

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

BRUNO REIS MARTINS

**DIVERSIDADE BETA DE INTERAÇÕES: O QUE A RELAÇÃO ENTRE BEIJA-
FLORES E PLANTAS TEM A DIZER**

Curitiba

2017

BRUNO REIS MARTINS

**DIVERSIDADE BETA DE INTERAÇÕES: O QUE A RELAÇÃO ENTRE BEIJA-
FLORES E PLANTAS TEM A DIZER**

Monografia apresentada ao curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná como requisito à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof.^a Dra. Isabela Galarda Varassin
Co orientador: Me. Tiago Simões Malucelli

CURITIBA

2017

AGRADECIMENTOS

Esta monografia não se trata apenas de mais um trabalho de uma disciplina, ela é a representação do fim de uma jornada; do término de um ciclo, com seus altos e baixos; do início de um novo período. Assim, por seu valor simbólico, aproveito a oportunidade para agradecer, do fundo do meu coração, a todas as pessoas que participaram desses anos de aprendizado e crescimento. Então, meu mais profundo e sincero obrigado:

À minha mãe e ao meu pai...

...pelo carinho, dedicação e sacrifícios.

Aos meus amigos...

...pelo apoio, companheirismo e diversão.

À minha família...

...pelo amor, união e força.

À Isabela Galarda Varassin, minha orientadora...

...pela tranquilidade, carisma e conhecimento.

À Tiago Simões Malucelli, meu co-orientador...

...pela imensa paciência, esforço e modelos nulos.

A todo pessoal do LEV...

...pela alegria, solidariedade e pelos bolos.

Aos meus (as) professores (as)...

...pelo aprendizado, exemplo e inspiração.

Aos servidores (as) da UFPR...

...pelo trabalho, dedicação e 'Bons dias'.

RESUMO

Fatores abióticos, como o clima ou o relevo, afetam a distribuição de organismos e, conseqüentemente, levam a mudanças no conjunto de espécies entre diferentes áreas. Da mesma maneira como a composição de espécies varia ao longo de um gradiente ambiental, também variam as interações biológicas entre elas. Assim, avaliamos neste estudo os fatores ambientais que poderiam afetar a interação entre plantas e beija-flores em escala local, utilizando, para tanto, o índice de diversidade beta. Utilizamos dados de amostragem em dez parcelas de meio hectare de Floresta Ombrófila Densa na Reserva Natural da Guaricica, Paraná, Brasil. Construímos matrizes de interação entre plantas e beija-flores para cada parcela, as quais comparamos par a par no cálculo de diversidade beta. Para melhor entender a variação da diversidade beta, a particionamos em seus componentes: a reconexão e o *turnover* de espécies. Particionamos também o *turnover* de espécies entre o *turnover* de espécies de beija-flores e de plantas. Utilizamos as variáveis altitude, porcentagem de cobertura de dossel, distância geográfica e complexidade vegetal (produto da altura pelo diâmetro das árvores), como variáveis preditoras para explicar a variação de diversidade beta de interações. Para avaliar este efeito utilizamos análises de modelagem generalizada de dissimilaridade (GDM). Testamos a relação encontrada contra análises de GDM utilizando dados gerados por um modelo nulo de interações. Observamos que nesta situação o *turnover* de espécies é o mais expressivo para explicar a diversidade beta de interações, com destaque para a mudança na composição de plantas. Os resultados de GDM demonstraram que as variáveis ambientais amostradas não explicam a diversidade beta de interações nesta escala, o que se deve, provavelmente, ao gradiente amostral pequeno. Logo, concluímos que em escala local a composição de espécies determina a diversidade beta de interações, mas tal composição é definida por fatores neutros, ou variáveis ambientais não amostradas neste estudo.

Palavras-chave: Floresta Ombrófila Densa. Modelo nulo. Redes de polinização. *Turnover* de espécies. *Turnover* de interações.

ABSTRACT

Abiotic factors, such as climate or topography, affect the distribution of organisms and consequently change the composition of species in different areas. In the same way that species composition varies along an environmental gradient, so do the biological interactions between them. Thus, we evaluated the environmental factors that could affect the interaction between plants and hummingbirds at a local scale, using for that the beta diversity index. We used data from ten plots of half a hectare sampled at the Atlantic Rainforest in the Guaricica Natural Reserve, Paraná, Brazil. We constructed interaction matrices between plants and hummingbirds for each plot, which we compared in pairs for the beta diversity calculation. To better understand the variation of beta diversity, we partitioned it into two components: rewiring and species turnover. We also partitioned species turnover into turnover of plant species and hummingbird species. We used altitude, canopy cover percentage, geographic distance and plant volume (product between height and tree diameter), as predictor variables to explain the beta diversity of interactions. To evaluate this effect, we constructed a null model of interactions and compared the results with the values obtained for beta diversity of interactions through generalized dissimilarity modeling (GDM). We observed that species turnover is the most expressive predictor of beta diversity of interactions, especially the change in plants composition. The GDM results showed that the environmental variables sampled did not explain the interactions on this scale, which is probably due to the small sample gradient. Therefore, we concluded that on a local scale species composition determines interactions beta diversity, but such composition is defined by neutral factors, or environmental variables not sampled in this study.

Keywords: Dense Ombrophilous Forest. Interaction turnover. Null model. Pollination networks. Species turnover.

LISTA DE TABELAS

TABELA 1: ESPÉCIES DE BEIJA-FLORES REGISTRADAS EM CADA PARCELA.....	14
TABELA 2: ESPÉCIES DE PLANTAS REGISTRADAS EM CADA PARCELA.....	14
TABELA 3: EFEITO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS SOBRE O <i>TURNOVER</i> DE INTERAÇÕES.....	16
TABELA 4: EFEITO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS SOBRE O <i>TURNOVER</i> DE PLANTAS.....	16
TABELA 5: EFEITO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS SOBRE O <i>TURNOVER</i> DE BEIJA-FLORES.....	16

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1 - VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DE INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E BEIJA-FLORES E SEUS COMPONENTES.....	15
FIGURA 2 - RELAÇÃO ENTRE A DISTÂNCIA AMBIENTAL E O TURNOVER DE INTERAÇÕES, PLANTAS E BEIJA-FLORES.....	15

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	09
2. MATERIAIS E MÉTODOS	10
2.1 Coleta de dados	10
2.2 Análise de dados	11
2.2.1 Diversidade beta de interações.....	11
2.2.2 Variáveis ambientais.....	12
2.2.3 Modelagem generalizada de dissimilaridade	13
2.2.4 Modelo nulo.....	14
3. RESULTADOS	14
4. DISCUSSÃO	18
5. CONCLUSÃO	19
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20
APÊNDICE 1 – AÇÃO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS	24

1 INTRODUÇÃO

A distribuição da diversidade tem intrigado ecólogos há muito tempo. A riqueza e composição de espécies e sua variação espacial, temporal e ambiental são processos que vêm sendo investigados em escala local e regional através de três componentes (Whittaker 1972). O primeiro trata da riqueza local (diversidade alfa, α), o segundo informa a riqueza regional (diversidade gama, γ), o terceiro (diversidade beta, β) demonstra a substituição (*turnover*) de espécies ao longo de um gradiente espacial e temporal (Ricklefs 2010, Nogueira et al. 2008).

A investigação do *turnover* de espécies tem sido útil para comparar comunidades e para a compreensão de como a diversidade biológica varia ao longo de gradientes ecológicos (Anderson et al. 2011). Inicialmente pensada para a análise de composição de espécies, a diversidade beta tem sido recentemente empregada nos estudos de interações mutualísticas, como a polinização (Carstensen et al. 2014, Simanonok & Burkle 2014, Trøjelsgaard et al. 2015). Ao se incluir as interações, passa-se a considerar a função desempenhada pelas espécies nos ecossistemas (Scherrer 2013), o que tem implicações significativas para a conservação da biodiversidade (Kaiser-Bunbury & Blüthgen 2015). Afinal, entender as dinâmicas de interações pode esclarecer processos envolvidos com a manutenção da biodiversidade (Weinstein et al. 2014), trazendo novas questões para o campo da conservação biológica (Nogueira et al. 2008, Ward et al. 1999).

Dentre os tipos de interações ecológicas existente uma de grande impacto para a conservação da biodiversidade é a relação entre plantas e seus polinizadores. Entre os agentes polinizadores, os beija-flores são as mais especializadas dentre as aves nectarívoras (Fisher et al. 2014). Além disto, beija-flores polinizam cerca de 15 a 17% das plantas com flores em uma dada comunidade (Bawa 1990, Machado & Lopes 2004). Nas Américas estas aves realizam a polinização de 1339 espécies de plantas pertencentes à 108 famílias (Arizmendi & Flores 2012). No sul do Brasil, florestas em diferentes estádios de sucessão apresentam variação na proporção de espécies polinizadas por beija-flores, entre 5 a 13% de angiospermas lenhosas (Warring et al. 2016), indicando que fatores ambientais diversos afetam as interações por eles estabelecidas. Apesar deste da interação entre plantas e beija-flores ter sido amplamente estudado em gradientes ambientais locais (Devoto et al. 2012) e em escala macroecológica

(Dalsgaard et al. 2011), poucos estudos investigaram a importância do *turnover* de espécies para o *turnover* de interações entre esses grupos.

Alguns estudos têm demonstrado que o estabelecimento de interações entre espécies pode ser um fenômeno complexo, pois em vários casos a mudança nas interações entre espécies não responde da mesma forma, ou da maneira esperada, pelas mudanças na composição de espécies ao longo de um gradiente ambiental (Carstensen et al. 2014). Em um gradiente geográfico pequeno de 3km não são observadas correlações entre a distância geográfica e a similaridade entre espécies e interações em redes de polinização (Burkle & Alarcón 2011). Já em uma escala geográfica maior, o *turnover* de interações parece ser fortemente relacionado com o *turnover* de plantas e polinizadores que interagem (Trøjelsgaard et al. 2015). Além da dimensão espacial, sabe-se que as interações mudam na dimensão temporal, sendo essa mudança prevista pelo *turnover* das espécies (Simanonok & Burkle 2014).

Neste contexto, procuramos avaliar os efeitos de fatores ambientais, sobre a diversidade beta de interações em redes de polinização (beija-flor-planta) em escala local. Objetivamos compreender o papel do *turnover* de espécies e da reconexão de interações sobre a variação da diversidade beta de interações e como variações ambientais podem explicar o *turnover* de espécies e a reconexão.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 COLETA DE DADOS

Utilizamos dados secundários, coletados em dez parcelas de meio hectare (250x20) de Floresta Ombrófila Densa, na Reserva Natural da Guaricica, Paraná, Brasil, entre novembro de 2014 e outubro de 2015 (TSM, dados não publicados). As parcelas fazem parte de um módulo do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBIO), feitas através do método RAPELD. Tal metodologia consiste no uso de parcelas retangulares, longas e estreitas, cujo lado maior segue as curvas de nível de terreno (Magnusson et al. 2005). A ideia deste *design* é minimizar, dentro de cada parcela, os efeitos da topografia e do solo. O objetivo principal desta metodologia é buscar, ao mesmo tempo, um aumento na probabilidade de uma amostragem adequada das comunidades e uma diminuição da variação provocada por fatores abióticos sobre elas (Magnusson et al. 2005).

Para a coleta de dados de interação foram feitas observações focais de dez minutos dos indivíduos floridos, nas espécies visitadas por beija-flores. As observações foram realizadas mensalmente, durante doze meses. Finalmente, construímos, para cada parcela, uma matriz de presença/ausência de interações entre as espécies de plantas e beija-flores, representando uma rede de interação de polinização.

2.2 ANÁLISE DE DADOS

2.2.1 DIVERSIDADE BETA DE INTERAÇÕES

O *turnover* de espécies entre duas áreas é tipicamente avaliado utilizando-se três informações: o número de espécies comum às duas áreas, o número de espécies exclusivas de um local e o número de espécies exclusivas do outro local (Novotny 2009). No caso das redes de polinização, o *turnover* de interações pode dar-se tanto pela mudança na composição de espécies entre áreas, quanto por mudanças das interações entre espécies compartilhadas pelas áreas (Novotny 2009). Em outras palavras, o *turnover* de interações entre diferentes locais pode ser provocado pelo *turnover* de espécies ou pela reconexão de interações entre espécies compartilhadas (Novotny 2009). Vale lembrar que a reconexão acontece quando um par de espécies ocorre em duas áreas distintas, mas interagem em apenas uma delas.

Para avaliar as mudanças de interação ao longo do gradiente ambiental, comparamos os locais par à par. Calculamos a diversidade beta de interações (β_{cc}) por meio do método proposto por Novotny (2009), no qual os pares de áreas são comparados por meio do índice de dissimilaridade de Jaccard: $\beta = b+c/(a+b+c)$. Onde **b** e **c** são as interações exclusivas de cada uma das áreas comparadas e **a** as interações compartilhadas pelos dois locais. Essa métrica de diversidade beta de interações pode então ser particionada em quatro componentes: *turnover* devido à mudança nas espécies de plantas (β_p), beija-flores (β_h), plantas e beija-flores simultaneamente (β_{ph}), ou *turnover* devido à reconexão de interações entre espécies compartilhadas (β_0):

$$\beta_{cc} = (b_{ph}+c_{ph})/(a+b+c) + (b_p+c_p)/(a+b+c) + (b_h+c_h)/(a+b+c) + (b_0+c_0)/(a+b+c) = \beta_{ph} + \beta_p + \beta_h + \beta_0$$

Para os cálculos da diversidade beta de interações e seus componentes utilizamos as funções fornecidas por Simanonok e Burkle (2014), no ambiente computacional R (R Core Team 2017). Avaliamos a contribuição de cada um desses componentes para a beta diversidade de interações plotando os mesmos em um *boxplot*. Além dos componentes descritos, criamos dois componentes adicionais para relacionar a beta diversidade de interações devido à mudança total de plantas (β_{pph}) e devido à mudança total de beija-flores (β_{pjh}) ao gradiente ecológico. Somando apenas os componentes β_{ph} e β_p temos um componente que descreve a beta diversidade de interações devido à mudança total de plantas, o qual foi denominado β_{pph} ($\beta_{pph} = \beta_{ph} + \beta_p$). Da mesma forma, através da soma β_{ph} e β_h , temos um componente que descreve a beta diversidade de interações devido à mudança total de beija-flores, o qual foi denominado β_{pjh} ($\beta_{pjh} = \beta_{ph} + \beta_h$).

2.2.2 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Além do *turnover* de interações e seus componentes, calculamos a dissimilaridade entre algumas variáveis ambientais entre todas as parcelas, utilizando a função *vegdist* do pacote VEGAN no ambiente computacional R (Oksanen et al. 2017). As variáveis ambientais utilizadas foram a altitude, porcentagem de cobertura de dossel, distância geográfica e complexidade vegetal. A variável complexidade vegetal foi calculada pelo produto entre a altura e o DAP (Diâmetro à Altura do Peito) das árvores.

Visto que em escalas maiores a altitude é um fator importante para explicar a distribuição de plantas (Townsend et al. 2006) e beija-flores (Stiles 1981, Graham et al. 2009, Varassin & Sazima 2012), buscamos observar como este elemento se comportaria em uma escala local. Ou seja, nos perguntamos se uma variação pequena na altitude, no caso de 30 a 470m (Bianchin 2017), explicaria em algum nível a variação da diversidade beta de interações. Por sua vez, a distância geográfica entre as parcelas refletiria simplesmente um fator limitante para a distribuição das espécies e para o estabelecimento das interações ou o efeito de variáveis ambientais estruturadas espacialmente que não foram consideradas neste estudo (Nekola & White 1999).

Tanto a cobertura de dossel quanto a complexidade vegetal foram utilizadas como medidas indiretas da complexidade ambiental da parcela, uma vez que

variações da complexidade ambiental afetam as interações entre plantas e beija-flores (Varassin & Sazima 2012). Supomos que áreas mais abertas, ou seja, com menor porcentagem de cobertura de dossel, ofereceriam um habitat para espécies vegetais diferentes daquelas de áreas mais sombreadas. Esperamos que a mudança na composição de espécies resultasse em interações diferentes, o que se refletiria no índice de diversidade beta. Imaginamos o mesmo princípio para a complexidade vegetal, neste caso o volume representaria, indiretamente, a quantidade de ramificações das árvores. Logo, áreas com mais galhos ofereceriam mais locais para a fixação de epífitas, que são um dos principais recursos florais para beija-flores (Buzato et al. 2000), aumentando assim a probabilidade de encontrarmos espécies diferentes nestas áreas.

Vale destacar que, apesar das medidas de cobertura de dossel e complexidade vegetal serem focadas nas espécies de plantas, a variação na oferta de recursos vegetais entre as áreas poderia diminuir a competição entre os beija-flores (Varassin & Sazima 2012). Assim, parcelas com maior disponibilidade de flores permitiriam o estabelecimento de diferentes espécies de beija-flores, o que também alteraria a diversidade de interações.

Por fim, agrupamos as quatro variáveis ambientais em um único valor, denominado distância ambiental, calculada como a soma das distâncias ambientais de todas as variáveis transformadas para cada par de parcelas. Objetivamos com isso observar o efeito de todas estas variáveis juntas sobre a variação da diversidade beta de interações.

2.2.3 MODELAGEM GENERALIZADA DE DISSIMILARIDADE

Uma maneira estatística de se prever padrões de *turnover* de espécies, ao longo de gradientes ecológicos, é pela modelagem generalizada de dissimilaridade, ou GDM (Ferrier et al. 2007). A análise de GDM utiliza Modelos Lineares Generalizados (GLM) utilizando a função de variância binomial e uma função proposta por Ferrier et al. (2017). Além disso, esse tipo de análise transforma as variáveis ambientais de forma que maximize o ajuste das mesmas com a beta diversidade ao se realizar a regressão por GLM. Dessa forma, a análise de GDM

acomoda duas características comuns de análises envolvendo beta diversidade. A primeira é o fato de que a beta diversidade não pode ir além do valor máximo de 1, o que gera padrões curvilíneos em gradientes ecológicos (Faith et al. 1987). A segunda é o fato de que o *turnover* de espécies ou interações não é necessariamente constante ao longo de todo o gradiente ambiental. Utilizamos esta metodologia para avaliar os efeitos das variáveis ambientais sobre a diversidade beta de interações e sobre os componentes de diversidade beta de interações devido ao *turnover* de plantas (β_{pph}) e devido ao *turnover* de beija flores (β_{phh}). Gráficos da função utilizada para transformar cada variável em cada modelo encontram-se no Apêndice 1. O R^2 para cada um dos três modelos foi calculado dividindo a diferença entre desvio nulo e o desvio residual pela desviância nula (Zuur et al. 2009). A significância de cada modelo foi obtida comparando o R^2 de cada modelo com o R^2 do mesmo modelo utilizando os dados gerados por 1000 rodadas do modelo nulo, conforme descrito no próximo tópico. Assim, um modelo foi significativo quando o seu R^2 era maior do 95% dos R^2 obtidos pelo mesmo modelo, utilizando os dados obtidos pelo modelo nulo. Para testar a importância e significância de cada variável ambiental retiramos uma variável por vez dos modelos. A importância de uma variável foi calculada comparando a desviância do modelo completo e a desviância do modelo sem a variável em questão (Ferrier et al. 2007). Assim, a importância é a porcentagem de aumento da desviância (redução do ajuste do modelo) quando a variável é retirada do modelo. O mesmo foi feito para os modelos utilizando os dados nulos. Variáveis foram consideradas significantes quando essa redução no ajuste foi maior do que 95% da mesma redução resultante dos modelos usando os dados gerados pelo modelo nulo.

2.2.4 MODELO NULO

As predições das análises GDM poderiam ser geradas por uma distribuição aleatória das espécies e interações e, portanto, demonstrarem que a variação da diversidade beta de interações não depende as variáveis ambientais amostradas. Desta forma, para avaliar este fato comparamos os resultados obtidos pela análise GDM com os de um modelo nulo. De acordo com as ideias de Trøjelsgaard et al. (2015), construímos um modelo nulo seguindo duas etapas. Na primeira, as espécies de plantas e beija-flores foram distribuídas nas parcelas seguindo uma

probabilidade proporcional ao número de parcelas onde cada espécie foi observada, mantendo a riqueza de cada parcela constante (Chase et al. 2011). Na segunda, a interação entre as espécies sorteadas na parcela ocorreu também de acordo com a probabilidade de cada uma das espécies ocorrer na parcela, ou seja, as interações foram estabelecidas conforme o que seria esperado por encontros aleatórios determinados pela frequência de ocorrência de cada espécie (Vázquez et al. 2005). Restringimos a riqueza de interações em cada parcela para ser igual à observada. Deste modo, realizamos as análises de GDM para 1000 modelos nulos.

3. RESULTADOS

Quatro espécies de beija-flores foram registradas 551 vezes (Tabela 1), assim como 13 espécies de plantas, com uma abundância total de 3230 indivíduos (Tabela 2). Beija-flores e plantas estabeleceram um total de 551 interações na área amostral. Dentre os beija-flores, uma espécie, *Aphantochroa cirrochloris*, ocorreu em apenas duas parcelas, as demais ocorreram em todas, ou na maioria (Tabela 1). Entre as plantas, três espécies ocorreram em apenas uma parcela, três espécies ocorreram em duas parcelas e as demais ocorreram em ao menos quatro parcelas (Tabela 2). *Psychotria nuda* apresentou a maior abundância dentre as plantas, sendo a única espécie encontrada em todas as parcelas (Tabela 2).

TABELA 1: ESPÉCIES DE BEIJA-FLORES REGISTRADAS EM CADA PARCELA

Espécies	Parcelas										Abundância	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Amazilia versicolor</i>												26
<i>Aphantochroa cirrochloris</i>												23
<i>Ramphodon naevius</i>												201
<i>Thalurania glaucopis</i>												301

FONTE: Os autores (2017)

TABELA 2: PRESENÇA DAS ESPÉCIES DE PLANTAS AMOSTRADAS EM CADA PARCELA

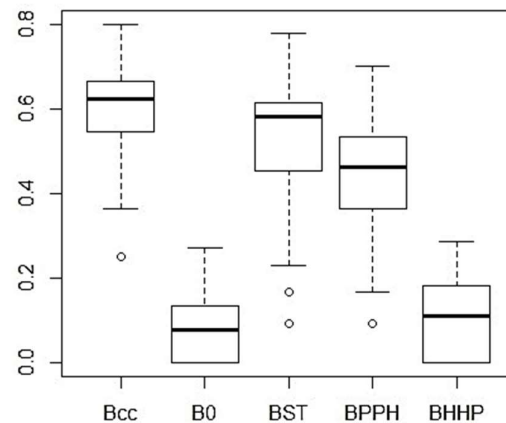
Espécies	Parcelas										Abundância
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Aechmea nudicaulis</i>		■							■		29
<i>Aechmea ornata</i>									■		2
<i>Costus spiralis</i>	■	■			■		■				46
<i>Dahlstedtia pentaphylla</i>	■						■				15
<i>Heliconia farinosa</i>			■								5
<i>Musa rosaceae</i>	■		■			■		■		■	50
<i>Nidularium innocentii</i>	■	■	■		■	■	■	■	■	■	368
<i>Nidularium procerum</i>		■	■								10
<i>Psychotria nuda</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	1851
<i>Psychotria suterella</i>			■	■	■			■	■	■	87
<i>Spirotheca rivieri</i>								■			6
<i>Vriesea carinata</i>	■	■				■				■	543
<i>Vriesea incurvata</i>					■	■		■	■	■	218

FONTE: Os autores (2017)

A diversidade beta geral foi particionada nos componentes de reconexão de espécies e *turnover* de espécies. O componente *turnover* de espécies foi particionado nos componentes *turnover* de plantas e *turnover* de beija-flores. Dentre os componentes da diversidade beta de interações, o *turnover* de espécies é o mais importante, sendo a reconexão pouco expressiva (Figura 1). Ademais, dentro do componente *turnover* de espécies, o *turnover* de plantas tem um peso maior para explicar a diversidade beta de interações.

FIGURA 1: VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DE INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E BEIJA-FLORES E SEUS COMPONENTES.

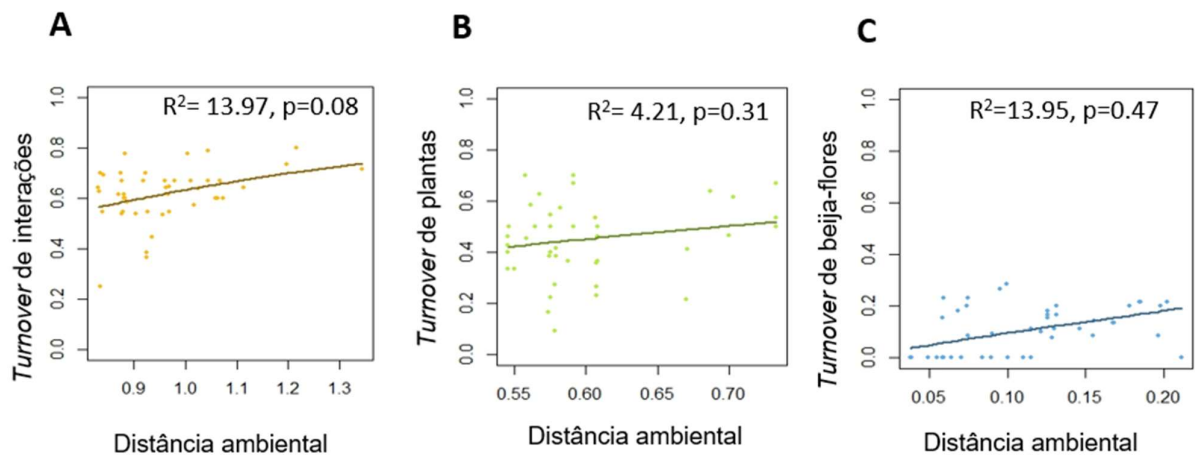
Bcc= Diversidade beta de interações total, B0= Reconexão, BST= *Turnover* de espécies, BPPH= *Turnover* de plantas, BHHP= *Turnover* de beija-flores.



FONTE: Os autores (2017)

A modelagem generalizada de dissimilaridade demonstrou que o *turnover* de interações está marginalmente relacionado com a distância ambiental (Figura 2, A). O *turnover* de beija-flores e de plantas não foi relacionado com a distância ambiental (Figura 2, B e C).

FIGURA 2: RELAÇÃO ENTRE A DISTÂNCIA AMBIENTAL E O TURNOVER DE INTERAÇÕES, PLANTAS E BEIJA-FLORES.



FONTE: Os autores (2017)

As variáveis ambientais não demonstram efeitos significativos sobre o *turnover* de interações (Tabela 3), de plantas (Tabela 4) ou de beija-flores (Tabela 5).

TABELA 3: IMPORTÂNCIA E SIGNIFICÂNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS PARA O *TURNOVER* DE INTERAÇÕES

Variável	Importância	P
Altitude	0,02717511	0,23
Cobertura	0,00000000	0,98
Complexidade vegetal	0,051835134	0,17
Distância geográfica	0,036723971	0,19

TABELA 4: IMPORTÂNCIA E SIGNIFICÂNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS PARA O *TURNOVER* DE PLANTAS

Variável	Importância	P
Altitude	0,00550	0,24
Cobertura	0,00614	0,20
Complexidade vegetal	0,00001	0,23
Distância geográfica	0,00001	0,99

TABELA 5: IMPORTÂNCIA E SIGNIFICÂNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS PARA O *TURNOVER* DE BEIJA-FLORES

Variável	Importância	P
Altitude	0,08057	0,21
Cobertura	0,00001	0,37
Complexidade vegetal	0,03796	0,68
Distância geográfica	0,00915	0,76

4. DISCUSSÃO

O *turnover* de interações é explicado principalmente pelo *turnover* de espécies. Isto pode implicar implicações conservacionistas importantes indicando que a conservação das espécies de beija-flores depende fortemente da conservação das espécies de plantas por eles polinizadas. No entanto, na escala estudada, isso não parece estar relacionado com a variação ambiental. Possivelmente a falta de relação entre as variáveis ambientais amostradas e a variação na diversidade beta de interações se deva à baixa amplitude dos valores das variáveis.

Ademais a ocorrência e abundância das espécies, no tipo de ambiente amostrado, é determinada por diferentes mecanismos (Vellend 2010) atuando em uma escala maior, e as interações dentro das parcelas amostradas seriam dependentes da abundância das espécies (Vázquez et al. 2009).

Dentro das áreas de estudo a variação da identidade das interações foi fortemente determinada por desacoplamento espacial (Vázquez et al. 2009). Todavia, uma proporção relativamente grande das interações se manteve entre as parcelas. Isso se deve, possivelmente, à presença de espécies de plantas e beija-flores amplamente distribuídas, presentes em praticamente todas as parcelas e com alta abundância e sem restrição morfológica para a interação. Tais espécies acabam apresentando uma grande chance de interagirem entre si, diminuindo o *turnover* de interações. Ademais, espécies de beija-flores muito abundantes podem ampliar seu nicho à fim de diminuir a competição interespecífica, culminando na

diminuição de interações restritas (Trøjelsgaard et al. 2015) e consequente redução da diversidade beta de interações.

A abundância local das espécies vegetais é um fator importante para o estabelecimento de diferentes pares de interação (Carstensen et al. 2014). Desta forma, é provável que as mudanças de interações estejam ligadas a espécies de plantas mais raras. Essas espécies acabam não estando presentes em algumas parcelas, logo, mudanças nas interações seriam provenientes de um efeito de amostragem das espécies e não por restrições ambientais. Ou seja, como o método de amostragem utilizado foi a observação focal, as espécies de plantas raras deveriam ser amostradas por mais tempo, a fim de que todas as interações realizadas por elas fossem observadas.

A ocorrência de certas espécies em várias parcelas e com grande abundância pode, ainda, diluir a expressividade da reconexão, já que espécies que normalmente ocorrem e interagem juntas, mantêm suas interações. Isto explicaria a baixa reconexão, mesmo que à princípio isto sugira a presença de poucas interações exclusivas. Ademais, parece não haver uma restrição morfológica para o estabelecimento das interações, desta forma, todas as espécies plantas e beija-flores amostradas são potencialmente capazes de interagir umas com as outras, independente de suas identidades.

As variáveis ambientais, apesar de demonstrarem algum comportamento em relação a seus efeitos sobre o *turnover* de espécies, de plantas e de beija-flores, não apresentaram valores significativos. De fato, em pequena escala o *turnover* de interações entre plantas e polinizadores parece ser melhor explicado por fatores temporais do que ambientais (Simanonok & Burkle 2014). Além disso, é possível que a amostragem de uma variação ambiental maior revelasse uma importância dessas variáveis para o *turnover* de interações mediado pelo *turnover* de espécies, uma vez que a análise de GDM indicou uma relação marginal entre o *turnover* de interações e a distância ambiental.

A baixa amplitude das variáveis ambientais amostradas demonstra que o ambiente estudado é bastante homogêneo. Desta forma, a variação das variáveis ambientais nesta escala acaba não sendo um fator limitante para o estabelecimento de interações entre plantas e beija-flores.

De forma geral, nossos resultados parecem ser muito relacionados a intensidade de ocorrência e abundância das espécies. Na área amostrada, diversos

processos (Vellend 2010), atuando em escalas maiores, poderiam ser responsáveis pelo nível de abundância muito mais expressivos de algumas espécies em relação a outras. Assim, espécies raras na região são naturalmente pouco amostradas, gerando um efeito sobre as mudanças de interações. No entanto, este efeito se daria pela simples amostragem das espécies e não pela ação de fatores ambientais atuando sobre as espécies.

5. CONCLUSÃO

A diversidade beta de interações entre plantas e beija-flores, em escala local não é afetada pela altitude, pela porcentagem de cobertura de dossel, pela complexidade vegetal ou pela distância geográfica entre as parcelas amostradas. Todavia, tais variáveis ambientais apresentaram uma relação marginal com o *turnover* de espécies, sugerindo a possível existência de um padrão não perceptível em nossas amostras. Ademais, trabalhar em um ambiente homogêneo, onde a amplitude de variação das características ambientais é muito baixa, pode dificultar a visualização de certos padrões, uma vez que nesta situação a variação de cada fator ambiental não é suficiente para limitar o estabelecimento de espécies e interações. Assim, sugerimos novos estudos baseados em uma amostragem mais ampla tanto das variáveis ambientais como das interações. Possivelmente a comparação de áreas de Mata Atlântica mais contrastantes e uma adaptação do método de amostragem focal possam evidenciar quais variáveis ambientais afetam a variação da diversidade beta de interações e se, de fato, tais variáveis são importantes em escala local. Ademais é possível que outras características ambientais não amostradas, como amplitude térmica, composição do solo, umidade relativa do ar, entre outras, possam influenciar a determinação da composição de espécies de plantas e beija-flores, bem como de suas interações.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIZMENDI, M. del C.; FLORES, C. I. R. How many plant species do hummingbirds visit? **Ornitologia Neotropical**. v.23, p.71-75, 2012.
- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**. v. 14, p. 19-28, 2011
- BAWA, K.S. Plant-pollinator interactions in Tropical rain forests **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 21, p. 399-422, 1990.
- BIANCHIN, J. E. **Dinâmica da serapilheira e atributos microbiológicos do solo em um gradiente altitudinal de floresta atlântica**.168p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2017. Disponível em: <http://www.floresta.ufpr.br/pos-graduacao/defesas/pdf_dr/2017/t454.pdf>. Acesso em: 20/11/2017.
- BURKLE, L. A.; ALARCÓN, R. The future of plant–pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. **American Journal of Botany**. v. 98, n. 3, p. 528-538.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird pollinated floras at three atlantic forest sites. **Biotropica**. v. 32, p. 824-841, 2000.
- CARSTENSEN, D. W.; SABATINO, M.; TRØJELSGAAR, K.; MORELLATO, L. P. C. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. **PlosOne**. v. 9, p. 1-7, 2014.
- CHASE, J. M.; KRAFT, N. J. B.; SMITH, K. G.; VELLEND, M.; INOUE, B. D. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in alpha diversity. **Ecosphere**, v. 2, p. 1-11, 2011.
- DALSGAARD, B.; MAGARD, E.; FJELDSÅ, J. *et al.* Specialization in plant-hummingbird network is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. **PlosOne**, v. 6, p. 1-7, 2011.

- DEVOTO, M.; BAILEY, S.; CRAZE, P.; MEMMOTT, J. Understanding and planning ecological restoration of plant–pollinator networks. **Ecology Letters**, v.15p.319-328, 2012.
- FAITH, D. P.; MINCHIN, P. R.; BELBIN, L. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. **Vegetatio**. v. 69, p. 57-68, 1987.
- FERRIER, S.; MANION, G.; ELITH, J.; RICHARDSON, K. Using generalized dissimilarity modelling to analyze and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. **Diversity and Distributions**, v. 13, p. 252–264, 2007.
- FISHER, E.; ARAUJO, A. C. de; GONÇALVES, F. Polinização por vertebrados. In: RECH, A. R. et al. **Biologia da polinização**. Rio de Janeiro: Projeto Cultural, 2014. p. 311-326.
- GRAHAM, C.H.; PARRA, J. L.; RAHBEK, C.; MCGUIRE, J. A. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. **PNAS**. v. 106, p. 19673-19678, 2009.
- KAISER-BUNBURY, C. N.; BLÜTHGEN, N. Integrating network ecology with applied conservation: a synthesis and guide to implementation. **AoB PLANTS**. v. 7, p. 1-15 , 2015.
- MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**. v. 94, p. 365–376, 2004.
- MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; LUIZÃO, R.; LUIZÃO, F.; COSTA, F. R. C.; CASTILHO, C. V. de; KINUPP, V. F. Rapeld: a modification of the gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**. v. 5, p. 1-6, 2005.
- NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**. v. 26, p. 867–878, 1999.

- NOGUEIRA, I. de S. Diversidade (alfa, beta e gama) da comunidade fitoplanctônica de quatro lagos artificiais urbanos do município de Goiânia, GO. **Hoehnea**. v. 32, p. 219-233, 2008.
- NOVOTNY, V. Beta diversity of plant–insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. **Insect Conservation and Diversity**. v. 2, p. 5-9, 2009.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECS, E.; WAGNER, E. (2017). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.
- RICKLEFS, R. E. Biodiversidade. In: _____. **A economia da natureza**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010. p. 366- 390
- SCHERRER, S. **Redes tróficas de lagartas de Lepidoptera e plantas hospedeiras no cerrado do distrito federal**. 124 p. Tese (Doutorado em Ecologia) – Departamento de Ecologia , Instituto de Ciências Biológicas de Brasília, Brasília, 2013.
- SIMANONOK, M.P.; BURKLE, L.A. Partitioning interaction turnover among alpine pollination networks: spatial, temporal and environmental patterns. **Ecosphere**, v. 5, p. 1-17, 2014.
- STILES, F.G. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. v. 68, p. 323–351, 1981.
- TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. As condições, os recursos e as comunidades do mundo. In: _____. **Fundamentos em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2006. p. 141-179.

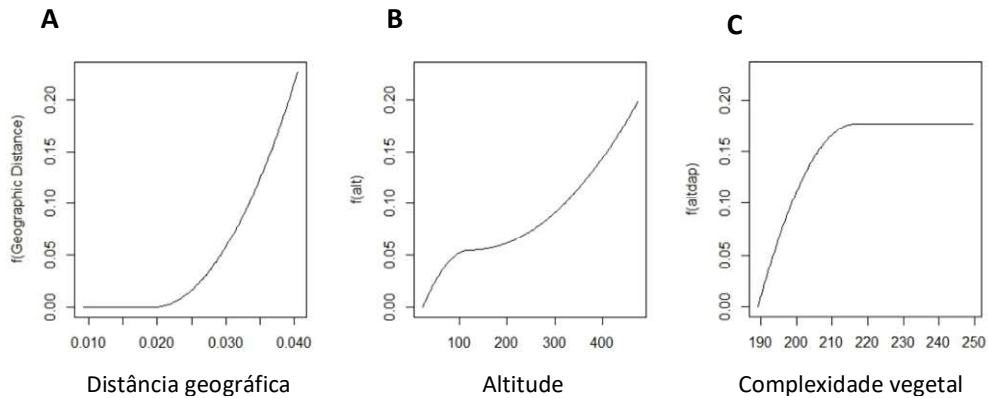
- TRØJELSGAARD, K.; JORDANO, P.; CARSTENSEN, D. W.; OLESEN, J. M.
Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. **Proceedings-Royal Society B**. p. 1-9, 2015
- VARASSIN, I. G.; SAZIMA, M. Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in Atlantic Forest. **Acta Oecologica**. v. 43, p. 104-112, 2012.
- VÁZQUEZ, D. P. Degree distribution in plant/animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? **Oikos**. v. 108, p. 421-426, 2005.
- VÁZQUEZ, D. P.; CHACOFF, N. P.; CAGNOLO, L. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. **Ecology**. v. 90, p. 2039-2046, 2009.
- VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**. v. 85, p. 183-206, 2010.
- WARD, J. V.; TOCKNER, K.; SCHIEMER, F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. **Regulated Rivers: Research & Management**. v. 15, p. 125-139, 1999.
- WARRING, B.; CARDOSO, F. C.; MARQUES, M. C. M.; VARASSIN, I. G. Functional diversity of reproductive traits increases across succession in the Atlantic forest **Rodriguésia**. v.67, p. 321-333, 2016.
- WEINSTEIN, B. G.; TINOCO, B.; PARRA, J.L.; BROWN, L.M.; MCGUIRE, J.A.; STILES, F.G.; GRAHAM, C.H. Taxonomic, phylogenetic, and trait beta diversity in south american hummingbirds. **The American Naturalist**. v.184, n. 2, p. 211-24, 2014. Disponível em:<
<http://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/676991>>. Acesso em: 07/06/2017.
- WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**. v. 21, p. 213-251, 1972.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N. ; WALKER, N. J. ; SVELIEV, A. A.; SIMITH, G. M. **Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R**. New York:Springer, 2009.

APÊNDICE 1 – AÇÃO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

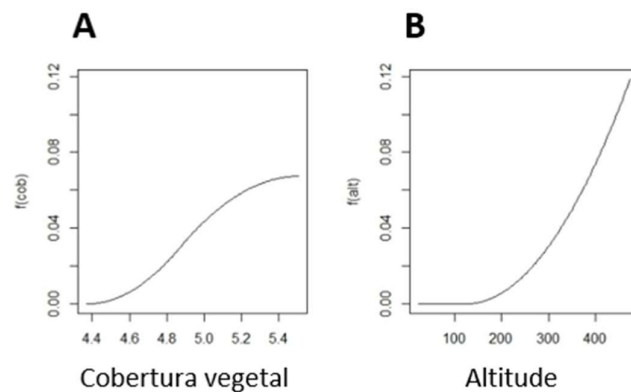
Apesar de não significativas as variáveis amostradas demonstraram diferentes padrões de influência sobre os componentes da diversidade beta de interações.

FUNÇÕES QUE DESCREVEM A TRANSFORMAÇÃO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS PARA GARANTIR O MELHOR AJUSTE DOS MODELOS



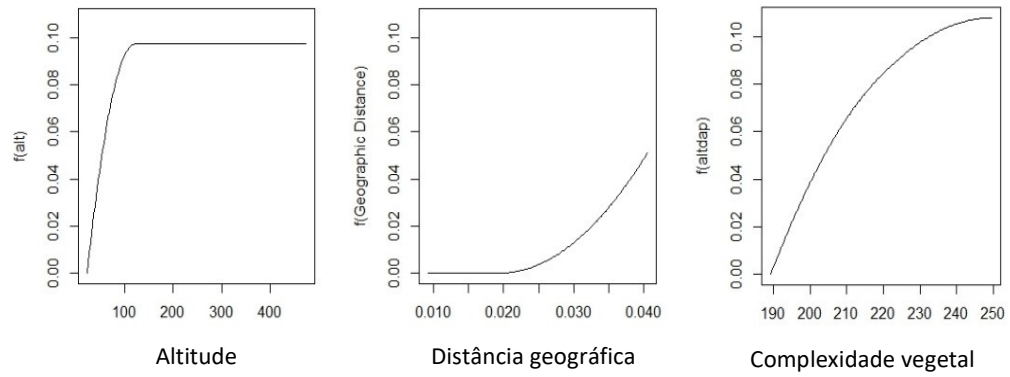
FONTE: Os autores (2017)

FUNÇÕES QUE DESCREVEM A TRANSFORMAÇÃO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS PARA GARANTIR O MELHOR AJUSTE DOS MODELOS



FONTE: Os autores (2017)

FUNÇÕES QUE DESCREVEM A TRANSFORMAÇÃO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS PARA GARANTIR O MELHOR AJUSTE DOS MODELOS



FONTE: Os autores (2017)