

JÉFERSON BUGONI

DESEMARANHANDO FATORES QUE ENREDAM A REDE DA  
VIDA: INTERAÇÕES PROIBIDAS *VS.* NEUTRALIDADE EM  
UMA REDE PLANTA–BEIJA-FLOR

CAMPINAS

2013



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**JÉFERSON BUGONI**

**“DESEMARANHANDO FATORES QUE ENREDAM A REDE DA  
VIDA: INTERAÇÕES PROIBIDAS VS. NEUTRALIDADE EM UMA  
REDE PLANTA-BEIJÁ-FLOR”**

|                                                                                                                                                                                |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Este exemplar corresponde à redação final<br>da tese defendida pelo(a) candidato (a)<br><u>Jéferson Bugoni</u><br><u>Marlies Sazima</u><br>e aprovada pela Comissão Julgadora. |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

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

Orientadora: Profa. Dra. Marlies Sazima

**CAMPINAS,**  
**2013**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR  
MARA JANAINA DE OLIVEIRA – CRB8/6972  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

B866d Bugoni, Jeferson, 1987-  
Desemaranhando fatores que enredam a rede da vida: interações proibidas vs. neutralidade em uma rede planta-beija-flor / Jeferson Bugoni. – Campinas, SP: [s.n.], 2013.

Orientador: Marlies Sazima.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Redes de interações. 2. Mata Atlântica. 3. Distribuição de abundância de espécies. 4. Fenologia. 5. Polinização. I. Sazima, Marlies, 1944-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em Inglês:** Disentangling the factor that structure the web of life: forbidden links vs. neutrality in a hummingbird-plant network

**Palavras-chave em Inglês:**

Interaction networks

Atlantic Forest

Species abundance distribution

Phenology

Pollination

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Marlies Sazima [Orientador]

Mário Almeida Neto

Wesley Rodrigues Silva

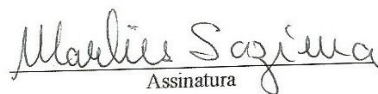
Data da defesa: 18-02-2013

Programa de Pós Graduação: Ecologia

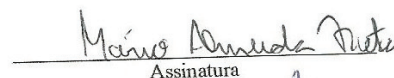
Campinas, 18 de fevereiro de 2013.

**BANCA EXAMINADORA**

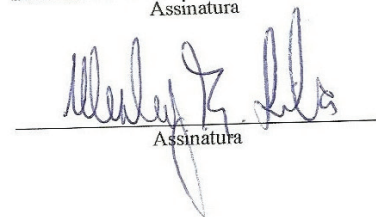
Profa. Dra. Marlies Sazima (Orientadora)

  
Assinatura

Prof. Dr. Mário Almeida Neto

  
Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

  
Assinatura

Profa. Dra. Silvana Buzato

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior

\_\_\_\_\_  
Assinatura

## RESUMO

Neutralidade, complementaridade nos fenótipos das espécies e restrições filogenéticas são alguns dos principais determinantes da estrutura das redes de interações entre espécies. Embora diversos padrões estruturais das redes tenham sido descritos, a importância relativa dos mecanismos que os geram permanece em discussão. Neste estudo, investigamos a importância relativa da abundância (neutralidade) e da complementaridade fenológica e morfológica (interações permitidas ou proibidas) na estruturação de uma rede de interações planta-beija-flor na Floresta Atlântica (SE Brasil). Encontramos que fenologia e morfologia juntas compõem o modelo que melhor prediz a frequência de interações entre pares de espécies, entretanto os modelos não foram capazes de prever acuradamente a maioria das métricas agregadoras de redes (aninhamento, conectância, equitabilidade e assimetria na força de interação). Em contraste com os estudos prévios, nossos resultados mostram que a importância das interações proibidas pode sobrepujar a importância da abundância na determinação de quais interações ocorrem na comunidade. Os estudos prévios podem ter subestimado a importância das interações proibidas em detrimento das abundâncias relativas (neutralidade) devido à insuficiência amostral. Adicionalmente, discutimos que as métricas de redes, ainda que sejam úteis para descrever padrões de interações em comunidades, podem ser pouco informativas sobre os mecanismos geradores da estrutura das redes de interações.

## **ABSTRACT**

*Neutrality and complementarity in the phenotypes of species as well as phylogenetic constraints are the main determinants of the structure of interaction networks. Although several structural patterns of the networks have been described, the relative importance of the mechanisms that generate them remains under discussion. In this study, we investigated the relative importance of abundance (neutrality) and phenological and morphological complementarity (forbidden links) in the structure of a plant-hummingbird network in the Atlantic Forest (SE Brazil). We found that the combination of phenological and morphological matches of interacting species represents the best model that predicts the frequency of interactions between pairs of species. Nevertheless, models were not able to accurately predict most of the network metrics - nestedness, connectance, interaction evenness and interaction asymmetry. In contrast to previous studies, our results highlight the importance of forbidden links that may overcome the importance of relative abundances (neutrality) in the structure of the interactions at the community level. Previous studies could have underestimated the importance of complementarity in the species phenotypes due to insufficient sampling effort, while neutrality was likely overestimated. Finally, although network metrics have been useful for describing network structures, we argue that these metrics can tell us little about the mechanisms that generate the structure of networks.*

## SUMÁRIO

|                                                                                             |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Dedicatória .....                                                                           | 4  |
| Agradecimentos .....                                                                        | 5  |
| Epígrafe .....                                                                              | 7  |
| INTRODUÇÃO .....                                                                            | 8  |
| MATERIAIS E MÉTODOS .....                                                                   | 10 |
| Área de estudo e coleta de dados .....                                                      | 10 |
| Floração e abundância das plantas polinizadas por beija-flores .....                        | 11 |
| Fenologia e abundâncias dos beija-flores .....                                              | 11 |
| Morfologia das flores .....                                                                 | 12 |
| Morfologia do aparelho bucal dos beija-flores .....                                         | 12 |
| Interações entre plantas e beija-flores .....                                               | 13 |
| Análise dos dados .....                                                                     | 13 |
| Estimando a suficiência amostral .....                                                      | 13 |
| Comparando matrizes através de modelos nulos .....                                          | 13 |
| Construindo as matrizes .....                                                               | 14 |
| RESULTADOS .....                                                                            | 17 |
| Abundância, fenologia e morfologia de flores e beija-flores .....                           | 17 |
| Rede de interações planta–beija-flor .....                                                  | 18 |
| Fatores estruturadores da rede e sua capacidade de predizer métricas de rede .....          | 18 |
| DISCUSSÃO .....                                                                             | 19 |
| O papel da neutralidade: por que a abundância foi pouco importante? .....                   | 19 |
| O papel das interações proibidas: por que fenologia e morfologia foram importantes? .....   | 21 |
| A imprevisibilidade das métricas descritoras da estrutura de redes e suas implicações ..... | 22 |
| CONCLUSÃO .....                                                                             | 22 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....                                                            | 23 |
| FIGURAS .....                                                                               | 28 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR .....                                                                  | 39 |

## **Dedicatória**

*Dedico este estudo aos corações afoitos que pulsam entre as flores e as flores que são a razão de pulsar de tais corações.*

## Agradecimentos

De forma alguma este estudo é um fruto exclusivo de meus esforços. Numerosas pessoas fizeram parte da minha história e influenciaram direta ou indiretamente o meu olhar sobre o meu trabalho e sobre a vida como um todo. Manifesto meu sincero agradecimento a todos eles, sobretudo aos que me acompanharam neste estudo.

Agradeço à minha orientadora Marlies Sazima pela humildade, carinho e profissionalismo com que trata seus orientados e colegas e, dessa forma, fez deste mestrado um período de aprendizado pessoal além de profissional. Agradeço especialmente por ter aceitado me orientar mesmo sem saber direito quem eu era e por todo o suporte psicológico e logístico que foram imprescindíveis durante estes dois anos.

À Mardiore Pinheiro por me incentivar a vir para a Unicamp e procurar a Marlies.

Ao professor Wesley Rodrigues Silva pelo primeiro aceite prévio de orientação que possibilitou que me candidatasse à seleção.

Ao Pietro pelas facilidades de transporte e auxílio que foram fundamentais na coleta dos dados e especialmente pelo companheirismo no campo, incentivo, discussões variadas e cerveja. Como diria o Seu Zé Pedro: “Eu gosto mesmo é da palavra ‘companheiro’. É assim: se eu preciso você me ajuda e se você precisa, eu te ajudo. Pena que nem todo mundo pensa assim”.

Aos colegas - André, Coquinho, Fernanda, Felipe, Lori, Mau, Pedro, Pietro e Vini pela amizade, discussões e almoços de domingo. Aos demais mundrungs, especialmente Gastão, Leo Ré, Tomate e a “filhote” Maraísa.

Ao Instituto Florestal pela autorização para a realização do estudo e pela estrutura mantida no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM).

A todos os funcionários do Núcleo Santa Virgínia do PESH - especialmente ao gestor João Paulo e aos que tive contato frequente: Francisca, Zaira, Luciano, Cristiano, Wyll, Abner, Wanderlei, Valdair, Luís, César, Fernando, Jonas e Celso - pelo incentivo e companheirismo.

Aos especialistas que identificaram as plantas: Maria das Graças Lapa Wanderley (Bromeliaceae), Cintia Kameyama (Acanthaceae), Andréa Onofre Araujo (Gesneriaceae), Milena Ventrichi Martins (*Inga sessilis*), Marcela Firens (*Mannetia chrysoderma* e *Psychotria eriocarpa*), Maria Fernanda Calió (*Macrocarpaea rubra*) e João Semir e Gustavo Shimizu que identificaram e/ou indicaram os especialistas da maioria das plantas.

Aos professores Luciano Cagnolo, Natasha Chacoff e Diego Vázquez e os colegas do curso de Redes de Interações Ecológicas em Córdoba, Argentina, especialmente María Soledad Tarantelli e Mónica Nime pelo auxílio nas análises, bem como críticas e sugestões.

Aos professores que participaram da pré-banca - Diego Vázquez, Mário Almeida-Neto e Wesley Silva - pelas críticas e sugestões da versão inicial da dissertação.

Aos colegas do mestrado, de futebol ou de churrascos na República dos Pampas, especialmente Jessie, Tina e Cris.

Aos meus queridos pais e irmãos - Salete e Valdir; Eliane, Leandro, Dudu e Mila - pelo incentivo incondicional e compreensão desde sempre.

Ao Calango pelos passeios no fim de tarde que me obrigaram a largar a rotina acadêmica e assistir o pôr-do-sol.

À Luísa, pela infinitude de sentimentos que chamamos de amor e pelo incentivo e compreensão que sempre foram imprescindíveis.

Ao CNPq pela bolsa de estudos e à CAPES por custear parte das despesas do projeto.

Aos professores e funcionários do PPG em Ecologia pelo suporte logístico e intelectual, especialmente à secretária Célia pela rapidez e competência com que resolve as burocracias.

À Unicamp pelo ensino público, gratuito e de qualidade.

## **Epígrafe**

*“Throw up a handful of feathers, and all must fall to the ground according to definite laws; but how simple is this problem compared to the action and reaction of the innumerable plants and animals (...)” (Darwin 1859)*

## INTRODUÇÃO

*“It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us.”* (Darwin 1859).

Esta passagem escrita por Charles Darwin no último parágrafo de *A origem das espécies* possui dois pontos destacáveis. Primeiro, as espécies coexistem e interagem entre si de forma complexa constituindo um “*entangled bank*”. Segundo, tanto o fenótipo (“*constructed forms*”) das espécies quanto as interações entre elas são geradas por determinados processos (“*produced by laws acting around us*”). Apesar das interações entre as espécies que compõe uma comunidade terem atraído a atenção de ecólogos há bastante tempo, estudar e compreender sua organização diante da elevada complexidade tem sido reconhecidamente desafiador (Waser et al. 1996).

Entretanto, em decorrência dos recentes avanços no estudo de redes de interações ecológicas, a descrição e compreensão da organização das interações entre espécies no nível de comunidades tem sido crescente (Memmot 1999, Bascompte 2009). Entre as vantagens proporcionadas pela abordagem de redes está a capacidade de descrever e quantificar as interações entre espécies e suas relações de interdependência na escala de comunidade (Bascompte 2009). Por esta razão, a compreensão das comunidades ecológicas tem avançado expressivamente nas últimas décadas (Vázquez et al. 2009a, Bascompte 2009).

Dentre os avanços obtidos está a descrição de diversos padrões recorrentes na estrutura das interações planta-polinizador. Entre esses padrões está a distribuição desigual de interações entre as espécies (distribuição do grau), na qual muitas espécies interagem com poucos parceiros enquanto poucas espécies interagem com muitos parceiros (Jordano et al. 1987, Vázquez e Aizen 2003). As redes mutualísticas também tendem a apresentar estrutura aninhada, na qual especialistas interagem com generalistas e estes interagem com outros generalistas e também com especialistas (Bascompte et al. 2006). Outra tendência recorrente é a assimetria na força de interações, na qual uma espécie A depende fortemente de B, mas por outro lado B depende fracamente de A (Bascompte et al. 2006).

A ocorrência destes padrões tem sido atribuída a processos não mutuamente exclusivos, os quais podem incluir interações aleatórias entre indivíduos (neutralidade) e desacoplamentos na morfologia, fenologia e distribuição espacial das espécies (interações proibidas), além da influência de restrições filogenéticas e viés de amostragem (Jordano et al. 2006; Burns 2006; Rezende et al. 2007b; Santamaría e Rodríguez-Gironés 2007; Stang et al. 2007; Blüthgen et al. 2008, Vázquez et al. 2007, 2009a, 2009b). Recentemente um debate intenso tem se desenvolvido considerando a importância relativa da neutralidade vs. interações proibidas na estruturação das redes de interações. A neutralidade se baseia no postulado de que as espécies são ecologicamente equivalentes de forma que os indivíduos interagem aleatoriamente em uma comunidade, sendo que as espécies mais abundantes interagem com mais parceiros e com frequências mais altas do que as espécies raras (Dupont et al. 2003, Ollerton et al. 2003, Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2007, 2009b, Cagnolo et al. 2011). Por outro lado, as interações proibidas se baseiam no postulado de que as interações são definidas pelos acoplamentos ou desacoplamentos na morfologia, fenologia, distribuição espacial e na influência de restrições filogenéticas sobre a modificação destes atributos nas espécies (Jordano et al. 2003, Rezende et al. 2007, Santamaría e Rodríguez-Gironés 2007, Stang et al. 2007, Vázquez et al. 2009a, 2009b, Olesen et al. 2011).

Atualmente é reconhecido que a abundância das espécies exerce papel importante na estrutura das redes de interações, predizendo expressivamente os padrões estruturais de redes mutualísticas planta-polinizador (Vázquez et al. 2009b, Ibanez 2012), redes de facilitação planta-planta (Verdú e Valiente-Banuet 2011) e redes antagonísticas planta-herbívoro e hospedeiro-parasitóide (Cagnolo et al. 2011). Estes estudos indicam que processos neutros – interações aleatórias determinadas apenas pelas abundâncias das espécies e independentes das diferenças nos seus atributos fenotípicos – têm importância fundamental na estruturação de diferentes tipos de redes de interações mutualísticas ou antagonistas. Entretanto, a estrutura das redes também pode ser mais acuradamente explicada quando junto à abundância são considerados fatores como acoplamento fenológico (Vázquez et al. 2009b, Cagnolo et al. 2011), acoplamento morfológico (Ibanez 2012) e restrições filogenéticas das espécies (Verdú e Valiente-Banuet 2011). Neste caso, os processos ecológicos e evolutivos que impõe restrições fenotípicas (interações proibidas) apresentam importância, ainda que menos expressiva, nesta estruturação. Entretanto, parte desta importância atribuída à neutralidade pode estar sendo superestimada devido a limitações de amostragem, implicando que aquelas interações mais raras talvez sejam registradas somente mediante elevado esforço amostral (Olesen et al. 2011). Outra limitação na interpretação destes padrões é que visitantes florais que não são de fato mutualistas (e.g. ladrões de

pólen e néctar) são frequentemente incluídos dentro das redes consideradas “planta-polinizador” (Genini et al. 2010). Neste contexto, em virtude da escassez de estudos com amostragem mais completa e redes planta-polinizador “*verdadeiras*”, os processos que geram estes padrões estruturais nas redes mutualísticas permanecem pouco explorados e, portanto, pouco compreendidos para que sejam descritos padrões generalizáveis sobre os fatores que geram a estrutura das redes ecológicas.

No que diz respeito às interações entre beija-flores e plantas, estudos prévios apontam que a competição (i.e. entre os animais pelo néctar floral e entre as plantas pelos vetores de pólen) e a interação mutualística de polinização são processos ecológicos e evolutivos fundamentais na organização das comunidades. Ambos os processos influenciam os fenótipos das espécies (e.g. morfologia e fenologia) impondo restrições que determinam em parte quais espécies podem interagir na comunidade (Snow & Snow 1972, Wolf et al. 1976, Kodric-Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985, Graham et al. 2012, Eklöf et al. 2013). Por outro lado, a despeito do papel reconhecidamente importante da abundância das espécies (neutralidade) na estruturação das interações, sua importância relativa em redes de interações envolvendo plantas e beija-flores permanece desconhecida.

Neste estudo utilizamos dados de uma rede de interações entre beija-flores e plantas na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil, para responder as seguintes questões: (1) Qual é a importância relativa da abundância e do desacoplamento morfológico e fenológico das espécies na predição das frequências de interação entre os pares de espécies na rede? (2) Estes atributos das espécies (abundância, morfologia e fenologia) são capazes de prever a conectividade e a organização topológica das interações na rede? Devido à reconhecida importância dos fenótipos de beija-flores e plantas para a estrutura de suas comunidades (e.g. Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985), espera-se que neste tipo de sistema planta-polinizador a frequência das interações e as principais métricas de redes sejam determinadas pelos acoplamentos na morfologia e fenologia das espécies e não predominantemente pelas abundâncias das espécies, como reportado previamente para outras redes planta-polinizador (Vázquez et al. 2009b, Cagnolo et al. 2011).

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Área de estudo e coleta de dados**

O estudo foi conduzido no Núcleo Santa Virgínia (NSV), localizado no Parque Estadual da Serra do Mar (23°17' a 23°24' S e 45°03' a 45° 11' W), São Paulo, Brasil (Figura 1). O NSV abrange 5000 hectares de Floresta Ombrófila Densa Montana (*sensu* Veloso et al. 1991) e apresenta relevo com declividade acentuada (24° a 37°) entre 850 a 1100 m de altitude. O clima regional é tropical temperado sem estação seca (Setzer 1966), com precipitação média anual superior a 2000 mm e sempre superior a 60 mm por mês. A coleta de dados foi realizada entre setembro de 2011 e agosto de 2012. Foram percorridas 12000 metros de trilhas (conhecidas localmente como Pirapitinga, Poço do Pito e Ipiranga) e estradas abrangendo floresta primária (*ca* 26%), floresta secundária (*ca* 54%) e áreas de bordas que incluíram beiras de rios e estradas (*ca* 20%).

### **Floração e abundância das plantas polinizadas por beija-flores**

As espécies ornitófilas (*sensu* Faegri & van der Pijl 1979) e não-ornitófilas potencialmente polinizadas por beija-flores tiveram a floração e a quantidade de flores em antese registradas. O número de flores destas plantas foi quantificado mensalmente ao longo das trilhas considerando todos os indivíduos até 2,5 m de ambos os lados. Indivíduos presentes nos estratos mais altos da floresta foram considerados apenas quando suas flores foram visíveis a partir solo. Espécies que produziram centenas de flores por indivíduos (e.g. *Erythrina speciosa*) tiveram quantificado o número médio de flores por inflorescência, o qual foi posteriormente extrapolado para o número de inflorescências total para obter o número estimado de flores para um dado indivíduo. Dessa forma, foi possível estimar a abundância de flores de cada espécie como o número total de flores durante as amostragens ao longo do período de floração. Para a validação do número de flores produzido por cada espécie como uma medida da abundância da espécie nos baseamos na verificação da forte relação linear e positiva entre o número de flores e de indivíduos de plantas na área (S1 em material suplementar).

### **Fenologia e abundâncias dos beija-flores**

Para a determinação da fenologia dos beija-flores foi considerada a presença de uma dada espécie em qualquer ocasião durante os percursos das trilhas e durante as observações das plantas. A abundância foi definida com base na frequência de ocorrência das espécies nos 60 dias de coleta de dados distribuídos ao longo do ano de estudo (cerca de cinco dias por mês). Para validação desta medida como um descritor adequado da abundância, quantificamos os contatos visuais ou auditivos com cada espécie de beija-flor ao longo de dez transecções fixas (100 metros cada). Estas transecções

abrangeram florestas primárias (*ca* 47%), secundárias (*ca* 32%) e áreas mais abertas como bordas de rios (*ca* 21%). Cada transecção foi percorrida mensalmente durante 10 minutos no início da manhã e o sentido e a ordem de amostragem foi mantida ao longo do estudo. As contagens foram iniciadas no máximo até três horas após o nascer do sol e ocorreram somente durante períodos sem chuva. O esforço amostral totalizou 20 horas de contagens. Esta forma de amostragem é uma das mais indicadas para a estimativa de abundância de espécies de aves (Bibby et al. 2000). Com esta medida adicional foi verificada a existência de uma relação linear positiva entre a frequência de ocorrência das espécies e suas abundâncias estimadas por contagens, sugerindo que a frequência de ocorrência representa uma medida adequada da abundância das espécies (S2 em material suplementar).

### **Morfologia das flores**

O comprimento efetivo da corola (*sensu* Wolf et al. 1976) e a abertura e curvatura do tubo floral foram medidos para todas as espécies. Foram coletadas entre três e 20 flores para cada espécie, retiradas de indivíduos diferentes sempre que possível. Para a quantificação da curvatura do tubo floral, foi traçada uma linha reta entre a base e a ponta do tubo da corola. Foi considerada como valor de curvatura a distância entre o ponto médio desta linha e a corola. Para as análises, foi utilizado apenas o comprimento como descritor da morfologia das flores, uma vez que a curvatura das corolas e a abertura das flores foram similares entre as espécies.

### **Morfologia do aparelho bucal dos beija-flores**

O comprimento e a curvatura do bico dos beija-flores foram medidos em espécimes depositados nas coleções ornitológicas do Museu de Zoologia da USP e do Museu de Zoologia da Unicamp. A medida da curvatura dos bicos foi tomada de forma análoga àquela da corola das flores. Como os beija-flores podem projetar a língua para fora do bico para beber néctar (Paton & Collins 1989), a medida do comprimento do bico sem levar em conta a extensão da língua pode ser uma medida inadequada da acessibilidade da ave ao néctar. Entretanto, nenhum estudo realmente quantificou este parâmetro, apenas é mencionado na literatura que alguns beija-flores podem visitar flores cujas corolas apresentam até o dobro do tamanho do bico (Hainsworth 1973; Hainsworth & Wolf 1976; Wolf et al. 1976; Montgomerie 1984). Em virtude da indisponibilidade de medidas precisas sobre a extensão da língua,

contornamos o problema acrescentando ao valor de comprimento do bico, um valor correspondente a um terço do comprimento do bico, como estimativa do comprimento da língua. Esta medida foi considerada adequada porque mantém a proporção na qual os bicos mais longos possuem línguas proporcionalmente mais longas (Paton & Collins 1989).

### **Interações entre plantas e beija-flores**

A rede de interações entre plantas e beija-flores foi construída baseando-se em observações de visitas legítimas às flores (beija-flores que contataram estruturas reprodutivas das flores). Para cada espécie em floração foram feitas entre 12 e 31 horas de observações. As observações foram feitas usando binóculo portátil (Bushnell 8x40) ou filmadoras portáteis (Sony Handycam HD®) e totalizaram 881 horas. Foram observados pelo menos dois indivíduos de cada espécie de planta, para os quais identificamos os beija-flores visitantes e quantificamos a frequência de visitação. As observações com o uso de filmadoras foram restritas àquelas plantas que produzem flores em pequena quantidade ou agregadas espacialmente, dessa forma reduziu-se o risco de subestimar as interações.

### **Análise dos dados**

#### **Estimando a suficiência amostral**

A suficiência amostral foi avaliada através de uma adaptação de rarefação baseada em indivíduos (*individual-based rarefaction*) proposta por Gotelli & Colwell (2001). Nesta análise, foram considerados como substitutos para “espécies” e “total de indivíduos de cada uma das espécies”, respectivamente, as “interações observadas entre todos os pares de espécies” e o “total de observações para cada uma destas interações (frequência)”. A curva de rarefação do número de interações (análogo à “riqueza de espécies” de Gotelli & Colwell, 2001) observadas na comunidade foi estimada através de 1000 reamostragens sobre os dados observados.

#### **Comparando matrizes através de modelos nulos**

Praticamente toda a análise que foi aplicada seguiu o arcabouço conceitual e metodológico elaborado e aplicado por Vázquez et al. (2009b). A seguir, é apresentado o passo a passo da análise proposta por estes autores e são enfatizadas as modificações.

Para avaliar se a frequência de interação entre pares de espécies pode ser predita pela abundância, morfologia e fenologia das espécies, a matriz de interações observada foi comparada com matrizes geradas com base em diferentes matrizes de probabilidade de interação. Esta comparação foi realizada através da abordagem de modelos nulos. Os modelos nulos foram representados por matrizes probabilísticas construídas com base nos dados observados de abundâncias, morfologias e fenologias das espécies ou combinações entre estas variáveis. Adicionalmente construímos uma matriz de probabilidades que considera que todas as interações têm probabilidades iguais de ocorrer.

### **Construindo as matrizes**

*Matriz observada (O).* - As interações planta-polinizador na comunidade foram arranjadas em uma matriz quantitativa de interações observadas, na qual as espécies de plantas foram dispostas nas linhas e os beija-flores nas colunas. Cada célula desta matriz indica uma interação entre uma planta e um polinizador. Quando a interação ocorreu a célula foi preenchida com o número total de interações quantificadas ( $a_{ij} > 0$ ) e quando não houve interação foi preenchida com o valor zero ( $a_{ij} = 0$ ).

*Matriz de probabilidade baseada nas abundâncias (A):* A abundância de cada espécie de planta foi multiplicada pela abundância de cada espécie de beija-flor produzindo-se assim uma matriz que representa o produto das abundâncias de plantas e polinizadores. Os valores desta matriz foram normalizados através da divisão do valor de cada célula pelo valor de soma da matriz inteira resultando na *matriz de probabilidade A*, na qual cada célula assume um determinado valor de probabilidade que varia entre 0 e 1 (a soma da matriz totaliza 1). Esta matriz pode ser considerada um “modelo neutro” ou um “modelo nulo baseado em abundâncias” (Gotelli & McGill 2006). Isto ocorre porque ao desconsiderar as diferenças fenotípicas das espécies (e.g. fenologia e morfologia) este modelo ignora as diferenças em seus nichos e desta forma considera as espécies ecologicamente equivalentes.

*Matriz de probabilidade baseada na sobreposição fenológica (F):* Uma matriz fenológica para as plantas (**Fp**) foi produzida, na qual a presença de floração de cada espécie foi assinalada com o valor 1 para cada mês em que floresceu ou valor 0 para os meses em que não floresceu. Uma matriz fenológica idêntica foi elaborada para os beija-flores (**Fa**). A matriz de sobreposição fenológica foi obtida através da multiplicação de **Fp** por **Fa**, obtendo-se uma matriz na qual a probabilidade de interação entre uma

planta com um determinado polinizador foi dada pelo número de meses em que houve co-ocorrência temporal entre estas espécies, enquanto valores 0 indicam a não co-ocorrência temporal (interações proibidas). Da mesma forma que para a matriz **A**, os valores desta matriz também foram normalizados através da divisão do valor de cada célula pelo valor da soma da matriz inteira resultando na *matriz de probabilidade F*.

*Matriz de probabilidade baseada no acoplamento morfológico (M)*: Uma matriz de acoplamento morfológico foi elaborada, na qual a interação entre planta e polinizador poderia ocorrer apenas quando o comprimento do aparelho bucal do polinizador (bico considerando a projeção da língua) fosse igual ou maior do que o comprimento da corola da flor. Nesta matriz as interações permitidas foram assinaladas com o valor 1 e as interações proibidas com o valor 0. Esta matriz foi normalizada da mesma forma que as matrizes **A** e **F**, resultando na *matriz de probabilidade M*.

A partir das matrizes **A**, **F** e **M** foram obtidas matrizes de probabilidade de todas as combinações possíveis entre elas: **AF**, **AM**, **FM** e **AFM**. Estas matrizes combinadas foram geradas através da multiplicação das matrizes **A**, **F** ou **M** e depois foram normalizadas da mesma forma descrita anteriormente, dividindo-se o valor de cada célula pela soma da matriz.

Adicionalmente, outra matriz nula foi elaborada (**Nulo**) na qual todas as espécies de plantas e polinizadores tinham a mesma probabilidade de interação. Dessa forma, oito matrizes de probabilidades foram obtidas.

*Comparação da capacidade das matrizes de probabilidade prever as interações observadas* – Para avaliar se a abundância, acoplamento fenológico e acoplamento morfológico das espécies são capazes de prever a estrutura da rede de interações, foi utilizada a abordagem de Máxima Verossimilhança. A matriz observada foi comparada com cada uma das matrizes probabilísticas. A ideia central desta análise é que, se uma matriz probabilística é capaz de prever a matriz observada, então aquelas células que têm probabilidade mais alta em uma matriz probabilística (**A**, **F**, **M**, **AF**, **AM**, **FM**, **AFM**, **Nulo**) também deveriam apresentar um maior número de interações registradas na matriz observada (**O**). Usamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) para avaliar a capacidade de cada modelo (matriz probabilística) prever a matriz observada **O**. Subsequentemente, os modelos foram comparados através do  $\Delta AIC$  para seleção do melhor modelo. O  $\Delta AIC$  é o valor de AIC de cada modelo menos o AIC do melhor modelo, que por definição tem valor zero. Assim como Vázquez et al. (2009b), foi assumido que a probabilidade de interação entre uma planta e um polinizador possui uma distribuição multinomial. A verossimilhança foi calculada usando a função *dmultinom* no pacote *stats*

do software R (R Development Core Team 2012). O número de parâmetros utilizado para ponderar os modelos pelas suas complexidades foi definido como o número de espécies de cada matriz de probabilidades incluída em um determinado modelo. Dessa forma, os modelos **A**, **F**, **M** e **Nulo** que foram produzidos por uma única matriz de probabilidades com nove polinizadores e 47 plantas (56 espécies) foram penalizados com um parâmetro de valor 56. De forma semelhante, os modelos **AF**, **AM** e **FM** que incluíram duas matrizes cada uma com 56 espécies, foram ponderados com parâmetro de valor 112 (56 espécies em cada matriz). Finalmente, o modelo **AFM** teve parâmetro de valor 168, pois utilizou três matrizes cada uma com 56 espécies. A decisão de utilizar valores de parâmetros mais altos do que estudos prévios visou evitar uma penalização demasiadamente baixa para os modelos mais complexos. Assim, essa decisão provavelmente foi mais conservadora do que usar como parâmetros o número de matrizes como fizeram Vázquez et al. (2009b). Entretanto, a fim de comparar nossos resultados com aqueles obtidos por estes autores, repetimos a análise usando o número de matrizes como parâmetros. Todavia, a sequência dos modelos que mais se assemelham aos dados observados não mudou em decorrência da mudança no valor dos parâmetros e, por isso, mantivemos apenas os primeiros resultados (S3 no material suplementar).

*Análise das estatísticas agregadas de redes* – Similarmente à Vázquez et al. (2009b), testamos a capacidade de cada um dos oito modelos acima predizer quatro das principais estatísticas agregadas de redes de interações: aninhamento, conectância, equitabilidade das interações (*interaction evenness*) e assimetria das interações (calculado separadamente para polinizadores e plantas). O **aninhamento** em redes mutualísticas é um padrão topológico gerado pela tendência de espécies especializadas interagirem com parceiros generalistas enquanto as espécies generalistas interagem tanto com parceiros generalistas quanto especialistas (Bascompte et al. 2003). Esta métrica geralmente é expressa por um índice que varia de 0 (nenhum aninhamento) até 100 (aninhamento perfeito). Neste estudo, foi calculado o aninhamento através do WNODF (Almeida-Neto e Ulrich 2011) que consiste em uma modificação da métrica NODF (Almeida-Neto et al. 2008) para matrizes quantitativas e apresenta diversas vantagens em relação às demais métricas (Almeida-Neto et al. 2008). O WNODF está implementado no pacote *bipartite* (Dormann et al. 2008) do software estatístico R (R Development Core Team 2012) como uma função chamada *weighted NODF*. A **conectância** é definida como a proporção das interações realizadas dentre o total possível (Jordano 1987) e varia de 0 a 1. A **equitabilidade de interações** foi calculada (função *intereven* no *bipartite*) através do índice de Shannon da forma proposta por Tylianakis et al. (2007). Valores baixos de equitabilidade ocorrem quando há elevada discrepância no número de interações entre os pares de espécies. A **assimetria de**

**interações** (função *intasymp* no *bipartite*) para uma espécie *i* foi definida como  $A_i = \sum dij/ki$ , na qual *k* é o grau da espécie *i* (ou seja, o número de espécies com as quais *i* interage) e *dij* é uma medida da simetria da força de interação entre um par de espécies *i* e *j* (Vázquez et al. 2007). Como em estudos prévios, a frequência de interação (*interaction frequency*) foi utilizada como medida substituta para a intensidade (*strength*) da interação (Vázquez et al. 2005, 2007, 2009; Bascompte et al. 2006).

Usando o Software R (função *mgen*) foram produzidas 1000 redes aleatorizadas com base nas distintas matrizes de probabilidades (**A**, **F**, **M**, **AF**, **AM**, **FM**, **AFM**, **Nulo**). O algoritmo de aleatorização gera matrizes de mesmo tamanho da matriz observada e distribui o número total de interações (1231 interações, neste estudo) entre as células da matriz de acordo com as probabilidades de cada interação. Para estas redes aleatorizadas, foram recalculadas as quatro métricas (estatísticas agregadas de redes). Comparamos o valor obtido para cada métrica aleatorizada com o seu respectivo valor observado. Dessa forma, as métricas cujos valores aleatorizados sobrepuseram-se com o valor observado correspondente foram consideradas como sendo preditas por uma dada matriz probabilística (intervalo de 95% de confiança, calculado pela função *confint* no *bipartite*).

## RESULTADOS

### Abundância, fenologia e morfologia de flores e beija-flores

Encontramos um total de 47 espécies de plantas polinizadas (visitadas legitimamente) por beija-flores na área de estudo. Dentre as 12 famílias botânicas, as mais representativas foram Bromeliaceae (20 espécies) e Gesneriaceae (sete espécies) e as demais tiveram quatro ou menos espécies. O período de floração foi curto para a maior parte das espécies de plantas (Figura 2). Apenas nove espécies (19%) floresceram durante três meses ou mais e somente *Fuchsia regia* apresentou flores o ano todo. Em geral a abundância de flores foi baixa e relativamente similar para a maioria das espécies: 82% das espécies produziram menos de 150 flores no total e apenas quatro espécies produziram mais que mil flores cada (Figura 3). As corolas das flores foram geralmente tubulares e o comprimento variou de 0,3 cm em *Spirotheca rivieri* a 5,1 cm em *Mannetia chrysoderma* (Figura 4).

Dentre as nove espécies de beija-flores registradas, *Phaethornis eurynome*, *Thalurania glaucopis* e *Clytolaema rubricauda* foram as mais abundantes (Figura 5) e estiveram presentes regularmente durante todo o ano (Figura 6). As demais espécies foram raras, tendo sido registradas pontualmente. O

comprimento do aparelho bucal dos beija-flores (considerando o bico e a projeção da língua) variou de 1,6 cm em *Lophornis chalybeus* a 4,5 cm em *P. eurynome* (Figura 4).

### **Rede de interações planta–beija-flor**

Nove espécies de beija-flores visitaram 47 espécies de plantas, totalizando 1231 visitas observadas e 86 interações entre diferentes pares de espécies (Figura 7). A análise de rarefação indica que a amostragem foi suficiente para registrar a maioria das interações (Figura 8). A rede de interações apresentou aninhamento observado não significativo (WNODF = 22,18; 95% confiança do modelo Nulo entre 16,30 - 25,88; Figura 10B); a conectância foi de 0,20 (20% das interações possíveis foram observadas); a equitabilidade de interações foi de 0,83; e a assimetria na força de interação média de plantas foi -0,17 e a de polinizadores foi -0,68.

### **Fatores estruturadores da rede e sua capacidade de prever métricas de rede**

O modelo que combinou o acoplamento morfológico e fenológico (que representa as interações proibidas ou permitidas entre plantas e polinizadores) foi o melhor preditor para a frequência das interações observadas na comunidade (Figura 9). De acordo com o esperado, os modelos que predisseram mais adequadamente a estrutura da rede de interações não incluíram as abundâncias das espécies (que representa a neutralidade).

De uma forma geral a abundância, a fenologia e a morfologia não foram capazes de prever acuradamente o aninhamento, a conectância, a equitabilidade e as assimetrias na força de interação. As exceções foram a assimetria da força de interação para os polinizadores, que pôde ser predita pelo modelo completo que inclui abundância, fenologia e morfologia; e o aninhamento, que foi predito pelo modelo que inclui probabilidades iguais para todas as interações (Figura 10). Embora os modelos não tenham sido acurados na predição da maioria das métricas, nota-se que os modelos que incluem abundância (ou a abundância sozinha) produziram valores esperados mais próximos ao observado para métricas como conectância e equitabilidade (Figura 10).

## DISCUSSÃO

### O papel da neutralidade: por que a abundância foi pouco importante?

Ao contrário do crescente consenso de que a abundância das espécies (neutralidade) é um fator determinante na estrutura das redes de interações, esse estudo demonstra, com base em dados empíricos, que os desacoplamentos fenológicos e morfológicos são mais importantes do que a abundância como preditores das interações entre beija-flores e plantas. Uma possível explicação para a diferença encontrada neste estudo é que as abundâncias das espécies não foram demasiadamente discrepantes, pelo menos entre as três espécies de beija-flores mais abundantes na comunidade e entre a maioria das espécies raras de plantas. Dessa forma, o modelo baseado em abundância acabou gerando probabilidades de interações relativamente semelhantes entre os polinizadores e as plantas. Associado a isso, algumas das espécies mais abundantes entre as plantas foram pouco visitadas pelos beija-flores. Por exemplo, *Psychotria eriocarpa*, que é uma espécie não-ornitófila com flores pequenas que produzem pouco recurso por flor, e *Nidularium innocentii*, que possui flores com corolas longas que limita a interação ao beija-flor de bico longo *Phaethornis eurynome* que, por sua vez, forrageia em rotas (comportamento de *trapliner*) e geralmente visita flores com baixa frequência. Por outro lado, espécies pouco abundantes como *Quesnelia* sp. são muito visitadas, possivelmente devido à contínua e abundante produção de néctar nas flores ao longo do dia (*observação pessoal*). Dessa forma, a abundância parece não ser suficiente para prever a frequência com que uma dada planta será visitada sem que sejam considerados seus atributos fenotípicos e detalhes sobre sua história natural (e.g. produção de néctar).

Outra explicação plausível para o baixo poder preditivo da abundância, deriva da suficiência amostral deste estudo em relação aos estudos prévios. Embora alguns autores reconheçam a potencial influência da subamostragem das interações sobre a estrutura e as métricas que descrevem as redes de interações (Vázquez et al. 2009a, 2009b, Cagnolo et al. 2011, Ollerton e Cranmer 2002), apenas recentemente estudos visando compreender as limitações impostas pela amostragem tem sido realizados (Bosch et al. 2009, Chacoff et al. 2012, Gibson et al. 2011, Rivera-Hutinel et al. 2012). Segundo Chacoff et al. (2012), apesar do exaustivo esforço de amostragem da rede planta-polinizador em um ecossistema desértico na Argentina, apenas 55% das interações esperadas foram registradas. Os resultados destes autores sugerem que muitas das interações que são possíveis (interações não-proibidas) na comunidade devem estar ocorrendo, mas não foram registradas devido a subamostragem.

Este problema provavelmente é difundido entre a maioria das redes de interações planta-polinizador (Chacoff et al. 2012). Como consequência, estudos prévios que encontraram elevada importância da neutralidade em relação às interações proibidas – como em Vázquez et al. (2009b), que apresenta amostragem insuficiente e, portanto, no qual uma elevada proporção das interações permitidas não foram registradas (Chacoff et al. 2012) – podem ter gerado uma falsa redução do poder preditivo das interações proibidas em detrimento da neutralidade na explicação das interações na comunidade. Dessa forma, não se pode descartar que o baixo esforço amostral pode estar superestimando o efeito da neutralidade e desmascarar a importância destes efeitos é um desafio para estudos futuros. Para evitar o risco deste potencial viés de uma forma imediata, enfatizamos aqui a sugestão de Rivera-Hutinel et al. (2012) de que estudos com redes de interações devem reportar uma estimativa de suficiência da amostragem.

Outra possibilidade que não pode ser descartada é que o achado deste estudo represente uma particularidade do sistema planta-beija-flor. Os estudos prévios com redes planta-polinizador estiveram centrados em sistemas plantas-insetos (Vázquez et al. 2009b, Ibanez 2012) e nesse tipo de sistema há geralmente cerca de quatro vezes mais polinizadores do que plantas (Vázquez et al. 2009a). No sistema planta-beija-flor este padrão se inverte, havendo mais plantas que polinizadores (veja também Snow & Snow 1972, Buzato et al. 2000, Dziedziok et al. 2003, entre outros). Dessa forma, este estudo implica que a neutralidade não é um fator estruturador crucial na rede planta-beija-flor estudada, mas mais estudos são necessários para investigar o quão geral é este fato para outros sistemas planta-polinizador ou outros tipos de redes mutualísticas e antagonísticas em diferentes ecossistemas do mundo.

Finalmente, ressaltamos que estes resultados não implicam necessariamente que a abundância (neutralidade) não tenha importância na interação entre as espécies neste sistema de estudo. Entretanto, a sua importância (se existir) é sobrepujada pela importância do desacoplamento fenológico e morfológico das espécies na determinação das interações que ocorrem na comunidade, fato que não havia sido reportado previamente.

Adicionalmente, há que se considerar que o modelo nulo baseado nas abundâncias não trata exclusivamente de processos neutros (neutralidade) como assumido por estudos prévios (Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009b, Cagnolo et al. 2011), mas trata destes e de outros processos (ecológicos, evolutivos) que atuam na determinação da abundância das espécies. A abundância não é propriamente um atributo de uma espécie, mas uma propriedade emergente no nível populacional que pode ser determinado por diferentes mecanismos, incluindo processos neutros e outros processos (i.e. ecológicos e evolutivos) que influenciam os fenótipos das espécies (e.g. morfologia e fenologia) gerando as

diferenças em seus nichos e indiretamente determinando suas abundâncias (Eklöf et al. 2013). Dessa forma, quando consideramos que os indivíduos interagem aleatoriamente e, portanto, espécies abundantes interagem mais frequentemente (definido como “neutralidade” em Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009b, Cagnolo et al. 2011) não estamos descartando a possível influência dos fenótipos das espécies sobre as suas abundâncias e por isso não deveríamos tratar a abundância como um parâmetro que reflete estritamente “neutralidade”.

Neste contexto, o modelo nulo baseado em abundâncias, o qual é usado neste e em outros estudo (Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009b, Cagnolo et al. 2011), não trata da neutralidade como um processo gerador dos padrões na comunidade. Ao invés disto, este modelo é mais adequadamente visto como um modelo estatístico “neutral” gerador de padrões, mas que não especifica o mecanismo que gera o padrão (Gotelli & McGill 2006).

### **O papel das interações proibidas: por que fenologia e morfologia foram importantes?**

Diferentemente de estudos prévios (Vázquez et al. 2009b, Verdú & Valiente-Banuet 2011), o acoplamento morfológico e fenológico na rede de beija-flores e plantas aqui estudada são relativamente mais importantes do que as suas abundâncias na estruturação das interações na comunidade. Provavelmente isto se deve ao fato de que na comunidade estudada as plantas tiveram florações curtas e, por outro lado, a maioria dos beija-flores ocorreu apenas pontualmente no tempo. Este padrão implica que espécies que poderiam potencialmente interagir por apresentar acoplamento morfológico, não interagem em razão do desacoplamento em suas fenologias. Por exemplo, espécies de beija-flores com bico curto (e.g. *Leucochloris albicollis*) não interagiram com plantas com flores de corola curta (e.g. *Quesnelia* sp.) porque suas fenologias estiveram desacopladas.

Alternativamente, espécies que co-ocorreram no tempo não puderam interagir em decorrência do desacoplamento morfológico. Este foi o caso de diversas espécies de corola longa como, por exemplo, *Vriesea simplex*, *V. incurvata*, *Geissomeria* sp., *Nidularium longiflorum*, entre outras, cuja floração sobrepõem com a presença de beija-flores de bico curto como *Clytolaema rubricauda* e *Thalurania glaucopis*. Apesar destas espécies co-ocorrerem temporalmente, o aparato bucal destes beija-flores é mais curto do que o necessário para acessar os recursos destas plantas e a interação é proibida.

Estes resultados estão de acordo com aqueles de estudos prévios que reportam o papel da morfologia e da fenologia das espécies na organização de comunidades planta-beija-flor (Snow & Snow 1972, Stiles 1975, Wolf et al. 1976, Kodric-Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985). Além

disso, este estudo acrescenta que, para este sistema planta-polinizador, a importância dos processos ecológicos e evolutivos que produzem o desacoplamento nas fenologias e morfologias (por exemplo, competição entre beija-flores por néctar ou entre plantas por polinizador) sobrepuja a importância de suas abundâncias relativas (neutralidade) na determinação da estrutura das interações na comunidade.

### **A imprevisibilidade das métricas descritoras da estrutura de redes e suas implicações**

Embora os desacoplamentos fenológico e morfológico tenham predito mais acuradamente a frequência com que as interações ocorreram, todos os modelos que incluíram este aspecto foram incapazes de prever a maioria das métricas de redes. Além disso, os modelos capazes de gerar valores semelhantes aos observados para as métricas incluíram quase sempre a abundância.

Isto gera uma clara contradição na interpretação dos mecanismos associados à predição da frequência de interações e das métricas da rede. No primeiro caso, é evidenciado que as restrições impostas pelos desacoplamentos são decisivas para prever a frequência das interações. Esta pode ser considerada uma medida bastante realista da estrutura da rede, uma vez que descreve individualmente as interações que ocorrem reportando suas frequências além de servir de base para o cálculo da maioria das métricas. No segundo caso, as métricas - que são estatísticas agregadas da rede e representam uma tentativa de agregar diferentes atributos das interações, incluindo suas frequências - sugerem que o papel da neutralidade é mais importante do que os desacoplamentos para descrever a rede.

Esta contradição sugere que as métricas de redes, ainda que sejam úteis para comparações dos padrões encontrados em diferentes redes, podem ser pouco úteis para inferir os mecanismos que geram estes padrões. Dessa forma, parece desaconselhável o uso destas métricas quando o interesse é investigar os mecanismos estruturadores das redes de interações na comunidade. Entretanto, esta sugestão não invalida o uso de outras métricas de redes na busca por seus mecanismos geradores (e.g. Dalsgaard et al. 2011), mas ressalta que as métricas devem ser escolhidas cautelosamente.

## **CONCLUSÃO**

O presente estudo indica que o desacoplamento na fenologia e na morfologia das espécies atua restringindo as possibilidades de interações e que as interações entre beija-flores e plantas não ocorrem ao acaso na comunidade. Assim, ressalta-se a importância das interações proibidas e evidencia-se que

as abundâncias das espécies (“neutralidade”) podem apresentar papel secundário na geração dos padrões em redes planta-polinizador. Adicionalmente, esse estudo chama a atenção de que algumas das principais métricas de redes de interações podem ser pouco informativas sobre os mecanismos que geram os padrões estruturais da rede. O papel relativo da abundância e do acoplamento fenotípico pode variar de acordo com o sistema estudado e provavelmente é influenciado pelo esforço amostral. Nesse sentido, estudos com esforço amostral intensivo e conjuntos de dados mais detalhados incluindo os atributos fenotípicos das espécies e considerando os diferentes tipos de redes ecológicas podem permitir generalizações dos achados aqui apresentados.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atmar, W. & B. D. Patterson. 1993. *The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat*. *Oecologia* 96: 373–382.
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P. R. Guimarães Jr., R. D. Loyola & W. Ulrich. 2008. *A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement*. *Oikos* 117(8): 1227–1239.
- Almeida-Neto, M. & W. Ulrich. 2011. *A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices*. *Environmental Modelling & Software* 26: 173–178.
- Bascompte, J., P. Jordano & J. M. Olesen. 2006. *Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance*. *Science* 312: 431–433.
- Bascompte, J. 2009. *Disentangling the web of life*. *Science* 325:416–419.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess & D. A. Hill. 1992. *Bird census techniques*. London: Academic Press.
- Blüthgen, N., J. Fründ, D. Vázquez & F. Menzel. 2008. *What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?* *Ecology* 89(12): 3387–3399.
- Bosch, J., A. M. Martín González, A. Rodrigo & D. Navarro. 2009. *Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective*. *Ecology Letters* 12: 409–419.
- Brown, J. H. & M. A. Bowers. 1985. *Community organization in hummingbirds: relationship between morphology and ecology*. *Auk* 102:251–669.
- Burns, K. C. 2006. *A simple null model predicts fruit–frugivore interactions in a temperate rainforest*. *Oikos* 115: 427–432.

- Buzato S., M. Sazima & I. Sazima. 2000. *Hummingbird-pollinated floras in three Atlantic Forest sites*. Biotropica 32(4b):824-841.
- Cagnolo, L., A. Salvo & G. Valladares. 2011. *Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs*. Journal of Animal Ecology 80: 342–351
- Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, E. L. Stevani, J. Dorado & B. Padrón. 2012. *Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network*. Journal of Animal Ecology 81:190–200.
- Dalsgaard, B., E. Magard, J. Fjeldsa, A. M. Martín González, C. Rahbek, J. M. Olesen, J. Ollerton, R. Alarcón, A. C. Araujo, P. A. Cotton, C. Lara, C. G. Machado, I. Sazima, M. Sazima, A. Timmermann, S. Watts, B. Sandel, W. J. Sutherland & J.-C. Svenning. 2011. *Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity*. PLoS ONE 6(10): e25891.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. Londres: John Murray.
- Dormann, C. F., B. Gruber & J. Fründ. 2008. *Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks*. R News 8(2): 8-11.
- Dupont, Y. L., D. M. Hansen & J. M. Olesen. 2003. *Structure of a plant–flower–visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands*. Ecography 26: 301–310.
- Dziedziok, C., A.-D. Stevens & G. Gottsberger. 2003. *The hummingbird plant community of a tropical montane rain forest in southern Ecuador*. Plant Biology 5:331-337.
- Eklöf, A., U. Jacob, J. Kopp, J. Bosch, R. Castro-Urgal, B. Dalsgaard, N. Chacoff, C. de Sassi, M. Galetti, P. R. Guimarães, S. B. Lomáscolo, A. M. Martín González, M. A. Pizo, R. Rader, A. Rodrigo, J. M. Tylianakis, D. P. Vázquez & S. Allesina. 2013. *The dimensionality of ecological networks*. Ecology Letters (online first)
- Faegri, K. & L. Van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Genini, J., L. P. C. Morellato, P. R. Guimarães & J. M. Olesen. 2010. *Cheaters in mutualism networks*. Biology Letters 6:494-497.
- Gibson, R. H., B. Knott, T. Eberlein & J. Memmott. 2011. *Sampling method influences the structure of plant – pollinator networks*. Oikos 120: 822–831.
- Gotelli, N. & R. K. Colwell. 2001. *Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness*. Ecology Letters (4):379-391.

- Graham, C. H., J. L. Parra, B. A. Tinoco, F. G. Stiles & J. A. McGuire. 2012. *Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages*. Ecology 93(8):S99–S111
- Hainsworth, F. R. 1973. *On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding*. Comparative Biochemistry and Physiology 46A: 65-78.
- Hainsworth, F. R. & L. L. Wolf. 1976. *Nectar characteristics and food selection by hummingbirds*. Oecologia 25:101-113.
- Ibanez, S. 2012. *Optimizing size thresholds in a plant–pollinator interaction web: towards a mechanistic understanding of ecological networks*. Oecologia 170:233–242.
- Jordano, P. 1987. *Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution*. American Naturalist 129: 657–677.
- Jordano, P., J. Bascompte & J. M. Olesen. 2003. *Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions*. Ecology Letters 6:69–81.
- Jordano, P., J. Bascompte & J. M. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In *Specialization and Generalization in Plant–Pollinator Interactions*, ed. N. M. Waser & J. Ollerton, pp. 173–99. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Krishna, A., Guimarães, P. R., Jordano, P. & J. Bascompte. 2008. *A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks*. Oikos 117:1609–1618.
- Kodric-Brown, A., J. H. Brown, G. S. Byers & D. F. Gori. 1984. *Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers*. Ecology 65(5):1358-1368.
- Memmott, J. 1999. *The structure of a plant–pollinator food web*. Ecology Letters 2: 276–280.
- Montgomerie, R. D. 1984. *Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters*. Oecologia 63:229-36.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, H. Elberling, C. Rasmussen & P. Jordano. 2011. *Missing and forbidden links in mutualistic networks*. Proceedings of the Royal Society B 278:725-732.
- Ollerton, J., & L. Cranmer. 2002. *Latitudinal trends in plant–pollinator interactions: are tropical plants more specialised?* Oikos 98:340–350.
- Ollerton, J., S. D. Johnson, L. Cranmer & S. Kellie. 2003. *The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa*. Annals of Botany 92: 807–834.

- Paton, D. C. & B. G. Collins. 1989. *Bills and tongues of nectar-feeding birds: A review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons*. Australian Journal of Ecology 14, 473-506.
- R Development Core Team 2012. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Rezende, E. L., J. E. Lavabre, P. R. Guimarães, P. Jordano & J. Bascompte. 2007. *Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks*. Nature 448:925–928.
- Rivera-Hutinel, A., R. O. Bustamante, V. H. Marín & R. Medel. 2012. *Effects of sampling completeness on the structure of plant–pollinator networks*. Ecology 93(7):1593–1603.
- Rodríguez-Gironés, M. A. & L. Santamaría. 2006. *A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence–absence matrices*. Journal of Biogeography 33:924–935.
- Santamaría, L. & M. A. Rodríguez-Gironés. 2007. *Linkage rules for plant–pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?* PLoS Biology 5: e31. doi:10.1371/journal.pbio.0050031
- Snow, B. K. & D. W. Snow. 1972. *Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley*. Journal of Animal Ecology 41:471–485.
- Stang, M., P. G. L. Klinkhamer & E. van der Meijden. 2007. *Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance?* Oecologia 151:442–453.
- Stiles, F. G. 1975. *Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia species*. Ecology 56(2):285–301.
- Vázquez, D. P. & M. A. Aizen. 2003. *Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions*. Ecology 84:2493–2501.
- Vázquez, D. P., W. F. Morris & P. Jordano. 2005. *Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants*. Ecology Letters 8:1088–1094.
- Vázquez, D. P., C. J. Melián, N. M. Williams, N. Blüthgen, B. R. Krasnov & R. Poulin. 2007. *Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks*. Oikos 116:1120–1127.
- Vázquez, D. P., N. Blüthgen, L. Cagnolo & N. P. Chacoff. 2009a. *Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review*. Annals of Botany 103:1445–1457.
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff & L. Cagnolo. 2009b. *Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks*. Ecology 90:2039-2046.

- Verdú, M. & A. Valiente-Banuet. 2011. *The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks*. Oikos 120:1351-1356.
- Tylianakis, J. M., T. Tscharntke & O. T. Lewis. 2007. *Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs*. Nature 445:202–205.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams & J. Ollerton. 1996. *Generalization in pollination systems, and why it matters*. Ecology 77:1043–1060.
- Wolf, L. L., F. G. Stiles & F. R. Hainsworth. 1976. *Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community*. Journal of Animal Ecology 45:349–379.

## FIGURAS

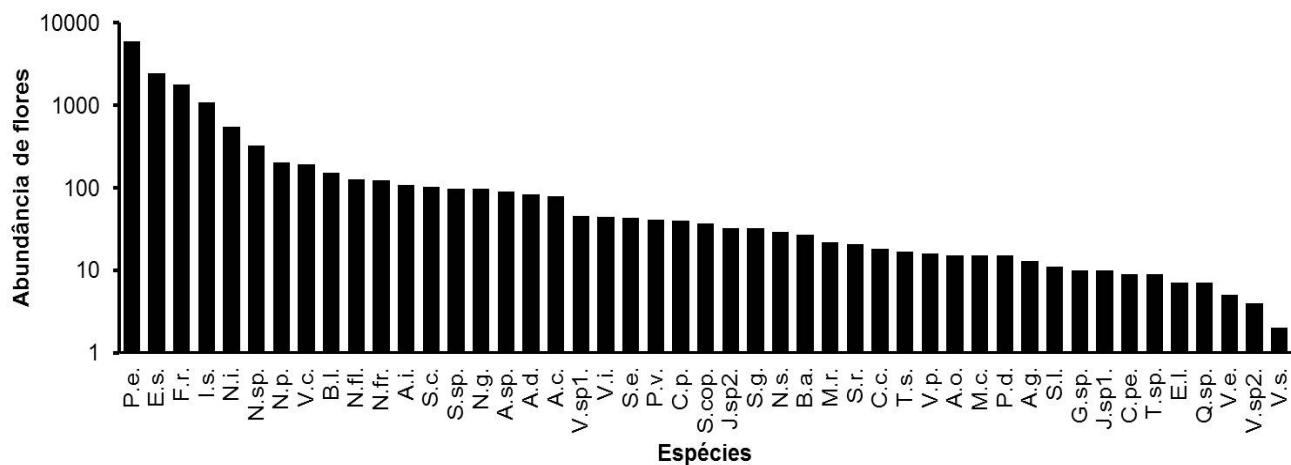
**Figura 1.** Localização da área de estudo no Núcleo Santa Virgínia (asterisco), Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil.



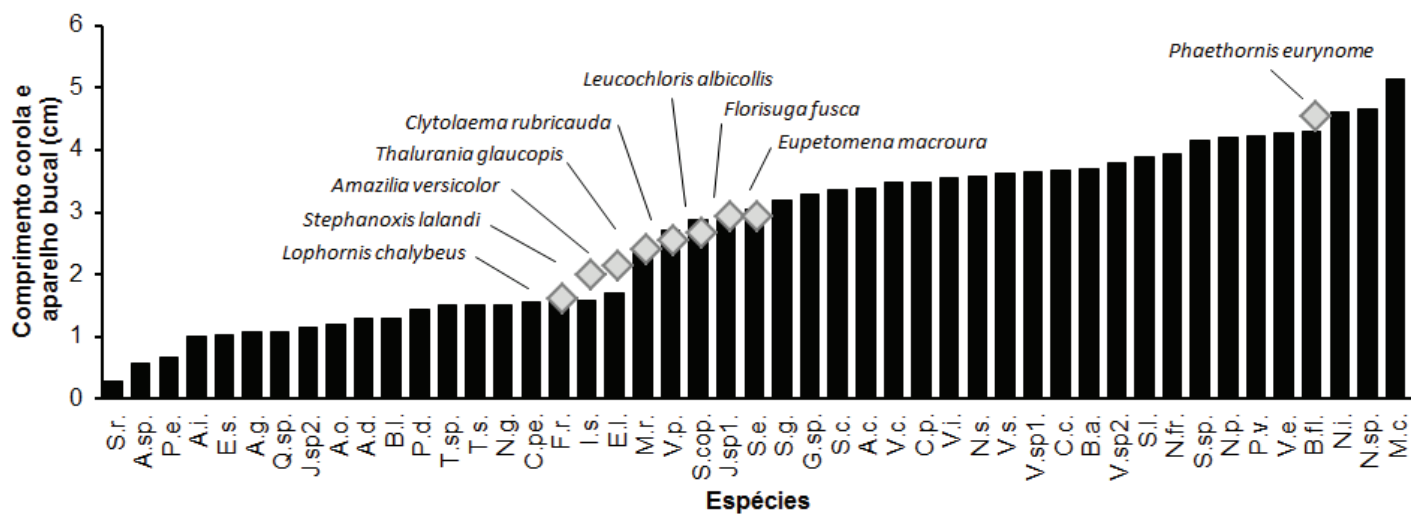
**Figura 2.** Fenologia da floração das plantas polinizadas por beija-flores na Floresta Atlântica do Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Retângulos pretos indicam presença de flores e áreas brancas indicam ausência.

| Espécies<br>Plantas                               | 2011 |     |     |     | 2012 |     |     |     |     |     |     |     |
|---------------------------------------------------|------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                                   | Set  | Out | Nov | Dez | Jan  | Fev | Mar | Abr | Mai | Jun | Jul | Ago |
| <i>Fuchsia regia</i>                              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nematanthus fluminensis</i>                    |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nematanthus gregarius</i>                      |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nematanthus fritschii</i>                      |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Besleria longimucronata</i>                    |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Siphocampylus</i> sp.                          |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea simplex</i>                            |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Mannetia chrysoderma</i>                       |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Macrocarpaea rubra</i>                         |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Tillandsia stricta</i>                         |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Siphocampylus</i> cf. <i>convolvulaceus</i>    |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea incurvata</i>                          |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Alstroemeria</i> cf. <i>inodora</i>            |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nidularium</i> cf. <i>sulphureus</i>           |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Aphelandra colorata</i>                        |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Aechmea disticantha</i>                        |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Psychotria eriocarpa</i>                       |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Sinningia elatior</i>                          |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nidularium innocentii</i>                      |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Sinningia glazioviana</i>                      |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Inga sessilis</i>                              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Canistrum perplexum</i>                        |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Psittacanthus dichrous</i>                     |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Siphocampylus</i> cf. <i>longipedunculatus</i> |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Sinningia</i> cf. <i>cooperi</i>               |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea</i> sp.1                               |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea</i> cf. <i>philippocoburgii</i>        |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea carinata</i>                           |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Quesnelia</i> sp.                              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nidularium procerum</i>                        |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Justicia</i> sp.2                              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Tillandsia</i> sp.                             |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Justicia</i> sp.1                              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Geissomeria</i> sp.                            |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Aechmea</i> cf. <i>organensis</i>              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea</i> sp.2                               |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Centropogon cornutus</i>                       |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Vriesea</i> cf. <i>erythrodactylon</i>         |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Billbergia</i> cf. <i>amoena</i>               |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Nidularium</i> cf. <i>longiflorum</i>          |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Edmondia</i> cf. <i>lindenii</i>               |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Erythrina speciosa</i>                         |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Canna</i> cf. <i>paniculata</i>                |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Abutilon</i> sp.                               |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Pyrostegia venusta</i>                         |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Spirotheca rivieri</i>                         |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Aechmea</i> cf. <i>gamosepala</i>              |      |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |     |

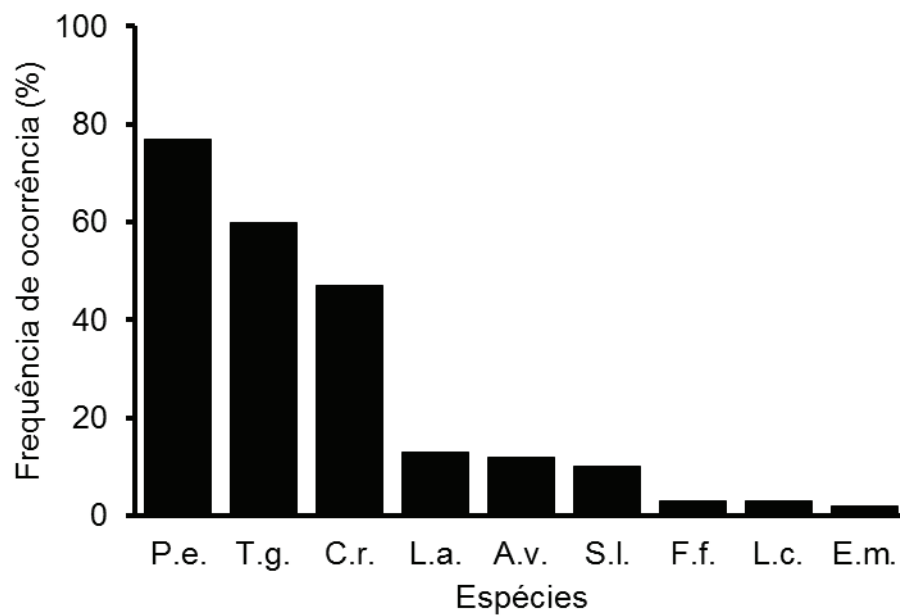
**Figura 3.** Quantidade de flores produzidas (escala logarítmica) ao longo da floração e utilizada como medida indicativa da abundância de flores das 47 espécies de plantas polinizadas por beija-flores entre setembro de 2011 e agosto de 2012 no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Abreviações indicam as letras iniciais dos nomes das espécies de acordo com a Figura 7.



**Figura 4.** Comprimento da corola das flores polinizadas por beija-flores (barras pretas) e do aparelho bucal dos beija-flores (diamantes cinzas) que interagiram entre setembro de 2011 e agosto de 2012 na Floresta Atlântica do Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Abreviações indicam as letras iniciais dos nomes das espécies de acordo com a Figura 7.



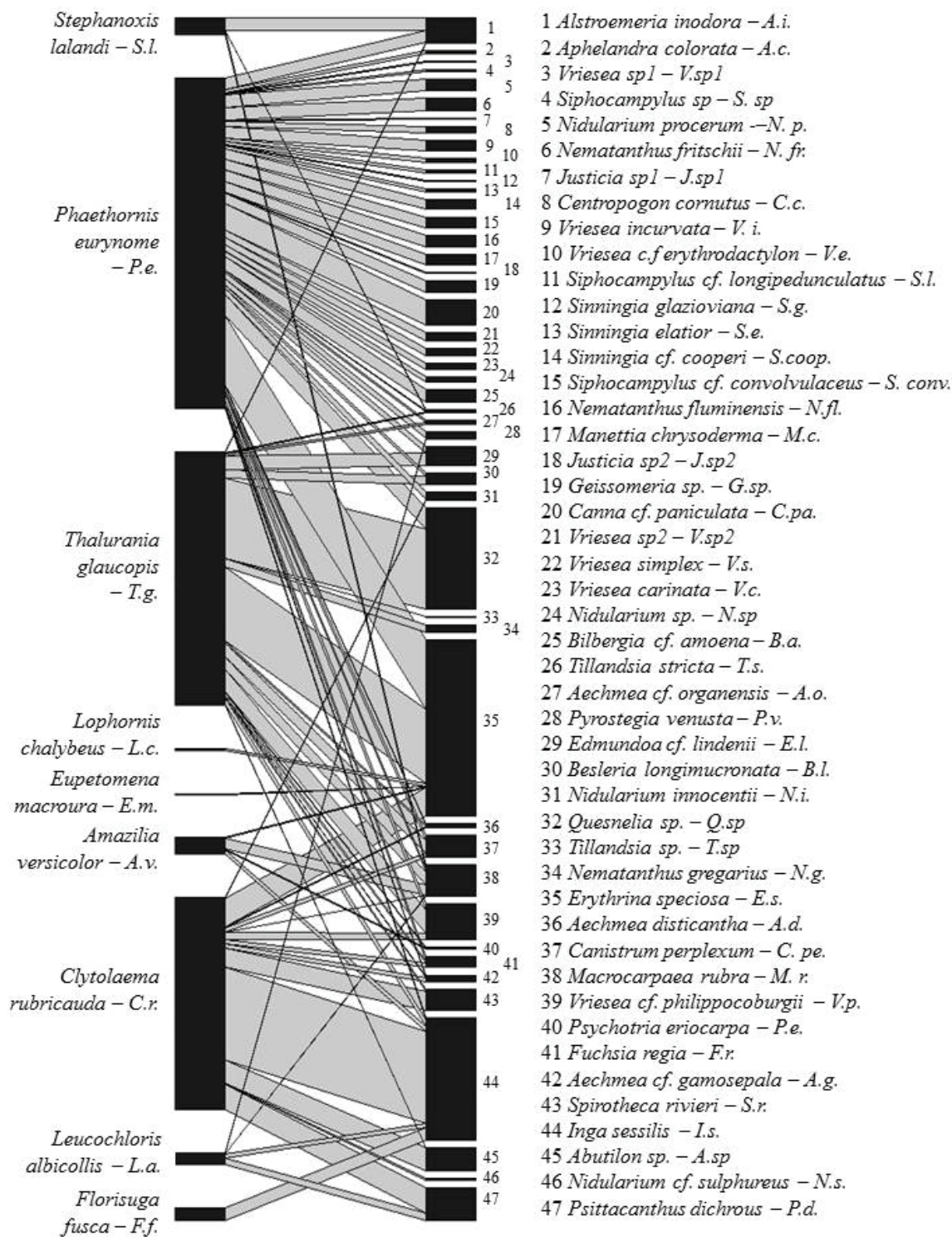
**Figura 5.** Frequência de ocorrência das nove espécies de beija-flores (total de 60 dias) entre setembro de 2011 e agosto de 2012 no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Abreviações indicam as letras iniciais dos nomes das espécies de acordo com a Figura 7.



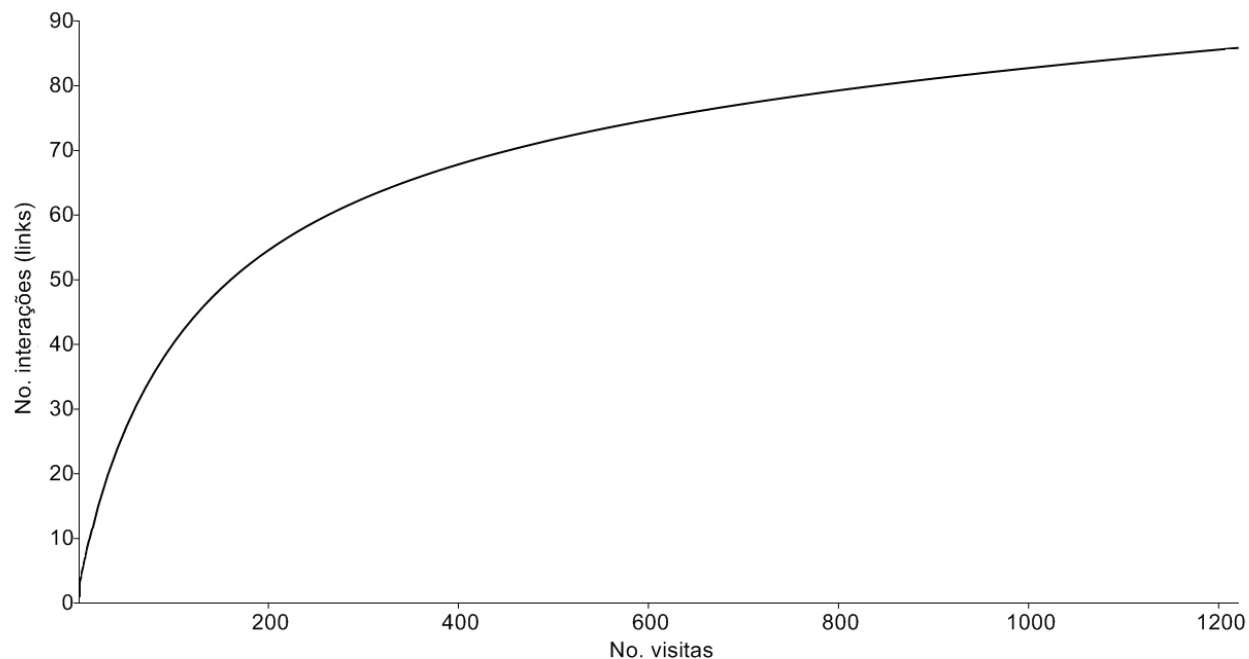
**Figura 6.** Fenologia das espécies de beija-flores na Floresta Atlântica do Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Retângulos pretos indicam presença da espécie, enquanto áreas brancas representam meses nos quais a espécie não foi registrada.

| Espécies<br>Beija-flores        | 2011 |     |     |     |     | 2012 |     |     |     |     |     |     |
|---------------------------------|------|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                 | Set  | Out | Nov | Dez | Jan | Fev  | Mar | Abr | Mai | Jun | Jul | Ago |
| <i>Phaethornis eurynome</i>     |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Thalurania glaucopis</i>     |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Clytolaema rubricauda</i>    |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Leucocholoris albicollis</i> |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Stephanoxis lalandi</i>      |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Amazilia versicolor</i>      |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Florisuga fusca</i>          |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Eupetomena macroura</i>      |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |
| <i>Lophornis chalybeus</i>      |      |     |     |     |     |      |     |     |     |     |     |     |

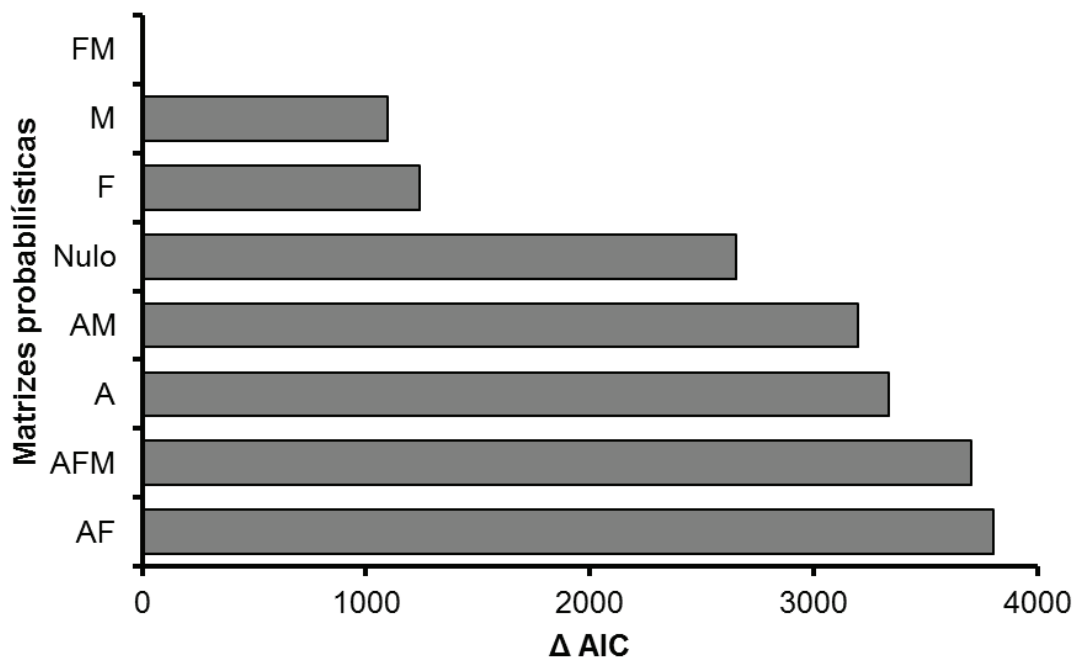
**Figura 7.** Rede quantitativa de interações mutualísticas entre beija-flores (esquerda) e plantas (direita) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Interações são representadas pelas linhas cinza e as espessuras indicam a frequência das interações.



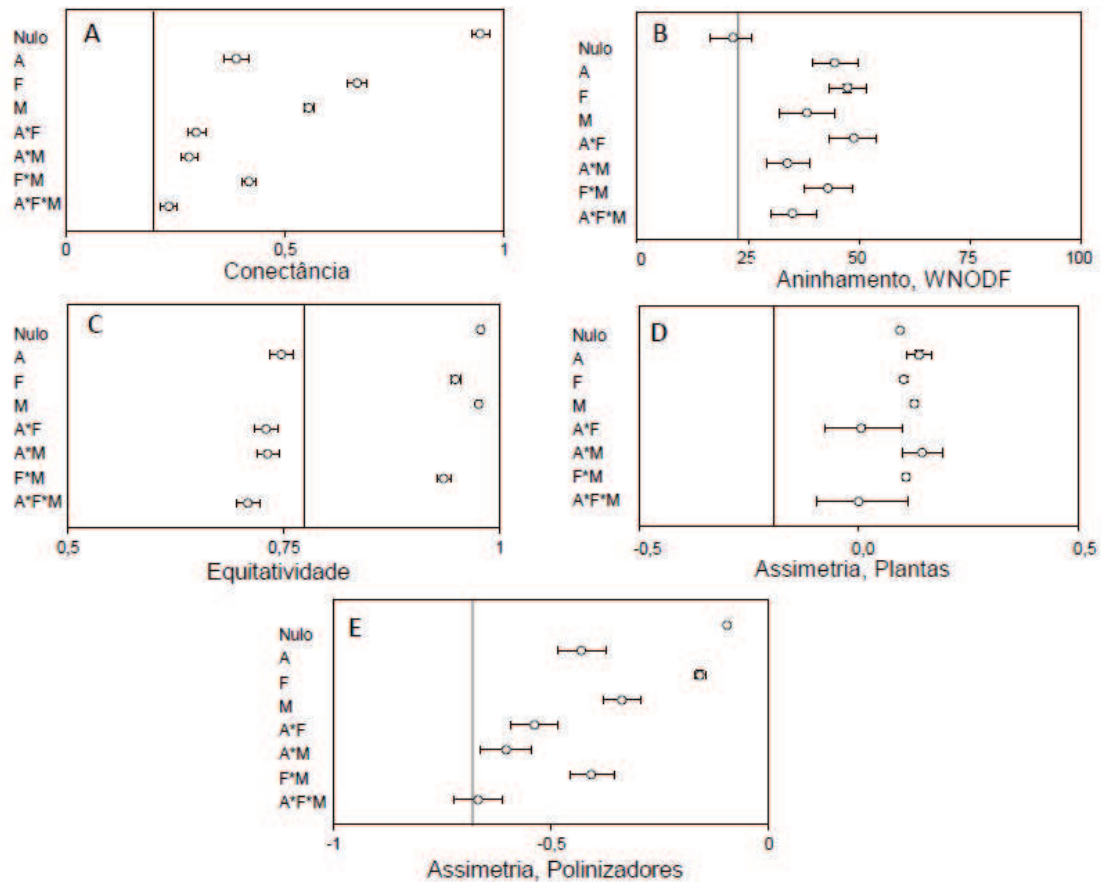
**Figura 8.** Curva de rarefação representando o registro de novas interações planta-polinizador em relação ao número de visitas registradas no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Note que a curva tende a atingir uma assíntota indicando a suficiência da amostragem em descrever as interações que ocorrem na comunidade.



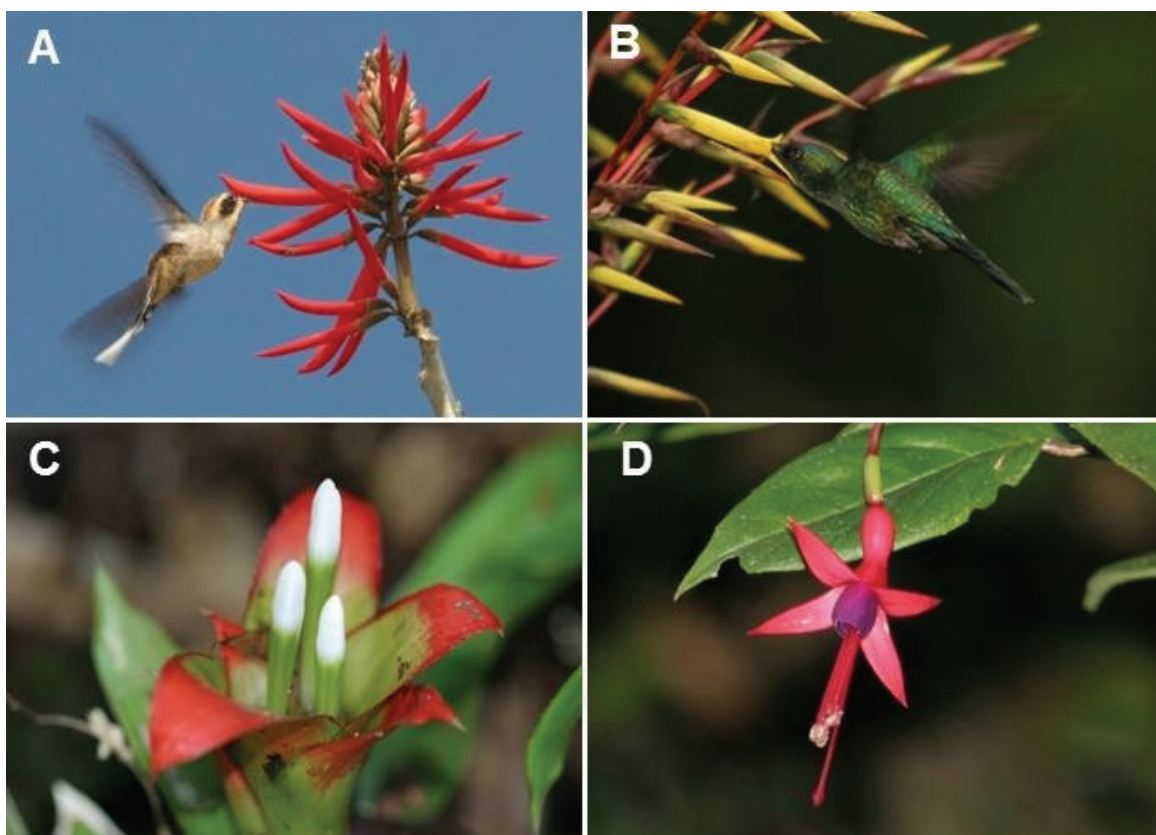
**Figura 9.** Valores de ajuste (AIC diferencial =  $\Delta AIC$ ) das matrizes probabilísticas envolvendo abundância (**A**), fenologia (**F**) e morfologia (**M**) das espécies e suas combinações em relação ao melhor modelo (**FM**); **Nulo** é o modelo no qual todas as espécies têm a mesma probabilidade de interagir no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Barras mais curtas indicam maior semelhança do modelo em relação ao modelo FM, que foi o que melhor se ajustou aos dados.



**Figura 10.** Ajuste dos modelos probabilísticos (círculos = valor médio; barra = intervalo de confiança de 95%) às cinco métricas de redes de interações observada. Os oito modelos envolvem abundância (A), fenologia (F) e morfologia (M) das espécies e suas combinações e tiveram as métricas recalculadas (sobre 1000 matrizes geradas aleatoriamente) à rede observada (cujo valor é indicado pela barra vertical dentro da caixa); Nulo é o modelo que assume ausência de qualquer processo determinador das interações, ou seja, no qual todas as espécies têm a mesma probabilidade de interagir no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Os modelos capazes de prever o valor observado devem sobrepor o valor observado.

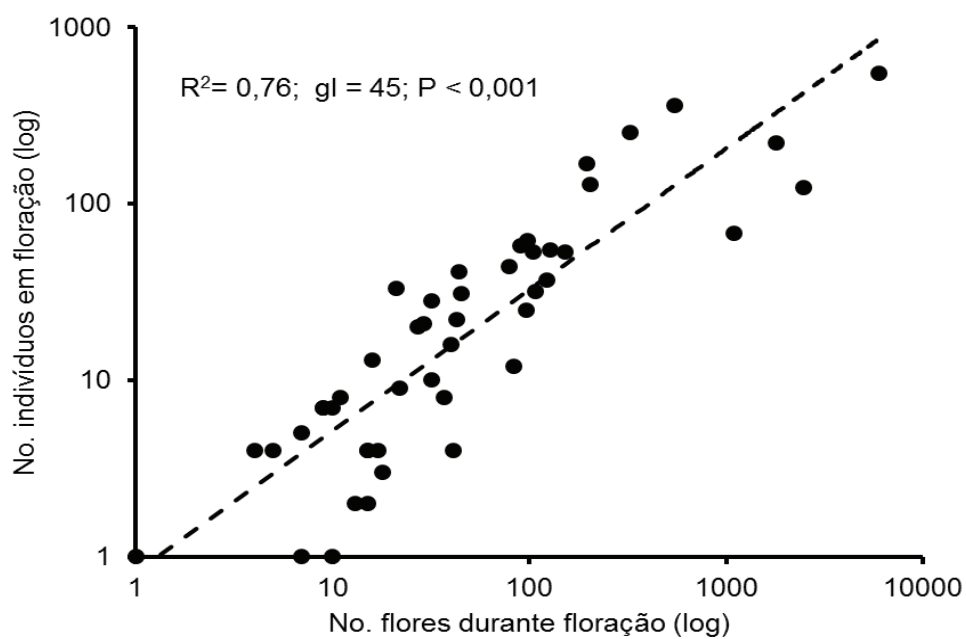


**Figura 11.** **A** - *Phaethornis eurynome*, espécie de bico longo visitando a flor de *Erythrina speciosa*. **B** – *Thalurania glaucopis*, espécie de bico curto visitando a flor tubular curta de *Vriesea* cf. *philippocoburgii*. **C** – Flor tubular longa de *Nidularium* cf. *longiflorum* que foi polinizada unicamente por *Phaethornis eurynome*. **D** – *Fuchsia regia* possui flor tubular curta e foi visitada por beija-flores tanto de bico longo quanto curto no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Fotos A, C e D: J. Vizentin-Bugoni; B: Carlos E. P. Nunes.

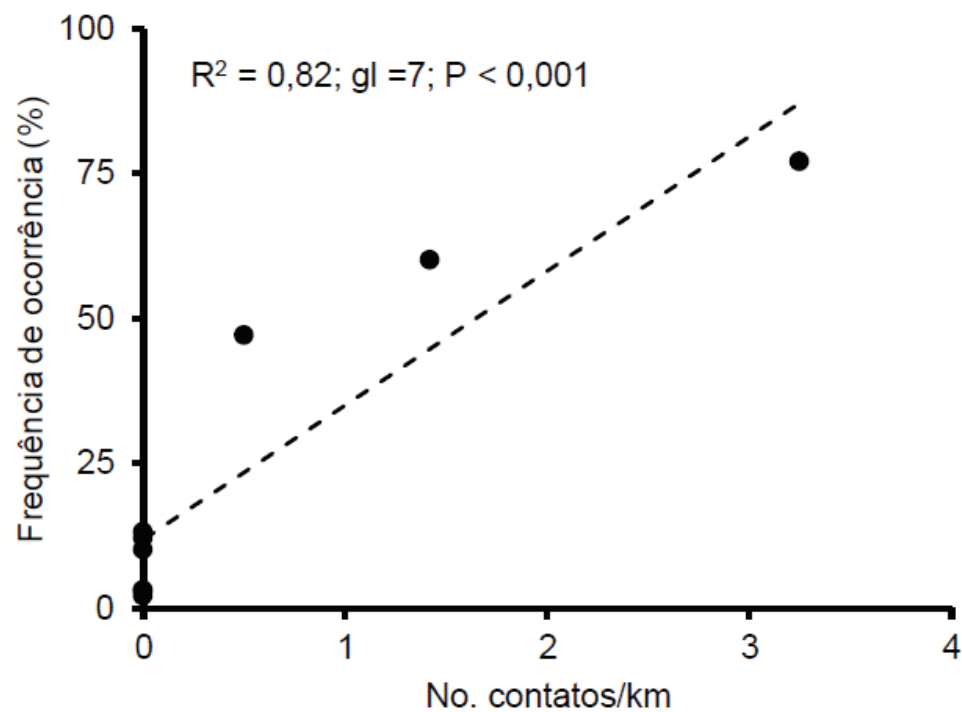


## MATERIAL SUPLEMENTAR

**S1.** Correlação entre o número de indivíduos em floração e o número de flores produzidas (note a escala logarítmica) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Calculado através do coeficiente de correlação de Pearson (dados normalizados com Log).



**S2.** Correlação entre a frequência de ocorrência e o número médio de contatos por quilômetro com beija-flores no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Calculado através do coeficiente de correlação de Pearson com dado não normalizados.



**S3.** Valores de ajuste (AIC diferencial =  $\Delta AIC$ ) das matrizes probabilísticas (modelos) em relação ao melhor modelo (**FM**). Barras representam os valores de  $\Delta AIC$  calculados usando como parâmetros o número de matrizes (barras negras) de acordo com a proposta de Vázquez et al. (2009b) ou o número de espécies (barras cinzas) que compõem cada modelo. Os modelos probabilísticos envolvem abundância (**A**), fenologia (**F**) e morfologia (**M**) das espécies e suas combinações; **Nulo** é o modelo no qual todas as espécies têm a mesma probabilidade de interagir no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SE Brasil. Barras mais curtas indicam maior semelhança do modelo em relação ao melhor modelo **FM**. Note que os resultados variam pouco em relação ao tipo de parâmetro usado.

