



i

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Flávia Maria Darcie Marquitti**

**“Redes de interação entre morcegos frugívoros e plantas: variação geográfica e conservação de nicho”**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
Flávia Maria Darcie Marquitti  
[Assinatura]  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior

Co-Orientador(a): Prof(a). Dr(a). Marco Aurelio Ribeiro de Mello

Campinas, 2011

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

<b>M348r</b>	<p>Marquitti, Flávia Maria Darcie Redes de interação entre morcegos frugívoros e plantas: variação geográfica e conservação de nicho / Flávia Maria Darcie Marquitti. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.</p> <p>Orientador: Paulo Roberto Guimarães Junior. Coorientador: Marco Aurelio Ribeiro de Mello. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Frugivoria. 2. Morcego - Ecologia. 3. Mutualismo. 4. Mosaico geográfico de coevolução. 5. Redes de interações. 6. Sementes - Dispersão. I. Guimarães Junior, Paulo Roberto. II. Mello, Marco Aurelio Ribeiro de. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.</p> <p>(rcdt/ib)</p>
--------------	--

**Título em inglês:** Interaction networks between frugivorous bats and plants: geographical variation and niche conservatism.

**Palavras-chave em inglês:** Frugivory; Bats - Ecology; Mutualism; Geographical mosaic of coevolution; Interaction networks; Seeds - Dispersal.

**Área de concentração:** Ecologia.

**Titulação:** Mestrado em Ecologia.

**Banca examinadora:** Paulo Roberto Guimarães Junior, Sérgio Furtado dos Reis, Gustavo Muniz Dias.

**Data da defesa:** 23/03/2011.

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia.

Campinas, 23 de março de 2011

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior

  
Assinatura

Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis

  
Assinatura

Prof. Dr. Gustavo Muniz Dias

  
Assinatura

Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Profa. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

\_\_\_\_\_  
Assinatura

## **Agradecimentos**

Meus estudos do mestrado e o desenvolvimento de todo este trabalho são frutos de colaborações de muitas pessoas. Por mais que algumas não tenham sido colaboradoras na parte científica, certamente foram pessoas muito importantes na minha formação, que me ajudaram em meus momentos de dificuldade e alegraram minha vida.

Primeiramente, gostaria de agradecer ao meu orientador, Prof. Paulo Roberto Guimarães Jr, que desde o fim de minha graduação me orienta, me ensina e me acalma. Agradeço todos os conselhos e toda paciência nesse período.

Agradeço ao Prof. Glauco Machado que no fim de minha graduação se preocupava com minha formação e me apresentou ao meu orientador. Agradeço também pela dedicação em me ensinar ecologia em diversas oportunidades, principalmente no curso de campo.

Agradeço ao meu co-orientador Prof. Marco Aurelio Ribeiro de Mello pelo período que me acolheu em seu laboratório e me ajudou na minha formação científica e biológica

Agradeço aos professores do Instituto de Biologia e do Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica da Unicamp que se dedicaram em suas aulas e me fizeram apaixonar pelas duas áreas. Agradeço ainda aos meus colegas de graduações e de pós por terem me ensinado e colaborado com meus estudos.

Agradeço a Roger Guimerà pela gentileza de ter me disponibilizado o programa NETCARTO.

Agradeço ao CNPq pela bolsa de mestrado nesses dois anos, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e em especial à Célia, por sua disposição em me ajudar sempre.

Agradeço imensamente a todas as pessoas que moraram comigo desde a minha vinda para Campinas: Carmen's House, Casa de Família, Casa do Edge e República Hellmann's. Obrigada por terem me acolhido, ensinado, ajudado a pensar e decidir.

Agradeço às meninas de São José, por tantas alegrias e encontros. Vocês estarão sempre comigo, em toda as etapas de minha vida pessoal e profissional.

Agradeço aos colegas dos laboratórios que passei durante a vida acadêmica: Museu na Unicamp, Lab do Marco na UFSCar e Lab Guimarães-Machado-Prado na USP. Com vocês, aprendi como ser uma cientista e a discutir ciência.

Agradeço de todo meu coração à Unicamp Swimming Society Reloaded, meus amigos de natação desde 2003, e por quem eu tenho um amor muito grande. Por culpa de vocês consegui me manter em bom estado de humor e saúde nesse período. MUITÍSSIMO obrigada, amigos!

Agradeço a algumas pessoas nominalmente, pois estas estiveram ao meu lado em momentos muito muito especiais: Déa, Gabréla, Fefs, Papá, Poli, Dri, Syl, Tia Keka, Gi, Gabi, Lau, Fatilda, Elvira, Nati Flor, Julie, Camillinha, Cris, Babi, Manza, Nati Caldeira, Mig, Seika, Elisa, Gue, Rubs,

Marido, Taks, Cat, Takeda, Marcel, Jóia, Guezinho, Caião, Zé Ricardo, Guima, Mion, Si, Má Picchi, Acácia, Kacna, Karol, Green, Mimi.

Agradeço ao meu namorado Luiz Fernando, por todo amor, paciência, ensinamentos, preocupações, dedicação, compreensão, carinho e amizade. Grande parte desse trabalho consegui graças à sua ajuda. Obrigada pelo suporte em cada momento de dificuldade e por tantas alegrias que me proporciona.

Agradeço meus avós, tios e primos pelo amor incondicional em todos os momentos de minha vida. Pai, Mãe, Li e Biola, não há palavras que sejam suficientes para expressar a gratidão que sinto por vocês. Espero que se orgulhem da Pretinha!

*À minha vó Ema e ao meu vô Zé.*

# Dissertação de Mestrado

---

## Redes de interação entre morcegos frugívoros e plantas: variação geográfica e conservação de nicho

### Sumário

Resumo	2
Abstract	3
<b>1 Introdução</b>	<b>4</b>
1.1 Fatores organizando interações mutualísticas . . . . .	5
1.2 Caracterização de redes de interação mutualística . . . . .	7
1.3 Variação geográfica e conservação de nicho das interações em redes mutualísticas	11
<b>2 Material e Métodos</b>	<b>13</b>
2.1 Base de dados: redes empíricas . . . . .	13
2.2 Características das redes . . . . .	13
2.3 Características das espécies . . . . .	16
2.4 Relações entre as características das espécies . . . . .	19
<b>3 Resultados</b>	<b>23</b>
3.1 Redes . . . . .	23
3.2 Espécies . . . . .	24
3.3 Espécies focais . . . . .	26
<b>4 Discussão</b>	<b>37</b>
Referências	44
Apêndice	48

## Resumo

Os mutualismos são interações importantes do ponto de vista ecológico e evolutivo, uma vez que influenciam a sobrevivência de diversos organismos, podendo determinar a organização da comunidade. Dada a importância ecológica e evolutiva das interações mutualísticas, é importante estudar quais fatores influenciam a sua organização. Como organismos aparentados compartilham características fenotípicas similares, é comum que espécies filogeneticamente próximas interajam com um conjunto de espécies similar, levando a um padrão conhecido por conservação filogenética do nicho. Apesar de este padrão ocorrer com frequência, condições bióticas e abióticas locais podem levar à variação geográfica nas interações. A presença ou ausência de potenciais parceiros mutualísticos também podem alterar o padrão local de interações de uma espécie. Estudando interações entre morcegos frugívoros e plantas, investi-guei como os padrões de interação de espécies em dez redes mutualísticas variavam conforme a distribuição geográfica. Nesse sentido, duas hipóteses principais guiaram este trabalho: a hipótese da conservação de nicho das interações e a hipótese da variação geográfica das interações. Caracterizei o padrão de interação das espécies de morcegos nas redes por meio de diferentes métricas usadas no estudo de redes ecológicas. Analisei a conservação de nicho das interações e a variação geográfica de espécies de morcego que ocorreram em um maior número de redes. Espécies filogeneticamente próximas não tenderam a apresentar padrões de interação mais parecidos entre si. Algumas das espécies mais frequentes apresentaram características dos padrões de interação em gradiente ou mosaico ao longo de sua distribuição geográfica. Estes resultados evidenciam que algumas características do padrão de interação de morcegos frugívoros, como grau de generalismo e o grau padronizado dentro do módulo são conservadas pela filogenia. No entanto algumas espécies apresentaram o grau de generalismo e o papel em relação aos módulos da rede variando ao longo da geografia, seguindo previsões da teoria do mosaico geográfico coevolutivo.

# Abstract

Mutualisms are important interactions to ecology and evolution because they affect the survivorship of many organisms and may shape community organization. Therefore, it is important to study which factors affect their organization. As related organisms share similar phenotypic traits, it is common that close phylogenetic species interact with a similar set of species, resulting in a pattern known as phylogenetic niche conservatism. Although this pattern frequently occurs, biotic and abiotic local conditions may lead to geographic variation of the interactions. The presence or absence of potential mutualistic partners may also change local interactions of a species. I studied interactions between frugivorous bats and plants and I investigated how species interactions patterns varied geographically across ten mutualistic networks. Two main hypotheses guided this work: the interaction niche conservatism hypothesis and the geographical variation hypothesis. I delineated the interaction patterns of bat species in the networks through different metrics used in ecological network studies. I analyzed the niche conservatism and geographical variation of bat species which occurred frequently in the networks. Related species did not tend to have similar patterns of interaction. Within their geographical range, some species vary markedly in their patterns of interaction and this variation often occurs as mosaics or, less frequently, as gradients. These results point out that some patterns of interaction of frugivorous bats, as the specialization degree and the standardized within-module degree, are conserved by phylogeny. However, some species showed variations through geography both in the specialization degree and in their role regarding the network modules, leading to a geographic mosaic of coevolution with potential implications to ecology and coevolution.

# 1 Introdução

Mutualismos são interações entre indivíduos de espécies diferentes em que ambos se beneficiam (Bronstein 1994). Nos mais variados tipos de ambiente, indivíduos dependem de seus parceiros mutualísticos para alimentação, reprodução, defesa e metabolismo. Por exemplo, polinizadores efetuam a fecundação cruzada de plantas e obtêm recursos delas (e.g., néctar) (Pellmyr 2002), algumas espécies de formigas protegem plantas que possuem nectários extraflorais e se alimentam do néctar produzido nessas estruturas (Beattie & Hughes 2002) e algumas espécies de bactérias vivem no trato digestivo de herbívoros e efetuam a digestão de celulose (Douglas 2009). Os efeitos positivos dos mutualismos na aptidão de indivíduos de diferentes espécies influenciam tanto a organização de comunidades ecológicas (Van der Heijden et al. 1998, Nathan & Muller-Landau 2000, Bascompte et al. 2003) quanto a evolução fenotípica em populações (Heijden et al. 1998, Schemske & Bradshaw 1999, Gomulkiewicz et al. 2003).

Do ponto de vista ecológico, mutualismos são interações que influenciam positivamente a taxa de crescimento intrínseca das populações. Como conseqüência, mutualismos são fundamentais para a manutenção da diversidade em comunidades ecológicas (Bascompte et al. 2006, Bastolla et al. 2009). De fato, muitas comunidades atuais estão organizadas em torno de interações mutualísticas. Por exemplo, a associação de plantas com bactérias fixadoras de nitrogênio permite a manutenção de comunidades vegetais em lugares inóspitos (Moran 2002). Similarmente, até 90% das árvores tropicais dependem de animais para a dispersão de suas sementes, (Fleming et al. 1987, Jordano 2000) e, como resultado, a manutenção e a regeneração de comunidades vegetais dependem do mutualismo com os frugívoros (Jordano 2000, Galindo-Gonzalez et al. 2000). Em ambientes marinhos, 90% da energia que flui nas comunidades mais diversas é disponibilizada pelo mutualismo entre corais e algas unicelulares (zooxantelas) (Marshall & Schuttenberg 2006).

Do ponto de vista evolutivo, mutualismos impõem pressões seletivas que favorecem a evolução de congruência fenotípica entre populações de espécies que interagem (Gomulkiewicz et al. 2003). Por exemplo, o comprimento do bico do beija-flor costuma estar relacionado ao comprimento do tubo floral das plantas por ele visitadas (Fenster 1991). Ainda, as pressões seletivas impostas por mutualismos levaram ao surgimento de novas formas de vida. Por exemplo, a associação entre animais e bactérias permitiu a evolução de herbívoros

que puderam se especializar em um recurso antes inacessível (Martin et al. 1991). A grande riqueza de espécies de leguminosas, em grande parte, pode estar associada às interações mutualísticas estabelecidas com bactérias fixadoras de nitrogênio. Assim, mutualismos devem ser importantes para manutenção da diversidade de espécies em muitos sistemas (Thompson 2005).

## 1.1 Fatores organizando interações mutualísticas

Dada a importância ecológica e evolutiva das interações mutualísticas, é importante estudar quais fatores influenciam sua organização (Bascompte & Jordano 2007). A história de vida, o comportamento, a morfologia e a fisiologia dos indivíduos das espécies que interagem podem exercer papel importante na manutenção de muitas interações mutualísticas. Por exemplo, o tamanho da língua de morcegos glossófagos permite que eles acessem néctar localizado no fundo do longo tubo floral de flores de cacto e, desta forma, a flor é polinizada por um mutualista especializado e eficiente (Muchhala 2006). As cores de frutos funcionam como atrativos para aves dispersoras de sementes (Cazetta et al. 2009).

Como características fenotípicas dos organismos muitas vezes são compartilhadas entre espécies filogeneticamente próximas, é de se esperar que essas espécies próximas entre si interajam com conjuntos similares de parceiros mutualistas, um padrão conhecido como conservação filogenética (Jordano 1995, Futuyma & Mitter 1996, Thompson 2005, Rezende et al. 2007b). Desta forma, espécies filogeneticamente próximas deveriam apresentar padrões de interação similares ao longo do espaço. Esse parece ser o caso da interação entre figueiras (*Ficus*) e seus polinizadores, as vespas de figos (Agaonidae). Essas interações são exemplos clássicos de especialização em mutualismos e estima-se que exista pelo menos uma espécie de vespa para cada duas espécies de figueira. O mapeamento de gêneros de figos sobre a filogenia molecular dos gêneros de vespas demonstra que há uma forte correspondência entre gêneros de vespas e as espécies de figueiras polinizadas por elas (Cook & Rasplus 2003).

Embora a conservação filogenética possa implicar em uma maior similaridade nos padrões de interação de espécies mais aparentadas, estes padrões raramente são idênticos (Thompson 2005). A distribuição espacial de potenciais parceiros mutualísticos (Gaume et al. 1998) e as condições abióticas (Kersch & Fonseca 2005) são possíveis fontes de variação nos padrões de interação de uma espécie. Como consequência, o contexto ecológico no qual o mutualismo

pode estar inserido se altera de local para local, resultando em variação geográfica tanto na identidade dos parceiros mutualísticos quanto nas conseqüências ecológicas e evolutivas das interações. Um exemplo extremo de variação geográfica em mutualismos é observado nas interações entre a planta *Lithophragma parviflorum* (Saxifragaceae) e mariposas *Greya politella* que ocorrem na costa oeste dos Estados Unidos. As mariposas interagem com *L. parviflorum* polinizando suas flores e põem ovos nas flores em desenvolvimento. Entretanto, em alguns locais onde há uma riqueza maior de polinizadores disponíveis para *L. parviflorum*, os custos impostos pela oviposição de *G. politella* superam os benefícios da polinização. Assim, dependendo da localidade, a mariposa é um mutualista ou um parasita floral da planta. De fato, o efeito de *G. politella* sobre a aptidão de *L. parviflorum* pode ser neutro, positivo ou negativo, dependendo da localidade (Thompson & Cunningham 2002).

Por muito tempo, estudos sobre as variações das interações mutualísticas, focaram apenas entre pares de espécies ou entre poucas espécies. De fato, interações entre pares são comuns em mutualismos com alto grau de intimidade, isto é, quando existe um grau elevado de dependência trófica, fisiológica e de integração física entre os parceiros mutualísticos (Ollerton 2006). Um exemplo de uma interação muito íntima é a que envolve a formiga saúva (*Atta* spp), cujo formigueiro não sobrevive na ausência do fungo (Agaricales: Basidiomycota) que elas cultivam (Chapela et al. 1994, Mueller et al. 1998). Por outro lado, mutualismos facultativos sempre envolvem várias espécies em um dado local, formando redes de interação (Bascompte et al. 2003, Waser & Ollerton 2006, Guimarães et al. 2006; 2007b). Essas redes de interação mutualística vem sendo caracterizadas por métricas baseadas em estudos de redes complexas (Strogatz 2001, Albert & Barabási 2002). Os padrões de interação observados em redes mutualísticas podem conter informações relevantes sobre como as interações podem variar entre espécies ao longo da distribuição geográfica (Olesen & Jordano 2002). Recentemente, a estrutura dessas redes de interação foi caracterizada para mutualismos (Jordano et al. 2003, Lewinsohn et al. 2006, Olesen et al. 2007). Abaixo, descrevo os principais padrões observados nessas redes. Posteriormente, caracterizo o sistema de estudo que usei para investigar a conservação de nicho das interações e a variação geográfica nos padrões de interação em redes mutualísticas: a frugivoria e a dispersão de sementes por morcegos.

## 1.2 Caracterização de redes de interação mutualística

Redes de interação entre espécies podem ser representadas por grafos ou matrizes (Jordano 1987, Jordano et al. 2003) (Figura 1). Na forma de grafos, as espécies são representadas por pontos e as interações entre elas são representadas por linhas que unem esses pontos. Já em uma matriz de interação  $A$ , as espécies são representadas nas linhas ( $i$ ) e colunas ( $j$ ) e as interações entre elas são dadas pelos elementos  $a_{i,j}$  dessa matriz (Jordano 1987, Jordano et al. 2003). A representação por grafos ou matrizes são equivalentes (Harary 1969). Os grafos que descrevem as redes mutualísticas são bipartidos, ou seja, as redes são formadas por dois conjuntos de espécies que interagem entre si (ex: plantas e animais), não havendo interações entre espécies dentro de um mesmo conjunto (Jordano et al. 2003).

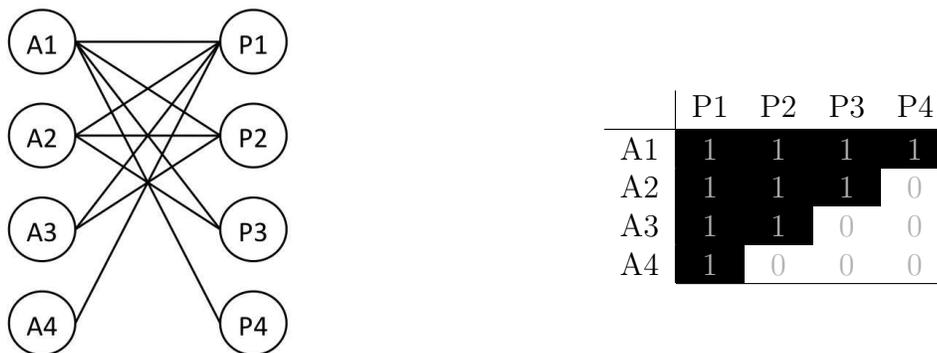


Figura 1: Representação em grafo (à esquerda) e matriz (à direita) de uma mesma rede. Na representação de grafo, os círculos representam as espécies e as linhas que unem esses círculos representam as interações entre as espécies. A nomenclatura dentro do círculo se refere à denominação da espécie. Espécies que começam com “A” pertencem a um conjunto e espécies que começam com “P” pertencem a outro conjunto. Espécies “A” só interagem com espécies “P” e não interagem entre si (e o contrário também é verdadeiro). Na representação de matriz é possível perceber a equivalência não só pelos nomes das espécies como pelas interações estabelecidas entre elas. As interações neste caso podem ser visualizadas pelas linhas na representação de grafo, e pela cor ou conteúdo da célula na representação de matriz

A estrutura das redes mutualísticas pode ser caracterizada de forma qualitativa e quantitativa. As redes qualitativas ou binárias são aquelas que apenas consideram a ocorrência ou não da interação. Neste caso, todas as interações registradas são tratadas como ecologicamente equivalentes (Jordano et al. 2003). Diferentemente, as redes quantitativas são aquelas que possuem valores para a intensidade da interação entre as espécies (Barrat et al. 2004). Na representação de redes qualitativas por meio de um grafo, as interações representadas por linhas, todas de mesma espessura, ligando os pares de nós (espécies) que interagem. A

ausência de linhas entre os dois nós indica que este par de espécies não interage. Usando a representação de matrizes, as interações são representadas qualitativamente por elementos  $a_{i,j} = 1$  quando a interação ocorre e  $a_{i,j} = 0$  quando a interação não ocorre. Nas redes quantitativas ou ponderadas, existe um valor associado a cada linha que pondera a quantidade de interação entre um par de nós. Já na forma de matriz, as interações são representadas pelos elementos  $a_{i,j}$  com valores proporcionais à frequência de interação entre as espécies da linha  $i$  e da coluna  $j$  (por exemplo, dada pelo número de visitas observadas de uma espécie de animal a uma dada espécie de planta). A maioria das análises de estrutura de rede foram feitas para redes mutualísticas qualitativas e parecem existir alguns padrões estruturais gerais, definidos abaixo, comumente observados para redes desse tipo de interação (Bascompte et al. 2003, Guimarães et al. 2006; 2007b).

A estrutura de uma rede pode ser descrita por meio de algumas métricas que descrevem o número de interações que as espécies estabelecem, a densidade das interações ou ainda a organização das interações dentro da rede. Uma das métricas mais básicas de redes de interação é a conectância, que é uma medida de densidade das interações na rede, isto é, uma razão entre o número de interações que as espécies da rede estabelecem entre si e o número de interações que seria possível entre os dois conjuntos de espécies (May 1972) (Figuras 2A e 2B). Redes mutualísticas com poucas espécies (ou seja, pequenas), em geral, possuem maior valor de conectância que redes com mais espécies (Olesen & Jordano 2002).

Uma rede também pode ser caracterizada pela distribuição do número de interações por espécie. O número de interações que uma espécie estabelece com outras espécies na rede é chamada de grau ( $k$ ). O grau pode ser contado pelo número de presenças de interação (1) na linha ou coluna da espécie na matriz de interação ou pelo número de linhas que incidem sobre o nó que representa a espécie no grafo da rede. Em redes ecológicas, espécies com baixo grau, ou seja, que estabelecem poucas interações, são comumente chamadas de espécies especialistas e aquelas com alto valor de grau, ou seja, aquelas que estabelecem muitas interações, são ditas generalistas. Apesar do conceito de especialização baseado no grau da espécie não englobar outros padrões de uso de recurso comumente classificados como especializados, ele pode ser visto como uma primeira aproximação para a descrição de especialização ecológica (para uma discussão completa, veja Olesen & Jordano 2002). A distribuição do grau das espécies em redes mutualísticas em geral é caracterizada por uma função de lei de potência

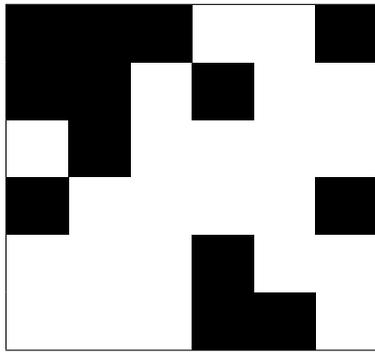
truncada (Jordano et al. 2003), indicando que as redes mutualísticas possuem muitas espécies especialistas (com baixo valor de grau) e poucas espécies muito generalistas (com alto valor de grau). A descrição da distribuição é dada por:

$$p(k) \propto k^{-\gamma} e^{-\frac{k}{k_c}} \quad (1)$$

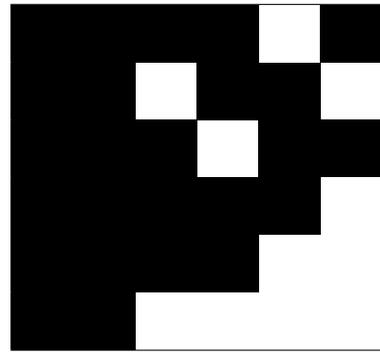
em que  $p(k)$  é a probabilidade de se encontrar uma espécie com grau  $k$ . Esta probabilidade é, para valores baixos de  $k$ , proporcional a uma lei de potência ( $k^{-\gamma}$ ) que descreve que quanto maior o grau, menor essa probabilidade. No entanto, para graus muito elevados, acima de um certo limiar  $k_c$ , essa probabilidade decai exponencialmente, tornando-se rapidamente muito pequena (Figura 2E). Além da grande heterogeneidade na especialização, redes mutualísticas são, em geral, caracterizadas por dois padrões estruturais distintos: aninhamento e modularidade (Lewinsohn et al. 2006).

O aninhamento é um padrão estrutural que ocorre quando espécies especialistas interagem com subconjuntos dos parceiros mutualísticos de espécies mais generalistas (Figura 2C)). Como consequência da existência do aninhamento, espécies especialistas interagem com espécies generalistas, espécies generalistas interagem entre si e há uma baixa frequência de interações entre espécies especialistas (Bascompte et al. 2003). O aninhamento foi encontrado em redes de diferentes tipos de mutualismos, como entre polinizadores e plantas (Bascompte et al. 2003), formigas e plantas com nectários extra-florais (Guimarães et al. 2006), animais limpadores e clientes em recifes de corais (Guimarães et al. 2007b) e entre dispersores de sementes e plantas com frutos (Jordano et al. 2003). Porém, está ausente em mutualismos simbióticos como por exemplo entre formigas e plantas mirmecófitas (Guimarães et al. 2007a).

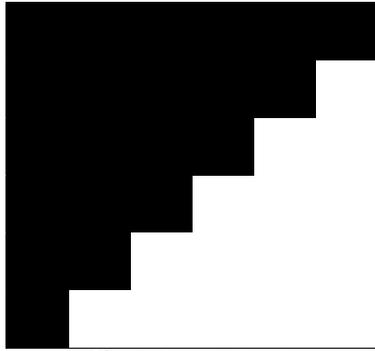
Estudos sobre a estrutura de redes de polinizadores e plantas demonstram ocorrer formação de grupos de espécies que interagem mais entre si do que com outras espécies da mesma rede (Olesen et al. 2007). Tais grupos de espécies são chamados de comunidades ou módulos, sendo possível calcular qual o grau de modularidade de uma rede (Figura 2D). A formação desses módulos parece estar ligada aos atributos biológicos das espécies: por exemplo, flores com uma mesma arquitetura tendem a interagir com as mesmas espécies de polinizadores, formando um módulo em redes de polinização. Flores com elaióforos tendem a interagir mais com abelhas coletoras de óleo (Olesen et al. 2007). De forma similar, espécies de formiga filogeneticamente próximas tendem a interagir com as mesmas espécies de plantas mirmecófitas,



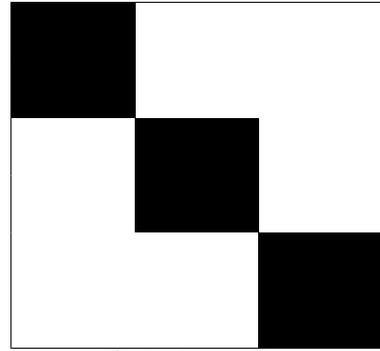
A) Rede menos conectada



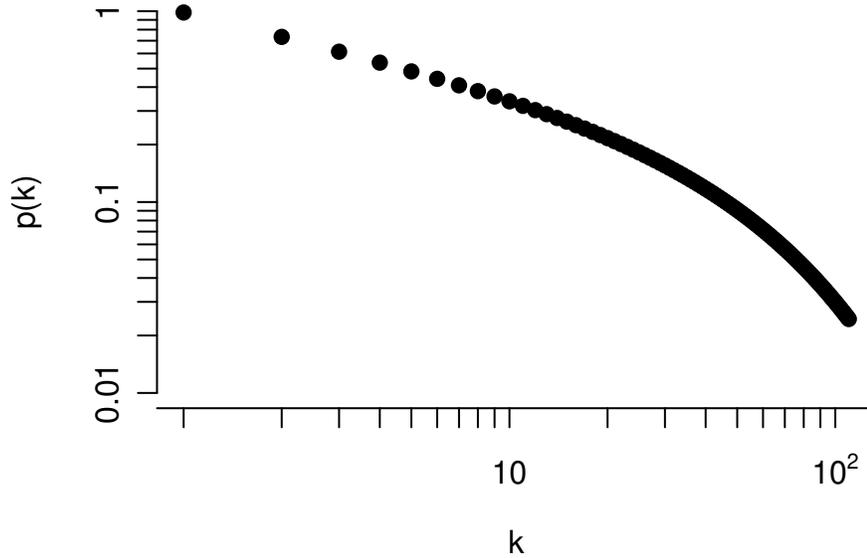
B) Rede mais conectada



C) Rede aninhada



D) Rede modular



E) Distribuição do grau

Figura 2: As figuras A, B, C e D são matrizes de interação hipotéticas, em que as espécies de animais se encontram nas linhas e as espécies de plantas nas colunas. As presenças de interação estão representadas por células pretas. Nesta figura é possível observar diferentes graus de conectância em redes de igual tamanho (A e B), uma rede com padrão aninhado (C), e uma rede que apresenta formação de três módulos (D). A figura E apresenta a distribuição do grau ( $p(k)$ ) em relação ao grau ( $k$ ), com parâmetros  $\gamma = 0.5$  e  $k_c = 60$ , em um gráfico log-log.

formando módulos isolados na rede (Fonseca & Ganade 1996). Assim, parece existir um balanço entre estrutura aninhada e estrutura modular, dependendo do grau de intimidade nas interações (i.e. simbióticas ou facultativas) (Olesen et al. 2007, Guimarães et al. 2007a).

A distribuição do grau, o aninhamento e a modularidade descrevem os padrões de interação na rede como um todo. Também é possível descrever o padrão de interação de cada espécie que compõe a rede por meio de métricas associadas a esses padrões gerais. A caracterização do padrão de interação da espécie, seja pelo seu grau, sua contribuição para o aninhamento ou sua posição dentro e entre módulos, é importante para entender seu papel funcional na comunidade (isto é, seu nicho Eltoniano ou “trabalho”) (Elton 2001). Por exemplo, é possível que os módulos em redes sejam unidades coevolutivas, já que as interações ocorrem principalmente dentro dos módulos (Guimarães et al. 2007a, Olesen et al. 2007). Como consequência, o padrão de interação que caracteriza a posição de uma espécie em relação aos módulos da rede pode definir sua dinâmica evolutiva. A presença de aninhamento em redes mutualísticas tende a diminuir os efeitos da competição interespecífica na comunidade (Bastolla et al. 2009). Como consequência, as espécies que contribuem para o aninhamento da rede tenderiam a ser menos prejudicadas pelos efeitos da competição interespecífica.

### **1.3 Variação geográfica e conservação de nicho das interações em redes mutualísticas**

Redes de interação mutualística vêm sendo bastante estudadas quanto aos padrões gerais. Suas características gerais parecem ser pouco variantes, independentes de composição de espécie e de tipo de mutualismo (Jordano et al. 2003, Diaz-Castelazo et al. 2010, Mello et al. 2011b). No entanto, há evidências que redes mutualísticas de polinização variam com a altitude quanto à sua conectância e quanto ao grau de especialização das espécies de plantas (Olesen & Jordano 2002). Um dos próximos passos no estudo de redes mutualísticas seria entender se e como o padrão de interação de uma determinada espécie mutualista, e não da rede como um todo, varia ao longo da sua distribuição geográfica. A caracterização da variação é importante para entender como fatores locais e regionais podem influenciar a estrutura das interações e suas consequências ecológicas e evolutivas.

Apesar de fatores locais e regionais poderem influenciar nas interações estabelecidas por

uma espécie (Olesen et al. 2007), evidências apontam que, em muitos casos, a filogenia pode predizer o número de interações que uma determinada espécie estabelece e a identidade dos parceiros mutualísticos com os quais ela interage (Rezende et al. 2007b, Leather & Cook 2008). Este resultado é uma evidência de que existe um certo grau de conservação filogenética nos padrões de interação de espécies em redes de mutualismos facultativos. Uma consequência esperada da conservação filogenética é que espécies apresentariam padrões de interação consistentes ao longo de sua distribuição geográfica.

No entanto, como observado para estudos com pares de espécies mutualistas, a conservação filogenética não deve ser o único determinante dos padrões de interação de uma espécie. Por exemplo, espécies variam em sua ocorrência e, como consequência, os parceiros mutualistas que uma espécie pode ter também variam entre locais. Assim, a variação dos padrões das espécies, apesar da invariância das redes, se torna possível. O quanto o padrão de interação varia geograficamente em uma espécie pode, por sua vez, influenciar processos ecológicos e evolutivos. Por exemplo, modelagem matemática e dados empíricos apóiam a idéia de que a persistência de espécies em redes mutualísticas pode depender do fluxo migratório entre redes no espaço (Fortuna & Bascompte 2006). Ainda, a variação geográfica pode moldar a dinâmica do processo evolutivo (revisado por Thompson 2005), uma vez que uma mesma característica de uma espécie poderia estar sobre diferentes regimes de seleção em populações ocorrendo em diferentes locais.

Desta forma, como contribuição para o entendimento da variação geográfica em redes de interação mutualística, o objetivo deste trabalho foi entender como a variação geográfica e a conservação de nicho das interações moldam o papel funcional de espécies mutualísticas em diferentes localidades. Como sistema modelo, usei redes de interação entre morcegos frugívoros da família Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera) e suas plantas-alimento de diversas famílias, em 10 comunidades neotropicais. As interações entre morcegos frugívoros e plantas foram usadas para testar as predições de duas hipóteses sobre como os padrões de interação de espécies que compõem redes mutualísticas variam geograficamente. Pela *hipótese da conservação de nicho das interações*, eu esperava que espécies aparentadas apresentassem padrões de interação mais similares e que a variação no padrão de interação de uma espécie ao longo de diferentes localidades fosse pequena comparada à variação no padrão de interação entre espécies. Já pela *hipótese da variação geográfica nas interações*, eu esperava que a

variação do padrão de interação dentro de uma mesma espécie fosse grande quando comparada com a variação entre espécies.

## 2 Material e Métodos

### 2.1 Base de dados: redes empíricas

Para estudar as variações geográficas das características das espécies em redes mutualistas, escolhi como modelo a interação de dispersão de sementes entre morcegos e plantas nos Neotrópicos. Selecionei 10 redes de interação obtidas da literatura, incluindo artigos e monografias acadêmicas (dissertações e teses). Essas redes estão todas localizadas na região neotropical, estendendo-se da América Central até a América do Sul. A lista das redes e suas principais características se encontram na Tabela 1. No Apêndice, estão listadas as espécies de morcegos encontradas nas redes estudadas e suas sub-famílias, assim como as matrizes de interação para cada rede e sua respectiva referência.

Tabela 1: Redes de interação morcego-planta identificadas pelo nome do primeiro autor.  $S_A$  = riqueza de morcegos;  $S_P$  = riqueza de plantas; I = número de interações. Localização da rede identificada por coordenadas geográficas, país e local específico.

Nome	$S_A$	$S_P$	I	Latitude	Longitude	País	Local
Bonaccorso	7	8	26	10°53'N	85°46'W	Costa Rica	Província de Guanacaste
Faria	8	17	44	22°44'S	47°06'W	Brasil	Campinas, SP
Garcia	6	14	23	19° 40'S	42°55'W	Brasil	Antônio Dias, MG
Gorchov	11	27	113	4°55'S	73°45'W	Peru	Departamento de Loreto, Província de Requena
Hayashi	7	13	29	22°44'S	48°22'W	Brasil	Botucatu, SP
Kalko	21	47	177	9°10'N	79°49'W	Panama	Barro Colorado
Lopez	14	36	120	10°26'N	83°59'W	Costa Rica	Puerto Viejo de Sarapiquí, Província de Heredia
Passos	7	25	49	24°16'S	48°24'W	Brasil	Ribeirão Grande, SP
Pedro	7	13	30	19°09'S	48°23'W	Brasil	Uberlândia, MG
Silveira	6	7	22	28°85'S	72°65'W	Brasil	Mogi-Guaçu, SP

### 2.2 Características das redes

As redes de interação entre morcegos e plantas são bipartidas, ou seja, elas são formadas por dois conjuntos de espécies, morcegos e plantas, que interagem entre si, não havendo interações entre espécies de um mesmo conjunto (Jordano et al. 2003). Neste estudo, investiguei a estrutura das redes binárias de plantas e morcegos frugívoros. Uma rede pode ser descrita por uma matriz  $R$  na qual o elemento  $r_{i,j} = 1$  quando a interação entre morcego  $i$  e a planta  $j$  foi observada e  $r_{i,j} = 0$  quando a interação não foi observada. Para fazer uma caracterização

básica da estrutura de cada rede, calculei os seguintes parâmetros: conectância, aninhamento e modularidade. Abaixo seguem explicações sobre as análises.

### ***Conectância***

A conectância é uma medida de densidade das interações na rede (Figuras 2A e 2B), diretamente associada ao grau de especialização médio das espécies da rede (Olesen & Jordano 2002). Ela é definida como a razão entre o número de interações existentes e o número de interações possíveis. No caso das interações entre morcegos frugívoros e plantas, a conectância ( $C$ ) é:

$$C = \frac{I}{A.P} \quad (2)$$

onde  $I$  é o número de interações que ocorrem na rede,  $A$  é o número de espécies de morcegos da rede e  $P$  é o número de espécies de plantas cujos frutos os morcegos utilizam. Assim,  $A.P$  é o número de interações possíveis entre morcegos e plantas da rede.

### ***Aninhamento***

Caracterizei o grau de aninhamento (Figura 2C) nas redes estudadas por meio da métrica NODF (do inglês, *nestedness metric based on overlap and decreasing fill*) (Almeida-Neto et al. 2008). Esta métrica estima o quão aninhada é uma matriz, medindo o quanto das interações estabelecidas por espécies especialistas são um subconjunto das interações realizadas por espécies mais generalistas. O NODF computa, separadamente para linhas e colunas da matriz de interação, o quanto há de sobreposição das interações das espécies mais especialistas em relação às mais generalistas. A média das médias de aninhamento de linhas ( $N_A$ ) e colunas ( $N_P$ ) resulta no valor de NODF da rede. O valor de NODF varia de 0 (uma rede totalmente não aninhada) a 1 (uma rede perfeitamente aninhada).

As métricas usadas para caracterizar o aninhamento são sensíveis a outros aspectos da estrutura da rede, incluindo a riqueza de espécies e a conectância. Desta forma, uma rede apresenta aninhamento significativo se o valor de NODF observado é maior do que o esperado por algum referencial teórico. Por exemplo, um referencial teórico pode ser o valor de NODF esperado para uma rede na qual as interações ocorrem ao acaso, mas a rede apresenta riqueza, conectância e distribuição do grau similares às estimadas para a rede real. Para estimar se o grau de aninhamento da rede era significativo, comparei as medidas de NODF das redes

reais com medidas de NODF para 1.000 redes geradas por um modelo que leva em conta a riqueza e o grau de especialização das espécies da rede (conectância e distribuição do grau), conhecido como “modelo nulo 2”, (Bascompte et al. 2003). Assim, pude testar se o grau de aninhamento encontrado nas redes era maior do que se esperava de acordo com a riqueza e o grau de especialização das espécies. Utilizei o programa ANINHADO Guimarães & Guimarães (2006) para medir o grau de aninhamento da rede pelo índice NODF e também para gerar as redes aleatorizadas.

### ***Modularidade***

Caracterizei o valor de modularidade (Figura 2D) por meio da métrica  $M$  (Newman & Girvan 2004), definida pela fórmula:

$$M = \sum_{s=1}^{N_M} \left( \frac{I_s}{I} - \left( \frac{k_s}{2I} \right)^2 \right) \quad (3)$$

onde  $N_M$  é o número total de módulos na rede,  $I_s$  é o número total de interações no módulo  $s$ ,  $I$  é o número de interações da rede toda e  $k_s$  é a soma das interações de cada espécie do módulo  $s$ . Desta forma,  $\frac{I_s}{I}$  é a fração de interações dentro do módulo  $s$  e  $\left( \frac{k_s}{2I} \right)^2$  é uma aproximação da fração de interações que se poderia esperar que ocorressem dentro do módulo  $s$  ao acaso. A medida de modularidade  $M$  varia de 0 (se todas as espécies estão dentro de um mesmo módulo) a  $1 - \frac{1}{N_M}$ .

Uma vez que o número dos módulos e a identidade de cada espécie dentro do módulo é inicialmente desconhecida,  $M$  só pode ser estimada por meio de um algoritmo de otimização. No caso, o algoritmo usado foi o *simulated annealing* por meio do programa NETCARTO (Guimerà & Amaral 2005), que tem como objetivo atribuir espécies a módulos de forma a obter o valor máximo de  $M$ .

Assim como descrito para NODF, os valores de  $M$  são sensíveis a propriedades das redes como riqueza e conectância. Para estimar se o grau de modularidade da rede era significativo, comparei as medidas das redes reais com 100 redes aleatorizadas geradas pelo mesmo modelo usado na análise de aninhamento. Este modelo gera redes nas quais o grau de especialização das espécies da rede e a riqueza de espécies são similares às estimadas para as redes reais. Assim, pude investigar se o grau de modularidade encontrado nas redes reais era maior do que se espera de acordo com a riqueza e o grau especialização das espécies. As redes teóricas

foram geradas através de um código em Matlab (The MathWorks Inc. 2007) e seus valores de modularidade também foram calculados no programa NETCARTO (Guimerà & Amaral 2005).

## 2.3 Características das espécies

Para testar as hipóteses da conservação de nicho e da variação geográfica das interações, caracterizei o padrão de interação das espécies de morcego nas redes analisadas. As métricas usadas para caracterizar o padrão de interação de cada espécie foram (i) o seu número de interações na rede (grau), (ii) a sua contribuição para o aninhamento e (iii) suas propriedades topológicas em relação aos módulos. Abaixo explico em detalhes cada métrica:

### *Grau*

O grau é o número de interações que uma espécie estabelece com as outras na rede. Em redes ecológicas, espécies com valores baixos de grau são ditas espécies especialistas e aquelas com valores altos de grau são ditas generalistas. O grau pode ser interpretado como uma aproximação de especialização ecológica. No entanto, reconheço que o conceito de grau não engloba outros padrões de uso de recurso comumente classificados como especializações, como por exemplo os morcegos nectarívoros que têm a morfologia craniana, dentária e lingual muito adaptadas (e.g. *Leptonycteris curasoe*) seriam considerados espécies mais especializadas do ponto de vista evolutivo e ecológico, porém em algumas redes, esses nectarívoros são os que têm maior grau entre os animais (para uma discussão completa, veja Olesen & Jordano 2002). O grau estimado da espécie  $i$  é geralmente representado por  $k_i$  e pode variar de 1 até a riqueza de espécies do outro conjunto. Por exemplo, em uma rede com 15 plantas e 10 morcegos frugívoros, o grau de uma espécie de morcego nessa rede pode variar de 1 a 15 e de uma planta pode variar de 1 a 10. Desta forma, o grau é dependente da riqueza de parceiros mutualistas. Para tornar comparável a medida de grau de uma mesma espécie em diferentes redes, optei por usar uma medida de grau relativo, em que é considerada a proporção de espécies do outro conjunto com a qual uma certa espécie interage. Por exemplo, suponha uma espécie de morcego de grau 5 na rede do exemplo dado anteriormente, seu grau relativo será de  $\frac{5}{15}$ , isto é, de 0,33. A interpretação do grau relativo é que a espécie de morcego interage com 33% das espécies de plantas da rede.

Para facilitar a interpretação do grau de generalismo de uma espécie em comparação com

outras espécies na mesma rede, utilizei a seguinte transformação (baseada em Bascompte e colaboradores 2003) do grau relativo da espécie  $i$  ( $k_{rel,i}$ ):

$$k'_{rel,i} = \frac{k_{rel,i} - \bar{k}_{rel}}{\bar{k}_{rel}} \quad (4)$$

onde  $\bar{k}_{rel}$  é o grau relativo médio do conjunto ao qual a espécie  $i$  pertence. Por essa transformação, é possível detectar quanto o grau relativo da espécie  $i$  está acima (para valores de  $k'_i > 0$ ) ou abaixo (para valores de  $k'_i < 0$ ) da média das espécies de seu conjunto em uma dada rede.

### ***Contribuição para o aninhamento***

A estrutura aninhada de uma rede emerge dos padrões de interação de cada espécie na rede. Suponha duas espécies,  $i$  e  $j$ , em uma rede de interação. Se  $k_i < k_j$ , as interações de  $i$  serão aninhadas às interações de  $j$  se os parceiros de  $i$  formam um subconjunto dos parceiros de  $j$ . Desta forma, espécies vão contribuir positivamente para o aninhamento da rede ( $NODF_i$ ) sempre que (1) interajam com um subconjunto dos parceiros das espécies mais generalistas ou (2) interajam com todos os parceiros das espécies mais especialistas. Diferentemente, espécies não contribuirão para o aninhamento se (1) interajam com um subconjunto de parceiros que não interage com as espécies mais generalistas ou (2) não interajam com os parceiros das espécies mais especialistas. Desta forma, é natural que algumas espécies contribuam mais para o aninhamento, enquanto que outras apresentem um padrão de interação que reduz o grau de aninhamento da rede (veja Figura 3). Utilizei a mesma transformação que a usada para o grau:

$$NODF'_{rel,i} = \frac{NODF_i - \overline{NODF}_i}{\overline{NODF}_i} \quad (5)$$

onde  $\overline{NODF}_i$  é a contribuição média para o aninhamento do conjunto ao qual a espécie  $i$  pertence. Por essa transformação, é possível detectar quanto o grau relativo da espécie  $i$  está acima (para valores de  $NODF'_{rel,i} > 0$ ) ou abaixo (para valores de  $NODF'_{rel,i} < 0$ ) da média das espécies de seu conjunto.

### ***O papel das espécies em relação aos módulos da rede***

As espécies podem também ser caracterizadas pela posição ocupada dentro e entre módulos.

Uma espécie pode ter muitas interações com espécies de todos os módulos, como um *hub* de rede, ou ainda estabelecer apenas poucas interações dentro de seu módulo, de forma periférica. As espécies podem também ser caracterizadas pela forma como suas interações estão distribuídas dentro e entre módulos. Uma espécie pode ter muitas interações com espécies de todos os módulos, como um *hub* de rede, ou ainda estabelecer muitas interações apenas dentro de seu módulo, como um *hub* de módulo. Ou ainda ter poucas interações, mas se posicionando entre módulos, como uma conectora, ou ter apenas poucas interações dentro de seu próprio módulo somente, sendo periférica.

A caracterização da posição da espécie  $i$  em relação aos módulos da rede pode ser feita através das medidas de grau padronizado dentro do módulo ( $z_i$ ) e sua conectividade entre módulos ( $c_i$ ) (Guimerà & Amaral 2005). Essas medidas se relacionam com a medida de modularidade acima citada. A medida de grau padronizado dentro do módulo de uma espécie  $i$  ( $z_i$ ) é dada por:

$$z_i = \frac{k_{i,s} - \bar{k}_s}{\sigma_{k_s}} \quad (6)$$

em que  $k_{i,s}$  se refere ao número de interações da espécie  $i$  dentro do seu módulo  $s$ ,  $\bar{k}_s$  e  $\sigma_{k_s}$  são a média e desvio padrão do número de interações que as espécies do módulo  $s$  estabelecem dentro do próprio módulo. Esta medida é um *z-score* e, desta forma, já é uma medida padronizada em relação aos valores das demais espécies. Portanto,  $z_i$  não precisou ser transformada.

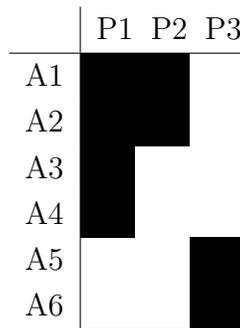


Figura 3: A espécie P2 tem grau menor que a espécie P1 ( $k_{P2} \leq k_{P1}$ ). Todas as interações que P2 estabelece com as espécies do conjunto “A” são um subconjunto das interações que P1 estabelece. Já a espécie P3 também tem grau menor que a espécie P1 ( $k_{P3} \leq k_{P1}$ ), mas as interações que P3 estabelece com as espécies do conjunto “A” não são um subconjunto das interações que P1 estabelece. Desta forma P2 contribui para o aninhamento e P3 não contribui para o aninhamento.

A conectividade entre módulos de uma espécie  $i$  ( $c_i$ ) é medida por:

$$c_i = 1 - \sum_{t=1}^{N_M} \left( \frac{k_{i,t}}{k_i} \right)^2 \quad (7)$$

em que  $N_M$  é o número total de módulos da rede,  $k_{i,t}$  é o número de interações da espécie  $i$  com espécies dos módulos  $t$ , com  $t \in [1, N_M]$ , e  $k_i$  é o número de interações da espécie  $i$  na rede (seu grau). Da mesma forma que o grau relativo, essa medida também foi transformada da seguinte forma:

$$c'_i = \frac{c_i - \bar{c}}{\bar{c}} \quad (8)$$

em que  $\bar{c}$  é a média da conectividade entre módulos das espécies da rede que pertencem ao mesmo conjunto que a espécie  $i$ .

## 2.4 Relações entre as características das espécies

Sendo o grau relativo de uma espécie sua característica mais básica na rede, testei se as demais características descritas acima (contribuição para o aninhamento, conectividade entre módulos e grau padronizado dentro do módulo) se relacionavam com seus graus relativos. Para testar a hipótese da conservação de nicho das interações, testei a existência de sinal filogenético nessas características. O sinal filogenético detecta se espécies relacionadas tendem a ser mais semelhantes entre si do que o esperado por acaso. Nas características que apresentaram sinal filogenético significativo, utilizei contrastes filogenéticos para entender a relação entre as características após levar em conta a história evolutiva compartilhada. No caso das características que não apresentaram sinal filogenético, executei regressões lineares simples entre elas.

### *Conservação de nicho X Variação geográfica das interações*

Para testar a importância relativa da conservação filogenética e da variação geográfica nas interações, precisei escolher espécies que ocorriam em mais de uma rede. Assim, escolhi as espécies de morcegos que ocorreram em mais de quatro locais e chamei essas espécies mais comuns de “espécies focais”. Com isso, trabalhei com sete espécies de morcegos.

As espécies focais são:

- *Artibeus jamaicensis* (Stenodermatinae),

- *Artibeus lituratus* (Stenodermatinae),
- *Carollia perspicillata* (Carolliinae),
- *Glossophaga soricina* (Glossophaginae),
- *Platyrrhinus lineatus* (Stenodermatinae),
- *Sturnira lilium* (Stenodermatinae),
- *Vampyressa pusilla* (Stenodermatinae)

Essas espécies representam uma boa amostra das diferentes histórias de vida de morcegos frugívoros. As espécies das subfamílias Carolliinae e Stenodermatinae são classificadas como frugívoras especializadas (Lobova et al. 2009). Por exemplo, *Carollia perspicillata* é uma espécie que consome principalmente frutos de *Piper* spp (Piperaceae). Espécies de *Artibeus* spp, também primariamente frugívoras, têm preferência por frutos de *Ficus* spp (Moraceae) e *Cecropia* spp (Cecropiaceae). Acredita-se que os outros dois estenodermatíneos, *Platyrrhinus lineatus* e *Vampyressa pusilla*, se alimentem principalmente de *Ficus* spp, porém o número de estudos sobre sua dieta é limitado quando comparado a outros filostomídeos frugívoros. Já espécies de *Sturnira* spp são consumidoras preferenciais de *Solanum* spp (Solanaceae). Morcegos *Glossophaga* spp são primariamente nectarívoros, mas complementam sua dieta com frutos, que podem ser até mesmo seu alimento principal em algumas estações do ano (Tschapka 2005).

### ***Conservação de nicho das interações***

A fim de verificar a influência da história compartilhada sobre as características medidas para cada espécie, testei o sinal filogenético de cada uma dessas características. Para tal utilizei a topologia apresentada por Jones e colaboradores (2002) somente com as espécies amostradas (Figura 4), ou seja, todas as espécies que constavam na filogenia mas que não estavam em meu banco de dados foram removidas da filogenia original. Estimei os valores de sinal filogenético das características usando a estatística  $K$  (Blomberg et al. 2003) implementada no ambiente R (R Development Core Team 2010, Kembel et al. 2010). A estimativa de  $K$  mede quanto a variação interespecífica na característica analisada é reproduzida por modelo Browniano de evolução. Para valores de  $K = 1$ , a característica analisada é reproduzida pelo modelo Browniano de evolução. Este modelo simula a evolução fenotípica como um processo aleatório de deriva genética, sendo que a mudança do caráter ocorre em uma taxa constante e não é direcional. Para valores de  $K < 1$ , espécies relacionadas se assemelham

menos do que se espera pelo modelo Browniano. Esse resultado pode indicar que (i) a evolução adaptativa levou à convergência em linhagens distantes ou (ii) que uma seleção estabilizadora forte atua sobre a característica, levando a um único pico adaptativo para todas as espécies do clado. Para valores de  $K > 1$ , espécies relacionadas são mais similares do que se espera pelo modelo Browniano e pode ser interpretado como um padrão de evolução conservativo devido (i) a seleção estabilizadora que atua dentro de conjuntos de espécies aparentadas, ou (ii) pela evolução de uma mesma característica diversas vezes a partir de um mesmo estado ancestral, ou (iii) por meio de restrições filogenéticas que impedem espécies derivadas de um ancestral alterarem as características ao longo do tempo (Blomberg et al.

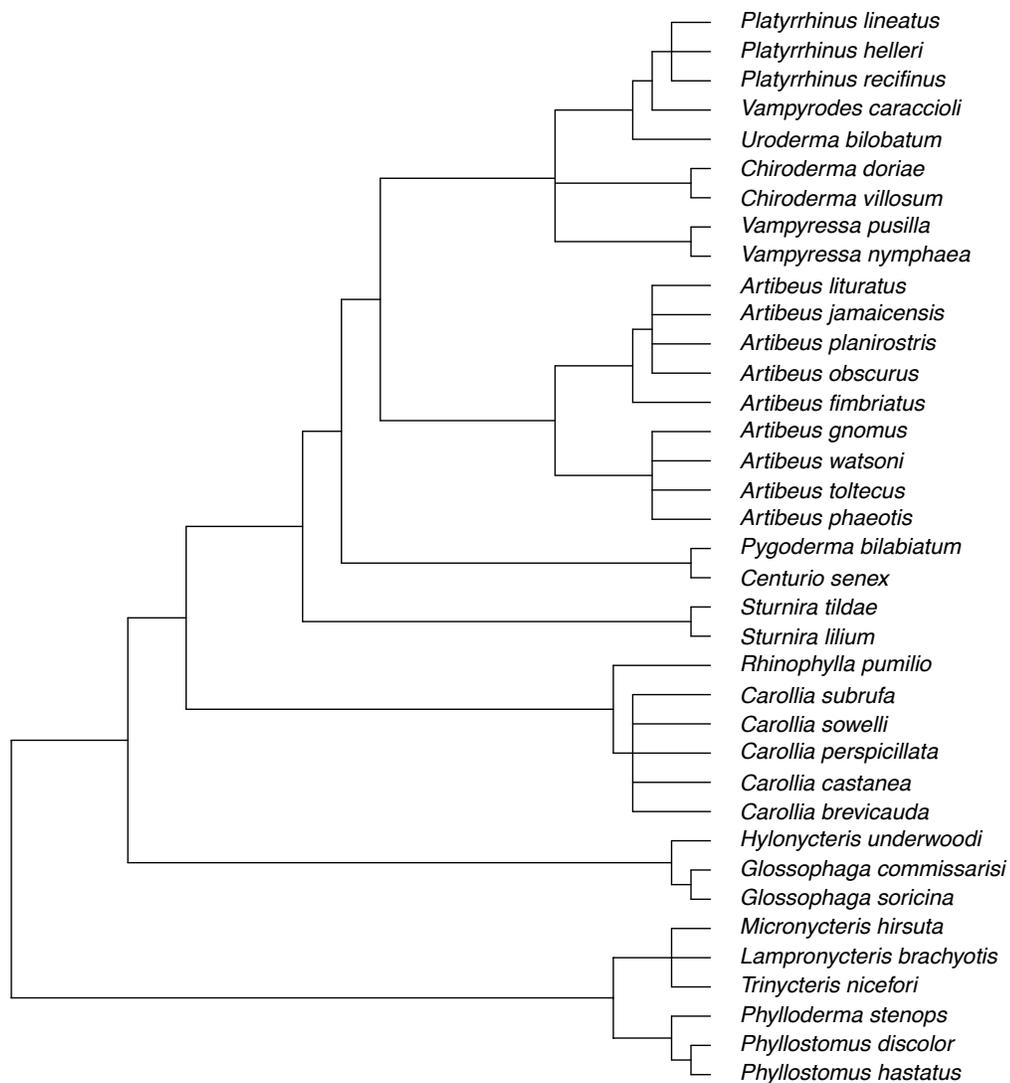


Figura 4: Topologia das espécies presentes nas redes estudadas de acordo com a filogenia proposta por Jones et al. 2002.

2003). Testei a significância do sinal filogenético por meio de um modelo que aleatoriza os valores das características testadas entre as espécies, eliminando a correlação entre a estrutura filogenética e a distribuição de valores para as características (Blomberg et al. 2003).

Como todas as filogenias utilizadas por Jones e colaboradores (2002) tem como base caracteres morfológicos, não há estimativas disponíveis para os comprimentos de ramos em unidades de variância proporcionais à divergência das características das espécies em relação às características de seus ancestrais. Sendo assim, como alternativa para aplicação das análises de sinal filogenético (Blomberg et al. 2003) e de contraste filogenético (Felsenstein 1985, Garland et al. 1992), utilizei dois modelos de simulação dos comprimentos de ramos para as filogenias (Blomberg et al. 2003). Um dos modelos considera todos os ramos da filogenia de um mesmo tamanho (comprimento igual a 1) que chamei de modelo **Constante**; e o outro utiliza o algoritmo desenvolvido por Grafen (1989) que computa o comprimento de cada ramo de forma que os somatórios destes da base da filogenia até cada um dos terminais das espécies tenham todos o mesmo valor, que denominei modelo **Grafen**. O modelo **Constante** pressupõe que a variação das características é proporcional ao número de eventos de cladogênese, ou seja, espécies mais derivadas possuem atributos menos semelhantes ao ancestral comum do grupo em comparação a espécies mais basais. Já o modelo de **Grafen** pressupõe que a variação das características é semelhante para todas as espécies independente do número de eventos de cladogênese em cada grupo. Diferentemente do modelo **Constante**, espera-se que a magnitude da diferença dos atributos das espécies mais ou menos derivadas em relação ao ancestral comum do grupo seja semelhante.

### ***Variação geográfica das interações***

Para entender qual a intensidade de variação geográfica nos padrões de interação das espécies, testei se as características medidas para as espécies eram similares em diversas localidades. Caso a variação geográfica nas características fosse pequena quando comparada à variação entre espécies, esperava que grande parte da variância nas características fosse explicada pela identidade da espécie. Alternativamente, se a variação geográfica fosse grande quando comparada à variação entre espécies, esperava pouca conservação das características e que a identidade da espécie não explicasse a variação nas características. Para testar se a identidade da espécie explicava parte da variação geográfica nas características, utilizei o teste de análise de variância (ANOVA). Em seguida comparei por meio de um teste *a posteriori* as médias

dos mínimos quadrados das características para os pares de espécies usando um teste  $t$  de *Student*, para entender como as espécies se agrupam de acordo com suas características ( $\alpha = 0,05$ ).

A variação geográfica pode ser estruturada no espaço de duas formas básicas, (i) em mosaico ou (ii) em gradiente (Nuismer et al. 2000). Se essa estruturação se dá na forma de gradiente, quanto mais próximas duas redes estão no espaço, menor a diferença das características da espécie, enquanto que em mosaicos, não se espera essa correlação. Portanto utilizei um teste complementar para entender melhor como a variação geográfica pode ser estruturada pelo espaço. Para isso, utilizei um teste de Mantel implementado no ambiente R (R Development Core Team 2010, Paradis et al. 2004) para testar se as características das espécies tinham alguma correlação com a distância geográfica euclidiana, em quilômetros, entre os locais das redes.

## 3 Resultados

### 3.1 Redes

#### *Conectância, Aninhamento e Modularidade*

As 10 redes apresentaram baixos valores de conectância (conectância média,  $\langle C \rangle = 0,33$ ; desvio padrão,  $DP_C = 0,10$ ). O número médio de interações de animais e plantas foi, em média, baixo ( $\langle k_A \rangle = 5,94$  interações,  $DP_{k_A} = 2,44$ ;  $\langle k_P \rangle = 2,84$  interações,  $DP_{k_P} = 0,82$ ), quando comparado com a riqueza de parceiros disponíveis para cada conjunto ( $\langle S_A \rangle = 9,4$ ,  $DP_{S_A} = 4,8$  e  $\langle S_P \rangle = 20,7$ ,  $DP_{S_P} = 13,0$ ). Os valores de conectância decaíram com a riqueza de espécies ( $r^2 = 0,54$ ;  $F = 9,3$ ;  $g.l. = 1$ ;  $p = 0,02$ ). Das redes analisadas, oito (exceto as redes Bonaccorso e Garcia) apresentaram aninhamento significativo ( $\langle NODF \rangle = 56,13$ ;  $DP_{NODF} = 11,35$ ), isto é, maior do que esperado pela heterogeneidade de interações entre as espécies e a riqueza de espécies, indicando que o grau de aninhamento não é explicado somente por estes dois fatores. Os animais apresentaram valor de aninhamento semelhante ao das plantas em média ( $\langle N_A \rangle = 56,79$ ,  $DP_{N_A} = 12,08$ ;  $\langle N_P \rangle = 55,61$ ,  $DP_{N_P} = 11,35$ ;  $t - \text{pareado} = 0,68$ ,  $g.l. = 9$ ,  $p = 0,51$ ). Foram identificados em média  $4,20 \pm 0,79$  módulos por rede, variando de 3 (para a rede Silveira) até 6 módulos (para a rede Kalko). Todavia, nenhuma das redes apresentou modularidade significativa, isto é, os valores de grau de

modularidade de todas as redes estudadas foram reproduzidos pelo modelo nulo proposto, indicando que as redes não são mais modulares do que se espera pela a riqueza de espécies da rede e pelo grau de especialização das espécies (Tabela 2).

Tabela 2: Características das 10 redes de interação morcego-planta estudadas, em que  $C$  = conectância;  $\langle k_A \rangle$  = grau médio dos morcegos;  $\langle k_P \rangle$  = grau médio das plantas;  $N_A$  = aninhamento dos animais;  $N_P$  = aninhamento das plantas;  $NODF$  = valor de aninhamento da rede;  $M$  = valor de modularidade. Os valores de  $p(NODF)$  e  $p(M)$  referem-se à probabilidade de redes teóricas reproduzirem um valor de aninhamento e modularidade, respectivamente, maiores que das redes reais.

Rede	$C$	$\langle k_A \rangle$	$\langle k_P \rangle$	$N_A$	$N_P$	$NODF$	$p(NODF)$	Nº Módulos	$M$	$p(M)$
Bonaccorso	0,46	3,71	3,25	71,03	57,14	63,10	0,20	4	0,25	0,54
Faria	0,32	5,50	2,59	52,50	55,49	54,98	0,01	4	0,32	0,48
Garcia	0,27	3,83	1,64	43,89	41,94	42,22	0,17	4	0,44	0,48
Gorchov	0,38	10,27	4,19	69,30	66,64	67,00	0,00	4	0,23	0,66
Hayashi	0,32	4,14	2,23	55,90	52,56	53,27	0,07	4	0,32	0,58
Kalko	0,18	8,43	3,77	37,95	38,96	38,80	0,00	6	0,36	0,16
Lopez	0,24	8,57	3,33	48,72	49,20	49,14	0,00	4	0,35	0,05
Passos	0,28	7,00	1,96	54,92	53,22	53,33	0,01	4	0,36	0,28
Pedro	0,33	4,29	2,31	58,33	65,60	64,06	0,01	5	0,29	0,80
Silveira	0,52	3,67	3,14	75,33	75,40	75,37	0,07	3	0,20	0,70

## 3.2 Espécies

### *Conservação de nicho das interações*

Considerando todas as espécies, apenas as características grau relativo médio ( $\langle k'_{rel,i} \rangle$ ) e grau médio padronizado dentro do módulo ( $\langle z_i \rangle$ ) apresentaram sinal filogenético ( $p < 0,05$ , Tabela 3, 1.000 aleatorizações). Portanto, a história evolutiva compartilhada das espécies influencia em como os valores das características se distribuem entre as espécies. Contudo, para ambas as características, o valor da estatística  $K$  indica que as espécies são menos parecidas entre si do que se espera pelo modelo de evolução Browniano ( $K < 1$ ), indicando que a evolução adaptativa levou à convergência em linhagens distantes ou que existe uma seleção estabilizadora, levando a um único pico adaptativo. Desta forma, deve existir alguma pequena faixa de valor da característica que compreenda todas as espécies dentro das suas subfamílias, por exemplo (já que  $K < 1$ ). No entanto, as subfamílias das espécies encontradas nas redes estudadas são diferentes entre si quando considerada a característica de grau relativo médio ( $F = 7,40$ ;  $g.l. = 3$ ;  $p < 0,001$ ) e também a característica de grau padronizado dentro do módulo médio ( $F = 4,62$ ;  $g.l. = 3$ ;  $p < 0,01$ ). Entre todas as espécies de morcegos, *Carollia sowelli* apresenta o maior grau médio, enquanto *Centurio senex* apresenta o menor. Em relação ao grau padronizado dentro do módulo, *Carollia castanea* apresenta

a maior média, enquanto *Artibeus obscurus* apresenta a menor. As demais características ( $\langle NODF'_{rel,i} \rangle$  e  $\langle c'_i \rangle$ ) não apresentaram evidência de conservação filogenética, indicando que suas variações não são explicadas pela história compartilhada das espécies. Os resultados para sinal filogenético foram consistentes para ambos modelos de comprimento de ramos usados (Tabela 3).

Tabela 3: Valores da estatística  $K$  de sinal filogenético das características médias para todas as espécies de morcegos para os modelos Constante e Grafen

Característica	Constante	Grafen
$\langle k'_{rel,i} \rangle$	0,52***	0,17**
$\langle NODF'_{rel,i} \rangle$	0,40·	0,10
$\langle z_i \rangle$	0,35**	0,15**
$\langle c'_i \rangle$	0,33	0,10

\*\*\*  $p < 0,00001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ ; ·  $p < 0,1$

### **Relações entre as características das espécies**

O contraste filogenético da média das características para cada um das espécies ( $\langle NODF'_{rel,i} \rangle$ ,  $\langle z_i \rangle$  e  $\langle c'_i \rangle$ ) em relação ao grau relativo médio ( $\langle k'_{rel,i} \rangle$ ) foi significativo quando consideradas todas as espécies (Figuras 5 e 6). Portanto, após o controle dos efeitos da história compartilhada, quanto maior o grau médio da espécie, maior o valor das demais características estudadas. Desta forma, quanto maior o grau de generalismo da espécie, maior sua contribuição para o aninhamento ( $NODF'_{rel,i}$ ), seu número de interações dentro do módulo a que pertence ( $z_i$ ) e a proporção de interações que estabelece com espécies de diferentes módulos ( $c'_i$ ).

De fato, a espécie *Artibeus fimbriatus*, que pertence a um gênero de morcegos frugívoros generalistas, está entre as espécies com maior grau relativo e também apresentou valores altos de contribuição média para o aninhamento ( $NODF'_i$ ) e de papel das espécies em relação aos módulos da rede ( $z_i$  e  $c'_i$ ). Ainda, as espécies *Trinycteris nicefori*, *Micronycteris hirsuta* e *Phylloderma stenops*, morcegos principalmente insetívoros que se alimentam de frutos ocasionalmente, apresentaram valores baixos de grau médio e também de contribuição média para o aninhamento ( $NODF'_i$ ) e de papel das espécies em relação aos módulos da rede ( $z_i$  e  $c'_i$ ). A relação com o grau relativo médio foi particularmente mais forte para  $z_i$  ( $r^2 = 0,56$ , Figura 5) e  $c'_i$  ( $r^2 = 0,63$ , Figura 5) do que para a contribuição para o aninhamento ( $r^2 = 0,18$ , Figura 5). Os resultados foram consistentes para os dois modelos de comprimento de ramos

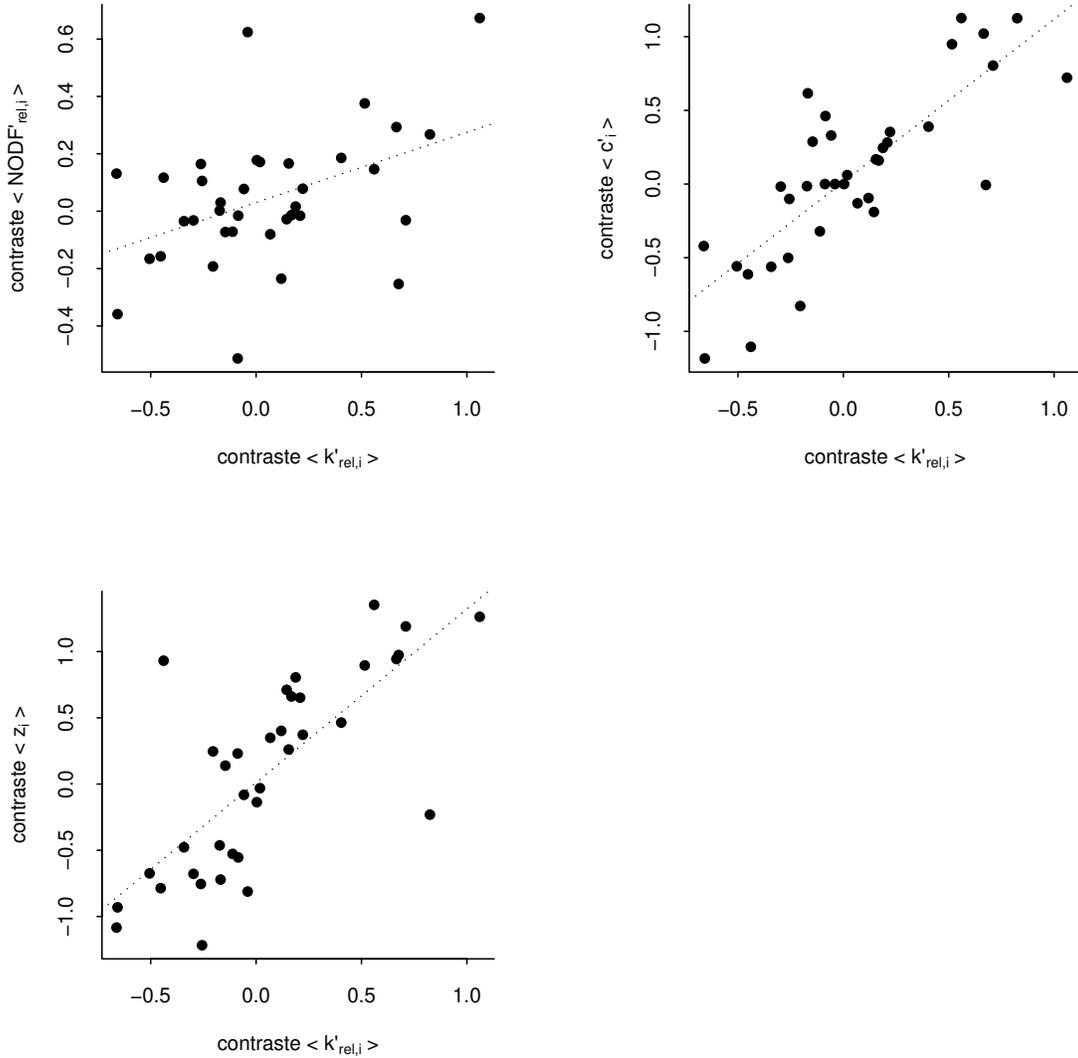


Figura 5: Contraste filogenético entre a média das métricas para cada espécie e seus respectivos graus relativos médios, pelo modelo Constante. Para  $\langle NODF'_{rel,i} \rangle$ :  $F=8,71$ ;  $r^2=0,18$ ;  $p=0,006$ . Para  $\langle z_i \rangle$ :  $F=44,27$ ;  $r^2=0,56$ ;  $p<10^{-6}$ . Para  $\langle c'_i \rangle$ :  $F=63,45$ ;  $r^2=0,63$ ;  $p<10^{-8}$ .

usados (Para o modelo Constante: coeficiente angular  $b_{NODF} = 0,79$ ,  $b_{z_i} = 0,43$  e  $b_{c_i} = 0,58$ .

Para o modelo Grafen:  $b_{NODF} = 1,1$ ,  $b_{z_i} = 0,37$  e  $b_{c_i} = 0,58$ ;  $g.l. = 35$  em todos os casos)

### 3.3 Espécies focais

#### *Grau, contribuição para o aninhamento e o papel das espécies em relação aos módulos da rede*

Os valores das características de grau, de contribuição para o aninhamento e de papel em relação aos módulos da rede de cada uma das espécies focais estão apresentados nas Figuras 7, 8, 9 e 10. As espécies focais variaram quanto ao padrão de suas características. Isso pode ser

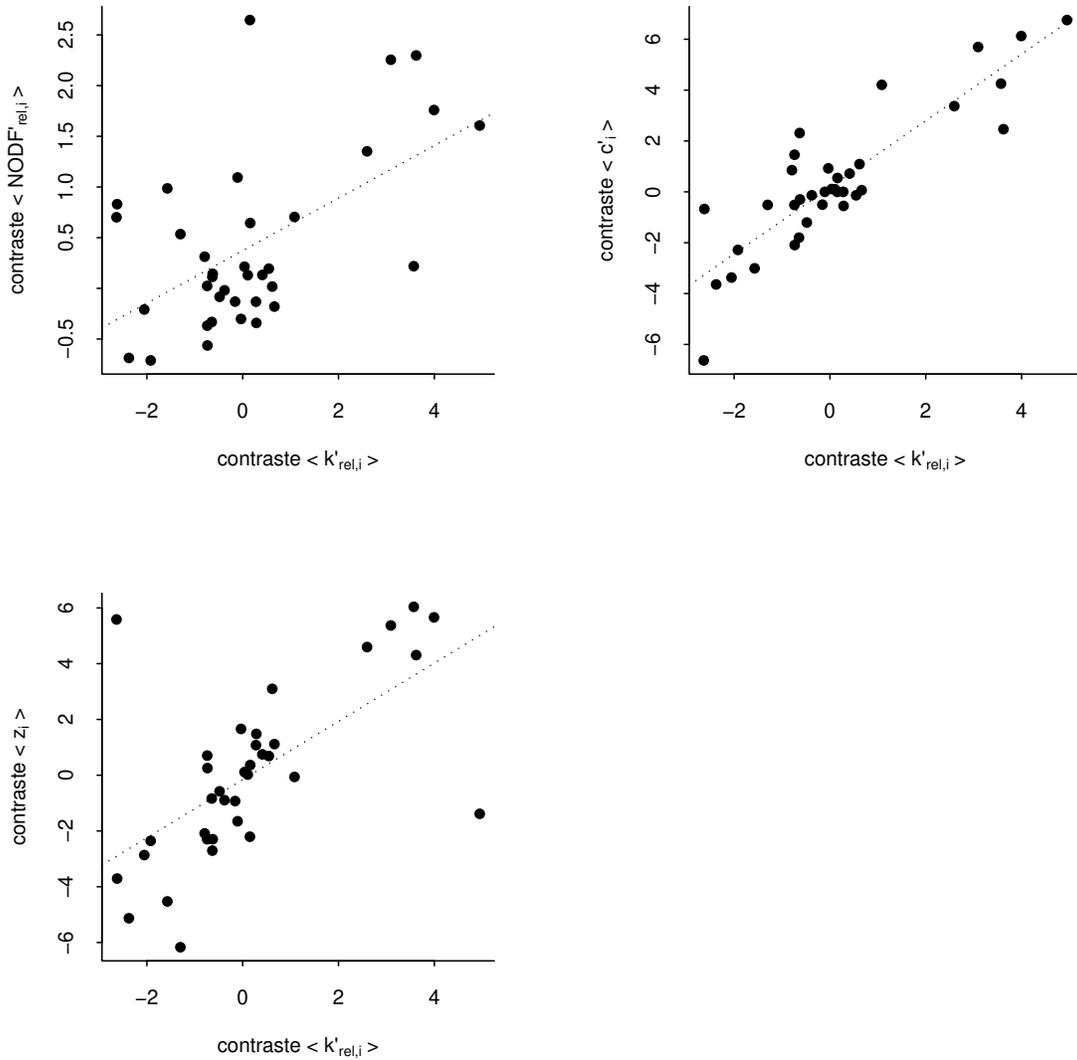


Figura 6: Contraste filogenético entre a média das métricas para cada espécie e seus respectivos graus relativos médios, pelo modelo Grafen. Para  $\langle NODF'_{rel,i} \rangle$ :  $F=14,42$ ;  $r^2=0,27$ ;  $p < 10^{-3}$ . Para  $\langle z_i \rangle$ :  $F=22,26$ ;  $r^2=0,37$ ;  $p < 10^{-4}$ . Para  $\langle c'_i \rangle$ :  $F=115,20$ ;  $r^2=0,76$ ;  $p < 10^{-11}$ .

notado pelo fato de que, conforme a rede, algumas espécies apresentaram valores das características acima da média (valores maiores que 0) e abaixo da média (valores menores que 0) em relação às outras espécies de morcegos da rede. No entanto, para algumas características, algumas espécies apresentaram padrões consistentes em todas as redes que ocorreram. Por exemplo, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* e *Platyrrhinus lineatus* são espécies que apresentam grau relativo elevado em relação às outras espécies na maioria dos locais estudados. Por sua vez, as espécies *Glossophaga soricina* e *Vampyressa pusilla* caracterizaram-se por apresentar grau relativo abaixo da média das outras espécies. Finalmente, algumas espécies não apresentaram um padrão consistente, como por exemplo as espécies de *Artibeus* variaram

em relação à média em cada local que ocorreram (Figura 7). Em relação à característica de contribuição ao aninhamento, excetuando *P. lineatus*, todas as espécies focais variaram no seu padrão em relação à média das outras espécies, apresentando valores das característica acima e abaixo da média, sem apresentar nenhum padrão consistente (Figura 8).

O papel das espécies focais em relação aos módulos da rede foi consistente para *V. pusilla*, que apresentou valores abaixo da média para ambas as características ( $z_i$  e  $c'_i$ ). As características relativas ao papel da espécie em relação aos módulos também foram consistentes para *C. perspicillata*, que apresentou valores acima da média para ambas as características ( $z_i$  e  $c'_i$ ) na maioria dos locais. As demais espécies variaram quanto aos seus valores de características do papel em relação aos módulos (Figuras 9 e 10). É possível perceber alguns padrões particulares para cada espécie em relação às redes em que ocorreram. Por exemplo, *C. perspicillata* na rede Hayashi apresentou valores de grau, de conectividade entre módulos e de grau padronizado dentro do módulo, todos abaixo da média quando comparados com as outras redes em que ocorreu. A espécie *G. soricina* apresenta valores de maior magnitude e acima da média apenas na característica de grau padronizado dentro do módulo ( $z_i$ ). Um padrão que parece ser consistente por esses resultados, é que as espécies *C. perspicillata* e *S. liliium* apresentaram valores opostos aos de *G. soricina* quando essas espécies ocorrem nos mesmos locais.

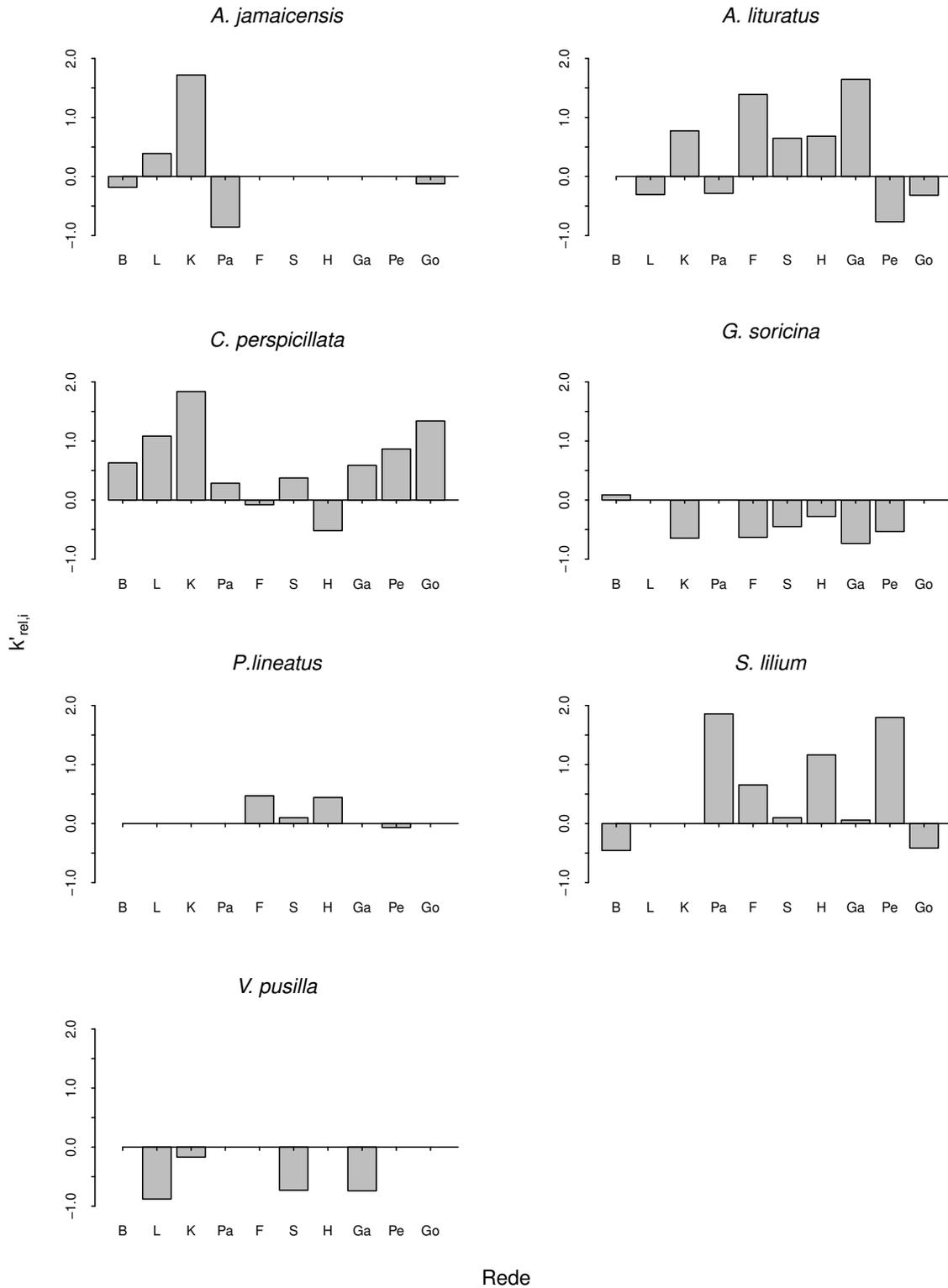


Figura 7: Distribuição do grau relativo das espécies conforme as redes. As redes estão identificadas por suas iniciais: B = Bonaccorso, L = Lopez, K = Kalko, Pa = Passos, F = Faria, S = Silveira, H = Hayashi, Ga = Garcia, Pe = Pedro, Go = Gorchov.

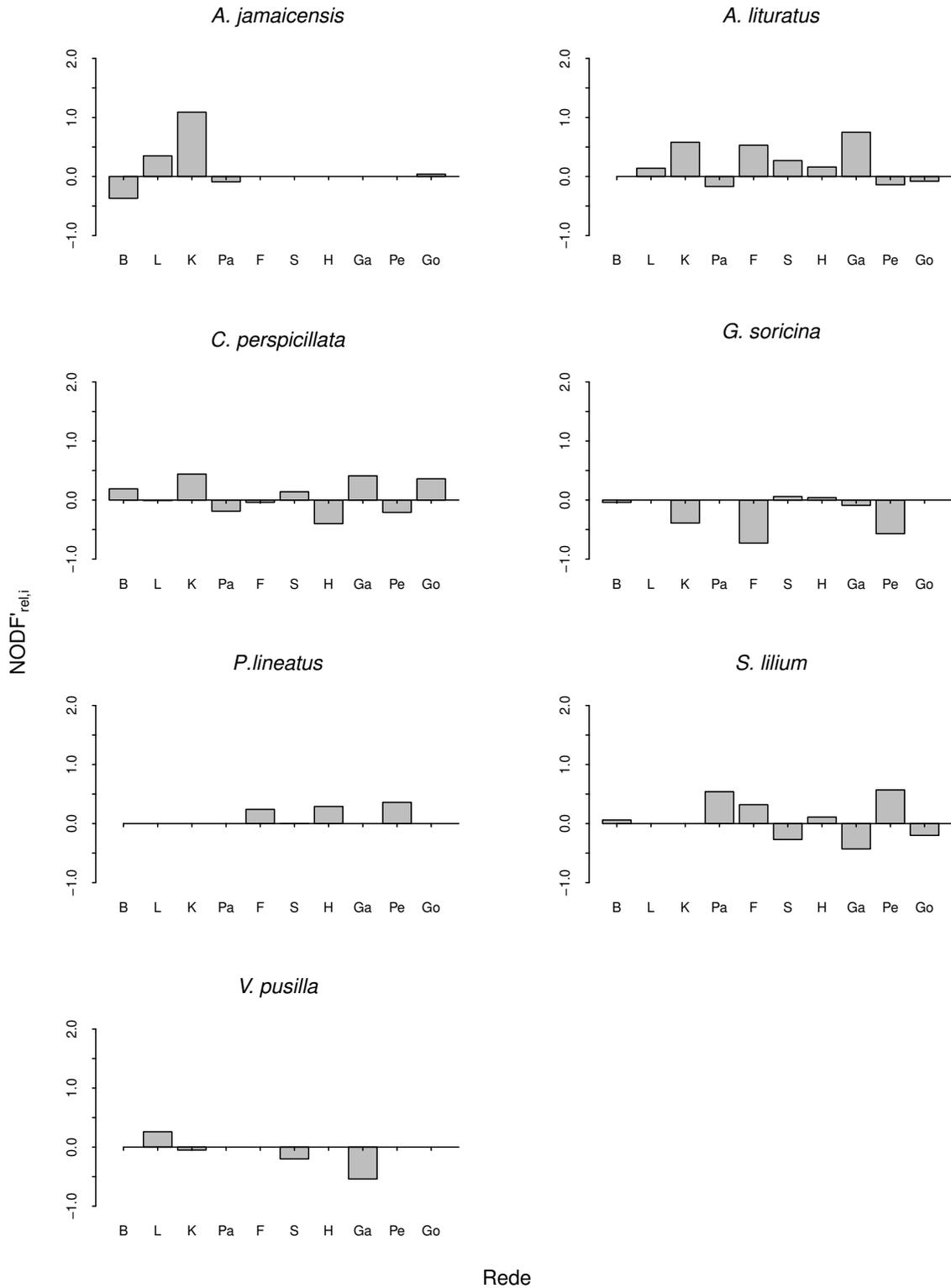


Figura 8: Distribuição da contribuição relativa das espécies para o aninhamento das redes. As redes estão identificadas por suas iniciais: B = Bonaccorso, L = Lopez, K = Kalko, Pa = Passos, F = Faria, S = Silveira, H = Hayashi, Ga = Garcia, Pe = Pedro, Go = Gorchov.

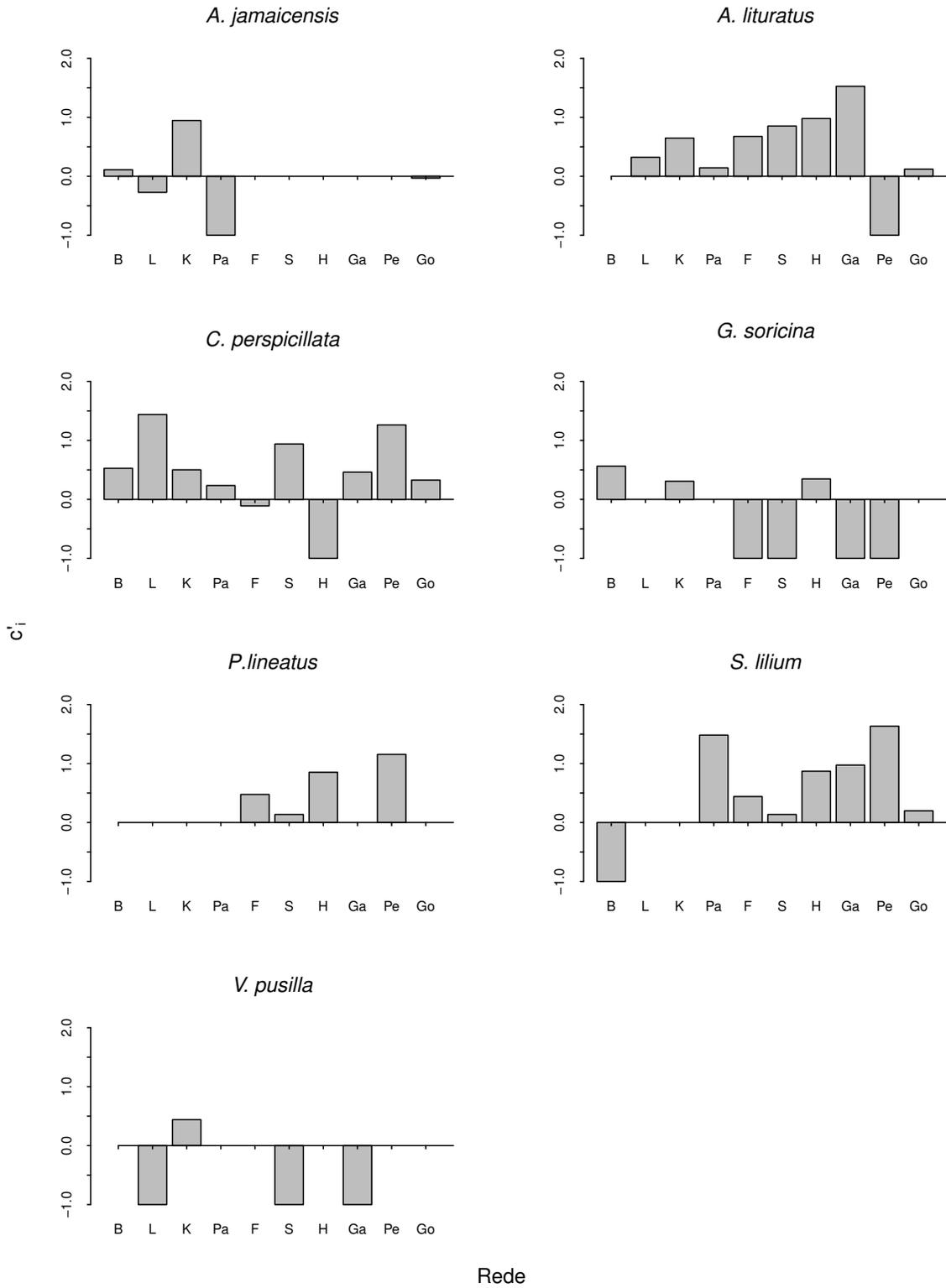


Figura 9: Distribuição da conectividade entre módulos das espécies conforme as redes. As redes estão identificadas por suas iniciais: B = Bonaccorso, L = Lopez, K = Kalko, Pa = Passos, F = Faria, S = Silveira, H = Hayashi, Ga = Garcia, Pe = Pedro, Go = Gorchov.

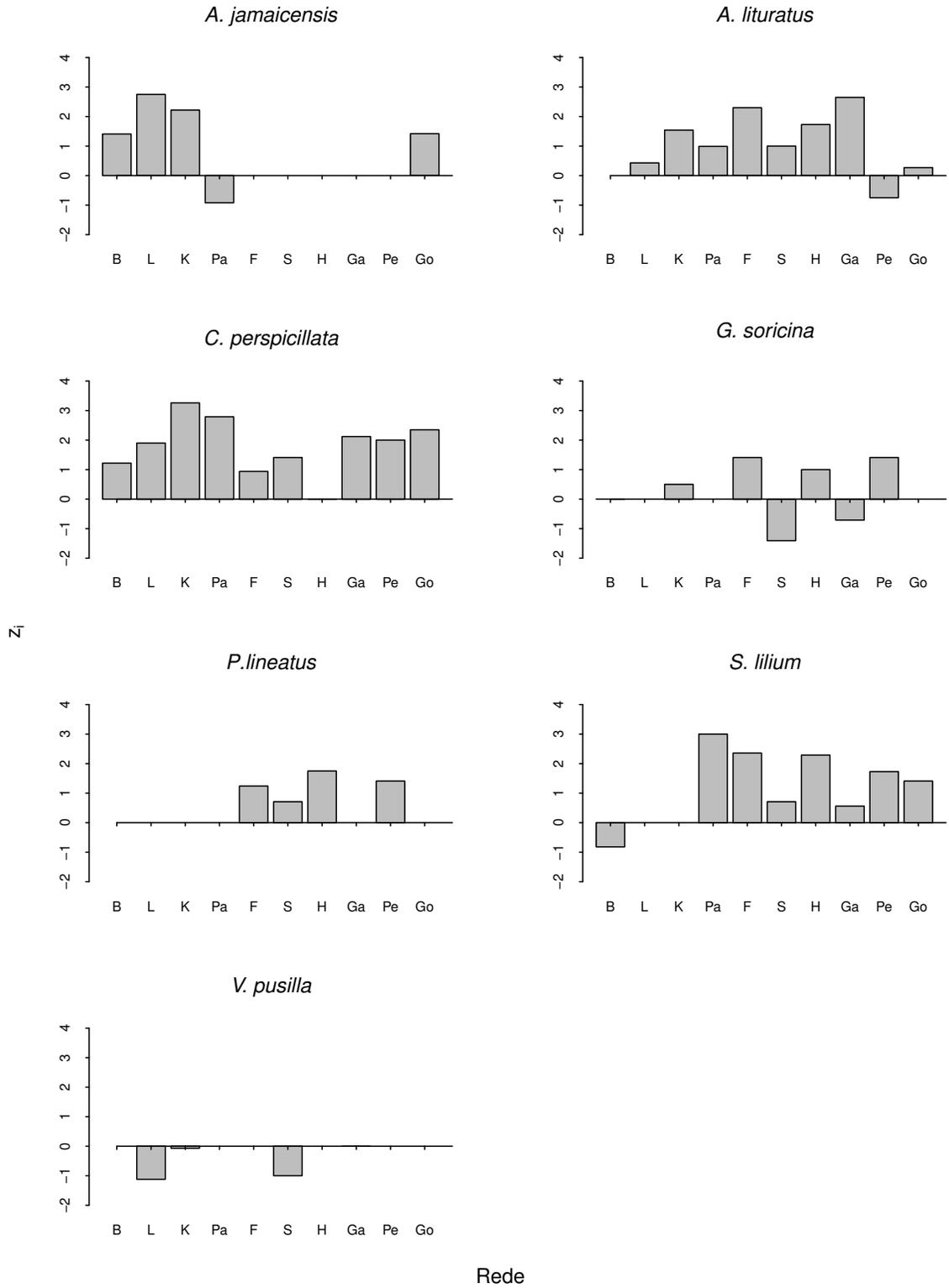


Figura 10: Distribuição do grau padronizado dentro do módulo das espécies conforme as redes. As redes estão identificadas por suas iniciais: B = Bonaccorso, L = Lopez, K = Kalko, Pa = Passos, F = Faria, S = Silveira, H = Hayashi, Ga = Garcia, Pe = Pedro, Go = Gorchov.

## *Conservação de nicho das interações e relações entre as características das espécies focais*

As características das espécies focais não apresentaram sinal filogenético significativo para nenhum dos modelos de comprimento de ramos estudados (Tabela 4). Desta forma, a história compartilhada das espécies focais parece não explicar as variações nos seus padrões de interação.

Tabela 4: Valores da estatística  $K$  de sinal filogenético das características médias para espécies focais de morcegos para os modelos Constante e Grafen.

Característica	Constante	Grafen
$\langle k'_{rel,i} \rangle$	0,62	0,52
$\langle NODF'_{rel,i} \rangle$	0,76	0,58
$\langle z_i \rangle$	0,46	0,38
$\langle c'_i \rangle$	0,39	0,30

\*\*\*  $p < 0,00001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,5$ ; ·  $p < 0,1$

Como todas as características das espécies focais não apresentaram sinal filogenético, não foi necessário controlar as relações entre as características por meio da história compartilhada entre as espécies. Desta forma, executei as regressões lineares das média de todas as características ( $\langle NODF'_{rel,i} \rangle$ ,  $\langle z_i \rangle$  e  $\langle c'_i \rangle$ ) em relação ao grau relativo médio ( $\langle k'_{rel,i} \rangle$ ). Em todos os casos a regressão foi significativa ( $p < 0,05$ ) e positiva ( $b_{NODF} = 2,00$ ;  $b_{z_i} = 0,58$ ;  $b_{c_i} = 0,86$ ) (Figura 11). Desta forma, quanto maior o grau de generalismo da espécie focal, maior sua contribuição para o aninhamento ( $NODF'_{rel,i}$ ). Esta relação positiva com o grau da espécie também se confirma para as características relativas ao seu papel em relação aos módulos da rede ( $z_i$  e  $c'_i$ ). Além disso, é possível notar que as espécies focais são consistentes quanto ao seus graus de generalismo em relação aos das outras espécies da rede. Assim, por meio da característica de grau de generalismo, há a formação de dois grupos de espécies dentre as principais. As espécies *V. pusilla* e *G. soricina* apresentaram valores médios baixos de todas as características. De fato, *G. soricina* é uma espécie que incorpora frutos em sua dieta de forma complementar, já que é essencialmente nectarívora. As espécies frugívoras *C. perspicillata* e *S. lilium* se destacam entre as espécies focais por apresentarem maior valor médio de grau relativo. No entanto, para a característica de contribuição para o aninhamento, ambas as espécies variaram em seus valores em relação à média das outras espécies de morcego das redes. Além disso, os valores de contribuição para *C. perspicillata* e *S. lilium* foram de baixa magnitude em relação às outras três características.

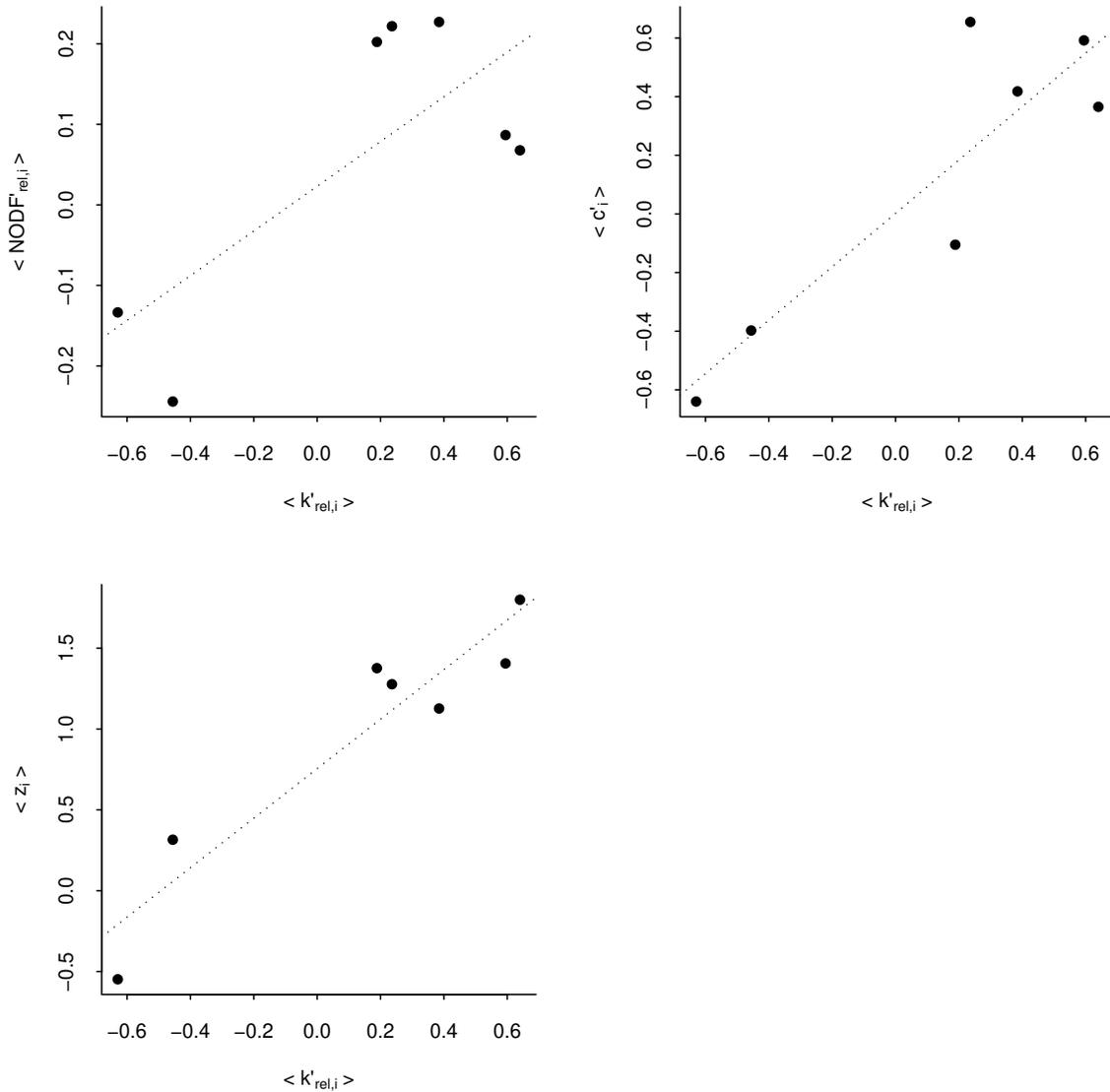


Figura 11: Relação entre a média das métricas para as espécies focais com seus respectivos graus relativos médios. Para  $\langle NODF'_{rel,i} \rangle$ :  $y = 0,02 + 2x$ ;  $F=6,21$ ;  $r^2=0,46$ ;  $p=0,05$ . Para  $\langle z_i \rangle$ :  $y = -0,42 + 0,58x$ ;  $F=39,56$ ;  $r^2=0,86$ ;  $p=0,001$ . Para  $\langle c'_i \rangle$ :  $y = 0,03 + 0,86x$ ;  $F=18,58$ ;  $r^2=0,75$ ;  $p=0,008$ .

### ***Variação geográfica nas interações***

A hipótese da conservação de nicho no padrão de interação das espécies focais estudadas foi parcialmente corroborada. As espécies focais variam no seu padrão de interação por meio das características relativas ao grau de generalismo ( $k'_{rel,i}$ ) e ao papel das espécies em relação aos módulos da rede ( $z_i$  e  $c'_i$ ) (Tabela 5). Este resultado indica que existe conservação nos valores de  $k'_{rel,i}$ ,  $c'_i$ ,  $z_i$  conforme a espécie. No entanto, a contribuição para o aninhamento não apresentou resultado significativo, indicando que a variação dessa característica não pode ser

atribuída à identidade das espécies (Tabela 5). Portanto a contribuição para o aninhamento parece ser a única característica cuja a variação geográfica dentro da espécie é tão grande quanto entre espécies. A análise *a posteriori* dos dados de variação das características dentro e entre espécies mostra a formação de grupos dentre as espécies focais conforme as similaridade nas métricas (Tabela 6).

Tabela 5: Valores do teste de ANOVA para as características estudadas conforme a identidade das espécies focais.

Característica	F	p
$\langle k'_{rel,i} \rangle$	2,98	0,02
$\langle NODF'_{rel,i} \rangle$	1,73	0,14
$\langle z_i \rangle$	3,23	0,01
$\langle c'_i \rangle$	2,87	0,02

g.l.=6 para todas as características

Tabela 6: Grupos de espécies por similaridade de características. A.j. = *Artibeus jamaicensis*; A.l. = *Artibeus lituratus*; C.p. = *Carollia perspicillata*; G.s. = *Glossophaga soricina*; P.l. = *Platyrrhinus lineatus*; S.l. = *Sturnira lilium*; V.p. = *Vampyressa pusilla*.

Espécie	$k'_{rel,i}$	Espécie	$z_i$	Espécie	$c'_i$
C.p.	A	P.l.	A	C.p.	A
S.l.	A	S.l.	A	S.l.	A B
A.l.	A	A.l.	A	A.j.	A B
P.l.	A	C.p.	A	P.l.	A B
A.j.	A B	A.j.	A B	A.l.	A B
G.s.	B	G.s.	B	G.s.	B C
V.p.	B	V.p.	B	V.p.	C

Em geral, a análise *a posteriori* dos dados de variação das características dentro e entre espécies mostra a formação de três grupos. Entre os três grupos. Por exemplo, é possível notar que *V. pusilla* e *G. soricina* predominam no grupo com valores baixos das características. Já a composição de espécies do grupo com valores altos varia conforme a característica. As espécies *C. perspicillata*, *S. lilium* e *P. lineatus* apresentam os maiores valores de  $k'_{rel,i}$ ,  $c'_i$ ,  $z_i$ . Desta forma, *C. perspicillata*, *S. lilium* e *P. lineatus* pertencem ao grupo de valores altos para essas três características. A espécie *A. jamaicensis* possui valores intermediários para as características de  $k'_{rel,i}$ ,  $c'_i$ ,  $z_i$ .

Gradientess foram observadas para o papel de algumas espécies em relação aos módulos. Houve uma correlação positiva de  $z_i$  e  $c_i$  com a distância geográfica nas espécies *S. lilium* ( $c'_i$  e  $z_i$ ), *G. soricina* ( $c'_i$ ) e *A. jamaicensis* ( $z_i$ ) (Tabela 7), indicando que quanto maior a

distância geográfica entre populações dessas espécies, mais diferentes são as populações dessas espécies de morcegos com relação a essas três características. O grau relativo apresentou correlação positiva com a distância geográfica apenas na espécie *C. perspicillata*, indicando que populações próximas geograficamente apresentam graus de generalismo semelhantes (Tabela 7). O aninhamento não apresentou correlação com a distância geográfica para nenhuma espécie (Tabela 7) e sua variação também não pôde ser explicada pela identidade das espécies (Tabela 5), indicando que essa característica está organizada em mosaicos no espaço nas espécies focais.

Tabela 7: Resultados do teste de Mantel das características das espécies focais em relação à distância geográfica.

Espécie	$k'_{rel,i}$		$NODF'_{rel,i}$		$c'_i$		$z_i$	
	r-Mantel	p	r-Mantel	p	r-Mantel	p	r-Mantel	p
<i>A. jamaicensis</i>	0,11	0,37	-0,35	0,84	0,41	0,38	<b>0,82</b>	<b>0,08</b>
<i>A. lituratus</i>	-0,14	0,76	-0,17	0,86	-0,21	0,77	-0,10	0,65
<i>C. perspicillata</i>	<b>0,27</b>	<b>0,07</b>	0,01	0,42	-0,11	0,72	-0,11	0,69
<i>G. soricina</i>	0,33	0,15	-0,26	1,00	<b>0,50</b>	<b>0,02</b>	-0,21	0,86
<i>P. lineatus</i>	0,42	0,17	-0,1	0,48	0,40	0,32	-0,48	0,76
<i>S. lilium</i>	0,26	0,10	-0,21	0,86	<b>0,63</b>	<b>0,03</b>	<b>0,46</b>	<b>0,06</b>
<i>V. pusilla</i>	-0,06	0,92	0,42	0,09	0,71	0,17	0,23	0,32

## 4 Discussão

As redes de interação entre morcegos frugívoros e plantas apresentaram aninhadas, porém não modulares. Desta forma, as redes de dispersão de sementes por morcegos corroboram o padrão geral de aninhamento encontrado em outras redes de mutualismos, como por exemplo entre polinizadores e plantas, entre formigas e plantas com nectário extra-floral e entre limpadores e seus clientes de ambientes recifais (Waser & Ollerton 2006, Guimarães et al. 2006; 2007b), e apresentam maior aninhamento do que o observado em mutualismos simbióticos (Guimarães et al. 2007a). Em redes de dispersores de sementes e plantas ainda são raros os trabalhos que mediram a modularidade (Mello et al. 2011a;b). Porém, o baixo grau de modularidade observado nas redes estudadas neste trabalho é similar ao encontrado em redes de polinização com baixa riqueza de espécies (Olesen et al. 2007) e contrasta com os padrões observados para interações mutualísticas como entre formigas simbióticas e suas plantas mirmecófitas (Fonseca & Ganade 1996, Guimarães et al. 2007a), que são altamente modulares. Desta forma, as redes de morcegos e plantas não estão organizadas em módulos, mas de tal forma que as espécies generalistas interagem com as espécies especialistas e também com outras espécies generalistas, e as interações entre as espécies especialistas são raras (Bascompte et al. 2003). Este padrão pode ser consequência da abundância relativa das espécies (Lewinsohn et al. 2006, Krishna et al. 2008) ou até mesmo das interações que são proibidas entre alguns pares de espécies (Jordano et al. 2003, Krishna et al. 2008), como por exemplo entre frutos muito duros e morcegos com baixa força de mordida. Uma implicação direta do padrão de interação aninhado é que as redes de morcegos frugívoros e plantas devem ser robustas em relação à extinção de espécies (Memmott et al. 2004, Fortuna & Bascompte 2006) e devem permitir uma maior coexistência de espécies por meio da redução da competição interespecífica (Bastolla et al. 2009).

As análises efetuadas neste trabalho indicam que a história compartilhada influencia nos padrões de interações das espécies de morcegos que ocorreram nas redes estudadas, no entanto, espécies aparentadas não tenderam a apresentar padrões similares de interação. Este resultado contraria o fato de que, em outras redes, a relação filogenética entre as espécies permite prever o número de interações de uma dada espécie e quais seus parceiros mutualísticos (Rezende et al. 2007b). Ainda assim, em morcegos frugívoros a identidade dos parceiros mutualísticos parece ser um importante para as interações desses animais, pois parece existir

uma forte relação entre os gêneros de animais e de planta cujos frutos são consumidos (Lobova et al. 2009). Por exemplo, espécies de *Artibeus* em geral comem frutos de *Ficus* com mais frequência, espécies de *Carollia* se alimentam em geral de frutos de *Piper* e espécies de *Sturnira* são grandes consumidoras de frutos de *Solanum* (Lobova et al. 2009). Esta forte relação entre gêneros de morcegos e plantas apontam para a conservação filogenética na dieta desses animais e, conseqüentemente, nos padrões de interação. De fato, nossos resultados apontam para a existência de conservação nos padrões de interação das espécies. Isso implica que as espécies de morcegos frugívoros variam pouco nos seus padrões de interação ao longo da geografia.

Controlando o efeito da história compartilhada, quanto mais generalistas as espécies são, maior é a contribuição ao aninhamento e mais centrais elas são nos módulos e na rede. Este resultado é esperado para o papel das espécies em relação aos módulos, já que espécies especialistas devem estabelecer poucas interações dentro e entre módulos e espécies generalistas devem estabelecer muitas interações dentro e/ou entre módulos (Olesen et al. 2007). No entanto a relação positiva entre o grau de especialização da espécie e sua contribuição ao aninhamento não é esperada, já que, por exemplo, uma espécie especialista pode contribuir muito para o aninhamento se estabelecer interações com subconjuntos das interações que espécies mais generalistas que ela estabelecem. Isso pode ocorrer caso morcegos especialistas se utilizem de poucos frutos esporadicamente e não dependam exclusivamente deles. De fato, pouco da variação da contribuição das espécies para o aninhamento pôde ser explicada pelo grau de especialização.

A história compartilhada pode ser um estruturador da variação das características de pequenos grupos das espécies de morcegos. É possível notar que a subfamília mais basal (Phyllostominae), entre as quais pertencem *Micronycteris hirsuta*, *Lampronnycteris brachyotis* e *Trinycteris nicefori*, contém as espécies com menores valores para as características. Baixo grau de generalismo, pouca contribuição para o aninhamento e posição periférica na rede podem ser explicado pelo fato de as espécies de Phyllostominae serem essencialmente insetívoras, que é a condição mais ancestral para morcegos da família Phyllostomidae (Wetterer et al. 2000). Por não serem espécies primariamente frugívoras, mas que complementam sua dieta com frutos ou que se alimentam de frutos esporadicamente (McNab 2003), é esperado que o número de interações dessas espécies seja menor que a média de outras espécies,

que são predominantemente frugívoros (Jordano 2000, Giannini & Kalko 2004; 2005). Além disso, as espécies da subfamília Phyllostominae devem se alimentar de frutos somente quando necessitam ou quando os frutos estão disponíveis. Portanto, morcegos da subfamília Phyllostominae não necessariamente interagem de acordo com o esperado pelo padrão aninhado, isto é, consumindo frutos também consumidos por morcegos generalistas. Como consequência do pequeno número de interações que estes morcegos estabelecem e por não contribuírem para o aninhamento, essas espécies devem ser mais periféricas nas redes em que ocorrem, o que justifica seus baixos valores de características relativas ao seu papel nos módulos (Olesen et al. 2007). Com estes resultados, este trabalho destaca a importância de se considerar não só a história compartilhada como um importante estruturador dos padrões de interações de espécies em redes (Rezende et al. 2007a;b), mas também a identidade dos parceiros mutualísticos e a conservação de nicho dentro de espécies ao longo da geografia.

As espécies essencialmente frugívoras, em especial aquelas pertencentes às subfamílias Carollinae e Stenodermatinae, apresentaram um grande número de interações, quando não são especializadas no consumo de um certo tipo de fruto, ou poucas interações, quando são especializadas em consumir certos tipos de frutos. De fato, as espécies de *Carollia* (Carollinae) apresentam um grande número de interações, assim como as espécies de *Artibeus* (Stenodermatinae), exceto *Artibeus obscurus* que apresentou baixos valores de grau. Essas espécies, essencialmente frugívoras, contribuem bastante para o aninhamento. Quando generalistas, elas devem interagir com a maioria das espécies do conjunto de plantas, sobrepondo suas interações com todas as demais espécies na maior parte das vezes. Quando especialista, uma espécie essencialmente frugívora deve interagir em grande intensidade com espécies de plantas abundantes e também consumidas por outras espécies de frugívoros mais generalistas. Esses dois fatores (intensidade e abundância) são suficientes para reproduzir parcialmente o padrão aninhado em redes mutualísticas de plantas e dispersores de sementes (Krishna et al. 2008). Desta forma, a interação de espécies essencialmente frugívoras especialistas deve ocorrer com plantas abundantes que outros morcegos também consomem, sendo então plantas generalistas. Essa forma de interação assimétrica contribui bastante para o aninhamento da rede. A caracterização da contribuição de uma espécie para o padrão aninhado de uma rede permite explorar como é que suas interações ocorrem na rede e quais são as consequências para a espécie quando ocorrem perturbações (por exemplo, extinções) na rede (Srinivasan

et al. 2007). Uma espécie especialista que contribua pouco para o aninhamento pode ser extinta com a extinção de seu parceiro, já que suas interações dependem de poucas espécies também especialistas, que são mais sujeitas à extinção por perturbações na rede.

Dado o grau de especialização e a contribuição para o aninhamento das espécies de morcegos essencialmente frugívoros, estes animais podem ser periféricos na rede (como *Chiroderma doriae* (Stenodermatinae)), conectores de módulos (como *Vampyrodes caraccioli* (Stenodermatinae)), centros de módulos (como *Sturnira tildae* (Stenodermatinae)) ou centros de redes (como *Artibeus fimbriatus*). No entanto, algumas exceções são notadas, como por exemplo, *Centurio senex* (Stenodermatinae) que apresentou-se como uma espécie extremamente especialista consumindo apenas frutos de *Guettarda foliacea*, com baixa contribuição ao aninhamento e periférica na rede, o que não se esperaria de uma espécie essencialmente frugívora. Isso poderia ser explicado, por exemplo, caso os poucos frutos que essa espécie consome apresentem características que reduzam a probabilidade de outras espécies de morcego consumi-los.

Investigando apenas as espécies que ocorrem com maior frequência entre as redes estudadas, percebemos que ainda é mantida a relação positiva da contribuição ao aninhamento e do papel das espécies quanto à modularidade com o grau de especialização. As características das espécies focais não foram explicadas pela história compartilhada. No entanto, as características de grau relativo e de papel das espécies em relação aos módulos das espécies focais foram pouco variáveis no nível de espécie, indicando conservação de nicho dessas características. Adicionalmente, para algumas das espécies focais (*A. jamaicensis*, *C. perspicillata*, *G. soricina* e *S. liliium*), essas mesmas características se apresentaram na forma de gradiente em relação à distância geográfica. A característica de contribuição para o aninhamento foi a única cuja variação entre as espécies focais não superou a variação dentro das espécies. A contribuição para o aninhamento também foi a única característica que não apresentou correlação com a distância geográfica em nenhuma espécie, indicando uma estruturação geográfica em mosaicos. Desta forma, podemos notar que o padrão de interação das espécies varia ao longo da geografia, seja em forma de gradiente ou de mosaicos, ainda que esses padrões sejam conservados nas espécies. A variação filogenética e a conservação de nicho são premissas da teoria do mosaico geográfico (Thompson 2005). Essa teoria prevê que, apesar de interações serem asseguradas pela conservação filogenética ao longo do tempo, as espécies

que interagem em diferentes locais coevoluem nas diferentes populações de forma distinta, gerando variação geográfica (Thompson 2005).

Pelo fato de as espécies se distinguirem quanto ao grau de especialização e pelo papel em relação à modularidade, identificamos a formação de grupos em relação às médias dessas características. As espécies *G. soricina* e *V. pusilla* são espécies especialistas e periféricas. Ambas contribuem pouco para o aninhamento. Isso pode ser explicado pelo fato de *G. soricina* ser uma espécie nectarívora, o que não implica que quando necessita ou quando os frutos estão disponíveis, ela consuma conforme se espera pelo padrão aninhado da rede. E *V. pusilla* ser uma espécie frugívora especializada em figos, que não são frutos fáceis de serem consumidos devido à sua dureza e tamanho (Dumont 2003). As espécies mais generalistas que formam um outro grupo foram *C. perspicillata*, *S. lilium*, *P. lineatus* e *A. lituratus*. Dessas espécies, podemos destacar *C. perspicillata* e *S. lilium* como generalistas que dependem de uma maior diversidade de frutos, no entanto sendo consumidores preferenciais de frutos dos gêneros *Piper* e *Solanum* respectivamente (Lobova et al. 2009). Essa especialização em gênero faria com que essas espécies consumissem várias espécies de frutos, porém não todas as espécies, e também não aquelas que os outros morcegos também consomem. Essa poderia ser a explicação para o fato de *C. perspicillata* e *S. lilium* contribuírem pouco para o aninhamento. Já as espécies de *A. lituratus*, *A. jamaicensis* e *P. lineatus* são morcegos mais generalistas. Isso implicou em contribuírem mais para o aninhamento. A espécie *C. perspicillata* entre as espécies focais é aquela que pode ser considerada um centro da rede, tendo importância ecológica e evolutiva sobre as demais espécies da rede toda (Guimarães et al. 2007a, Jordano et al. 2003). As espécies *P. lineatus*, *S. lilium* e *A. lituratus* seriam as espécies mais centrais dentro dos módulos entre as espécies focais, sendo que sua importância ecológica e evolutiva se restringe aos módulos que pertencem (Olesen et al. 2007). A espécie *A. jamaicensis* estaria entre uma espécie conectora e periférica na rede, permitindo-a influenciar pouco as outras espécies.

Apesar da consistência nos padrões de interação das espécies, há variação do grau de especialização, da contribuição para o aninhamento e do papel das espécies em relação aos módulos ao longo das comunidades. Os resultados apontam que as características em algumas das espécies focais se apresentam em um gradiente (*A. jamaicensis*, *C. perspicillata*, *G. soricina* e *S. lilium*) ou mosaico (todas as espécies em relação à contribuição para o aninha-

mento), apesar de as características médias serem conservadas no nível de espécie. Desta forma, apesar da variação ao longo do espaço não ser suficiente para eliminar a conservação nos padrões de interação, características conservada no nível de espécie apresentam algum grau de variação geográfica organizada em gradientes ou mosaicos.

Deste modo, tanto a restrição filogenética para evolução de características de interação, como influências externas aos indivíduos, seriam fatores importantes para explicar a variação do grau relativo e do papel das espécies em relação aos módulos de morcegos frugívoros que ocorrem em redes de interações mutualísticas. A característica de contribuição para o aninhamento parece ser explicada apenas pelas influências externas, tais como a existência de competidores ou ainda condições abióticas que determinam presença e abundância de certos morcegos e plantas, resultando em mosaicos de populações com diferentes valores de contribuição. Com este estudo, aponto que não só a conservação de nicho ou a restrição filogenética são estruturadores dos padrões de interações das espécies em rede de mutualismos entre dispersores de sementes e plantas. O cenário ecológico local da espécie, formada pelos parceiros potenciais que encontra e também pelas condições abióticas locais, pode ser importante estruturador dos padrões de interações das espécies.

Com os resultados de conservação dos padrões de interação das espécies nas redes, um próximo passo seria entender quais as características biológicas que são conservadas e influenciam no grau de especialização e no papel das espécies em relação à modularidade para que os padrões de interação das espécies pouco se alterem ao longo da geografia. Por exemplo, a abundância das espécies ou ainda características nutricionais de frutos explicariam a conservação dos padrões de interação não só em uma rede, mas ao longo da geografia? O resultado apresentado da relação positiva entre o grau de especialização e a contribuição ao aninhamento poderia ser explicado de que maneira? Um passo importante seria entender por qual motivo espécies especialistas de morcegos dispersores de sementes não contribuem muito para o aninhamento. Um terceiro ponto a ser aprofundado seria entender quais características do ambiente ou mesmo das espécies que explicam porque algumas espécies possuem o número de interações e o papel em relação aos módulos em forma de um gradiente. Por quais motivos redes mais próximas no espaço teriam uma mesma espécie com pouca variação no seu grau de especialização, enquanto redes mais distantes teriam essa mesma espécie com graus de especialização muito diferenciados? Talvez os parceiros ou condições abióticas sejam

muito distintos em redes muito distantes, resultando em padrões de interação em forma de gradiente (Thompson 2005).

## Referências

- Albert, R. & Barabási, A. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1):47–97.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P., Loyola, R. & Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8):1227–1239.
- Barrat, A., Barthélemy, M., Pastor-Satorras, R. & Vespignani, A. 2004. The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(11):3747–3752.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1):567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16):9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772):431–433.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B. & Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241):1018–1020.
- Beattie, A. J. & Hughes, L. 2002. *Ant-plant interactions*. In: Herrera, C. M. & Pellmyr, O. (eds.). *Plant-animal interactions : an evolutionary approach*. Blackwell Science. pp. 211–235.
- Blomberg, S. P., Garland, T. & Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4):717–745.
- Bronstein, J. L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology*, 69(1):31–51.
- Cazetta, E., Schaefer, H. & Galetti, M. 2009. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evolutionary Ecology*, 23(2):233–244.
- Chapela, I., Rehner, S., Schultz, T. & Mueller, U. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science*, 266(5191):1691–1694.
- Cook, J. & Rasplus, J. Y. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5):241–248.
- Diaz-Castelazo, C., Guimarães Jr, P., Jordano, P., Thompson, J., Marquis, R. & Rico-Gray, V. 2010. Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology*, 91(3):793–801.

- Douglas, A. E. 2009. The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*, 23(1):38–47.
- Dumont, E. R. 2003. *Bats and fruit: an ecomorphological approach*. In: Kunz, T. H. & Fenton, M. B. (eds.). *Bat ecology*. The University of Chicago, Chicago. pp. 398–429.
- Elton, C. 2001. *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and comparative method. *The American Naturalist*, 125(1):1–15.
- Fenster, C. B. 1991. Selection on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica*, 23(1):98–101.
- Fleming, T. H., Breitwisch, R. & Whitesides, G. H. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1):91–109.
- Fonseca, C. R. & Ganade, G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65(3):339–347.
- Fortuna, M. A. & Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9(3):281–286.
- Futuyma, D. J. & Mitter, C. 1996. Insect-plant interactions: the evolution of component communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351(1345):1361–1366.
- Galindo-Gonzalez, J., Guevara, S. & Sosa, V. J. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14(6):1693–1703.
- Garland, T., Harvey, H. & Ives, R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41(1):18–32.
- Gaume, L., McKey, D. & Terrin, S. 1998. Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1396):569–575.
- Giannini, N. P. & Kalko, E. K. V. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105(2):209–220.
- Giannini, N. P. & Kalko, E. K. V. 2005. The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island, Panama, revisited. *Acta Chiropterologica*, 7(1):131–146.
- Gomulkiewicz, R., Nuismer, S. L. & Thompson, J. N. 2003. Coevolution in variable mutualisms. *American Naturalist*, 162(4 Suppl):S80–93.
- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, 326(1233):119–157.
- Guimarães, P. R. & Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21(10):1512–1513.

- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., dos Reis, S. F. & Thompson, J. N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of The Royal Society B*, 273 (1597):2041–2047.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Izzo, T. J., dos Reis, S. F. & Thompson, J. N. 2007a. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current biology*, 17(20):1797–1803.
- Guimarães, P. R., Sazima, C., Reis, S. F. D. & Sazima, I. 2007b. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters*, 3(1):51–54.
- Guimerà, R. & Amaral, L. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028):895–900.
- Harary, F. 1969. *Graph theory*. Addison Wesley Longman Publishing Co, Reading, MA.
- Heijden, M., Klironomos, J., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396(6706):69–72.
- Jones, K. E., Purvis, A., MacLarnon, A., Bininda-Emonds, O. R. P. & Simmons, N. B. 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Reviews*, 77(2): 223–259.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129(5):657–677.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist*, 145(2): 163–191.
- Jordano, P. 2000. *Fruits and frugivory*. In: Fernner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2a. edição. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford. pp. 125–166.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1):69–81.
- Kembel, S., Cowan, P., Helmus, M., Cornwell, W., Morlon, H., Ackerly, D., Blomberg, S. & Webb, C. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26:1463–1464.
- Kersch, M. F. & Fonseca, C. R. 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an animal-plant mutualism. *Ecology*, 86(8):2117–2126.
- Krishna, A., Guimarães Jr, P., Jordano, P. & Bascompte, J. 2008. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, 117(11):1609–1618.
- Leather, T. & Cook, J. 2008. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6):1597–1608.

- Lewinsohn, T. M., Prado, P. I., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. M. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1):174–184.
- Lobova, T., Geiselman, C. & Mori, S. 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. Memoirs of the New York Botanical Garden. New York Botanical Garden.
- Marshall, P. & Schuttenberg, H. 2006. *A reef manager's guide to coral bleaching*. Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville.
- Martin, M. M., Jones, C. G. & Bernays, E. A. 1991. The evolution of cellulose digestion in insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 333(1267): 281–288.
- May, R. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238(5364):413–414.
- McNab, B. 2003. Standard energetics of phyllostomid bats: the inadequacies of phylogenetic-contrast analyses. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 135(3):357–368.
- Mello, M., Marquitti, F., Guimarães Jr., P., Kalko, E., Jordano, P. & Aguiar, M. 2011a. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLOS One*, no prelo.
- Mello, M., Marquitti, F., Guimarães Jr., P., Kalko, E., Jordano, P. & Aguiar, M. 2011b. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 2<sup>a</sup> revisão.
- Memmott, J., Waser, N. & Price, M. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271 (1557):2605.
- Moran, N. 2002. The ubiquitous and varied role of infection in the lives of animals and plants. *American Naturalist*, 160(4):1–8.
- Muchhala, N. 2006. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. *Nature*, 444(7120):701–702.
- Mueller, U., Rehner, S. & Schultz, T. 1998. The evolution of agriculture in ants. *Science*, 281(5385):2034–2038.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7):278–285.
- Newman, M. & Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical review E*, 69(2):26113.
- Nuismer, S. L., Thompson, J. N. & Gomulkiewicz, R. 2000. Coevolutionary clines across selection mosaics. *Evolution*, 54(4):1102–1115.
- Olesen, J. M. & Jordano, P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9):2416–2424.

- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50):19891–19896.
- Ollerton, J. 2006. “Biological barter”: patterns of specialization compared across different mutualisms. In: Waser, N. M. & Ollerton, J. (eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University Of Chicago Press, Chicago. pp. 411–435.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20:289–290.
- Pellmyr, O. 2002. *Pollination by animals*. In: Herrera, C. M. & Pellmyr, O. (eds.). *Plant-animal interactions : an evolutionary approach*. Blackwell Science. pp. 211–235.
- R Development Core Team. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010. ISBN 3-900051-07-0.
- Rezende, E., Jordano, P. & Bascompte, J. 2007a. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*, 116(11):1919–1929.
- Rezende, E. L., Lavabre, J. E., Guimarães, P. R., Jordano, P. & Bascompte, J. 2007b. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448(7156):925–928.
- Schemske, D. W. & Bradshaw, H. D. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(21):11910–11915.
- Srinivasan, U. T., Dunne, J. A., Harte, J. & Martinez, N. D. 2007. Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology*, 88(3):671–682.
- Strogatz, S. H. 2001. Exploring complex networks. *Nature*, 410(6825):268–276.
- The MathWorks Inc. 2007. *MATLAB version 7.4.084 (R2007a)*. Natick, Massachusetts.
- Thompson, J. & Cunningham, B. 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, 417(6890):735–738.
- Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Tschapka, M. 2005. Reproduction of the Bat *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican Rain Forest During Frugivorous and Nectarivorous Periods1. *Biotropica*, 37(3):409–415.
- Van der Heijden, M., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I. 1998. Different arbuscular mycorrhizal fungal. *Ecology*, 79(6):2082–2091.
- Waser, N. M. & Ollerton, J. 2006. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University Of Chicago Press, Chicago.
- Wetterer, A., Rockman, M. & Simmons, N. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248:1–200.

Tabela A1: Lista de espécies de morcegos presentes nas redes estudadas e suas respectivas sub-famílias

<b>Espécie</b>	<b>Sub-família</b>
<i>Carollia brevicauda</i>	Carolliinae
<i>Carollia castanea</i>	Carolliinae
<i>Carollia perspicillata</i>	Carolliinae
<i>Carollia sowelli</i>	Carolliinae
<i>Carollia subrufa</i>	Carolliinae
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Carolliinae
<i>Glossophaga commissarisi</i>	Glossophaginae
<i>Glossophaga soricina</i>	Glossophaginae
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	Glossophaginae
<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	Phyllostominae
<i>Micronycteris hirsuta</i>	Phyllostominae
<i>Phylloderma stenops</i>	Phyllostominae
<i>Phyllostomus discolor</i>	Phyllostominae
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Phyllostominae
<i>Trinycteris nicefori</i>	Phyllostominae
<i>Artibeus fimbriatus</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus gnomus</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus lituratus</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus obscurus</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus phaeotis</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus planirostris</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus toltecus</i>	Stenodermatinae
<i>Artibeus watsoni</i>	Stenodermatinae
<i>Centurio senex</i>	Stenodermatinae
<i>Chiroderma doriae</i>	Stenodermatinae
<i>Chiroderma villosum</i>	Stenodermatinae
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Stenodermatinae
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Stenodermatinae
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	Stenodermatinae
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	Stenodermatinae
<i>Sturnira lilium</i>	Stenodermatinae
<i>Sturnira tildae</i>	Stenodermatinae
<i>Uroderma bilobatum</i>	Stenodermatinae
<i>Vampyressa nymphaea</i>	Stenodermatinae
<i>Vampyressa pusilla</i>	Stenodermatinae
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	Stenodermatinae

Tabela A2: Bonaccorso

	Brosimum alicastrum	Cecropia peltata	Ficus morazamiana	Ficus ovalis	Muntingia calabura	Piper amalago	Piper pseudo-fuliginum	Vismia baccifera
Artibeus jamaicensis	1	0	1	1	0	0	0	0
Artibeus phaeotis	0	0	0	1	1	0	0	0
Artibeus toltecus	1	0	0	1	1	1	0	0
Carollia perspicillata	0	1	0	1	1	1	1	1
Carollia subrufa	0	0	0	1	1	1	1	1
Glossophaga soricina	0	1	0	1	1	1	0	0
Sturnira lilium	0	0	0	1	1	0	0	0

Bonaccorso, F. J. & Gush, T. J. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 56(3):907–920.

Tabela A3: Faria

	Cecropia hololeuca	Cecropia pachystachya	Ficus cf insipida	Ficus enormis	Ficus luschnathiana	Ficus sp 1	Ficus sp 2	Maclura tinctoria	Muntingia calabura	Piper amalago	Piper arboreum	Piper sp2	Solanum granuloso-leprosum	Solanum inaequale	Polpa sp 1	Polpa sp 2	Semente
<i>Artibeus lituratus</i>	5	3	5	4	9	5	4	0	0	0	1	1	17	0	4	9	1
<i>Carollia perspicillata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	12	7	0	1	0	0
<i>Chiroderma doriae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Glossophaga soricina</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllostomus discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	0	3	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Sturnira lilium</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	22	2	1	0	0

Faria, D. M. 1997. Uso de recursos alimentares por morcegos filostomídeos fitófagos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Dissertação apresentada para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas “Zeferino Vaz”, Campinas, São Paulo.

Tabela A4: Garcia

	Carica papaya	Cecropia glaziovii	Ficus sp1	Ficus sp2	Ficus sp3	Miconia sp	Piper aduncum	Piper sp	Psidium sp1	Psidium sp2	Solanaceae sp1	Solanaceae sp2	Solanaceae sp3	Solanaceae sp4
Artibeus lituratus	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0
Carollia perspicillata	0	4	0	0	0	0	3	0	0	0	2	1	1	5
Glossophaga soricina	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Platyrrhinus recifinus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sturnira lilium	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2
Vampyressa pusilla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0

Garcia, Q. S., Rezende, J. L. & Aguiar, L. M. S. 2000. Seed dispersal by bats in a disturbed area of southeastern Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 48(1):125–128.

Tabela A5: Gorchov

	Araceae Unknown 1	Amaranthaceae (?)	Anthurium sp 1	Cecropia distachya	Cecropia ficifolia	Cecropia membranacea	Cecropia sciadophylla	Ficus sp 2	Ficus sp 3	Ficus sp1	Gurania acuminata	Guttiferae unknown 1	Passifloraceae unknown 1	Philodendron sp	Piper aduncum	Piper arboreum	Piper sp1.	Piper sp2	Piperaceae unknown 1	Piperaceae unknown 2	Pothomorphe peltata	Solanum sp	Solanum lanceolatum	Vismia angusta	Vismia macrophylla	Vismia sp	unknown 1
Artibeus gnomus	0	0	2	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0
Artibeus jamaicensis	0	0	1	2	12	0	1	4	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Artibeus lituratus	0	0	0	6	18	5	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0
Artibeus obscurus	0	0	0	0	19	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carollia brevicauda	9	1	2	2	17	1	0	2	0	0	1	0	2	2	51	8	2	5	4	1	6	1	4	80	11	1	0
Carollia castanea	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	18	6	1	1	1	0	0	0	1	9	3	0	0
Carollia perspicillata	4	9	3	4	29	2	2	3	0	1	0	1	4	1	127	17	1	9	2	2	1	1	13	152	35	1	0
Phyllostomus hastatus	0	0	1	49	5	32	10	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
Rhinophylla pumilio	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	3	0	0
Sturnira lilium	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Uroderma bilobatum	0	0	0	0	1	0	0	4	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0

Gorchov, D. L., Cornejo, F., Ascorra, C. F. & Jaramillo, M. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos*, 74(2):235–250.

Tabela A6: Hayashi

	Cecropia sp	Eriobotrya japonica	Ficus benjamina	Ficus retusa	Mangifera indica	Muntingia calabura	Piper amalago	Piper crassinervium	Piper gaudichaudianum	Piper sp	Solanum erianthum	Solanum paniculatum	Não identificado
<i>Artibeus lituratus</i>	7	1	3	2	2	0	0	0	0	0	2	0	3
<i>Carollia perspicillata</i>	0	0	0	0	0	0	0	12	2	0	0	0	0
<i>Chiroderma doriae</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glossophaga soricina</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	1	0	1	8	0	1	0	1	0	0	2	0	0
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sturnira lilium</i>	1	1	0	0	0	0	3	9	1	2	39	1	3

Hayashi, M. M. 1996. Morcegos frugívoros em duas áreas alteradas da fazenda Lageado, Botucatu, Estado de São Paulo. Dissertação apresentada para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, São Paulo.



Tabela A8: Lopez

	Anthurium sp.	Passiflora sp.	Philodendron sp.	Markea neuratha	Ficus cahuitensis	F. nymphaeifolia	F. pertusa	Piper aduncum	P. augustum	P. auritum	P. colonense	P. friedrichsthalii	P. glabratum	P. hispidum	P. multiplinervium	P. reticulatum	P. sancti-felicis	P. trigonum	P. sp.1	P. sp.2	P. "umbrella"	P. "aborted"	P. "bell"	Pothomorphe peltata	Senna fruticosa	Solanum arboreum	S. rugosum	Vismia panamensis	Annona sp.	Cecropia insignis	C. obtusifolia	Clarisia mexicana	Ficus insipida	F. maxima	F. popenoei	Hernandia didymantha
Artibeus jamaicensis	0	0	0	0	32	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	23	1	16	1	1	3
Artibeus lituratus	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	1	0	0	0
Carollia sowelli	3	0	14	5	0	0	0	2	5	58	13	2	7	0	21	0	43	5	0	1	0	3	2	1	1	2	19	25	0	0	0	0	0	0	0	0
Carollia castanea	0	0	2	0	0	0	0	2	1	2	12	17	29	0	64	3	69	9	4	0	1	3	5	1	1	2	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Carollia perspicillata	0	1	3	2	0	0	0	1	1	29	2	9	6	1	33	3	17	0	0	0	0	0	1	0	5	2	15	21	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiroderma villosum	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Dermanura spp.	0	0	1	1	1	0	1	0	0	19	6	0	5	0	1	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	16	0	0	0	2	0
Glossophaga commissarisi	0	0	1	5	0	0	0	0	0	14	1	1	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	25	0	8	1	0	0	0	0	0
Hylonycteris underwoodi	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Phyloderma stenops	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Uroderma bilobatum	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Vampyressa nymphaea	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	5	0	0	0	3	0
Vampyressa pusilla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Platyrrhinus helleri	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	1	0	0	0	0

Lopez, J.E. & Vaughan, C. 2007. Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 55(1):301–313.

Tabela A9: Passos

	Philodendron apendiculatum	Cecropia glaziovii	Cecropia pachystachya	Curcubitaceae	Vismia sp	Ficus luschnathiana	Ficus sp	Piper aduncum	Piper dilatatum	Piper sp	Rubus brasiliensis	Aureliana sp	Solanum cinnamomeum	Solanum megalochiton	Solanum cf. paranaense	Solanum rufescens	Solanum sanctae-katharinae	Solanum scuticum	Solanum subsylvestris	Solanum swartzianum	Solanum variabile	Solanum sp	Vassobia breviflora	Familias indeterminadas	Polpa sem semente
Artibeus fimbriatus	0	5	3	1	0	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	4	4
Artibeus lituratus	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Artibeus jamaicensis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carollia perspicillata	0	0	0	0	0	0	0	2	5	2	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
Pygoderma bilabiatum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Sturnira lilium	1	1	0	2	1	0	1	0	0	4	1	1	1	0	2	1	3	1	3	3	3	15	11	1	8
Sturnira tildae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0

Passos, F. C., Silva, W. R., Pedro, W. A. & Bonin, M. R. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia: Chiroptera) no Parque Estadual de Intervales, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(3):511–517.

Tabela A10: Pedro

	Cecropia pachystachya	Copaifera langsdorffii	Ficus sp	Miconia albicans	Piper amalago	Piper arboreum	Piper gaudichaudianum	Piper spp	Solanum aff. inaequale	Solanum paniculatum	Solanum sp3	Polpa não identificada	Semente não identificada
<i>Artibeus lituratus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Artibeus planirostris</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Carollia perspicillata</i>	1	0	0	0	24	1	11	2	1	0	0	7	1
<i>Chiroderma doriae</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glossophaga soricina</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sturnira lilium</i>	1	2	1	0	5	2	1	1	4	2	4	6	4
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	14	0	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3

Pedro, W. A. 1992. Estrutura de uma taxonese de morcegos da Reserva do Panga (Uberlândia, MG), com ênfase nas relações tróficas em Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera). Dissertação apresentada para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas “Zeferino Vaz”, Campinas, São Paulo.

Tabela A11: Silveira

	Cecropia pachystachya	Familias indeterminadas	Ficus guarantica	Ficus spp.	Photomorpha umbellata	Piper aduncum	Solanum spp.
Artibeus lituratus	25	2	4	2	0	2	36
Carollia perspicillata	2	0	0	1	3	11	25
Glossophaga soricina	2	0	0	0	0	0	1
Platyrrhinus lineatus	5	0	4	1	0	0	19
Sturnira lilium	3	0	1	0	0	2	30
Vampyressa cf. pusilla	0	0	0	1	0	0	0

Silveira, M., Trevelin, L., Port-Carvalho, M., Godoi, S., Mandetta, E. N. & Cruz-Neto, A. P. 2011. Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) in a restored area in Southeast Brazil. *Acta Oecologica*, 37(1):31–36.