001; TILMAN, 2001). As associações entre plantas visitadas por beija-flores e beija-flores têm se revelado de grande valor no estudo do papel dos processos coevolutivos e das interações ecológicas na organização das comunidades (ver KODRIC-BROWN *et al.*, 1984). Informações funcionais, como morfologia e a variação fenológica, podem contribuir para determinar o papel central desempenhado por essas espécies nas comunidades. Assim, espécies centrais seriam aquelas que apresentam mais ligações com outras espécies, podendo possuir função de conectoras em redes de interação (ESTRADA, 2007; MARTÍN GONZÁLEZ *et al.*, 2010). Nesse contexto, o conhecimento de espécies centrais

permite o entendimento da distribuição temporal da diversidade de plantas e beija-flores.

Nesta tese, abordamos os padrões de floração de plantas e suas influências sobre as interações e diversidade dos beija-flores na Floresta Atlântica. No primeiro capítulo, investigamos como os padrões de floração (extensão temporal, sobreposição e distribuição espacial) estão relacionados com a frequência de visitação dos beija-flores de diferentes comportamentos de forrageamento (territorialista e *trapliner*). No segundo capítulo, avaliamos as características biológicas (morfologia e fenologia de floração) associadas ao papel de espécies-chave das plantas em uma rede de interação com beija-flores. No terceiro capítulo, testamos os efeitos diretos e indiretos das relações do ambiente (clima e altitude) e sazonalidade sobre a diversidade de plantas e beija-flores e suas relações tróficas consumidor-recurso.

2. CAPÍTULO 1

**COMO A ORGANIZAÇÃO TEMPORAL DOS RECURSOS FLORAIS INFLUENCIA
A FREQUÊNCIA DE VISITAÇÃO POR BEIJA-FLORES?**

Como a organização temporal dos recursos florais influencia a frequência de visitação por beija-flores?*

Marcia L. Malanotte^{1,2} e Isabela G. Varassin^{1,2}

¹Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal do Paraná.

²Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico, Jardim das Américas, CEP 81531-990, Curitiba, Paraná, Brazil.

* Artigo organizado de acordo com as normas da revista Acta Oecologica

2.1 Resumo

Os determinantes mais importantes para as interações entre plantas e polinizadores são a abundância de espécies, fenologia, morfologia e distribuição espacial. Os padrões de floração no nível de comunidade podem afetar a dinâmica dos sistemas ecológicos, como a abundância de recurso influenciando na frequência de visitação dos polinizadores. Além disto, a distribuição temporal e espacial das flores influencia o comportamento de forrageamento dos beija-flores, que podem exibir comportamento territorial ou realizar rotas de forrageamento. Neste estudo foi testada a relação do período temporal de floração, abundância de flores com a abundância das plantas, como também, com a frequência de visitação dos beija-flores de diferentes comportamentos de forrageamento. O estudo foi realizado na Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. A coleta dos dados foi realizada mensalmente durante um ano. A extensão temporal e intensidade de floração foram relacionadas com a abundância de plantas por meio de MANOVA. Para identificar quais variáveis das plantas (extensão temporal de floração, índice de sobreposição temporal de floração e distribuição espacial das plantas) e beija-flores (comportamento de forrageamento territorial e por rotas de visita “*trapliner*”) apresentaram melhor poder de explicação sobre a frequência de visitação dos beija-flores foram realizados modelos lineares generalizados. A abundância de plantas foi um fator importante para explicar os padrões de floração no nível de comunidade, pois espécies mais abundantes apresentaram floração mais extensa e com maiores picos de floração ao longo do ano. A distribuição espacial agrupada dos recursos e o comportamento de forrageamento *trapliner* aumentam a frequência de visitação dos beija-flores. Contudo, a frequência de visitação foi superior quando a distribuição espacial dos recursos é aleatória, pois recebem visitas de beija-flores tanto com comportamento *trapliner* quanto territorial. O estudo destaca a abundância de recursos na área, o que deve favorecer partilha de recursos entre os beija-flores em sobreposição de nicho, uma vez que foi observado maior taxa de visitas de beija-flores com comportamento *trapliners* do que territorial.

Palavras-chave: comportamento beija-flores; fenologia; interação mutualística; sobreposição de floração.

2.2 Introdução

A fenologia das plantas é reconhecida dentro da ecologia de comunidades pelo seu papel na organização temporal dos recursos e é especialmente importante devido à sua influência no estabelecimento das interações de polinização e dispersão (Rathcke e Lacey, 1985). A floração sazonal de espécies, como na primavera nos ecossistemas temperados, geralmente não ocorre em ecossistemas tropicais (Morellato et al., 2000). Pelo contrário, os padrões de floração são mais complexos (Newstrom et al., 1994) com os recursos florais disponíveis ao longo do ano todo e picos de floração e abundâncias variáveis entre espécies e comunidades (Morellato et al., 2000). Assim, esta variação na organização temporal da floração das espécies pode influenciar na taxa de visitação dos polinizadores das diferentes espécies (Stiles, 1977; 1979; Poole e Rathcke, 1979).

Os padrões de floração no nível de comunidade determinam a abundância, distribuição e sobreposição temporal dos recursos florais, os quais podem afetar a dinâmica dos sistemas ecológicos. A abundância de flores pode influenciar as taxas de visitação de beija-flores, implicando, por exemplo, no aumento de visitação de acordo com uma maior abundância de indivíduos de plantas (Feinsinger et al., 1991; Kunin, 1993; Steffan-Dewenter e Tschardt, 1999; Araújo-Silva e Bessa, 2010). A distribuição das plantas (i.e. uniforme, agrupada ou aleatória), no ambiente pode influenciar nas taxas de visitação pelos polinizadores por meio do *display* visual (Rathcke, 1983), as quais plantas mais agrupadas aumentariam as chances de receberem mais visitas de polinizadores devido a um maior *display* visual (Chittka et al., 1997). A sobreposição temporal de floração é importante para frequência de visitação dos beija-flores, pois pode alterar (aumentando ou diminuindo) as visitas dos polinizadores devido às diferenças de sinalização floral (Levin, 1970; Chittka et al., 1997; Moeller, 2004). A sobreposição temporal de floração pode ser influenciada por processos competitivos, em que plantas competem por polinizadores (Stiles, 1975; Cole, 1981), ou seja, plantas em menor

sobreposição de floração recebem uma menor taxa de visitação dos beija-flores do que plantas em maior sobreposição de floração, indicando uma relação negativa entre elas. Por outro lado, a sobreposição temporal de floração pode estar sendo influenciada pelo processo de facilitação, em que plantas florescem simultaneamente resultando em uma maior atração de polinizadores (Rathcke, 1983; Moeller, 2004), ou seja, plantas em maior sobreposição de floração recebem mais visitas dos beija-flores do que plantas em menor sobreposição de floração, indicando uma relação positiva entre elas. Desta forma, a sincronia entre as espécies em floração favorece o sucesso reprodutivo, sendo a facilitação sugerida como mecanismo mais importante para plantas polinizadas por beija-flores em comunidades de Floresta Atlântica (Bergamo et al., 2017; Wolowski et al., 2017).

Como as flores são um importante recurso alimentar para beija-flores, algumas espécies de beija-flores criam territórios de alimentação associados a manchas de recursos florais e os defendem de maneira agressiva de outros beija-flores da mesma ou de diferente espécie (Feinsinger, 1976). Uma estratégia de alimentação alternativa é o estabelecimento de rotas de visitas, "*traplining*", em que beija-flores se deslocam entre flores isoladas, provavelmente, seguindo uma rota regular e visitando fontes de alimento espalhadas em uma sequência específica (Janzen, 1971; Stiles e Wolf, 1979). A composição de espécies em floração na vizinhança, a abundância de flores (Feinsinger, 1987; Feinsinger et al., 1991) e a distribuição espacial do recurso (Baum e Grant, 2001), intraespecífico ou interespecífico (Ye et al., 2014) são aspectos da fenologia de floração que podem influenciar a frequência de visitação das plantas e o comportamento de forrageamento dos polinizadores (Heinrich, 1975; Stiles, 1975). Uma distribuição espacial agrupada das flores permite um maior controle dos recursos utilizados pelos beija-flores ao criarem territórios de alimentação (Stiles, 1975; 1978; Feinsinger, 1976). Enquanto que uma distribuição dispersa das flores no espaço dificulta a

criação e controle de territórios favorecendo beija-flores que utilizam rotas de alimentação como estratégia de forrageamento (Stiles, 1975; 1978).

Desta forma, para entendermos como os padrões temporais de floração e distribuição espacial dos recursos estão relacionados com a frequência de visitação de beija-flores foram propostos os seguintes objetivos: (1) analisar como a abundância das plantas influencia a extensão temporal e a intensidade da floração; (2) testar se a distribuição espacial das plantas na comunidade e a sobreposição temporal de floração afetam a frequência de visitação de beija-flores com diferentes comportamentos. Com base nesses objetivos, nossas previsões são: (1) espécies de plantas mais abundantes apresentam maior extensão temporal de floração (meses) e uma menor intensidade de floração; (2) espera-se uma maior relação entre plantas de distribuição agrupada “*cluster*” e beija-flores de comportamento territorial, assim como plantas com distribuição aleatória “*random*” e beija-flores com rotas regulares de visitação “*trapliner*” com a frequência de visitação dos beija-flores (Figura 1).

2.3 Material e Métodos

Local de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Natural Guaricica (RNG), pertencente à Sociedade de Preservação e Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), inserido na Área de Preservação Ambiental (APA) de Guaraqueçaba no litoral norte do Paraná, Brasil. A RNG (25°17'29.74”S, 48°39'49.0”W) tem 4.292,88 ha. O clima regional é subtropical úmido (Cfa, de acordo com a classificação de Köppen), com uma temperatura média anual entre 19°C a 21°C e precipitação média anual de 2.403mm (Vanhoni e Mendonça, 2008).

Coleta de dados e desenho amostral

O estudo foi realizado no módulo Rio Cachoeira que faz parte de um Projeto de Pesquisa de Longa Duração, conhecido como Projeto de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) na Mata Atlântica localizado na RNG. O módulo é constituído por dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros) que mantêm a cota altitudinal em cada parcela, i.e. não são retangulares, e apresentam 1 km de distância entre elas (Figura 2A). As coletas dos dados de floração foram realizadas em dez subparcelas de 20 x 250m a jusante do corredor central (Figura 2B e 2C). A altitude das parcelas variou de 24 a 473 metros.

O registro da floração foi feito nas espécies de plantas com potencial de serem polinizadas por beija-flores, ou seja, espécies com registros de interação com beija-flor na literatura ou com interações observadas localmente. Assim, mesmo espécies de plantas nas quais não foram observadas interações foram consideradas para análise fenológica. O registro de floração foi realizado mensalmente durante 12 meses (novembro-2014 a outubro-2015) com auxílio de binóculo. As espécies de plantas tiveram a intensidade de floração (número de flores absoluto) e extensão temporal de floração (número de meses) dos indivíduos anotadas em cada parcela ao longo de um ano. O índice de sobreposição temporal (IS) foi calculado mensalmente de uma dada espécie i em relação às demais através do número de indivíduos com flor da espécie i dividido pelo número de indivíduos com flor de todas as espécies em toda área amostral. Este índice varia de zero, sem sobreposição temporal a um, máxima sobreposição.

A posição geográfica de cada indivíduo com flor foi anotada por meio de coordenadas (x, y) na parcela. Por meio dessas coordenadas foi possível detectar o padrão de distribuição espacial entre as plantas utilizando a função K, caso univariada, (Ripley, 1976). O método proposto por Ripley foi baseado em contagem e distância, por meio de coordenadas (x, y) de cada ponto. A função computa todas as distâncias entre os pares de indivíduos de plantas em um mapa para investigar seu padrão de distribuição espacial, onde se construiu um círculo de

raio (r) de 10 m centrado em cada planta (Ripley, 1977; Haase, 1995). Este raio foi escolhido por ser a metade do menor lado da parcela, sendo indicado como limite para evitar maiores efeitos de borda. Uma vez delimitada a área deste círculo, foram contadas todas as plantas em floração presentes (Ripley, 1977; Haase, 1995). Para facilitar a visualização e interpretação dos resultados, foi utilizada uma forma linearizada da função K como sugerido por Ripley (1977). A hipótese nula para a função K de Ripley é de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), na função univariada (Ripley, 1979; Batista, 1998). Quando os valores observados estiveram dentro dos envelopes construídos, o padrão espacial foi considerado aleatório. Quando os valores fora dos envelopes foram positivos, o padrão espacial foi considerado agregado, e quando foram negativos, o padrão espacial foi considerado regular. A função linearizada de K de Ripley indicou apenas a presença dos padrões de dispersão agrupado e aleatório das plantas, assim apenas estes dois padrões foram utilizados de forma categórica para as análises.

O registro dos beija-flores foi realizado com auxílio de binóculos, sendo anotada a frequência de visitação absoluta (número de visitas dos indivíduos de beija-flores nos indivíduos de plantas em cada parcela por mês). O comportamento de forrageamento dos beija-flores foi categorizado em “territorial” e “*trapliner*”, para cada indivíduo de beija-flor. Como a uma mesma espécie de beija-flor pode ter sido atribuída ambos os comportamentos ao visitar o mesmo indivíduo de planta, foi criada a categoria “ambos comportamentos”, ou seja, para as análises, quando uma planta recebeu visitas de beija-flores com comportamentos territorial e *trapliner*. Beija-flores territoriais foram aqueles que se comportaram de forma agressiva e defenderam o recurso contra indivíduos da mesma espécie e de espécies diferentes, assim como aqueles que se alimentam regularmente na mesma mancha de recurso e retornam para o mesmo poleiro em uma área definida. Os beija-flores que se alimentam e prosseguem em voo em uma rota regular foram considerados *trapliners*.

As observações foram realizadas no período da manhã, a partir do amanhecer, contabilizando um total de 545 horas de observação ao longo do ano. O tempo de observação em cada indivíduo com flor foi de 10 minutos, com tempo de observação por espécie sendo variado devido a abundância de indivíduos (Apêndice 1A). A observação por indivíduo facilita verificar a interação entre beija-flores de diferentes comportamentos de forrageamento. Este método permitiu que todos os indivíduos das espécies em floração dentro das parcelas tivessem o mesmo tempo de observação. Além disso, amostrar por mais tempo as espécies mais abundantes leva à uma representação mais fiel da intensidade das interações na comunidade, já que a abundância geralmente importa para definir a intensidade das interações na natureza.

Análises dos dados

Para verificar a relação entre a abundância logaritimizada das espécies de plantas (número de indivíduos por espécie) com a extensão temporal e intensidade de floração (abundância de flores por indivíduo) foi realizada uma MANOVA. Para verificar se a fenologia de floração das espécies é aninhada foi utilizada uma matriz binária com a ocorrência de floração das espécies de plantas por mês. A matriz foi analisada no software ANINHADO (Guimarães Jr e Guimarães, 2006), utilizando a métrica NODF (Almeida-Neto et al., 2008). Os valores de aninhamento observado foram comparados com aqueles obtidos em 1000 aleatorizações de um modelo nulo, cuja a probabilidade de ocorrer interação é proporcional ao grau de generalização das espécies envolvidas. Para identificar quais variáveis das plantas e beija-flores estão relacionadas à frequência (absoluta) de visitaç o dos beija-flores foram realizados modelos lineares generalizados (GLM). O modelo inicial foi estruturado com a frequência de visitaç o como variável resposta, e os fatores de padrão de distribuição das plantas (agrupado, aleatório), o índice de sobreposição de floração temporal

(IS) e o comportamento de forrageamento dos beija-flores durante a visitação (territorial, *trapliner* e ambos os comportamentos), além da interação entre distribuição e comportamento, como variáveis explicativas, devido a importância do agrupamento do recurso ter indicação na influência no comportamento de forrageamento (Frequência visitação ~ distribuição + IS + comportamento + distribuição*comportamento). Devido a distribuição observada dos dados foi utilizada a família “Poisson” na análise. A função “glm” dentro do pacote MASS 7.3 do programa R foi usada para as análises (R Core Team, 2016; Venables e Ripley, 2002). O processo de seleção usado para escolher o melhor modelo foi o teste F por meio da função “drop1” do pacote stats no R (R Core Team, 2016). Os modelos foram validados com base na análise residual. Para analisar as diferenças entre os níveis das variáveis categóricas do modelo foi realizado um teste de Tukey *a posteriori* com correção de Bonferroni.

2.4 Resultados

Foram registradas 18 espécies de plantas potenciais de interação, devido suas características ornitófilas, com as quatro espécies de beija-flores (Apêndice 1A), sendo que 13 espécies de plantas efetivamente interagiram com os beija-flores (Apêndice 1B). Espécies que apresentaram maior abundância apresentaram também florações mais longas e maior intensidade de floração (número de flores) ($F=18,5$, $GL=1$, $p<0,001$; Figura 3).

A fenologia de floração das espécies foi aninhada ($NODF= 43,64$, $p<0,05$), ou seja, as espécies com maior extensão temporal de floração apresentam um padrão de organização, o qual indica reunir temporalmente a floração das outras espécies (Figura 4). Durante o ano e nesta sequência, as espécies *Aechmea nudicaulis*, *Nidularium innocentii*, *Vriesea incurvata*, *Psychotria nuda* e *Musa ornata* foram as que apresentaram maior intensidade de floração (Figura 4). Estas espécies forneceram muitos recursos ao longo do ano, com seus picos de

floração alternados ao longo dos meses, de modo que os beija-flores também visitaram outras espécies, com menor intensidade de floração.

A frequência de visitação dos beija-flores apresentou relação com os fatores de distribuição espacial das plantas e o comportamento dos beija-flores (respectivamente, $F=12,33$, $gl=1$, $p<0,05$ e $F=7,02$, $gl=2$, $p<0,05$), sem interação entre as variáveis. A frequência de visitação foi maior quando o beija-flor é *trapliner* ($\beta=-0,894$, $p<0,05$) e a distribuição das plantas em floração é agrupada ($\beta=-1,085$, $p<0,05$). Por outro lado, quando as plantas estão distribuídas aleatoriamente no espaço recebem visitas de beija-flores de ambos os comportamentos (*trapliner* e territorial) aumentando a frequência de visitação (Tabela 1). Quando observado o comportamento de forrageamento dos indivíduos por espécie de beija-flores, nós podemos ressaltar que *Amazilia versicolor* foi estritamente *trapliner*, ao contrário das outras espécies que tiveram pelo menos um indivíduo com comportamento territorial (Apêndice 2).

2.5 Discussão

A organização dos recursos florais tanto ao longo dos meses, quanto no espaço, através da distribuição espacial das plantas, influenciou as interações entre plantas e polinizadores. A abundância de plantas é um fator importante para explicar os padrões de floração no nível de comunidade, pois espécies mais abundantes apresentaram floração mais extensa e com maior intensidade de flores ao longo do ano. A distribuição espacial agrupada dos recursos e o comportamento de forrageamento *trapliner* aumentam a frequência de visitação dos beija-flores. Contudo, a frequência de visitação é maior quando a distribuição espacial dos recursos é aleatória e as plantas recebem visitas de beija-flores tanto com comportamento *trapliner* quanto territorial.

A abundância de indivíduos das espécies de plantas tem uma importante relação com a fenologia das plantas, indicando que espécies mais abundantes são aquelas que permanecem mais tempo em floração, o que deve ter permitido maior intensidade de visitação dos beija-flores. A abundância das espécies é importante para estruturar as interações numa comunidade tanto em redes de interação entre planta-polinizador (Vázquez et al., 2009; Ibanez, 2012), como em redes de facilitação planta-planta (Verdú e Valiente-Banuet, 2011; Marcilio-Silva et al., 2015). Uma maior abundância de indivíduos com flores por um maior período de tempo implica numa maior taxa de visitação de seus polinizadores (Kunin, 1993; 1997; Steffan-Dewenter e Tschamntke, 1999; Mustajärvi et al., 2001; Ye et al., 2014; Vizentin-Bugoni et al., 2014; Maruyama et al., 2015). Processos indiretos, como de facilitação e competição, devem influenciar nas interações das espécies de plantas mais abundantes e com intensidade de moderada a alta de floração, já que espécies mais abundantes podem divergir temporalmente em suas florações ao longo do ano por processos competitivos (Feinsinger, 1987). Por outro lado, plantas mais abundantes com picos de floração em sobreposição temporal com espécies raras tendem a favorecer o encontro destas espécies com menor intensidade de flores pelo polinizador, as quais poderiam passar despercebidas caso estivessem isoladas (Moeller, 2004; Staggemeier et al., 2010). Deste modo, a sobreposição e a divergência temporal de floração são diferentes estratégias das espécies, que tem possibilitado a coexistência dessas no espaço e no tempo (Feinsinger, 1987). Portanto, espécies mais abundantes em indivíduos e flores ao longo do ano, como *M. ornata*, *N. innocentii*, *P. nuda*, e *V. incurvata*, apresentam maior potencial para afetar visitação de outras plantas e são conseqüentemente importantes para manutenção da rede de interação da comunidade, como também sugerido por Bergamo *et al.* (2017). E como fatores externos, como mudanças climáticas globais, que possam alterar o período, extensão e intensidade de floração de uma espécie podem comprometer não apenas a

espécie de planta, como também suas interações na comunidade (Parmesan, 2006; Memmott et al., 2007), que pode levar a extinções das espécies.

Beija-flores de comportamento *trapliner* apresentaram alta taxa de visitação independente se as plantas estavam agrupadas ou aleatórias, contudo, houve maior frequência de visitação quando estas estavam agrupadas. Isto pode indicar que beija-flores *trapliners*, apesar de seguirem rotas de visitação, despendem maior tempo em agrupamentos de flores durante o forrageamento, mesmo não fazendo um controle da fonte de néctar com defesa de territórios (López-Calleja et al., 1997). Por outro lado, a grande oferta de recursos no sub-bosque, ao invés de no dossel, pode influenciar a visitação dos indivíduos da espécie residente *Ramphodon naevius*, que apresentou na maior parte das visitas o comportamento *trapliner*. Espécies do clado dos “hermits”, como *Ramphodon naevius*, são registradas como polinizadores de plantas do sub-bosque e com comportamento de forrageamento *trapliner* (Neill, 1987). A presença de beija-flores com comportamento *trapliner*, na maior parte do tempo de observação, sugere uma estratégia em que seja possível a partilha do recurso floral em momentos distintos ao longo do dia, já que as observações demonstram uma sobreposição de nicho entre os indivíduos (MacArthur, 1958; Schoener, 1974; Feinsinger e Colwell, 1978; Kronfeld-Schor e Dayan, 2003; Lara et al., 2009). Os indivíduos da espécie de *Amazilia versicolor* foram estritamente *trapliners*, o que poderia indicar uma segregação espacial ou temporal destes indivíduos como adaptação para reduzir o risco de encontros agressivos (Lara et al., 2009). Os indivíduos em floração das diferentes espécies de plantas foram abundantes e apresentaram uma organização temporal de floração de forma substitutiva entre si ao longo do ano, i.e. ao final da floração de uma espécie iniciou-se a floração de outra, esse padrão de floração pode ter contribuído para uma redução de comportamento territorial nos beija-flores neste período de tempo. Além disso, o fornecimento de recurso ao longo de todo o ano permite a manutenção local dos polinizadores pela comunidade de plantas (Stiles, 1977),

contribuindo para a ocorrência de ambos os comportamentos de forrageamento dos beija-flores, pois no caso de recurso escasso o comportamento mais eminente seria o territorial (Fonseca et al., 2015). A sobreposição de floração entre plantas, apesar de ter influência nas relações de outras plantas com beija-flores, não apresentou uma relação direta com o aumento nas taxas de visitação dos beija-flores. Isso pode indicar que a força desse fator, sobreposição de floração, pode estar variando de acordo com as diferentes espécies de plantas polinizadas por beija-flores ao longo do ano (Bergamo, 2017).

2.6 Conclusão

Este estudo fornece informações de como os padrões de floração estão organizados no tempo e no espaço, distribuição das plantas nesta comunidade de Floresta Atlântica e seu efeito nas interações com seus polinizadores. O estudo evidencia que a abundância de indivíduos e a intensidade de floração apresentam influência direta e indireta nas interações entre as espécies, plantas e aves, dessa comunidade. Espécies em maior abundância influenciam de forma direta as relações entre as plantas (divergência e sobreposição temporal de floração) e de forma indireta o aumento nas interações com beija-flores. As espécies de plantas mais abundantes e com picos de floração favoreceram, em termos de *display* floral, a visitação das espécies em sobreposição temporal de floração com menor intensidade de floração. Além disso, espécies mais abundantes em indivíduos e flores apresentaram um deslocamento fenológico ao longo dos meses, o que pode indicar influência de processos competitivos entre as espécies de plantas. Outro destaque neste estudo é em relação à partilha de recurso entre indivíduos de beija-flores em sobreposição de nicho. Uma vez que, a maior frequência de visitação de beija-flores com comportamento *trapliner* indica que esta área da Floresta Atlântica apresenta recurso em abundância, não favorecendo a criação de territórios e comportamento agressivo por parte dos beija-flores.

2.7 Referências

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, 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.
- Araújo-Silva, L. E., Bessa, E., 2010. Territorial behaviour and dominance hierarchy of *Anthracothorax nigricollis* Vieillot 1817 (Aves: Trochilidae) on food resources. *Rev. Bras. Ornitol.* 18, 89-96.
- Batista, J. L., Maguire, D. A., 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecol. Manag.* 110, 293-314.
- Baum, K. A., Grant, W. E., 2001. Hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternative strategies. *Ecol. Model.* 137, 201-209.
- Bergamo, P. J., Wolowski, M., Maruyama, P. K., Vizenin-Bugoni, J., Carvalheiro, M., Sazima, M., 2017. The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology*. 98, 1849-1858.
- Chittka, L., Gumbert, A., Kunze, J., 1997. Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movement within and between plant species. *Behav. Ecol.* 8, 239-249.
- Cole, B. J., 1981. Overlap, regularity, and flowering phenologies. *Am. Nat.* 117, 993-997.
- Feinsinger, P., 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46, 257-291.
- Feinsinger, P., 1987. Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced?. *Trends Ecol. Evol.* 2, 123-126.
- Feinsinger, P., Colwell, R. K., 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18, 779-795.

- Feinsinger, P., Tiebout III, H. M., Young, B. E., 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology*. 72, 1953-1963.
- Fonseca, L. C., Vizentin-Bugoni, J., Rech, A. R., Alves, M. A. S., 2015. Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a restinga from Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 87, 2163-2175.
- Guimarães Jr, P. R., Guimarães, P., 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Modell. Softw.* 21, 1512-1513.
- Haase, P., 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's k function: introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6, 575-582.
- Heinrich, B., 1975. Energetics of pollination. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6, 139-170.
- Ibanez, S., 2012. Optimizing size thresholds in a plant-pollinator interaction web: towards a mechanistic understanding of ecological networks. *Oecologia*. 170, 233-242.
- Janzen, D. H., 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2, 465-492.
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T., 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 34, 153-181.
- Kunin, W. E., 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology*. 74, 2145-2160.
- Kunin, W. E., 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *J. Ecol.* 85, 225-234.
- Lara, C., Lumbreras, K., González, M., 2009. Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornito. Neotrop.* 20, 73-83.
- Levin, D. A., Anderson, W. W., 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104, 455-67.

- López-Calleja, M. V., Bozinovic, F., del Rio, C. M., 1997. Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comp. Biochem. Phys. A.* 118, 1291-1299.
- MacArthur, R. H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology.* 39, 599-619.
- Marcilio-Silva, V., Cavalin, P. O., Varassin, I. G., Oliveira, R. A., Souza, J. M., Muschner, V. C., Marques, M., 2015. Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest–grassland ecotone. *Austral Ecol.* 40, 898-908.
- Maruyama, P. K.; Vizentin-Bugoni, J.; Dalsgaard, B.; Sazima, M. 2015. Pollination and breeding system of *Canna paniculate* (Cannaceae) in a montane Atlantic Rainforest: asymmetric dependence on a hermit hummingbird. *Acta Bot. Bras.* 29: 157-160.
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., Price, M. V., 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecol. Lett.* 10, 710-717.
- Moeller, D. A., 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology.* 85, 3289-3301.
- Morellato, P. L. C., Talora, D. C., Takahasi, A., Bencke, C. C., Romera, E. C., Zipparro, V. B., 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica.* 32, 811-823.
- Mustajärvi, K.; Siikamäki, P.; Rytönen, S.; Lammi, A., 2001. Consequences of plant population size and density for plant–pollinator interactions and plant performance. *J. Ecol.* 89, 80-87.
- Neill, D. A., 1987. Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* sect. *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae). *Ann. Mo. Bot. Gard.* 74, 27-41.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., Baker, H. G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica.* 26, 141-159.

- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 37, 637-669.
- Poole, R. W., B. J. Rathcke., 1979. Regularity, randomness and aggregation in flowering phenologies. *Science.* 203, 470-471.
- R Core Team., 2016. R: A language and environment for statistical computing. – In: R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Available at: <<http://R-project.org/>>.
- Rathcke, B., 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. - In: Leslie Real (Ed.). *Pollination biology.* 305-329pp.
- Rathcke, B., Lacey, E.P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16, 179-214.
- Ripley, B. D., 1976. The second-orders analysis of stationary point process. *J. Appl. Probab.* 13, 225-266.
- Ripley, B., 1977. Modelling spatial pattern. *J. Roy. Stat. Soc.* 39, 172-242.
- Ripley, B. D., 1979. Tests of randomness' for spatial point patterns. *J. Roy. Stat. Soc. B Met.* 41, 368-374.
- Schoener, T. W., 1974. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *P. Natl. Acad. Sci.* 71, 4169-4172.
- Staggemeier, V. G., Diniz-Filho, J. A. F., Morellato, L. P. C., 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *J. Ecol.* 98, 1409-1421.
- Steffan-Dewenter I, Tschardt T., 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia.* 121, 432–440
- Stiles, F. G., 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology.* 56, 285-301.

- Stiles, F. G., 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. *Science*. 198,1177-1178.
- Stiles, F. G., 1978. Temporal Organization of Flowering Among the Hummingbird Foodplants of a Tropical Wet Forest. *Biotropica*. 10, 194-210.
- Stiles, F.G., 1979. Reply to Poole and Rathcke. *Science*. 203, 471.
- Stiles, F. G., Wolf, L.L., 1979. The ecology and evolution of a lek mating system in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological Monographs*. 27, 3-78.
- Vanhoni, F., Mendonça, F., 2008. O clima do litoral do estado do Paraná. *Revista brasileira de climatologia*. 3pp.
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., Cagnolo, L., 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*. 90, 2039-2046.
- Venables, W. N., Ripley, B. D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Verdú, M., Valiente-Banuet, A., 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos*. 120, 1351-1356.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Sazima, M., 2014 Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *P Roy Soc B-Biol Sci*. 281, 20132397.
- Wolowski, M., Carvalheiro, L. G., Freitas, L., 2017. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *J. Ecol*. 105, 332-344.
- Ye, Z. M., Dai, W. K., Jin, X. F., Gituru, R. W., Wang, Q. F., Yang, C. F., 2014. Competition and facilitation among plants for pollination: can pollinator abundance shift the plant–plant interactions? *Plant Ecol*. 215, 3-13.

2.8 Tabela

Tabela 1. Sumário do modelo linear generalizado (GLM), considerando o melhor modelo que influencia a frequência de visitação de beija-flores na Reserva Guaricica, Módulo Rio Cachoeira (PPBio Mata Atlântica), Antonina, PR. Legenda das categorias: Distrib. Agrupada = Distribuição das plantas em floração agrupadas; Comp. Ambos= Comportamento de forrageamento dos beija-flores considerando *trapliner* e territorial; Comp. Territorial= Comportamento de forrageamento territorial. Em negrito estão os valores de $p < 0,05$.

	Estimativa	Erro padrão	t	P-value
Intercepto	2,134	0,364	5,853	<0,001
Distrib. Agrupada	1,085	0,396	2,743	<0,05
Comp. Ambos	0,894	0,271	3,300	<0,05
Comp. Territorial	-1,833	2,756	-0,665	0,507

2.9 Figuras

Figura 1. Predições gráficas esperadas neste estudo. A: Plantas com maior abundância de indivíduos “*Abundance of plants*” apresentam uma maior extensão temporal (meses) “*Temporal extention of flowering*” e menor abundância de floração (intensidade de floração) “*Flowering intensity*”; B: Plantas com distribuição espacialmente agrupada “*cluster*” devem ser mais visitadas por beija-flores de comportamento de forrageamento territorial enquanto plantas distribuídas aleatoriamente no espaço “*random*” devem ser mais visitadas por beija-flores que usam rotas regulares de visitaç o “*trapliners*”. A espessura da seta indica a intensidade de visitaç o.

Figura 2 A: M dulo constitu do por dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros) com 1 km de dist ncia entre elas; B: Modelo da parcela para coleta dos dados de floraç o e visitaç o dos beija-flores na cor verde (20x250m) (Fonte: Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBio - modificado); C: Contorno de tr s das 10 parcelas utilizadas para coletas dos dados no estudo (20x250m).

Figura 3. Padr es de floraç o em relaç o   abund ncia das esp cies de plantas (n mero de indiv duos absoluto logaritmizados) no M dulo Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atl ntica), Antonina, PR. A= Extens o temporal de floraç o em meses “*Temporal extention of flowering*” (logaritimizadas); B= Intensidade de floraç o “*Flowering intensity*” (n mero de flores total, logaritimizadas). Legenda das esp cies de plantas: niin= *Nidularium innocentii*, psnu= *Psychotria nuda*, vrca= *Vriesea carinata* e vrin= *Vriesea incurvata*.

Figura 4. Intensidade de floraç o das 18 esp cies de plantas potenciais de interaç o com beija-flores ao longo de um ano (novembro/2014 a outubro/2015) de observaç o na Reserva Natural Guaricica, M dulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atl ntica), Antonina, Paran . O percentual m ximo de floraç o para cada m s est  em vermelho, indicando a esp cie respons vel por esse percentual.

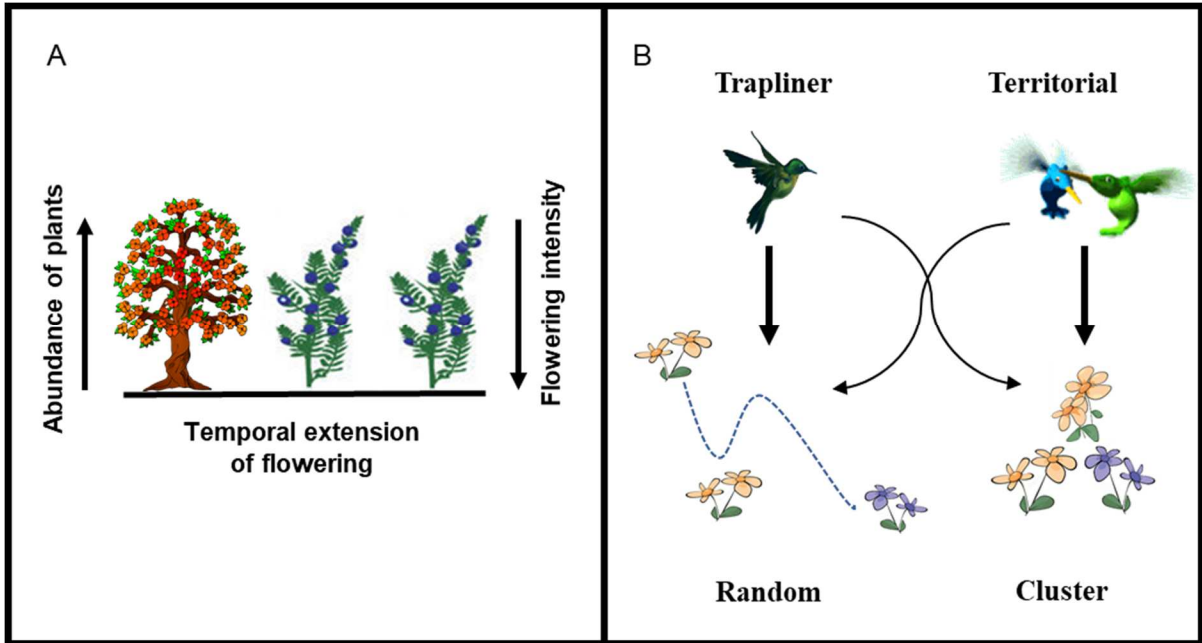


Figura 1

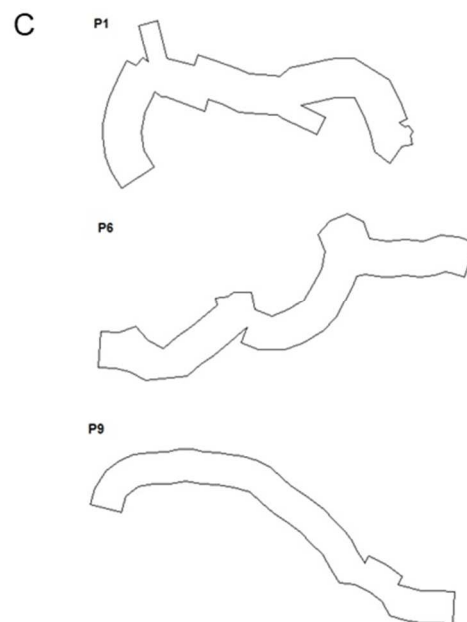
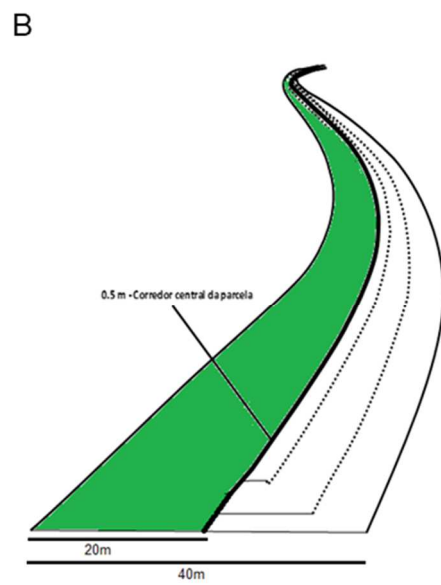
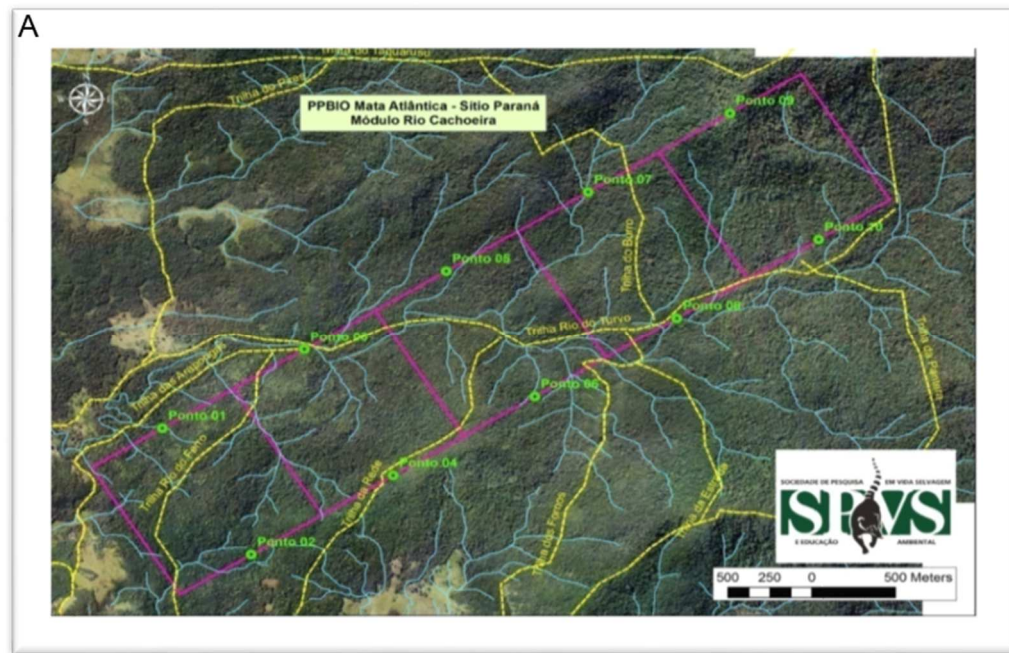


Figura 2

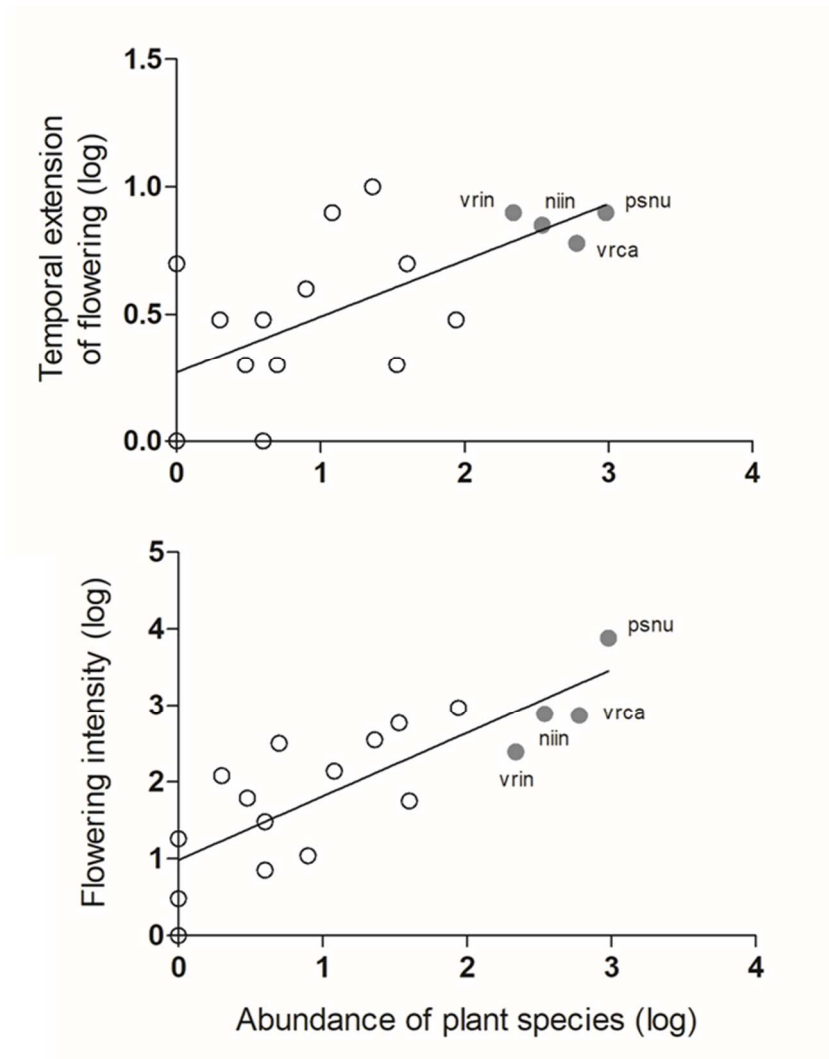


Figura 3

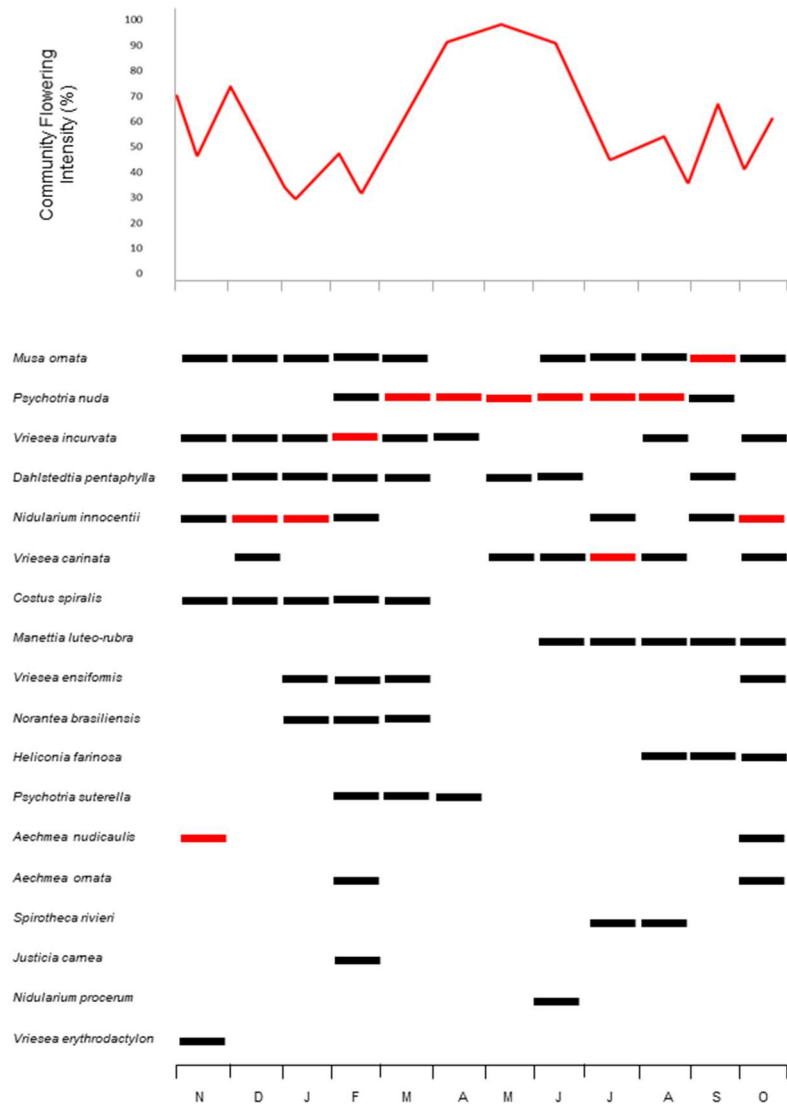


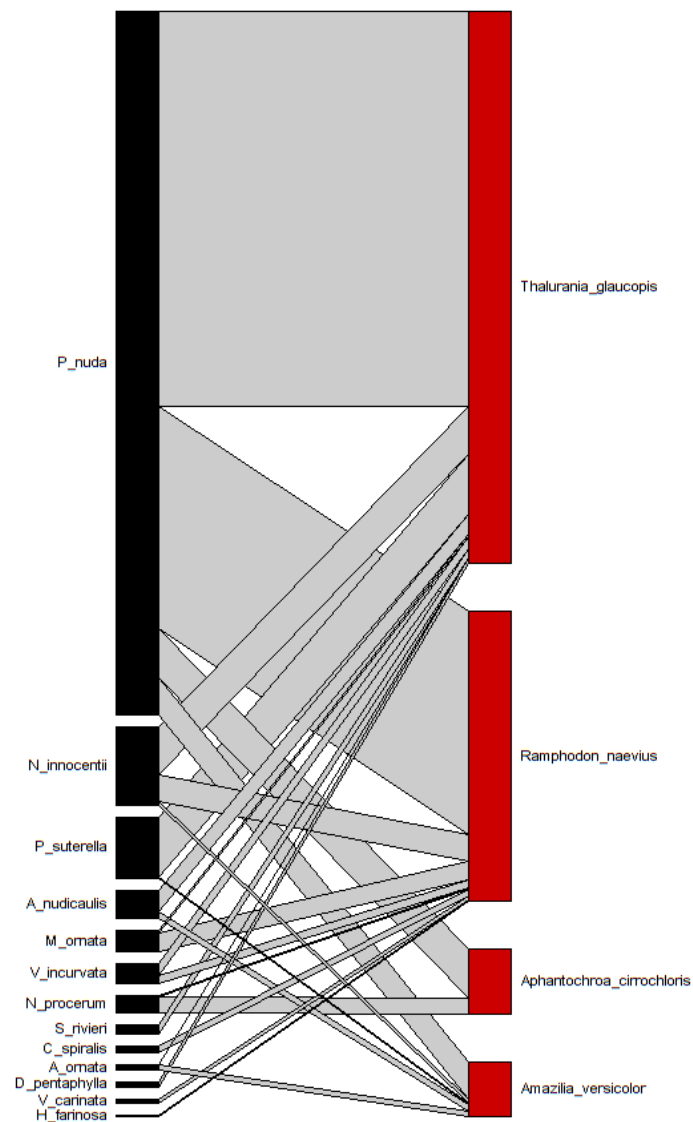
Figura 4

2.10 Apêndices

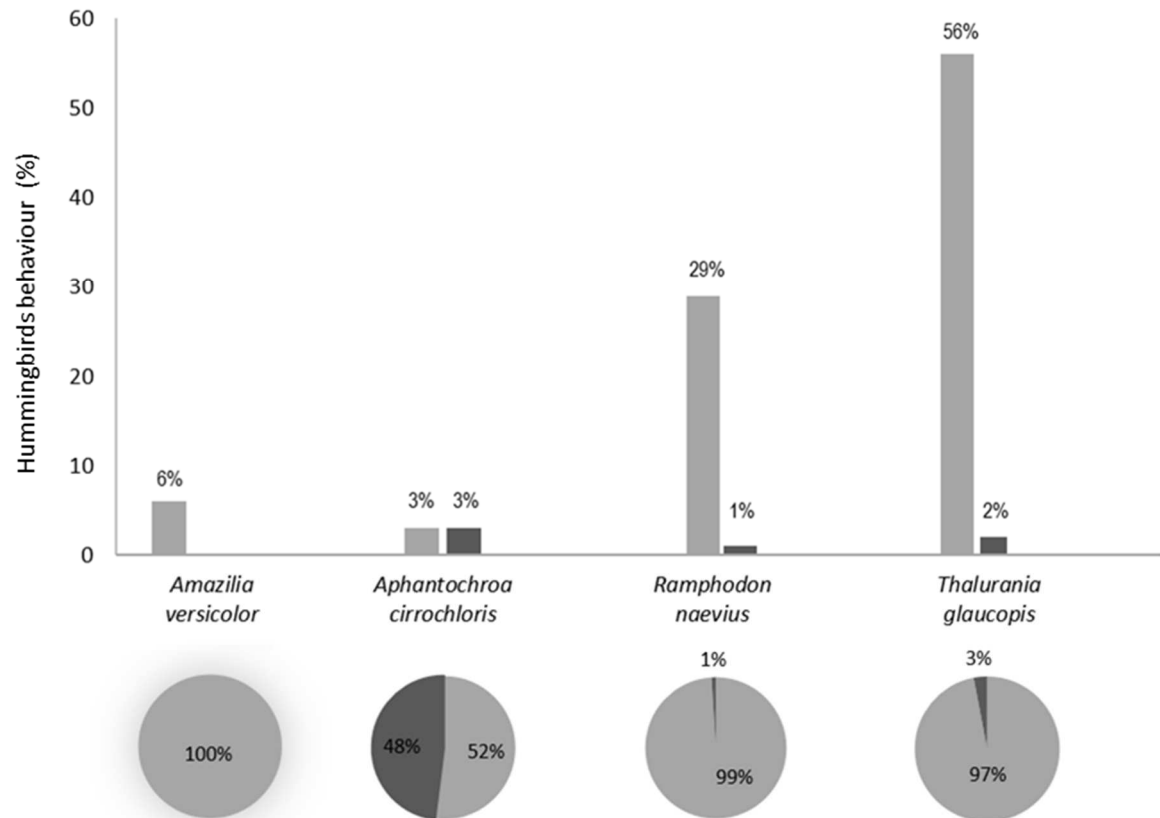
Apêndice 1A. Lista de espécies de plantas e seus respectivos padrões de floração na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná. Legendas: Abund = número de indivíduos absoluto (acumulado), Ext. temp = Extensão temporal floração (meses), Int. flor = Intensidade de floração (número de flores total), Temp. obs = Tempo de observação total (horas).

Família	Espécie	Abund	Ext. temp	Int. flor	Temp. obs
Acanthaceae Juss.	<i>Justicia carnea</i> Lindl.	1	1	3	1
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb	34	2	586	5
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Aechmea ornata</i> Baker	3	2	62	1
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Nidularium innocentii</i> Lem.	344	7	778	64
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Nidularium procerum</i> Lindm.	4	1	30	1
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Vriesea carinata</i> Wawra	597	6	748	102
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Vriesea ensiformis</i> (Vell.) Beer	8	4	11	1
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Vriesea erythrodactylon</i> E.Morren ex Mez	1	1	1	1
Bromeliaceae A. Juss.	<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.	221	8	244	38
Costaceae Nakai	<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	40	5	56	8
Fabaceae Lindl.	<i>Dahlstedtia pentaphylla</i> (Taub.) Burkart	12	8	137	2
Heliconiaceae Nakai	<i>Heliconia farinosa</i> Raddi	4	3	7	1
Malvaceae Juss.	<i>Spirotheca rivieri</i> (Decne.) Ulbr.	5	2	314	1
Marcgraviaceae Bercht. & J.Presl	<i>Norantea brasiliensis</i> Choisy	2	3	120	1
Musaceae Juss.	<i>Musa ornata</i> Roxb.	23	10	351	6
Rubiaceae Juss.	<i>Manettia luteo-rubra</i> (Vell.) Benth.	1	5	18	1
Rubiaceae Juss.	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	955	8	7537	300
Rubiaceae Juss.	<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	87	3	942	15

Apêndice 1B. Rede de interação de plantas e beija-flores na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná. Legenda: Espécies de plantas em preto e espécies de beija-flores em vermelho. A espessura das ligações que conectam as caixas das espécies indica a intensidade da interação entre as espécies.



Apêndice 2. Percentual total de visitas das quatro espécies de beija-flores deste estudo em diferentes comportamentos de forrageamento “*Hummingbirds behaviour*” na Reserva Natural Guaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná. Percentual de cada comportamento intraespecífico representado em diagrama circular. As tonalidades de cinza indicam o comportamento de forrageamento dos beija-flores: cinza claro= *trapliner*; cinza escuro= territorial.



3. CAPÍTULO 2

**ESPÉCIES-CHAVE EM REDES PLANTA-BEIJÁ-FLOR FLORECEM POR MAIS
TEMPO**

Espécies-chave em redes planta-beija-flor florescem por mais tempo*

Palavras-chave: Centralidade das espécies, Floração, Floresta Atlântica, Morfologia plantas, Rede de interação.

Marcia L. Malanotte^{1,3}, André C. Guaraldo^{1,2} e Isabela G. Varassin^{1,3}

¹Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal do Paraná.

²Departamento de Zoologia, Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia - LECO, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico, Jardim das Américas, CEP 81531-990, Curitiba, Paraná, Brasil.

³Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico, Jardim das Américas, CEP 81531-990, Curitiba, Paraná, Brasil.

* Artigo organizado de acordo com as normas da revista *Journal of Tropical Ecology*

3.1 Resumo: Espécies-chave são aquelas que desempenham um papel importante na manutenção da estabilidade da comunidade através de suas interações. Identificar as espécies-chave nos permite compreender o funcionamento da rede de interação e prever respostas a distúrbios. A medida de centralidade de redes de interação pode ser utilizada para identificar diferentes espécies-chave com distintas funções topológicas na rede. A fenologia de floração por estabelecer o calendário de distribuição de recursos em uma comunidade pode determinar quais são as espécies-chave. Este estudo avaliou quais características ecológicas, como fenologia e morfologia, influenciam a centralidade de plantas em uma rede mutualística de planta-beija-flor. O estudo foi realizado em Floresta Atlântica Ombrófila Densa na Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. A coleta de dados fenológicos das plantas foi realizada ao longo de um ano. Testamos se extensão temporal de floração, índice de sobreposição temporal de floração e comprimento da corola estão relacionadas à centralidade das plantas na rede anual (variável resposta) foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLM). A variação de espécies-chave ao longo do ano também foi investigada, utilizando redes de interações agrupadas em intervalos de três meses. As espécies mais centrais na rede planta-beija-flor foram as que apresentaram maior extensão temporal de floração. Ao longo do ano ocorreu uma variação de espécies-chave na área de estudo, e *Psychotria nuda* emergiu como espécie-chave em mais da metade do ano, indicando a importância desta espécie para estruturação dessa rede de interação. Portanto, mudanças que geram impacto na fenologia das espécies-chave, ampliando ou reduzindo a extensão de floração, podem afetar toda a rede de interação.

3.2 INTRODUÇÃO

O conceito de espécie-chave foi descrito inicialmente como o papel de determinadas espécies na manutenção da estabilidade da comunidade através de interações tróficas (Paine 1966, 1969). Este conceito teve sua aplicação expandida dentro de interações mutualísticas, em que plantas fornecedoras de recursos para seus agentes polinizadores e dispersores podem ser consideradas mutualistas-chave (Gilbert 1980, Terborgh 1986). Nas redes de interações mutualísticas, a centralidade (medida da importância de um nó ou ligação para estrutura de todo sistema) tem sido utilizada como um *proxy* para avaliar a importância relativa de uma espécie na comunidade (Lewinsohn & Cagnolo 2012, Mello *et al.* 2015, Schleuning *et al.* 2014). As medidas de centralidade das espécies podem identificar o nível de generalização das espécies, assim como determinar espécies que atuam como conectoras da rede, permitindo a identificação e inferência de espécies-chave (Estrada 2007, Martín González *et al.* 2010). Assim diferentes métricas de centralidade podem ser utilizadas para identificar espécies-chave com diferentes papéis topológicos na rede (Martín González *et al.* 2010), i.e. espécies mais centrais são consideradas espécies-chave.

A fenologia estuda as mudanças das diferentes etapas do ciclo de vida das plantas e animais ao longo do tempo (Lieth 1970). Em interações diretas, como na polinização, é necessário a sobreposição temporal entre estágios de vida de plantas e animais para que ocorra a interação e que o recurso floral esteja disponível para os polinizadores e os polinizadores para as plantas (Johansson *et al.* 2015). A distribuição e a extensão temporal da floração ao longo do ano influenciam a dinâmica de interação por meio de uma substituição temporal das espécies em floração na comunidade, e espécies com maior extensão temporal de floração apresentam maiores chances de serem visitadas pelos polinizadores (Olesen *et al.* 2008). Além disso, como os recursos florais são o recurso essencial para polinizadores (Terborgh 1986), a fenologia de floração pode estabelecer quais são as espécies-chave

importantes para manutenção das funções ecológicas da comunidade (Koski *et al.* 2015). Assim sendo, a identificação de características biológicas dessas espécies é de grande importância para a compreensão e conservação das interações planta-polinizador.

Em redes de interações entre plantas e beija-flores, o acoplamento morfológico e sobreposição espaço-temporal são necessários para que essas interações ocorram efetivamente (Gonzalez & Loiselle 2016, Maruyama *et al.* 2014, Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). A sobreposição de floração das plantas que compartilham polinizadores pode influenciar nas taxas de visitação destes, devido a diferenças na sinalização (Chittka *et al.* 1997, Stiles 1977). Espécies de plantas com características semelhantes de acessibilidade do recurso e tamanho da corola, i.e., menor comprimento de corola e sobreposição fenológica apresentam efeitos indiretos mais fortes umas sobre as outras por meio de espécies de beija-flores partilhados (Aizen & Rovere 2010). Estes efeitos indiretos mais fortes também foram detectados em Floresta Atlântica sob processo de facilitação (Bergamo *et al.* 2017, Wolowski *et al.* 2017), uma vez que espécies florescendo ao mesmo tempo podem aumentar as chances de receberem mais visitas devido a abundância e exibição visual das flores (Feinsinger *et al.* 1991). Por outro lado, esses efeitos indiretos sob processo de competição podem provocar um deslocamento nas florações das espécies, o que pode aumentar as chances de visitas entre elas em períodos distintos. Assim, a competição entre as plantas pelo serviço dos polinizadores também pode determinar a estrutura da comunidade por meio da fenologia (Cole 1981, Stiles 1975). Além disso, mudanças no período de floração de uma espécie-chave, menor produção de recursos florais ou a ausência de sua floração durante um ano pode afetar negativamente a polinização (Mills *et al.* 1993, Rafferty *et al.* 2015). Em cenários de mudanças climáticas que afetam a fenologia das plantas (Fitter & Fitter 2002), com consequências sobre as interações mutualísticas na comunidade (Memmott *et al.* 2007), permite entender quais são as espécies que podem desestabilizar a rede de interações em caso de mudanças.

De fato, tanto os padrões fenológicos das plantas como o padrão de ajustes morfológicos, tamanho de corola e bico das aves, já instigaram interesse de como essa relação influencia nas interações da comunidade (Dalsgaard *et al.* 2012, Olesen *et al.* 2008, Stiles 1975, 1981). Contudo, como a fenologia de floração e a morfologia floral influenciam a centralidade de plantas em uma rede mutualística em um cenário de Floresta Atlântica Ombrófila Densa, em que a sazonalidade não é tão demarcada quanto em Florestas Temperadas, permanece pouco compreendido (Morellato *et al.* 2000). Desta forma, o objetivo do estudo foi identificar as espécies-chave de plantas em uma rede de interação planta-beija-flor e como a testar se a centralidade das plantas está associada pela fenologia de floração e a morfologia floral. Nós esperamos que espécies de plantas com maior extensão temporal de floração, mais abundantes, com maior sobreposição temporal de floração e menor comprimento de corola apresentem maior centralidade das espécies da rede.

3.3 METODOLOGIA

Local de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Natural Guaricica (RNG), pertencente à Sociedade de Preservação e Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), inserido na APA de Guaraqueçaba no litoral norte do Paraná, Brasil. A RNG (25°17'29.74" S, 48°39'49.0" W) tem 4.292,88 ha. O clima regional é subtropical úmido (Cfa, de acordo com a classificação de Köppen), com uma temperatura média anual entre 19°C a 21°C e precipitação média anual de 2.403mm (Vanhoni & Mendonça 2008).

Coleta de dados e desenho amostral

O estudo foi realizado no módulo Rio Cachoeira que faz parte de um Projeto de Pesquisa de Longa Duração, conhecido como Projeto de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) na Mata Atlântica localizado na RNG. O módulo é constituído por dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros) que mantêm a cota altitudinal em cada parcela, i.e. não são retangulares, e apresentam 1 km de distância entre elas (Figura 1). As coletas dos dados de floração foram realizadas em dez subparcelas de 20 x 250m. A altitude das parcelas variou de 24 a 473 metros. A composição da comunidade de plantas e de beija-flores foi determinada em estudos prévios na área de estudo (ver Capítulo 1, Malanotte, M. L. *dados não publicados*).

Para os registros de fenofase de floração foi considerado o período em que o primeiro indivíduo da espécie inicia floração até o último indivíduo deixar de florescer (Elzinga *et al.* 2007). O registro fenológico da floração das espécies de plantas polinizadas por beija-flores foi realizado mensalmente durante 12 meses (novembro-2014 a outubro-2015) com auxílio de binóculo. Foram anotadas a intensidade (número de flores) e extensão temporal (número de meses) de floração dos indivíduos de espécies em cada parcela. O índice de sobreposição temporal (IS) foi calculado mensalmente de uma dada espécie *i* em relação às demais através do número de indivíduos com flor da espécie *i* dividido pelo número de indivíduos com flor de todas as espécies em toda área amostral. Este índice varia de zero, sem sobreposição temporal a um, máxima sobreposição.

Os dados de morfologia floral foram obtidos em campo. Foi medido o comprimento efetivo da corola, a partir da base das pétalas a entrada do tubo da corola, em 10 flores de cada espécie com o auxílio de um paquímetro digital. As observações foram realizadas no período da manhã, a partir do amanhecer, contabilizando um total de 545 horas de observação ao longo do ano. O tempo de observação em cada indivíduo com flor foi de 10 minutos, com tempo de observação por espécie sendo variado devido a abundância de indivíduos. Este método permitiu amostrar por mais tempo as espécies mais abundantes, o que leva à uma

representação mais fiel da intensidade das interações na comunidade, já que a abundância geralmente importa para definir a intensidade das interações na natureza.

Métricas de Centralidade

A centralidade das espécies de plantas, empregada aqui como um *proxy* para espécies-chave, foi obtida a partir de uma rede bipartida quantitativa com os dois conjuntos de espécies, plantas e beija-flores (Figura 2). A seguir apresentamos os conceitos tanto para centralidade, como também para as métricas utilizadas nesse estudo em função da diversidade de conceitos e medidas associadas (Landherr *et al.* 2010). A centralidade de uma rede de interações é definida como a posição relativa de um vértice (neste caso uma espécie) dentro de uma rede e essa posição é dada pelo número de ligações que a espécie tem com outras espécies e como essas ligações são distribuídas entre diferentes partes da rede (Nooy *et al.* 2005). As métricas de centralidade utilizadas neste estudo fornecem informações distintas dessa posição relativa. A centralidade por proximidade ou “Closeness Centrality” (CC) é uma medida que quantifica a distância entre uma espécie em relação à outra espécie da rede, considerando o caminho mais curto (Jordán *et al.* 2006). A centralidade por intermédio ou “Betweenness Centrality” (BC) é uma medida de importância de posição, que quantifica a frequência em que uma espécie *i* está no caminho mais curto entre cada par de espécies *j* e *k* (Jordán *et al.* 2006). O grau normalizado ou “Normalized Degree” (ND) é a proporção do número de ligações que uma espécie tem com outras espécies pelo número total de interações possíveis na rede (Martín-González *et al.* 2010). Os valores de centralidade variam de 0 a 1, e valores próximos de 1 indicam alta centralidade e próximos de 0 indicam baixa centralidade. Para investigar a variação de espécies-chave de plantas ao longo do ano, a rede anual foi dividida em quatro redes estacionais em blocos de três meses, envolvendo os seguintes períodos: período úmido (dezembro a fevereiro), período seco (junho a agosto), período de

transição de seco para úmido (setembro a novembro) e período de transição de úmido para seco (março a maio). A centralidade foi calculada através do pacote *bipartite* do programa R (Dormann *et al.* 2008, R Development Core Team 2016).

Análises dos dados

Para entender quais fatores fenológicos e morfológicos das plantas (variáveis preditoras padronizadas) influenciam a centralidade das espécies de plantas (variáveis resposta) foram realizadas análises com modelos lineares generalizados (Generalized Linear Model – GLM). Foi proposto um conjunto de modelos aninhados para explicar a centralidade das espécies de plantas, iniciando-se por um modelo considerando todos os parâmetros (Índice de Sobreposição temporal de floração – IS, Extensão temporal de floração e o Comprimento da corola). Um modelo nulo (sem parâmetros – variável resposta~1) também foi proposto e comparado aos demais (detalhes abaixo). A função “glm” do pacote MASS 7.3 (Venables & Ripley 2002) do programa R foi usada para as análises. A inferência multimodelos foi utilizada, pois permite obter informações de vários modelos simultaneamente (Burnham & Anderson 2002, Burnham *et al.* 2011), i.e., todos os modelos considerados têm importância para a variável resposta, inclusive permitindo obter coeficientes de correlação médios para cada variável considerada através do cálculo do modelo médio (*model averaging*). Os modelos propostos foram validados a partir da análise de seus resíduos. A importância relativa de cada variável no conjunto global de modelos propostos foi avaliada pelos valores de peso de AIC (w). Para isso, a soma dos pesos de AIC de cada um dos modelos em que uma determinada variável foi incluída permitiu determinar a importância da variável em questão em relação as demais variáveis preditoras (Wagenmakers & Farrel 2004). O peso de AIC dos modelos permitiram identificar o peso das variáveis dos modelos selecionados, e assim, indicar quais variáveis apresentaram maior peso nos modelos (soma do

peso de todos os modelos em que a variável está presente). Nas análises foram utilizados “closeness” e “betweenness” normalizados de uma rede ponderada (i.e., dividido por $N-1$), além do grau normalizado.

3.4 RESULTADOS

A rede de interação apresentou 13 espécies de plantas (Apêndice 1) que interagiram com 4 espécies de beija-flores (Apêndice 2), totalizando 2109 interações ao longo de um ano. As métricas de centralidade das espécies de plantas foram correlacionadas (CC x BC, $\rho = 0,46$, $S=195,5$, $p=0,05$; CC x ND, $\rho = 0,85$, $S= 52,5$, $p < 0,001$; BC x ND, $\rho = 0,50$, $S= 181,1$, $p= 0,04$). Desta forma, apenas a métrica CC foi utilizada devido à sua importância na manutenção da estrutura da rede, uma vez que a espécie mais central é aquela que compartilha dos mesmos polinizadores das outras espécies de plantas, ela tem efeito direto sobre as outras plantas. Embora inicialmente considerada como variável preditora nos modelos, a variável intensidade de floração (abundância de flores) foi suprimida das análises por apresentar correlação com sobreposição de floração ($vif= 16,38$; $16,52$, respectivamente), que é uma variável mais adequada para relacionar com a centralidade da rede que a primeira, uma vez que leva em conta as relações fenológicas entre espécies de plantas.

Os modelos mais plausíveis incluíram a extensão temporal de floração (ET), o índice de sobreposição de floração (IS) e o comprimento da corola (C) (Tabela 1). A variável ET foi o parâmetro com maior peso, seguido pela sobreposição de floração IS e C (ET= $0,63$, IS= $0,55$, C= $0,14$), indicando uma maior influência de ET na relação com a centralidade das plantas. Contudo, no modelo médio, que representa os valores ponderados de β de cada variável, as espécies de plantas mais centrais apresentaram maior extensão temporal em floração ($\beta= 0,13$), enquanto que a sobreposição temporal de floração e o comprimento de corola não influenciaram a centralidade ($\beta= -0,01$ e $\beta= - 0,001$, respectivamente).

As espécies *Nidularium innocentii* (Bromeliaceae) e *Psychotria nuda* (Rubiaceae) apresentam maior centralidade ao longo do ano, sendo assim indicadas como espécies-chaves na rede de interação plantas-beija-flores dessa comunidade. *Nidularium innocentii* é a espécie com maior centralidade durante o período de transição de seco para úmido (CC=0,54, Figura 3). *Psychotria nuda* é a espécie que permaneceu maior tempo como espécie-chave ao longo do ano, incluindo os períodos úmido (CC=0,26), transição de úmido para seco (CC=0,66) e seco (CC=0,54; Figura 3). No período úmido, *Psychotria suterella* (CC=0,21) apresentou centralidade próxima de *P. nuda*, contudo, da última espécie ainda foi superior. As duas espécies-chaves, *N. innocentii* e *P. nuda*, apresentaram em comum uma floração mais longa (7 e 8 meses, respectivamente, Apêndice 3).

3.5 DISCUSSÃO

Na rede de interações planta-beija flor, a fenologia e a morfologia floral foram relacionadas à centralidade das espécies. As plantas que desempenham papel central na rede (espécies-chave) foram aquelas que floresceram por mais tempo, independente da acessibilidade do néctar (profundidade da corola) ou a sobreposição de suas florações com outras plantas da comunidade. Assim, as espécies-chave de plantas foram as que floresceram por mais tempo, mudando a predominância de *Psychotria nuda* Wawra (Rubiaceae) apenas em um período sazonal.

Extensão temporal de floração foi o fator com maior influência na centralidade das plantas, provavelmente porque espécies de plantas que apresentam fenofase de floração mais extensa oferecem maiores chances de interação e estabelecem maior número de interações (Olesen *et al.* 2008). Assim, a fenologia foi aqui considerada como a característica principal para determinar uma espécie-chave na comunidade. De fato, em Florestas Tropicais, como a da área de estudo, onde a sazonalidade não é tão demarcada (Morellato *et al.* 2000), ocorre

oferta de recursos florais durante o ano todo (Piacentini & Varassin 2007), com espécies de plantas florescendo por muito tempo e espécies florescendo de forma substitutiva ao longo do ano todo (Araújo et al. 1994). Na área de Mata Atlântica estudada, as espécies que apresentaram floração longa também foram as espécies mais abundantes em número de flores (ver capítulo 1, Malanotte, M. L. *dados não publicados*), que implica no aumento do número de interações com os polinizadores (Elberling & Olesen 1999, Malanotte, M. L. *dados não publicados*, Olesen et al. 2008, Ye et al. 2014). Como na área de estudo apenas quatro espécies de beija-flores interagiram, a oferta de recursos por maior tempo permitiu que as espécies centrais recebessem visitas de polinizadores compartilhados com muitas outras plantas, o que resultou em alta centralidade.

Apesar do acoplamento morfológico e a sobreposição temporal de floração não indicar espécies centrais, as espécies *Nidularium innocentii* Lem. (Bromeliaceae) e *P. nuda* apresentaram corola curta e néctar acessível a qualquer espécie de beija-flor da rede, uma vez que o acesso ao recurso restringe quais beija-flores podem interagir (Stiles 1975, 1981, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Estas duas espécies se caracterizaram também pela baixa sobreposição temporal de floração (Apêndice 3), de modo que ambas podem receber visitas de todos os beija-flores, sem ter que partilhá-los. As espécies mais centrais, *N. innocentii* e *P. nuda* além de efeitos diretos em seus polinizadores (Johansson et al. 2015) devem influenciar indiretamente outras espécies de plantas serem mais visitadas e, portanto, a polinização (ver Bergamo et al. 2017, Carneiro et al. 2014). Logo, na área de estudo, qualquer mudança na fenologia de floração da *P. nuda* seria de grande impacto para essa rede de interação, pois atua como espécie-chave em três quartos do ano.

A correlação entre as métricas de centralidade indica uma certa redundância em termos de importância para estrutura da rede. O uso da centralidade por proximidade como indicadora de espécies-chave em redes de interações tem apresentado bom desempenho na

sua função ao medir a importância das espécies nessas redes de interação mutualísticas (Gómez & Perfectti 2012, Mello *et al.* 2015), incluindo a do próprio estudo. De fato, a centralidade por proximidade tem como característica disseminar a informação da rede de forma eficiente (Beauchamp 1965, Nooy *et al.* 2005), sobre suas relações com outras espécies de plantas. Grau, apesar de sua fácil interpretação por se basear no número de interações que uma espécie tem na rede, é menos informativa em relação à topologia de redes quando considerada sozinha, sem as outras métricas de centralidade (Jordán *et al.* 2006), pois não leva em conta relações indiretas entre as espécies (Nooy *et al.* 2005). A centralidade por intermédio ao indicar a importância de uma espécie como uma ponte que conecta diferentes partes da rede também é de grande importância (Nooy *et al.* 2005). Porém, na centralidade por intermédio, quando considerada a relação da robustez a erros aleatórios das métricas de centralidade foi visto uma certa instabilidade dessa métrica na sensibilidade à variação da estrutura da rede (Bolland 1988). Portanto, o uso da centralidade por proximidade para as espécies *N. innocentii* e *P. nuda* destaca seu papel como mantenedoras da estrutura da rede, sendo que seria esperado que perturbações no período de floração dessas espécies tenha efeito imediato sobre as outras espécies de plantas e, conseqüentemente, os beija-flores na rede. Por exemplo, perturbações fenológicas (Fitter & Fitter 2002) devido a mudanças climáticas recentes podem repercutir na rede inteira (Memmot *et al.* 2007) em especial se estas alterações atingirem espécies-chave.

Este estudo demonstra que a fenologia das flores influencia a determinação de espécies-chaves de plantas e, portanto, a manutenção da rede. A extensão temporal de floração destacou-se como a característica mais importante por estar relacionada a centralidade das espécies. A predominância de *P. nuda* em mais da metade do ano nessa comunidade como espécie-chave ressalta sua contribuição para sustentação dessa rede de

interação. Além disso, este estudo alerta que mudanças climáticas que impactem a fenologia das espécies-chaves de plantas podem influenciar toda a rede de interação.

3.6 LITERATURA CITADA

AIZEN, M. A., & ROVERE, A. E. 2010. Reproductive interactions mediated by flowering overlap in a temperate hummingbird–plant assemblage. *Oikos* 119: 696-706.

ARAÚJO, A. C., FISCHER, E. A. & SAZIMA, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 113 –118.

BEAUCHAMP, M. A. 1965. An improved index of centrality. *Systems Research and Behavioral Science* 10:161–163.

BERGAMO, P. J., WOLOWSKI, M., MARUYAMA, P. K., VIZENTIN-BUGONI, J., CARVALHEIRO, M. & SAZIMA, M. 2017. The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology* 98: 1849-1858.

BOLLAND, J. M. 1988. Sorting out centrality: An analysis of the performance of four centrality models in real and simulated networks. *Social Networks* 10: 233–253.

BURNHAM, K.P., ANDERSON, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York.

BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., & HUYVAERT, K. P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 23-35.

- CARVALHEIRO, L.G., BIESMEIJER, J.C., BENADI, G., FRÜND, J., STANG, M., BARTOMEUS, I., KAISER-BUNBURY, C.N., BAUDE, M., GOMES, S.I.F., MERCKX, V., BALDOCK, K.C.R., BENNETT, A.T.D., BOADA, R., BOMMARCO, R., CARTAR, R., CHACOFF, N., DÄNHARDT, J., DICKS, L.V., DORMANN, C.F., EKROOS, J., HENSON, K.S.E., HOLZSCHUH, A., JUNKER, R.R., LOPEZARAIZA-MIKEL, M., MEMMOTT, J., MONTERO-CASTAÑO, A., NELSON, I.L., PETANIDOU, T., POWER, E.F., RUNDLÖF, M., SMITH, H.G., STOUT, J.C., TEMITOPE, K., TSCHARNTKE, T., TSCHEULIN, T., VILÀ, M. & KUNIN, W.E. 2014. The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology Letters* 17: 1389–1399.
- CHITTKA, L., A. GUMBERT, AND J. KUNZE. 1997. Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movement within and between plant species. *Behavioral Ecology* 8: 239-249.
- COLE, B.J. 1981. Overlap, regularity, and flowering phenologies. *American Naturalist* 117: 993-997.
- DALSGAARD, B., TIMMERMANN, A., GONZÁLEZ, A. M. M., OLESEN, J. M., OLLERTON, J., & ANDERSEN, L. H. 2012. Heliconia-hummingbird interactions in the Lesser Antilles: A geographic mosaic?. *Caribbean Journal of Science* 46: 328-331.
- DORMANN, C. F., GRUBER, B. & FRUEND, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news* 8: 8–11.
- ELBERLING, H., AND J. M. OLESEN. 1999. The structure of a high latitude plant–pollinator system: the dominance of flies. *Ecography* 22: 314–323.

- ELZINGA, J. A., ATLAN, A., BIERE, A., GIGORD, L., WEIS, A. E. & BERNASCONI, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 432–439.
- ESTRADA, E. 2007. Characterization of topological keystone species Local, global and ‘‘meso-scale’’ centralities in food webs. *Ecological Complexity* 4: 48-57.
- FEINSINGER, P., TIEBOUT III, H. M., & YOUNG, B. E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 1953-1963.
- FITTER, A. H. & FITTER, R. S. R. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296: 1689–1691.
- GILBERT, L.E. 1980. Food web organization and conservation of Neotropical biodiversity. Pp. 11-33 in M.E. Soulé and B.A. Wilcox (eds.). *Conservation biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- GÓMEZ, J. M. & PERFECTTI, F. 2012. Fitness consequences of centrality in mutualistic individual-based networks. *Proceedings of The Royal Society B* 279: 1754-1760.
- GONZALEZ, O. & LOISELLE, B. A. 2016. Species interactions in an Andean bird-flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ* 4: e2789.
- JOHANSSON, J., NILSSON, J. Å., & JONZÉN, N. 2015. Phenological change and ecological interactions: an introduction. *Oikos* 124: 1-3.
- JORDÁN, F., LIU, W. C., & DAVIS, A. J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535-546.
- KOSKI, M. H., MEINDL, G. A., ARCEO-GÓMEZ, G., WOLOWSKI, M., LECROY, K. A., & ASHMAN, T. L. 2015. Plant–flower visitor networks in a serpentine metacommunity: assessing traits associated with keystone plant species. *Arthropod-Plant Interactions* 1: 9-21.

- LANDHERR, A., FRIEDL, B. & HEIDEMANN, J. 2010. A critical review of centrality measures in social networks. *Business & Information Systems Engineering* 2: 371-385.
- LEWINSOHN, T. M. & CAGNOLO, L. 2012. keystones in a Tangled bank. *Science* 335: 1449-1451.
- LIETH, H. 1970. Phenology in productivity studies. Pp. 29 in D. Reichle (ed.). *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Heidelberg: Springer-Verlag.
- MARTÍN GONZÁLEZ, A. M., DALSGAARD, B. & OLESEN, J. M. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7: 36 – 43.
- MARUYAMA, P. K., VIZENTIN-BUGONI, J., OLIVEIRA, G. M., OLIVEIRA, P. E. & DALSGAARD, B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* 46: 740-747.
- MELLO, M. A. R., RODRIGUES, F. A., COSTA, L. D. F., KISSLING, W. D., ŞEKERCIOĞLU, Ç. H., MARQUITTI, F. M. D. & KALKO, E. K. V. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124: 1031-1039.
- MEMMOTT, J., CRAZE, P. G., WASER, N. M. & PRICE, M. V. 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology letters* 10: 710-717.
- MILLS, L. S., SOULÉ, M. E. & DOAK, D. F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43: 219-224.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.C., ROMERA, E.C. & ZIPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811–823.

- NOOY, W. et al. 2005. Exploratory social network analysis with Pajek. *Cambridge University Press*.
- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., ELBERLING, H. & JORDANO, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89: 1573-1582.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100: 65 – 75.
- PAINE, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* 103: 91 – 93.
- 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. *Journal of Tropical Ecology* 23:663–671.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing. – In: R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Available at: <<http://R-project.org/>>.
- RAFFERTY, N. E., CARADONNA, P. J., & BRONSTEIN, J. L. 2015. Phenological shifts and the fate of mutualisms. *Oikos* 124: 14-21.
- SCHLEUNING, M., INGMANN, L., STRAUSS, R., FRITZ, S. A., DALSGAARD, B., MATTHIAS DEHLING, D., ... & BÖHNING-GAESE, K. 2014. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology letters* 17: 454-463.
- STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.

STILES, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177-1178.

STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 323-351.

TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Pp. 330 –344 in M. E. Soulé (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

VANHONI, F. & MENDONÇA, F. 2008. O clima do litoral do estado do Paraná. *Revista brasileira de climatologia*, 3pp.

VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.

VIZENTIN-BUGONI, J., MARUYAMA, P. K. & SAZIMA, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20132397.

WAGENMAKERS, E. J., & FARRELL, S. 2004. AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic bulletin & review* 11: 192-196.

WOLOWSKI, M., CARVALHEIRO, L. G. & FREITAS, L. 2017. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology* 105: 332-344.

YE, Z. M., DAI, W. K., JIN, X. F., GITURU, R. W., WANG, Q. F. & YANG, C. F. 2014. Competition and facilitation among plants for pollination: can pollinator abundance shift the plant–plant interactions? *Plant ecology* 215: 3-13.

3.7 Tabela

Tabela 1. Modelos potenciais para explicar a centralidade por proximidade (*closeness centrality*, variável resposta) das espécies de plantas da Floresta Atlântica. Variáveis preditoras: Índice de sobreposição temporal de floração (IS); Extensão Temporal de floração (ET); Comprimento da corola (C). df = graus de liberdade. wAIC= peso de AIC dos modelos.

Modelos	df	AIC	Δ AIC	wAIC
IS + ET	4	-47.3	0.00	0.297
ET	3	-46.6	0.79	0.200
IS + ET + C	5	-45.8	1.57	0.136
IS	3	-45.5	1.86	0.117
ET + C	4	-45.3	2.04	0.107
Nulo	2	-44.5	2.84	0.072
IS + C	4	-43.5	3.80	0.044
C	3	-42.5	4.84	0.026

3.8 Figuras

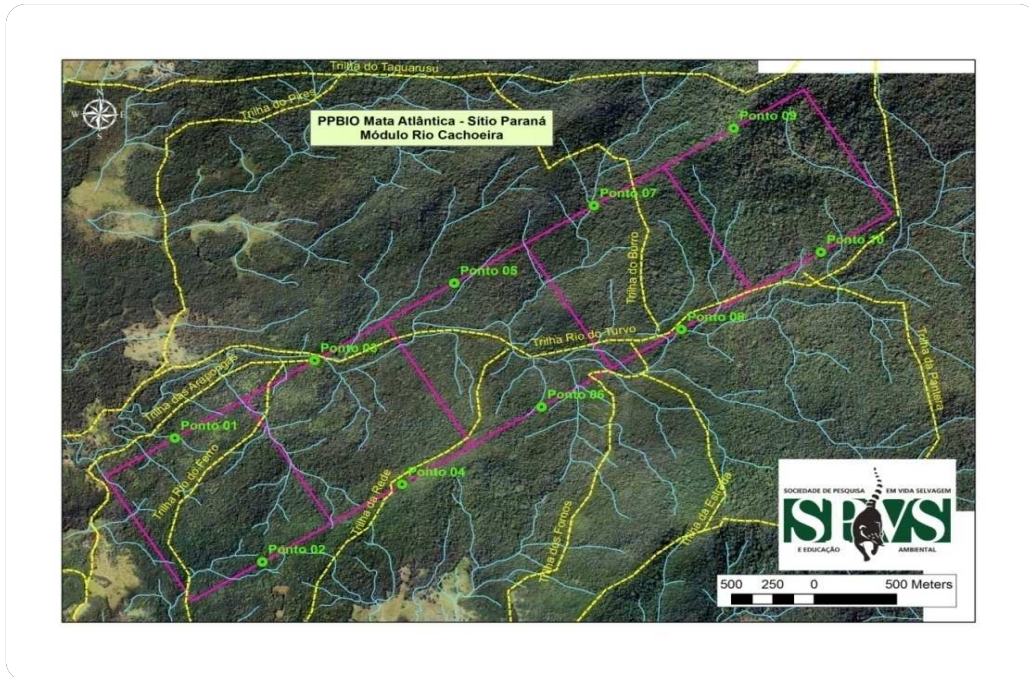


Figura 1. Módulo constituído por dez parcelas de um hectare (40 x 250 metros; pontos verdes) com 1 km de distância entre elas, sendo a coleta dos dados em subparcelas (20 x 250 metros). (Fonte: PPBio).

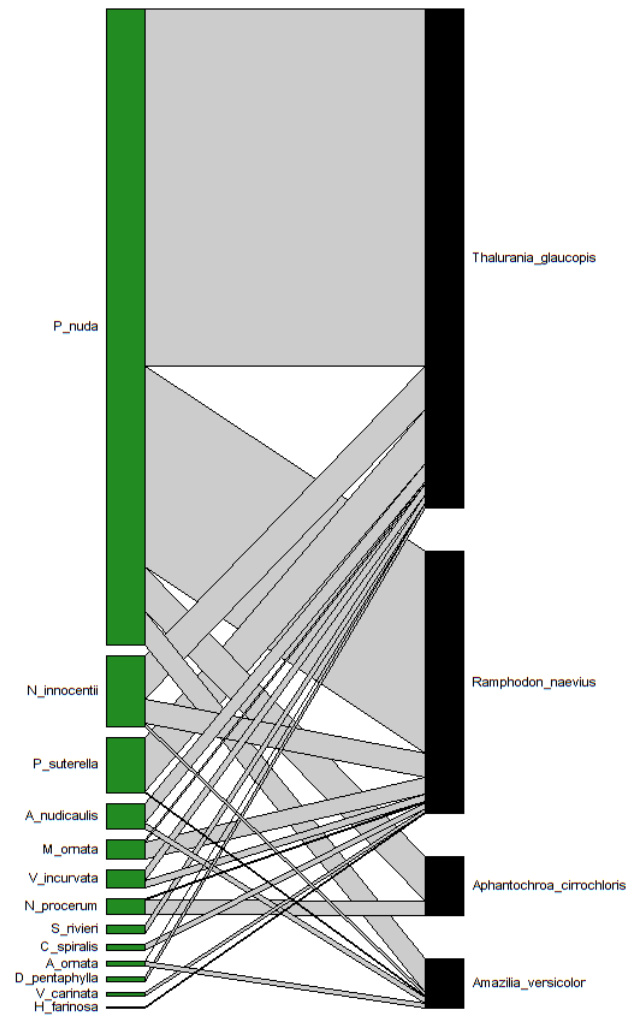


Figura 2. Rede de interação entre plantas (verde) e beija-flores (preto) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Guaricica, Antonina, PR. A espessura das ligações conectando as espécies indica a força de interação entre elas.

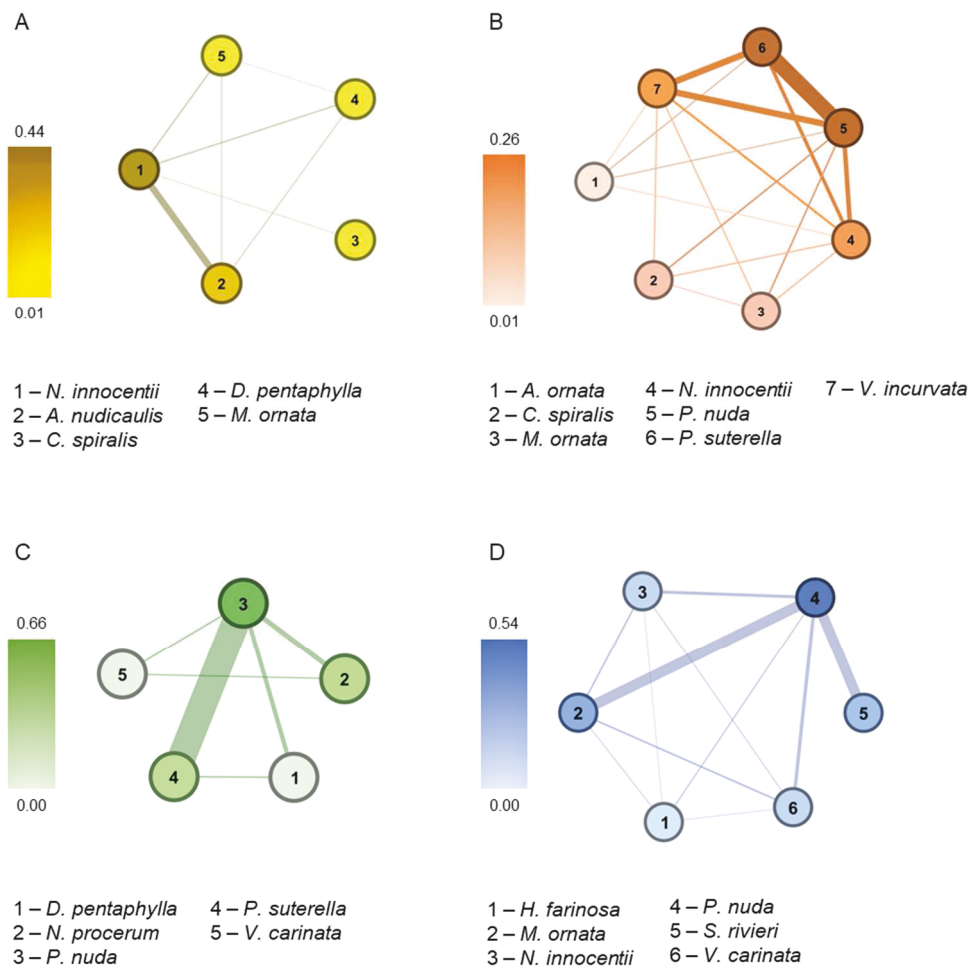


Figura 3. Centralidade das espécies de plantas, indicando espécies-chave ao longo das variações sazonais (A= transição de seco para úmido (setembro a novembro), B= úmido (dezembro a fevereiro), C= transição de úmido para seco (março a maio), D= seco (julho a agosto) na Floresta Atlântica, Reserva Natural □uaricica, Antonina, Paraná. Duas espécies estão conectadas entre si caso interajam pelo menos com uma espécie de beija-flor em comum (o peso das ligações é proporcional à frequência de visitaç o das esp cies de beija-flores que est o sendo compartilhadas). A rede apresentada   unipartida, proveniente da rede original bipartida (plantas-beija-flores). Tons mais escuros indicam maior centralidade.

3.9 Apêndices

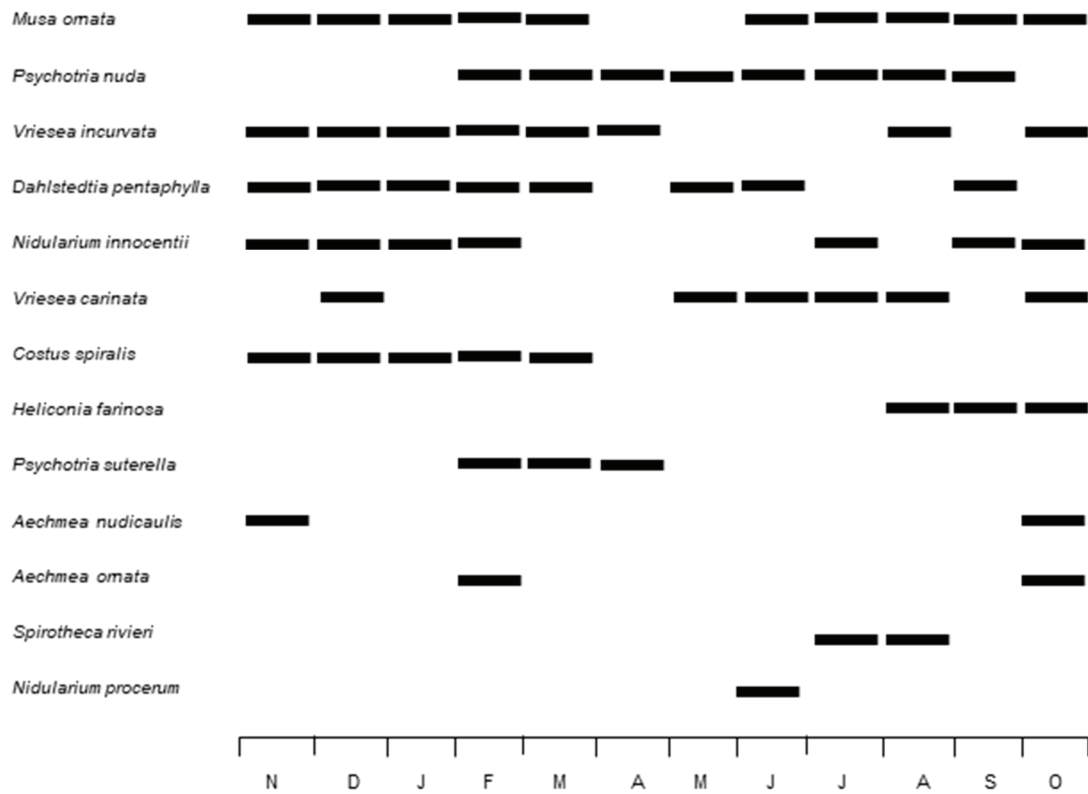
Apêndice 1. Espécies de plantas que tiveram interação com beija-flores ao longo de um ano (novembro-2014 a outubro-2015) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Guaricica, Antonina, Paraná. Legenda das espécies: A= *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb, B= *A. ornata* Baker, C= *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe, D= *Dahlstedtia pentaphylla* (Taub.) Burkart, E= *Heliconia farinosa* Raddi, F= *Musa ornata* Roxb., G= *Nidularium innocentii* Lem., H= *N. procerum* Lindm., I= *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra, J= *P. suterella* Müll. Arg., K= *Spiroteca rivieri* (Decne.) Ulbr., L= *Vriesea carinata* Wawra, M= *V. incurvata* Gaudich.



Apêndice 2. Espécies de beija-flores da rede de interação observada entre novembro (2014) a outubro (2015) na Floresta Atlântica, Reserva Natural Quaricica, Antonina, Paraná. Legenda das espécies: A= *Amazilia versicolor* (Vieillot), B= *Aphantochroa cirrochloris* (Vieillot), C= *Ramphodon naevius* (Dumont), D= *Thalurania glaucopis* (Omelin).



Apêndice 3 – Extensão temporal de floração das 13 espécies de plantas que interagiram com os beija-flores ao longo de 12 meses (novembro/2014 a outubro/2015) na Reserva Natural Quaricica, Módulo Rio Cachoeira do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio Mata Atlântica), Antonina, Paraná.



4. CAPÍTULO 3

RELAÇÕES TRÓFICAS E FENOLOGIA REGULAM A DIVERSIDADE DE BEIJAFLORES EM FLORESTA TROPICAL

Relações tróficas e fenologia regulam a diversidade de beija-flores em Floresta Tropical*

Marcia L. Malanotte^{1,3}, André C. Guaraldo^{1,2} e Isabela G. Varassin^{1,3}

¹Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal do Paraná.

²Departamento de Zoologia, Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia - LECO, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico, Jardim das Américas, CEP 81531-990, Curitiba, Paraná, Brasil.

³Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico, Jardim das Américas, CEP 81531-990, Curitiba, Paraná, Brasil.

* Artigo organizado de acordo com as normas da revista Journal of Ornithology

4.1 Resumo

A diversidade de espécies é de grande importância para o funcionamento do ecossistema pois, entre outros processos ecológicos, regula a transferência trófica de biomassa e energia entre plantas e animais. A riqueza de espécies é um conceito simples, que tem sido aplicado para descrever a biodiversidade. A riqueza de aves tem sido associada com a riqueza de plantas, que são a base trófica dos ecossistemas terrestres e por favorecerem habitat para as aves. Além disso, a altitude e variáveis do clima também podem influenciar a riqueza de plantas e aves. Desta forma, o objetivo do estudo foi entender os efeitos diretos e indiretos do ambiente sobre a diversidade de plantas e beija-flores mediado pela fenologia de ambos os grupos na Floresta Atlântica Brasileira. Para tanto, foi realizada uma revisão bibliográfica sistematizada sobre estudos com conjuntos de dados que apresentaram informações da riqueza e fenologia de floração de plantas polinizadas por beija-flores e riqueza de espécies de beija-flores. Para testar a associação das variáveis ambientais, temperatura, precipitação e altitude, e a sazonalidade de plantas e beija-flores em relação à riqueza de espécies de plantas e beija-flores, foram usados modelos de equações estruturais (SEM) e análise de caminho. Para a relação trófica de plantas e beija-flores, foram considerados também a riqueza de plantas com floração anual (período curto de floração) e contínua (período extenso de floração) e a riqueza de beija-flores residentes e não residentes. A diversidade geral de plantas e beija-flores se mostraram-se ligadas por suas relações tróficas e fatores ambientais que atuam diretamente na riqueza das plantas e indiretamente na riqueza dos beija-flores. Os fatores do ambiente, altitude, do clima, temperatura e precipitação, e a sazonalidade das plantas e beija-flores diferiram em relação aos efeitos na riqueza das plantas e beija-flores quando considerados os grupos de plantas de floração anual e contínua e de beija-flores residentes e não residentes, com uma maior relação entre plantas com floração contínua e beija-flores residentes. O estudo

destaca a importância das relações tróficas entre plantas e beija-flores, sendo mediado pela fenologia nas comunidades de Floresta Atlântica.

Palavras-chave: Floresta Atlântica, interação mutualística, riqueza, sazonalidade, SEM

4.2 Introdução

A diversidade das comunidades está fortemente associada com fatores ambientais como temperatura, precipitação e altitude, além da estrutura da vegetação (van Rensburg et al. 2002; Verschuyt et al. 2008). Em escalas regionais, a riqueza de aves sofre os efeitos dos gradientes tanto do clima, como também da heterogeneidade e produtividade da vegetação (van Rensburg et al. 2002). A diversidade de espécies é de grande importância para o funcionamento do ecossistema pois rege processos ecológicos fundamentais, tais como produção primária, transferência trófica de biomassa e energia entre plantas e animais, entre outros (Díaz e Cabido 2001; Tilman 2001). A riqueza é o conceito mais antigo e a maneira mais simples de descrever a diversidade de espécies (Magurran 1988; Krebs 2001), sendo o número de espécies a base de vários modelos ecológicos relacionados à estrutura da comunidade (MacArthur e Wilson 1967; Connell 1978; Stevens 1989). Enquanto muitos estudos já se dedicaram sobre essa relação entre diversidade e estrutura da comunidade (Currie 1991; Steffan-Dewenter 2001; Schulze et al. 2004), mais recentemente a relação entre diversidade e funcionamento na comunidade, e produtividade primária tem sido investigada (Currie 1991; Mönkkönen et al. 2006; Kissling et al. 2007; 2008; Abrahamczyk e Kessler 2010; Pelissier et al. 2018), uma vez que a perda de espécies pode gerar colapso nas funções ecossistêmicas (Naeem et al. 1994).

As plantas têm um papel fundamental para a manutenção da vida nos ecossistemas terrestres e compõem o hábitat de muitos animais, como as aves (MacArthur e MacArthur 1961). A diversidade de aves pode ser influenciada pelas plantas em múltiplas escalas (e.g. Currie 1991; Schulze et al. 2004; Kissling et al. 2007, 2008). Em escalas menores, a riqueza dos animais pode estar associada tanto à abundância como, também, à diversidade dos recursos alimentares (Herrera 1985), visto que há uma forte correlação entre os recursos das plantas, como néctar e frutos, com a diversidade de aves (Schulze et al. 2004). Em escalas

regionais ou globais, as interações bióticas através das relações tróficas, indicam os padrões de diversidade (Kissling et al. 2007; Araújo e Rozenfeld 2014). Contudo, nesta escala, quantificar e mapear os recursos alimentares dos animais é mais difícil, de modo que não está claro se a riqueza das aves tem relação com a abundância ou diversidade de recursos (Currie 1991; Kissling et al. 2007; 2008). A produtividade primária tem sido um fator importante para explicar a diversidade local e regional de espécies (Kissling et al. 2007; Verschuyt et al. 2008, Abrahamczyk e Kessler 2010), especialmente em grupos fortemente dependentes de recursos produzidos pelas plantas, como aves consumidoras de frutos ou de néctar (Hutchinson 1959; Jetz et al. 2009). Para estes grupos, a distribuição temporal de plantas, i.e. a fenologia, (Odum e Barrett 2011) regula essas interações (Rathcke e Lacey 1985). Como a organização temporal dos recursos além de ser regulada por fatores genéticos (Staggemeier et al. 2010; Seger et al. 2013) é também regulada por fatores climáticos (Gentry 1995; Abrahamczyk e Kessler 2010), o clima é especialmente importante para o estabelecimento das interações, em particular as de polinização (Cotton 2007; Abrahamczyk e Kessler 2010; 2015). Assim, a riqueza de beija-flores pode sofrer efeitos indiretos do clima mediados pela variação da distribuição temporal dos parceiros mutualísticos. Além disso, visto que a diversidade de espécies pode variar de acordo com a altitude, e esta sofre influência de diferentes fatores como da produtividade (Lomolino 2001) e condições climáticas como temperatura e umidade (Kluge et al. 2006) devemos considerar também as variáveis do ambiente.

A Floresta Atlântica é um bioma com um conjunto de ecossistemas de grande importância para a biodiversidade (Myers et al. 2000; Stehmann et al. 2009). Este bioma abriga uma grande diversidade de beija-flores (Moreira-Lima 2013) e apresenta grande variação ambiental e excepcional diversidade de plantas (Oliveira-Filho e Fontes 2000). É provável que os padrões de diversidade de plantas e beija-flores sejam regulados tanto por relações tróficas consumidor-recurso (Abrahamczyk e Kessler 2015) quanto por efeitos

diretos e indiretos das variáveis do clima e do habitat (Menéndez et al. 2007; Kissling et al. 2008). Desta forma, a Floresta Atlântica e seus beija-flores são um excelente modelo para investigar as relações entre variações ambientais e tróficas, i.e. riqueza geral de plantas e beija-flores, e de seus diferentes grupos: riqueza de plantas com diferentes períodos de floração sobre a riqueza de beija-flores residentes e não residentes. Além disso, os beija-flores são as aves nectarívoras com maior diversidade de espécies (Fleming e Muchhala 2008), e são taxonomicamente bem estudados (Bibby et al. 2000; McGuire et al. 2014), facilitando a observação e identificação de beija-flores e suas fontes de néctar (Abrahamczyk e Kessler 2010). Assim, o objetivo do estudo foi entender os efeitos diretos e indiretos do ambiente e da riqueza de plantas sobre a riqueza de beija-flores em escala regional, mediado pela fenologia dos grupos, na Floresta Atlântica. Neste estudo, as hipóteses investigam a relação dos efeitos ambientais, fenológicos, riqueza de suas fontes de recursos, plantas, com a riqueza de espécies de beija-flores. A primeira hipótese está relacionada às relações tróficas consumidor-recurso, assim espera-se uma relação positiva entre riqueza de espécies de animais e plantas, com a diversidade dos consumidores refletindo a diversidade das plantas que são seu alimento (Kissling et al. 2007). A segunda hipótese propõe uma relação positiva entre riqueza das espécies de plantas e animais em virtude de plantas e beija-flores responderem similarmente às variáveis ambientais (Hawkins e Porter 2003), independente da sazonalidade das espécies. Com base nestas hipóteses são esperadas: i) uma correlação positiva entre a riqueza geral de beija-flores e plantas considerando o efeito ambiental, climático e a sazonalidade, assim como quando consideradas as relações tróficas dos grupos de plantas com diferentes períodos de floração (anual/contínua) e beija-flores (residentes/não residentes) (Figura 1A); ii) uma correlação forte e direta das variáveis ambientais e climáticas tanto na riqueza de plantas como na riqueza de beija-flores, independente dos grupos tróficos (Figura 1B).

4.3 Métodos

A pesquisa na literatura foi padronizada para artigos e teses disponíveis *online* no Brasil contendo conjuntos de dados que apresentaram informações da riqueza e fenologia de floração de plantas polinizadas por beija-flores, riqueza de espécies de beija-flores e informações que indicavam se estas espécies eram residentes ou não residentes na comunidade estudada na Floresta Atlântica, incluindo todos os tipos vegetacionais. Foram revisados estudos publicados usando a base de dados *Web of Science*, *Science Direct* e *Google Scholar* (desde 2000 até 2017), com os seguintes termos chaves: *interaction + hummingbirds + atlantic forest* e *phenology + hummingbirds + atlantic forest*. A partir disto, dezoito estudos foram selecionados para investigar o desempenho relativo das variáveis ambientais, sazonalidade e riqueza de espécies de plantas em relação à riqueza de beija-flores (Tabela 1).

Variáveis ambientais

Devido à heterogeneidade topográfica (variação da altitude) da Floresta Atlântica, a altitude tem sido uma variável frequentemente utilizada por abranger maior complexidade e diversidade de habitats (Dalsgaard *et al.* 2011) o que deve influenciar a diversidade de plantas e beija-flores. O valor de altitude foi obtido de acordo com o indicado em cada estudo, e quando o estudo indicava áreas com mais de uma altitude foi utilizada a altitude média. Além disso, o clima tem sido um fator associado a variedade ambiental da Floresta Atlântica (Oliveira-Filho e Fontes 2000), por isso, as variáveis de temperatura e precipitação também foram consideradas para entender os padrões de riqueza nessas comunidades. As seguintes variáveis climáticas: média anual de precipitação e a média anual de temperatura obtidas nos estudos utilizados para as análises (Tabela 1).

Fenologia de plantas e beija-flores

A fenologia das plantas e beija-flores foi representada pelos dados de sazonalidade referentes à contagem dos meses reportados nos estudos em que a espécie de planta estava em floração e a espécie de beija-flor estava presente. A sazonalidade das plantas e beija-flores foi testada por análise circular, onde a presença/ausência das espécies nos meses ao longo de um ano foi contabilizada. A média do ângulo a ou vetor médio (μ) é o tempo ao longo do ano em que o período de uma fenofase, i.e., floração para as plantas e presença de beija-flores, ocorreu para maioria das espécies. Este ângulo foi utilizado como indicativo da ocorrência de sazonalidade para as plantas e beija-flores de cada comunidade do estudo. Entende-se por comunidades com padrão sazonal aquelas com valor do ângulo médio significativo, rejeitando a hipótese nula dos dados distribuídos uniformemente ao redor do ano. O teste *Rayleigh* (Z) determina a significância do ângulo médio a ou vetor médio (μ) (Zar 1999), i.e., se o ângulo médio a for significativo a fenologia não é uniforme possuindo um pico de floração determinável. As análises foram realizadas no software ORIANA 4.02 (Kovach 2013).

Além disso, para investigar as relações tróficas consumidor –recurso de acordo com a disponibilidade fenológica entre os grupos de plantas e beija-flores, em cada comunidade as plantas foram classificadas em dois grupos de acordo com a extensão temporal de floração ao longo de um ano: (i) anual (espécies com floração mais curta \leq seis meses ao longo do ano), (ii) contínua (espécies com floração mais longa \geq sete meses ao longo do ano). Da mesma forma, os beija-flores foram classificados em dois grupos de acordo com sua presença ao longo dos meses durante um ano: (i) residentes (espécies que se encontram e se alimentam no local de estudo durante sete ou mais meses ao longo do ano), (ii) não residentes (espécies que se encontram e se alimentam apenas durante um período do ano \leq seis meses ao longo do ano). Assim, outras medidas de diversidade foram também incorporadas, quais sejam riqueza de plantas com floração contínua, riqueza de plantas com floração anual, riqueza de beija-flores residentes e riqueza de beija-flores não residentes.

Análises dos dados

As predições foram testadas usando modelos de equações estruturais (SEM) e análise de caminho (Shipley 2000). Uma seta unidirecional indica a causa para uma variável independente, intermediária e dependente. Uma seta bidirecional indica covariância entre as duas variáveis. Os SEM apresentam dois tipos de efeitos. O primeiro é o efeito direto da variável independente sobre a variável dependente. O segundo é o efeito indireto que é quando uma variável independente tem um efeito sobre a variável dependente através de outra variável independente (Shipley 2000). Os modelos foram testados pela estatística do Qui-quadrado, uma medida de ajuste absoluto que é considerada uma das mais informativas para este tipo de análise (Hair et al. 1998). A ausência de diferença significativa entre as correlações observadas e esperadas ($p > 0,05$) indica que o modelo se ajustou aos dados. A significância das estimativas de parâmetro foi testada pela estatística z (Grace e Keeley 2006; Vile et al. 2006). Foram construídos cinco modelos para testar as predições. Para testar a predição de relações tróficas, considerando os efeitos do ambiente mediado pela fenologia, foi proposto um modelo SEM contendo a riqueza geral de espécies de beija-flores (overall hummingbird richness), isto é, beija-flores residentes e não residentes, e toda riqueza de plantas polinizadas por beija-flores (overall plant richness), isto é, plantas com floração anual e contínua, além das variáveis de sazonalidade e ambientais (temperatura, precipitação e altitude). Além disso, para testar se as relações de riqueza de plantas e beija-flores responderam de forma similar às variáveis ambientais, considerando as relações tróficas de plantas e beija-flores, foram construídos quatro modelos SEM com as outras medidas de diversidade. As medidas de diversidade foram: riqueza de plantas com floração contínua, riqueza de plantas com floração anual, riqueza de beija-flores residentes e riqueza de beija-flores não residentes, mais as variáveis ambientais. O SEM foi calculado através do pacote "Lavaan" versão 0.5-23.1097 no programa R (R Development Core Team 2016; Rosseel

2012). Devido ao desvio da distribuição normal de algumas variáveis, foi utilizada a correção de Satorra-Bentler (funções [se="robust"], [test="Satorra.Bentler"]) inseridas na função "sem" (Rosseel 2012).

4.4 Resultados

A relação positiva entre a riqueza geral de plantas e riqueza geral de beija-flores corrobora a predição de que relações tróficas consumidor-recurso são importantes determinantes da diversidade (Figura 2). Além disso, a altitude e temperatura têm efeitos indiretos sobre a riqueza de beija-flores, mediada pela riqueza de plantas (Figura 2; Tabela 2). A sazonalidade das plantas tem tanto efeito direto e forte sobre a riqueza de beija-flores residentes (Figura 3A; Tabela 2). No entanto, a riqueza de beija-flores residentes também é afetada por fatores climáticos diretamente, assim como pela altitude (Figura 3A; Tabela 2), como também é afetada indiretamente pela altitude através de seu efeito na riqueza de plantas com floração contínua. O maior coeficiente de regressão (0.968) relacionado à riqueza de plantas com floração contínua com a riqueza de beija-flores residentes apoia que as relações tróficas influenciam a diversidade (Figura 3A; Tabela 2). Além disso, a riqueza de plantas com floração anual também afetou a riqueza de beija-flores residentes (Figura 3B; Tabela 2), que também confirmam as predições relacionadas às relações tróficas. Nos outros modelos, quando consideradas as relações entre as outras medidas de diversidade de plantas e beija-flores, o efeito da riqueza de plantas tanto anuais e contínuas, variáveis ambientais e sazonalidade não afetaram a riqueza de beija-flores não residentes (Figura 4; Tabela 2).

4.5 Discussão

As fortes relações entre riqueza de plantas e riqueza de beija-flores sustentam a hipótese que relações tróficas regulam a diversidade na Floresta Atlântica, em especial para beija-flores residentes. Além disso, a diversidade geral de plantas e beija-flores na Floresta Atlântica são

influenciadas por fatores ambientais, que atuam diretamente nas plantas e indiretamente nos beija-flores. Quando avaliadas outras facetas da diversidade, incluindo plantas anuais e contínuas e beija-flores residentes, os fatores ambientais e a sazonalidade diferem em relação aos efeitos na diversidade das plantas e beija-flores. Isto sugere um papel importante das relações tróficas, através das interações entre recursos e consumidor, sendo influenciadas pela fenologia e por fatores climáticos e ambiental.

A forte relação entre a diversidade de plantas e beija-flores indica que as plantas podem ser consideradas como um grupo indicador da diversidade de beija-flores (Schulze et al. 2004), o que é explicado pelas plantas serem a principal fonte de recurso dessas aves. A diversidade de produtores primários influencia mais fortemente os consumidores primários (Hutchinson 1959; Knops et al. 1999; Novotny et al. 2006), como no caso de plantas-beija-flores. De fato, a disponibilidade de recurso tem sido recorrentemente correlacionada com a riqueza de beija-flores (Araújo e Sazima 2003; Cotton 2007; Abrahamczyk e Kessler 2010, Abrahamczyk e Kessler 2015). A forte relação de riqueza entre consumidor-recurso, como no caso de espécies de plantas com floração contínua e beija-flores residentes, deve-se provavelmente à concordância temporal de abundância e disponibilidade do recurso ao longo do ano. Além disso, a ocorrência de interações de facilitação entre espécies de floração sincrônica na Floresta Atlântica (Wolowski et al. 2017) também podem aumentar a diversidade de beija-flores. Assim, a sincronia de floração, em conjunto com a abundância e extensão temporal de floração, tem resultado no aumento de interações com beija-flores (Feinsinger 1987; capítulo 1, Malanotte ML). Em adição, beija-flores residentes estão mais habituados com a sazonalidade, i.e., períodos de pico de floração, e efeitos do clima, além de que podem utilizar os recursos de espécies de floração contínua, que fornecem recursos ao longo de todo o ano de forma mais previsível (Lara 2006). Assim, as aves residentes utilizam uma maior capacidade de recursos e interações, enquanto que apenas parte dos recursos que

restam são usadas pelos migrantes (MacArthur 1972; Herrera 1978). Isso é especialmente importante em áreas onde o clima não apresenta invernos rigorosos, permitindo populações residentes maiores (Hurlbert e Haskell 2003; Mönkkönen et al. 2006), como no caso da Floresta Atlântica. Assim sendo, estes ajustes fenológicos entre ambos os grupos de plantas e beija-flores apoiam as relações de diversidade. Por exemplo, o efeito da sazonalidade de plantas com floração mais extensa na riqueza de beija-flores pode ser decorrente do fato que os picos de floração dessas espécies acontecem durante a estação chuvosa (Stiles 1985; Sazima et al. 1996; Abreu e Vieira 2004), período em que a maior parte das espécies de plantas se encontram em floração, coincidindo com o período reprodutivo dos beija-flores (Sick 1997). Espécies de plantas que florescem anualmente, ou seja, em poucos meses do ano, sem sobrepor com o pico de floração de outras espécies, podem funcionar como fonte recurso para espécies de beija-flores não residentes, como as que ocorrem em poucos meses na comunidade, como por exemplo devido a uma migração altitudinal (Lara 2006), reduzindo os efeitos desta relação trófica. A relação de diversidade de plantas e beija-flores é influenciada indiretamente pelo clima, i.e., mediado pela fenologia das plantas, e não somente um efeito direto do clima na diversidade dos beija-flores, como proposto para comunidades na Bolívia (Abrahamczyk e Kessler 2010; 2015). Esta relação deve-se em especial às espécies de plantas e beija-flores com maior extensão temporal nas comunidades. A relação positiva entre os padrões de riqueza de beija-flores residentes e plantas contínuas e anuais e a ausência de relação entre a riqueza de beija-flores não residentes com plantas contínuas e anuais indica que espécies com características fenológicas e tróficas distintas não respondem de forma similar às variáveis ambientais e às interações consumidor-recurso. No entanto, as correlações positivas entre a diversidade de plantas e beija-flores podem surgir de outras maneiras, uma vez que os recursos florais das plantas podem oferecer oportunidades de diversificação de

nicho, como uma maior complexidade de habitat (Hutchinson 1959; Dyer et al. 2007; Jetz et al. 2009), além da relação direta como recurso alimentar.

A covariação entre a altitude e o clima demonstra que a altitude influenciou de forma indireta a diversidade geral de plantas e beija-flores e apresentou efeitos diretos na riqueza de beija-flores residentes nessas comunidades. A importância da altitude sobre a riqueza já foi reportada para beija-flores (Rahbek e Graves 2001) assim como por outro lado a temperatura e a precipitação para aves do continente europeu (Márquez et al. 2004). Aqui fica demonstrado que o clima influencia indiretamente a diversidade de plantas e beija-flores na Floresta Atlântica. Apesar de diferentes fatores do ambiente, sazonalidade e relação trófica afetarem a riqueza de beija-flores, a diversidade dos beija-flores sofreu maior efeito da diversidade de plantas. O resultado deste estudo em escala regional é semelhante ao encontrado em escalas locais (Abrahamczyk e Kessler 2010), ao passo que o clima tem sido retratado como mais importante em estudos macroecológicos (Márquez et al. 2004). Contudo, em cenários de perturbações climáticas, espera-se efeitos do clima, mesmo que indiretos através da fenologia de plantas, na diversidade de beija-flores.

O estudo destaca a importância das relações tróficas sendo mediadas pela fenologia nos padrões de diversidade planta e beija-flor na Floresta Atlântica. Foram encontradas evidências empíricas de diferentes fatores bióticos e abióticos influenciando a riqueza de beija-flores e, como esperado, o efeito da sazonalidade das plantas na diversidade dos beija-flores, mais especificamente nos residentes. E apesar dos efeitos indiretos do ambiente na diversidade de beija-flores, esses apresentaram respostas distintas entre a riqueza de beija-flores residentes e não residentes. Para que seja possível uma generalização dessas relações de plantas e beija-flores, sugere-se a expansão dessa avaliação para outros biomas. Este estudo sobre a relação de diversidade de plantas e beija-flores tem um caráter inovador, devido à

inclusão de medidas de diversidade associada à sazonalidade destes grupos, ou seja, períodos de floração distintos entre as plantas e períodos de presença de beija-flores nas comunidades.

4.6 Referências

- Abrahamczyk S, Kessler M (2010) Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *J Ornithol* 151:615–625
- Abrahamczyk S, Kessler M (2015) Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *J Ornithol* 156:333–347. DOI 10.1007/s10336-014-1146-5
- Abreu CRM, Vieira MF (2004) Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. *Lundiana* 5:129–134
- Araújo AC, 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
- Araújo MB, Rozenfeld A (2014) The geographic scaling of biotic interactions. *PeerJ* 1:82. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.82v1>
- Buzato S, Sazima M, Sazima I (2000) Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824–841
- Bibby CJ, Burgess ND, Hill DA, Mustoe S (2000) *Bird census techniques*, 2nd edn. Academic, London
- Coelho AG (2013) A comunidade de plantas utilizada por beija-flores no sub-bosque de um fragmento de Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Thesis, Universidade Estadual de Feira de Santana
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1303

- Cotton PA (2007) Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* 149:135–142
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *Am Nat* 137:27–49
- Dalsgaard B et al (2011) Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *Plos One* 6: e25891
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 16:646–655.
- Dyer LA et al (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696–699. doi:10.1038/nature05884
- Feinsinger P, Beach JH, Linhart YB (1987) Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among costa rican cloud forest plants. *Ecology* 68:1294–1305
- Fleming TH, Muchhala N (2008) Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *J Biogeogr* 35:764–780
- Fonseca LCN, Vizentin-Bugoni J, Rech AR, Alves MAS (2015) Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a *restinga* from Brazil. *An Acad Bras Cienc* 87:2163–2175
- Freitas L, Sazima M (2006) Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Ann Mo Bot Gard* 93:465–516
- Gentry AH (1995) Diversity and floristic composition of neotropical forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 146–194
- Grace JB, Keeley JE (2006) A structural equation model analysis of postfire plant diversity in California shrublands. *Ecol Appl* 16:503–514

- Hair JF et al (1998) *Multivariate data analysis*. Prentice Hall, Upper Sanddle River, New Jersey
- Hawkins BA, Porter EE (2003) Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *Am Nat* 161, 40–49. doi:10.1086/345479
- Herrera CM (1978) On the breeding distribution of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95:496–509
- Herrera CM (1985) Habitat–consumer interactions in frugivorous birds. In: ML Cody (ed) *Habitat selection in birds*. Orlando, FL: Academic Press, pp. 341–365
- Hurlbert AH, Haskell JP (2003) The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *Am Nat* 161:83–97
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am Nat* 93:145–159
- Jetz W, Kreft H, Ceballos G, Mutke J (2009) Global associations between terrestrial producer and vertebrate consumer diversity. *P Roy Soc B-Biol Sci* 276: 269–278
- Kaehler M, Varassin IG, Goldenberg R (2005) Polinização em uma comunidade de bromélias em floresta atlântica alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira Botânica* 28:219–228
- Kissling WD, Field R, Böhning-Gaese K (2008) Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects? *Global Ecol Biogeogr* 17:327–339. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00379.x
- Kissling WD, Rahbek C, Böhning-Gaese K (2007) Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *P Roy Soc B-Biol Sci* 274:799–808
- Kluge J, Kessler M, Dunn RR (2006) What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints climate and species pool effects for pteridophytes on an

elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecol Biogeogr* 15:358–371.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>

Knops JMH et al (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecol Lett* 2:286–293. doi:10.1046/j.1461-0248.1999.00083.x

Kohler GO (2011) Redes de interação planta-beija-flor em um gradiente altitudinal de Floresta Atlântica no Sul do Brasil. Dissertation, Universidade Federal do Paraná

Kovach Computing Services (2013). ORIANA for windows. Version 4.02.
 (<http://www.kovcomp.com>)

Krebs CJ (2001) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 5th edn. Benjamin Cummings, San Francisco, CA, pp 695

Lara C (2006) Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13:23–29

Lomolino MV (2001) The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Prog Phys Geogr* 25:1–21.

MacArthur RH (1972) *Geographical ecology*. Harper and Row, New York.

MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42:594–598

MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.

Machado CG, Semir J (2006) Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29:163–174

Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.

- Márquez AL, Real R, Vargas JM (2004) Dependence of broad-scale geographical variation in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Global Ecol Biogeogr* 13:295–304. (doi:10.1111/j.1466-822X.2004.00100.x)
- McGuire JA et al. (2014) Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Curr Biol* 24:1–7.
- Menéndez R et al (2007) Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology* 88:605–611
- Mönkkönen M, Forsman JT, Bokma F (2006) Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species-energy theory. *Global Ecol Biogeogr* 15:290–302
- Moreira-Lima L (2013) Aves da Mata Atlântica: riqueza, composição, status, endemismos e conservação. Dissertation, Universidade de São Paulo
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. doi:10.1038/35002501
- Naeem S, et al. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734–737
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Janda M, Basset Y, Weiblen GD (2006) Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313:1115–1118. doi:10.1126/science.1129237
- Odum EP, Barrett GW (2011) Fundamentos de ecologia. São Paulo: Cengage Learning.
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in southeastern brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793–810
- Pelissier V, Barnagaud JY, Kissling WD, Şekercioğlu Ç, Svenning JC (2018) Niche packing and expansion account for species richness-productivity relationships in global bird assemblages. *Global Ecol Biogeogr* 1–12

- Piacentini VQ, Varassin IG (2007) Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *J Trop Ecol* 23:663–671
- R Development Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. – In: R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Available at: <http://R-project.org/>
- Rahbek C, Graves GR (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS* 98:4534–4539
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol Syst* 16:179–214.
- Rocca de Andrade MA (2006) Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Dissertation, Universidade Estadual de Campinas
- Rodrigues MS (2008) Partilha de recursos florais por beija-flores em uma área de Mata Atlântica na Ilha da Marambaia, RJ. Dissertation, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
- Rosseel Y (2012) lavaan: An R package for structural equation modeling. *J Stat Softw* 48:1–36.
- Sazima I, Buzato S, Sazima M (1996) An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in Southeastern Brazil. *Bot Acta* 109:149–160. doi 10.1111/j.1438-8677.1996.tb00555.x
- Seger GDS, Duarte LDS, Debastiani VJ, Kindel A, Jarenkow JA (2013) Discriminating the effects of phylogenetic hypothesis, tree resolution and clade age estimates on phylogenetic signal measurements. *Plant Biol* 15:858–867
- Schulze CH, Waltert M et al (2004) Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecol Appl* 14:1321–1333

- Shipley B (2000) Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference. Cambridge University Press, Cambridge
- Sick H (1997) Ornitologia brasileira. Rio de Janeiro, Editora Nova Fronteira, pp 862
- Staggemeier VG, Diniz-Filho JAF, Morellato LPC (2010) The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *J Ecol* 98:1409–1421
- Steffan-Dewenter et al (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–1432
- Stehmann JR et al (2009) Plantas da Floresta Atlântica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pp 516
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am Nat* 133:240–256
- Stiles FG (1985) Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36:757–787
- Tilman D (2001) Functional diversity. *Encyclopedia of diversity* 3:109–121
- van Rensburg BJ, Chown SL, Gaston KJ (2002) Species richness, environmental correlates, and spatial scale: a test using South African birds. *Am Nat* 159:566–577
- Varassin IG, Sazima M (2012) Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in the atlantic forest. *Acta Oecol* 43:104–112
- Verschuyt JP, Hansen AJ, McWethy DB, Sallabanks R, Hutto RL (2008) Is the effect on forest structure on bird diversity modified by forest productivity? *Ecol Appl* 18:1155–1170
- Vile D, Shipley B, Garnier E (2006) A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87:504–517

- Vizentin-Bugoni J et al (2016) Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *J Anim Ecol* 85:262–272
- Wendt T, Coser TS, Matallana G (2008) An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. *Plant Syst Evol* 275:31–41
- Wolowski M, Carvalheiro LG, Freitas L (2017) Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *J Ecol* 105: 332–344
- Wolowski M, Saad CF, Ashman TL, Freitas L (2013) Predominance of self-incompatibility in hummingbird -pollinated plants in the Neotropics. *Naturwissenschaften* 100: 69–79
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Princeton

4.7 Tabelas

Tabela 1. Comunidades de plantas-beija-flores usadas nas análises dos dados, com suas respectivas riquezas geral de cada grupo taxonômico. As comunidades de Floresta Atlântica estão distribuídas entre diferentes Estados das regiões Sul (Santa Catarina – SC e Paraná – PR), Sudeste (São Paulo – SP, Rio de Janeiro – RJ, Minas Gerais – MG e Espírito Santo – ES) e Nordeste (Bahia – BA) do Brasil.

Comunidade	Estado	Coordenadas geográficas	Riqueza de plantas	Riqueza de Beija-flores	Referência
Patrimônio Natural Prima Luna	SC	27°15'44"S 49°00'18"W	24	7	Kohler 2011
Pico Marumbi	PR	25°24' - 25°31'S 48°58' -48°53'W	8	8	Kaehler et al. 2005
Reserva Natural Salto Morato	PR	25°09' -25°11'S 48°16' -48°20'W	13	9	Piacentini e Varassin 2007
Reserva Natural Guaricica	PR	25°17'30"S 48°39'49"W	18	4	Capítulo 1 - Malanotte
Parque Estadual Intervales	SP	24°12' -24°25'S 48°03' -48°30'W	14	8	Machado e Semir 2006
Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia	SP	23°17' -23°24'S 45°03' -45°11'W	55	9	Vizentin-Bugoni et al. 2016
Parque Estadual Carlos Botelho	SP	24°00' - 24°15'S 47°45' - 48°10'W	41	13	Rocca de Andrade 2006
Campos do Jordão	SP	22°44'S 45°35'W	30	6	Buzato et al. 2000
Caraguatatuba	RJ	23°35'S 45°20'W	41	11	Buzato et al. 2000
Cunha	RJ	23°10'S 44°55'W	35	8	Buzato et al. 2000
Serra da Bocaina	RJ	22°43'57"S 44°37'06"W - 22°44'50"S 44°36'57"W - 22°44'12"S 44°36'55"W	5	5	Freitas e Sazima 2006
Parque Nacional Restinga Jurubatava	RJ	22°16'41"S 41°39'41"W	10	3	Fonseca et al. 2015
Ilha da Marambaia	RJ	23°04'S 43°53'W	5	7	Rodrigues 2008
Parque Nacional do Itatiaia	RJ-MG	22°27'S 44°36'W	32	5	Wolowski et al. 2013
Reserva Florestal Mata do Paraíso	MG	20°45'S 2°55'W	11	8	Abreu e Vieira 2004
Estação Biológica Santa Lúcia	ES	19°57'S 40°31'W	42	9	Wendt et al. 2008
Estação Biológica Santa Lúcia	ES	19°57'10"-19°59'S 40°31'30"-40°32'25"W	19	9	Varassin e Sazima 2012
Reserva Ecológica Michelin	BA	13°48'43"S 39°12'14"W	18	13	Coelho 2013

Tabela 2. Resultados dos Modelos de Equações Estruturais (SEM). χ^2 (Qui-quadrado) = indica medida de ajuste absoluto do modelo; R^2 = Coeficiente de determinação; $p > 0.05$ = indica que o modelo se ajustou aos dados. Legenda: RiqBF = Riqueza geral de beija-flores, RiqBFr = Riqueza de beija-flores residentes, RiqBFnr = Riqueza de beija-flores não residentes, RiqP = Riqueza geral de plantas, RiqPa = Riqueza de plantas floração anual, RiqPc = Riqueza de plantas floração contínua, Saz= sazonalidade, Alt= altitude, Prec= precipitação, Temp= temperatura.

Modelos	χ^2	R^2	p
RiqBF~RiqP+Saz+Alt+Prec+Temp	2.5	0.45	0.11
RiqBFnr~RiqPa+Saz+Alt+Prec+Temp	2.6	0.82	0.11
RiqBFnr~RiqPc+Saz+Alt+Prec+Temp	2.4	0.44	0.12
RiqBFr~RiqPa+Saz+Alt+Prec+Temp	2.5	0.24	0.11
RiqBFr~RiqPc+Saz+Alt+Prec+Temp	2.6	0.24	0.11

4.8 Figuras

Figura 1. Diagramas de caminho indicando os relacionamentos hipotéticos entre as variáveis. As setas em azul indicam as relações esperadas de acordo com as hipóteses propostas pelo estudo, ou seja, relações que esperamos ser estatisticamente significativas. As setas pretas são relações que ocorrem, porém que esperamos não ser estatisticamente significativas A: diagrama esperado para as predições relacionadas a hipótese de relações tróficas; B: diagrama esperado para relacionada a hipótese de efeitos ambientais similares. Ambos os diagramas consideram as diferentes medidas de diversidade de plantas (anual/contínua) e beija-flores (residentes/não residentes).

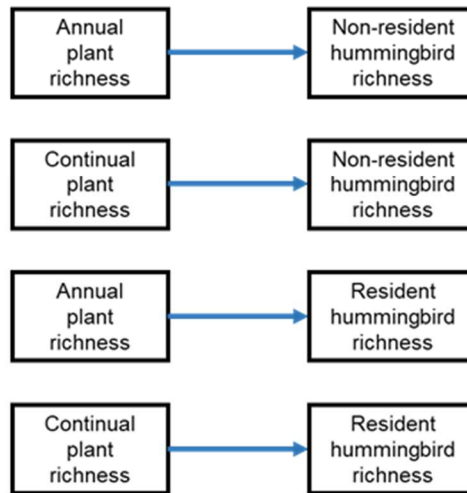
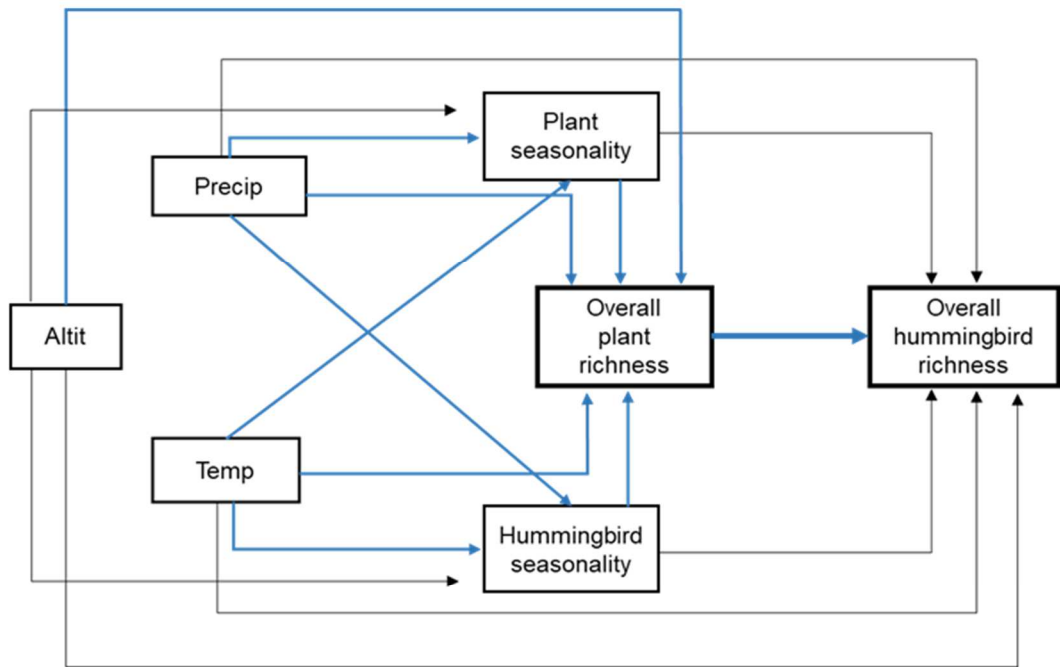
Figura 2. Resultados de modelos de equações estruturais (SEM) testando o efeito da riqueza geral de plantas (Overall plant richness) na riqueza geral dos beija-flores (Overall hummingbird richness), incluindo efeitos diretos e indiretos das variáveis ambientais e sazonalidade das plantas (Plant seasonality) e beija-flores (Hummingbird seasonality). Variáveis ambientais (Altit: Altitude, Precip: precipitação, temp: temperatura). Valores de coeficientes parciais padronizados de regressão entre as setas, as unidirecionais indicam causa entre uma variável e outra, e as setas bidirecionais indicam covariância entre as variáveis. Valores de $p \leq 0,05$ representados em azul.

Figura 3. Resultados de modelos de equações estruturais (SEM) da influência da riqueza de plantas, variáveis ambientais e sazonalidade das plantas (Plant seasonality) e beija-flores (Hummingbird seasonality) na riqueza de beija-flores. A: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração contínua ao longo do ano (Continual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores residentes (Resident hummingbird richness); B: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração anual ao longo do ano (Annual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores residentes (Resident hummingbird richness). Variáveis

ambientais (Altit: Altitude, Precip: precipitação, temp: temperatura). Valores de coeficientes parciais padronizados de regressão entre as setas, as unidirecionais indicam causa entre uma variável e outra, e as setas bidirecionais indicam covariância entre as variáveis. Valores de $p \leq 0,05$ representados em azul.

Figura 4. Resultados de modelos de equações estruturais (SEM) da influência da riqueza de plantas, variáveis ambientais e sazonalidade das plantas (Plant seasonality) e beija-flores (Hummingbird seasonality) na riqueza de beija-flores. A: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração anual ao longo do ano (Annual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores não-residentes (Non-resident hummingbird richness); B: Modelo testando o efeito da riqueza de plantas com floração contínua ao longo do ano (Continual flowering plant richness) na riqueza de beija-flores não-residentes (Non-resident hummingbird richness). Variáveis ambientais (Altit: Altitude, Precip: precipitação, temp: temperatura). Valores de coeficientes parciais padronizados de regressão entre as setas, as unidirecionais indicam causa entre uma variável e outra, e as setas bidirecionais indicam covariância entre as variáveis. Valores de $p \leq 0,05$ representados em azul.

A



B

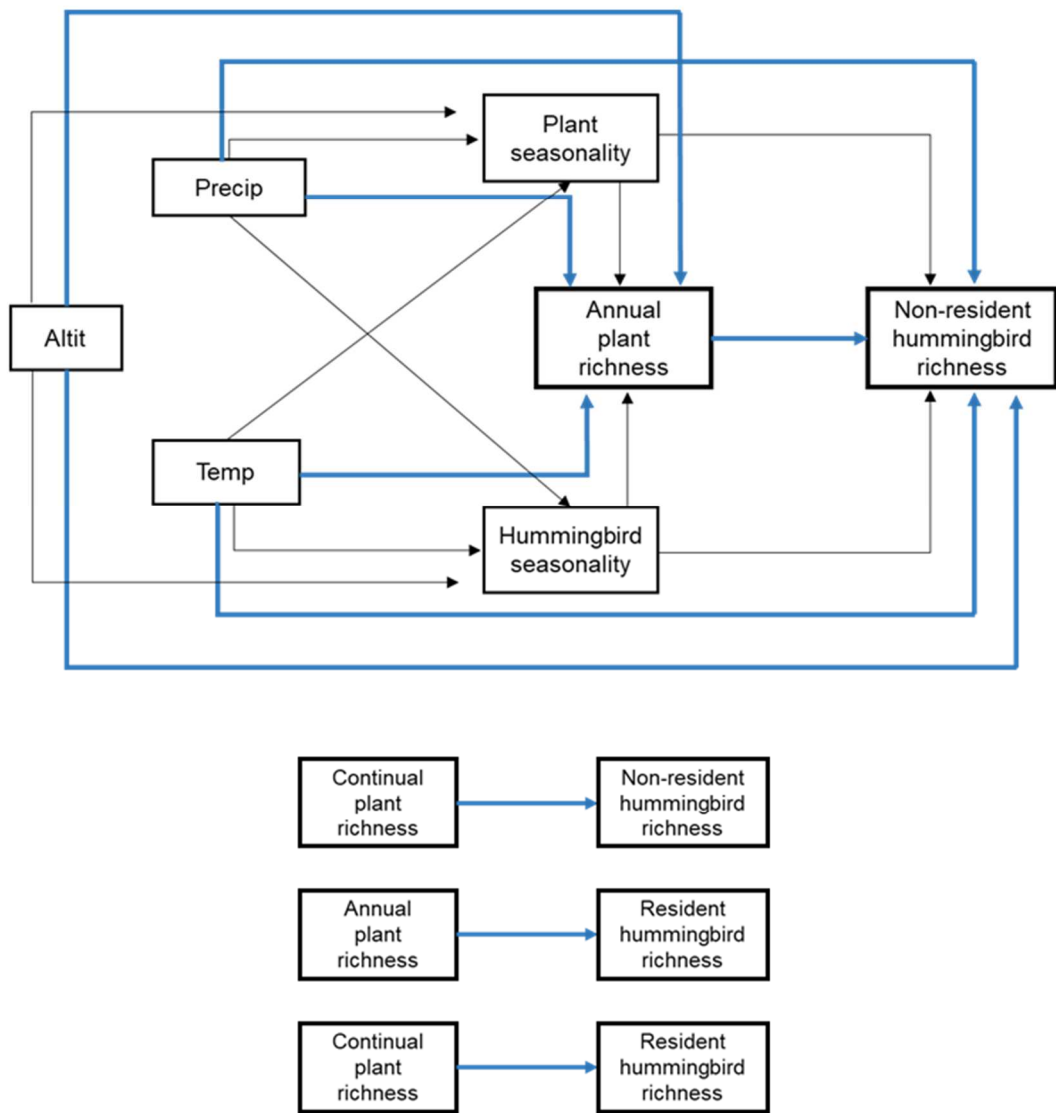


Figura 1.

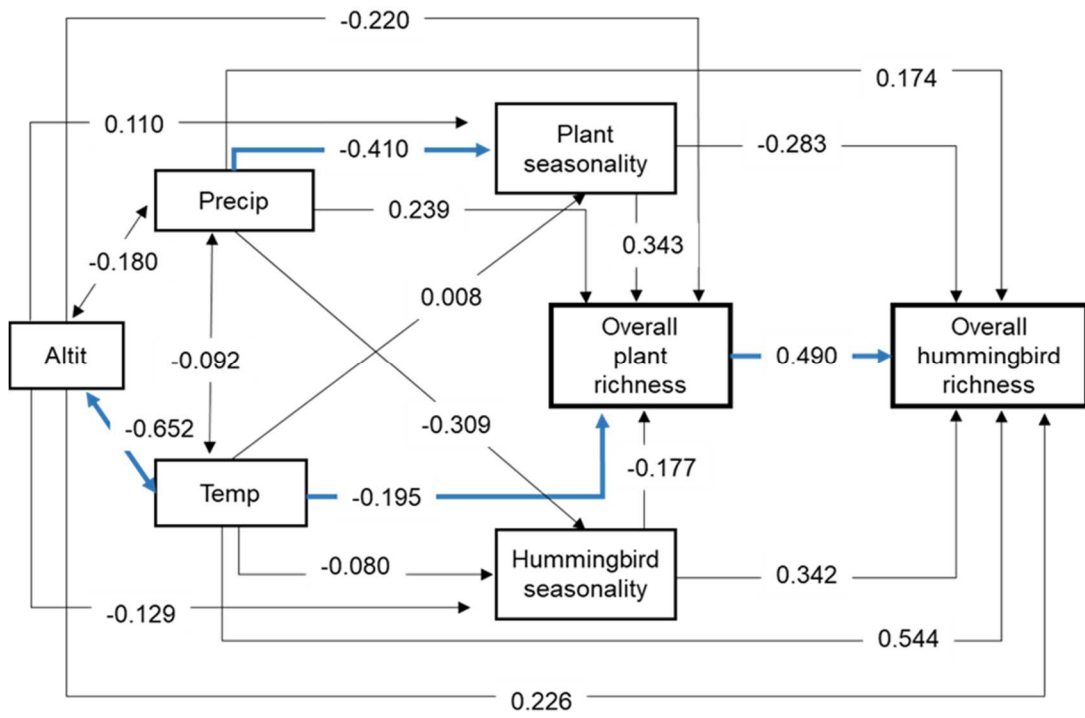


Figura 2.

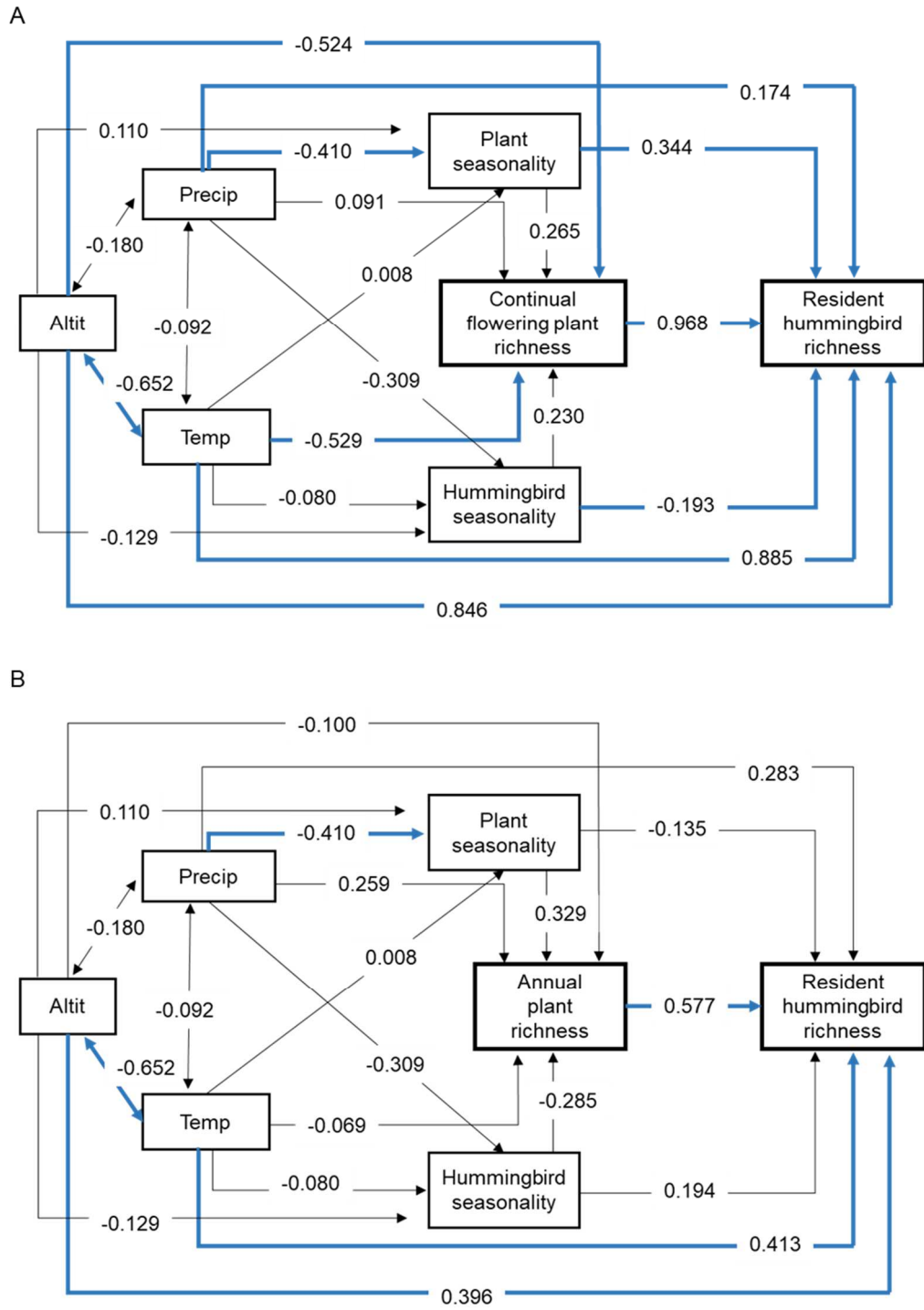


Figura 3.

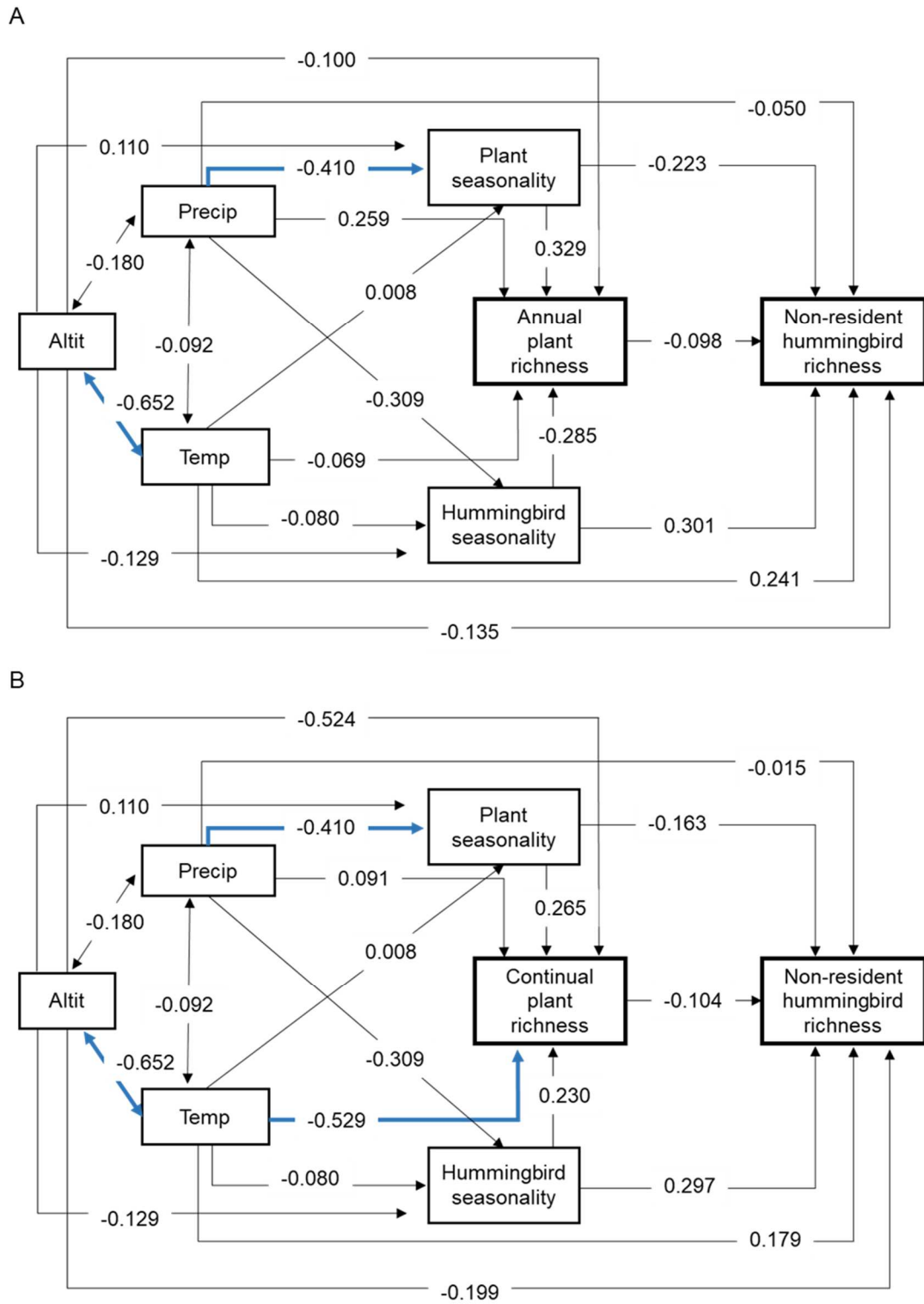


Figure 4.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo contribuiu para o entendimento de como o padrão de floração de plantas polinizadas por beija-flores estão organizadas temporalmente e espacialmente, influenciando o aumento da frequência de visitação dos beija-flores. Além disso, constatou-se aqui que características fenológicas são determinantes para indicar espécies-chave de plantas em uma comunidade de Floresta Atlântica. O estudo também demonstra que a diversidade de beija-flores é influenciada por suas relações tróficas, e a importância da fenologia como mediadora dos efeitos indiretos recebidos por esse grupo em comunidades de Floresta Atlântica.

Como parte de um processo de investigação da organização dos recursos florais, foi possível destacar a importância do tempo em que as espécies de plantas permanecem em floração, pois aumentam as chances de visitas de seus polinizadores, os beija-flores. Além disso, a importância da distribuição espacial dos recursos, agrupados e esparsos, desencadeando diferentes comportamentos de forrageamento dos beija-flores. Nesta comunidade foi possível notar a ocorrência de recurso mais disperso espacialmente levando a um aumento das visitas de beija-flores com ambos os comportamentos, *trapliner* e territorialista. Contudo, o comportamento *trapliner* foi mais proeminente devido à grande abundância de recursos ocorrendo de forma substitutiva nos meses ao longo do ano. Isso favoreceu essa estratégia de forrageamento em termos de alocação de recurso e tempo gasto nos agrupamentos de flores.

As espécies-chave de plantas foram aquelas com maior extensão temporal de floração, demonstrando que o período de floração tem maior impacto na manutenção da estrutura da rede de interação que algum tipo de barreira morfológica para esta comunidade. Espécies que apresentaram maior extensão temporal de floração, também apresentaram picos de floração em momentos distintos ao longo do ano, indicando que essa divergência temporal está associada também à manutenção da estrutura da rede de interação.

A diversidade de beija-flores apresentou uma forte relação com a diversidade de plantas, mesmo quando considerado o efeito do ambiente. A fenologia das plantas desempenhou importante papel como mediadora nos efeitos de diversidade dos beija-flores. Os fatores do clima apesar de apresentarem efeitos diretos na

diversidade geral dos beija-flores, não tiveram grande influência quando considerados as outras medidas de diversidade das plantas, floração anual e contínua, e beija-flores não-residentes.

Em suma, esse estudo demonstra que a fenologia emerge como um importante estruturador das interações, tanto em escala local afetando o estabelecimento das interações e a centralidade das espécies, com efeitos na estabilidade da rede, como um fator determinante da diversidade de espécies interagindo.

REFERÊNCIAS

- ARMBRUSTER, W. S. Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: are natural assemblages 'random' or organized? **Ecology**, v.67, p.522-533, 1986.
- BAWA, K.S. Plant-pollinator interactions in a tropical rain forest. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 21, p.399–422, 1990.
- BLEIWEISS, R.; KIRSCH, J. A.W.; MATHEUS, J. C. DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. **The Auk**, p. 8–19, 1994.
- BRICE, A. T.; GRAU, C. R. Protein requirements of Costa's hummingbirds *Calypte costae*. **Physiological Zoology**, v. 64, p. 611–626, 1991.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. **Biotropica**, v.32, p.824–841, 2000.
- CARADONNA, P. J. Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, p.4916-4921, 2014.
- CLARKE, H. L. The philosophy of flower seasons. **American Naturalist**, v.27, p.769-781, 1893.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v.16, p.646-655, 2001.
- ESTRADA, E. Characterization of topological keystone species Local, global and “meso-scale” centralities in food webs. **Ecological Complexity**, v.4, p. 48-57, 2007.
- FEINSINGER, P. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecological Monographs**, v.46, p.257-291, 1976.
- FEINSINGER, P.; TIEBOUT III, H. M.; YOUNG, B. E. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. **Ecology**, v.76, p.1953-1963, 1991.
- FITTER, A. H.; FITTER, R. S. R. Rapid changes in flowering time in British plants. **Science**, v.296, p.1689–1691, 2002.
- FONSECA, L. C.; VIZENTIN-BUGONI, J.; RECH, A. R.; ALVES, M. A. S. Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a restinga from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.87, p.2163-2175, 2015.
- GARNER, W. W.; ALLARD, H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. **Journal of Agricultural Research**, v.18, p.553–606, 1920.

- HEINRICH, B. Energetics of pollination. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.6, p.139-170, 1975.
- JOHNSON, D.H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. **Ecology**, v.61, p.65-71, 1980.
- KODRIC-BROWN, A.; BROWN, J. B. G. S.; GORI, D. F. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. **Ecology**, v. 65, p. 1358-1368, 1984.
- KUNIN, W.E. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. **Journal of ecology**, v.85, p.225-234, 1997.
- LASPRILLA, L. R. **Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)**. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2003.
- LINHART, V. B. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird pollinated *Heliconia*. **American Naturalist**, v.107, p.511-523, 1973.
- LINEU, C. **Philosophia Botanica**. Stockholm: Kiesewetter. 1751. pp.360.
- MACARTHUR, R. H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. **Ecology**, v. 39, n. 4, p. 599-619, 1958.
- MACARTHUR, R. **Geographical ecology: Patterns in the distribution of species**. Harper and Row, New York, New York, USA, 1972.
- MACARTHUR, R.H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **American Naturalist**, v.100, p. 603-9, 1966.
- MACEDO, R. H.F. The avifauna: ecology, biogeography, and behavior. **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**, v. 837, p. 242, 2002.
- MARTÍN GONZÁLEZ, A. M.; DALSGAARD, B.; OLESEN, J. M. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. **Ecological Complexity**, v.7, p.36 – 43, 2010.
- MARUYAMA, P. K.; VIZENTIN-BUGONI, J.; OLIVEIRA, G. M.; OLIVEIRA, P. E.; DALSGAARD, B. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. **Biotropica**, v. 46, p.740-747, 2014.
- MCGUIRE, J.A.; WITT, C.C.; REMSEN JR, J.V.; CORL, A.; RABOSKY, D.L.; ALTSHULER, D.L.; DUDLEY, R. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. **Current Biology**, v.24, p.1-7, 2014.
- MEHLIG, U. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. **Aquatic Botany**, v.84, p.158-164, 2006.

MENZEL, A. Phenology: its importance to the global change community. **Climatic change**, v.54, p.379-385, 2002.

MOELLER, D. A. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. **Ecology**, v.85, p.3289-3301, 2004.

MORALES C.L.; TRAVESET A. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. **Ecology Letters**, v.12, p.716–728, 2009.

MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C.C.; ROMERA, E.C.; ZIPARRO, V.B. Phenology of Atlantic forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v.32, p.811–823, 2000.

ODUM, E. P.; BARRETT, G. W. **Fundamentos de ecologia**. São Paulo: Cengage Learning, 2011.

PULLIAM, H. R. The principle of optimal behavior and the theory of communities. In: P. P. G. Bate-son and P. H. Klopfer (eds.). **Perspectives in ethology**. Plenum Press, New York, New York, USA, 1976. p. 311-332.

PYKE, G. H. Optimal foraging in hummingbirds: rule of movement between inflorescences. **Animal Behaviour**, v.29, p. 889-896, 1981.

RAMIREZ, N. Temporal variation of pollination classes in a Tropical Venezuelan plain: the importance of habitats and life forms. **Canadian Journal of Botany**, v.84, p.443- 452, 2006.

RATHCKE, B. Competition and facilitation among plants for pollination. In **Pollination Biology**. New York: Academic. 1983. p.305-329.

ROCCA, M.A.; SAZIMA, M. Beyond hummingbirds-flowers: the other side of ornithophily in the Neotropics. **Oecologia Australis**, v.14, p.67–99, 2010.

SANTANA, C. S.; MACHADO, C. G. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, p.469-477, 2010.

SCHUCHMANN, K.L. Family Trochilidae (Hummingbirds). Pp. 468–680. In DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A, & SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world**. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions. p.759, 2009.

SCHOENER, T. W. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. **Proceedings of the National Academy of Science**, v.71, p.4169-4172, 1974.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira. Uma introdução**. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 1997.

STAGGEMEIER, V. G.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; MORELLATO, L. P. C. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). **Journal of Ecology**, v.98, p.1409-1421, 2010.

STEFFAN-DEWENTER I; TSCHARNTKE, T. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. **Oecologia**, v.121, p.432–440, 1999.

STILES, F. G. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, v.56, p.285-301, 1975.

_____. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. **Science**, v.198, p.1177-1178, 1977.

_____. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. **American Zoologist**, v. 18, p. 715-727, 1978.

_____. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 68, p. 323–351, 1981.

THOMSON, J. D. Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. **Journal of Animal Ecology**, v.50, p.49-59, 1981.

TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of diversity**, v.3, p.109-121, 2001.

VIZENTIN-BUGONI, J.; MARUYAMA, P. K.; SAZIMA, M. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. **Proceedings of the Royal Society B**, v.281, 20132397, 2014.

WASER, N. M. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. **Handbook of Experimental Pollination Ecology**. Van Nostrand Reinhold, New York. 1983. p.277-293.

YE, Z. M.; DAI, W. K.; JIN, X. F.; GITURU, R. W.; WANG, Q. F.; YANG, C. F. Competition and facilitation among plants for pollination: can pollinator abundance shift the plant–plant interactions?. **Plant ecology**, v. 215, p. 3-13, 2014.