

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**ESTRUTURA E ECOLOGIA TRÓFICA DA COMUNIDADE DE BEIJA-
FLORES (AVES: TROCHILIDAE) E SEUS RECURSOS FLORAIS NA
ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE JATAÍ, ESTADO DE SÃO PAULO**

Edvaldo Nunes da Silva Neto

São Carlos – SP

2020

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**ESTRUTURA E ECOLOGIA TRÓFICA DA COMUNIDADE DE BEIJA-
FLORES (AVES: TROCHILIDAE) E SEUS RECURSOS FLORAIS NA
ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE JATAÍ, ESTADO DE SÃO PAULO**

Edvaldo Nunes da Silva Neto

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador:

Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho

São Carlos – SP

2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado do candidato Edvaldo Nunes da Silva Neto, realizada em 20/07/2020.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho (UFSCar)

Profa. Dra. Odete Rocha (UFSCar)

Prof. Dr. Mercival Roberto Francisco (UFSCar)

Prof. Dr. Alexander Zamorano Antunes (IF)

Profa. Dra. Caroline Zatta Fieker (Esfera Ambiental)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

“...É saber se sentir infinito
Num universo tão vasto e bonito é
saber sonhar
Então, fazer valer a pena cada verso
Daquele poema sobre acreditar...”
Trem - Bala (Ana Vilela)

Agradecimentos

Ao meu orientador Manoel Martins Dias Filho por toda a paciência ao me ensinar sobre beija-flores e demais aves, pelo seu comprometimento com a natureza e por aceitar me orientar.

Ao Matheus Reis, pessoa incrível com um coração do tamanho do mundo. Muito obrigado por toda ajuda. Tenho certeza que este trabalho ficou ainda melhor quando você começou a contribuir.

Agradeço a CAPES pela bolsa de Doutorado.

À Fundação Florestal / COTEC pela autorização da pesquisa na Estação Ecológica de Jataí.

A Estação Ecológica de Jataí pelo alojamento nos dias de coleta de dados.

Aos funcionários da EEJ, em especial ao Marcus e o pessoal da segurança.

Ao PPGERN, professores e funcionários.

À UFSCar e tudo que ela me proporcionou.

Agradeço aos amigos e colegas botânicos que me auxiliaram na identificação das espécies vegetais (Ebenezer Rodrigues, Ana Carolina Marcondelli, Ricardo Pessoa e André Benedito).

Ao grupo da Biologia da Polinização.

Agradeço a todos os amigos que tive o prazer de conviver em São Carlos em especial a todos do grupo Hudlle do amor.

À Isa “baratinha”, Helena, Gui, Lu e Rafão pelos almoços no RU, cafezinhos e prosas.

À Monique por me incentivar a aprender mais sobre os beija-flores.

Aos amigos da computação que vieram por intermédio de um grande amigo (Pneu).

Aos meus eternos irmãos da Rep Coqueiro (Ursão, Pneu, Bené e Negão).

Ao São Carlos Bulldogs e ao Futsal Federal, vocês fizeram com que os dias pesados da pós-graduação se tornassem menos difíceis.

À minha primeira orientadora Prof.^a Maria Inês Cruzeiro Moreno, pessoa de caráter extraordinário e que me abriu as portas da ciência.

Ao Prof. William Zaca pelos primeiros ensinamentos sobre os tão queridos beija-flores.

Ao Prof. Helder Nagai Consolaro pelos ensinamentos em Biologia da Polinização.

E por fim, mas não menos importante, agradeço de coração a minha família (Mainha, Painho, Rafa, Dudu e Geo). O apoio incondicional de vocês tornou esse sonho possível.

À minha querida e amada esposa Geo por toda cumplicidade, companheirismo, compreensão, paciência e amor.

E não poderia também deixar de agradecer aos filhos de 4 patas que adotados ao longo da vida (Joy, Babi, Flor e Lori).

Esta tese não teria saído se não fosse a rede de interação mutualística que montei ao longo da minha jornada acadêmica, então eu sou muito grato por tudo e por todos.

Sumário

Resumo geral.....	9
Abstract.....	10
Introdução geral.....	11
Referências bibliográficas.....	14

Capítulo 1

DIVERSIDADE DE BEIJA-FLORES (AVES: TROCHILIDAE) E SEUS RECURSOS FLORAIS EM UMA REGIÃO DE CERRADO.....	16
Resumo.....	17
Introdução.....	18
Material e Métodos.....	20
Resultados e Discussão.....	24
Conclusão.....	34
Referências bibliográficas.....	35

Capítulo 2

SEASONAL VARIATION IN ASSEMBLAGES OF HUMMINGBIRDS (AVES: TROCHILIDAE) AND PLANTS USED AS RESOURCE IN THE CERRADO OF JATAÍ ECOLOGICAL STATION, SOUTHEASTERN BRAZIL.....	39
Abstract.....	40
Resumo.....	42
Introdução.....	43
Material e Métodos.....	45
Resultados.....	47
Discussão.....	54
Referência bibliográfica.....	57

Capítulo 3

REDES DE INTERAÇÃO MUTUALISTA ENTRE BEIJA-FLORES E PLANTAS EM UMA REGIÃO DE CERRADO.....	62
Resumo.....	63
Introdução.....	64
Material e Métodos.....	65
Resultados.....	70

Discussão.....	81
Referência bibliográfica.....	83

Resumo geral

Estudos envolvendo as plantas e seus polinizadores tem reconhecida importância ecológica e evolutiva. Em ecossistemas tropicais muitas espécies necessitam destas interações mutualísticas em algum momento para completar seu ciclo de vida. No entanto, a dinâmica temporal pode regular sazonalmente as interações entre as espécies, como também a riqueza e diversidade de espécies. O uso da abordagem de redes de interação como ferramenta de análise tem ganhado espaço em estudos ecológicos sendo utilizado para diversos fins como, por exemplo, testar hipóteses sobre processos complexos que atuam na estruturação da comunidade e também avaliar a relação entre estes processos e os padrões da comunidade. O estudo foi dividido em três capítulos. No primeiro capítulo abordamos a história natural, diversidade de espécies de beija-flores e suas interações com as plantas no Cerrado e obtivemos um valor significativo para riqueza de beija-flores ($n=16$). No

segundo capítulo, o objetivo central foi avaliar a ocorrência de alterações sazonais nas assembleias de beija-flores e identificar possíveis padrões de estruturação dessas assembleias ao longo do tempo em resposta às mudanças na composição e abundância das espécies de plantas que oferecem recursos alimentares, verificamos que durante a primavera há maior diversidade de beija-flores na Estação Ecológica de Jataí. No terceiro capítulo, o objetivo central foi avaliar a rede de interação mutualística de beija-flor/planta na EEJ, encontramos uma rede aninhada, com baixa conectância e modularidade.

Abstract

Studies involving plants and their pollinators have recognized ecological and evolutionary importance. In tropical ecosystems, many species need these mutualistic interactions at some point to complete their life cycle. However, the dynamics of time can seasonally regulate interactions between species, as well as species richness and diversity. The use of the interaction network approach as an analysis tool has gained ground in ecological studies, being used for several purposes, such as testing hypotheses about complex processes that act in the structuring of the community and also assessing the relationship between these processes and community patterns. The study was divided into three chapters, where, in the first chapter, we addressed the theme of natural history and diversity of hummingbird species and their interactions with plants in the Cerrado and we obtained a significant value for the diversity of hummingbirds ($n = 16$). In the second part, our central objective was to assess the existence of seasonal changes in the hummingbird assemblies and to identify possible patterns of structuring these assemblies over time in response to changes in the

composition and abundance of plant species that offer food resources, and we obtained as a result that during the spring it was where we found the greatest diversity of hummingbirds at the Estação Ecológica de Jataí. In the third chapter, the central objective was to assess the hummingbird / plant mutualistic interaction network in the EEJ and our result was that the network is nested, with low connectivity and modularity.

Introdução geral

A estrutura de uma comunidade é basicamente descrita pela sua composição biótica, o uso do espaço pelos organismos, as interações bióticas e a variação temporal destes fatores (Begon *et al.* 2005; Ricklefs, 2010; Morin, 2011). Conhecer a diversidade biológica e entender os fatores que determinam a coexistência das espécies são temas centrais de estudos ecológicos e evolutivos (Hutchinson, 1959; Wolowski *et al.* 2017). Considerando os diversos tipos de estudos de ecologia de comunidades, todos são primariamente baseados na descrição da composição da comunidade, utilizando-se parâmetros básicos como riqueza (número de espécies) e abundância (número de indivíduos de cada espécie) (Begon *et al.* 2005).

A coexistência de populações de diferentes espécies em um determinado tempo e espaço define uma comunidade biológica (Giacomini, 2007; Ricklefs, 2010). Os padrões encontrados em comunidades podem ser

gerados por diferentes processos, incluindo acontecimentos geológicos e históricos, como o aparecimento de barreiras geográficas, variações nas condições ambientais e nas interações bióticas, além da ação de processos neutros (Freitas *et al.* 2014).

O entendimento sobre as interações mutualísticas entre plantas e animais, especialmente no nível de comunidade, tem avançado consideravelmente devido ao uso crescente da abordagem de redes complexas (Bascompte, 2009). Ao nível de espécies, a distribuição do grau, i.e. número de parceiros e uma espécie, mostra a maioria das espécies tendo poucos parceiros e poucas espécies tendo muitos parceiros (Jordano *et al.* 2003). Além disso, existe forte assimetria na dependência entre espécies, o que significa que as espécies realizam a maioria das suas interações com parceiros que, por outro lado, dependem pouco das suas interações (Vázquez & Aizen 2004). Essas propriedades estruturais são sugeridas como tendo fortes implicações para a estabilidade e dinâmica das assembleias de espécies que interagem nas comunidades (Bascompte *et al.* 2006, Bastolla *et al.* 2009, Thébault & Fontaine 2010).

Esses padrões estruturais das redes são provavelmente gerados por diversos processos (Vázquez *et al.* 2009), entretanto evidências empíricas sobre quais são estes processos e quais são suas importâncias relativas permanecem escassas. Nesse sentido, estudos recentes com redes ecológicas têm demonstrado que os acoplamentos nos atributos das espécies são determinantes cruciais da estrutura das redes, influenciando especialmente as

interações entre pares de espécies, o que às vezes é referida como a micro-estrutura das redes (e.g. Junker *et al.* 2014, Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

Entre as aves, os beija-flores são considerados o grupo mais especializado em alimentar-se de néctar devido as suas adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Stiles, 1981). E, portanto, sendo um importante grupo polinizador em ecossistemas neotropicais (Stiles, 1985; Bawa, 1990).

O Cerrado é um domínio morfoclimático e fitogeográfico da região Neotropical que ocorre, principalmente na porção central do Brasil, sendo composto por ecossistemas campestres, savânicos e florestais que resguardam uma das mais ricas floras vasculares do mundo, com mais de 10 mil espécies de plantas (Mendonça *et al.* 2008). Considerado um hotspot mundial de diversidade biológica, o Cerrado está sob forte pressão antrópica (Myers, 2000; Norman, 2003), principalmente em sua porção sul, no estado de São Paulo, onde restam poucos fragmentos isolados que somados ocupam menos de 7% de sua cobertura de área original (Durigan *et al.* 2003).

O município de Luiz Antônio possui 59.613,63 ha e está localizado na região nordeste do Estado de São Paulo (21º 20' - 21º 55' S e 47º 35' - 47º 55' W). A maior parte do município é ocupada por culturas extensas de cana-de-açúcar, *Pinus* sp., e *Eucalyptus* sp. (67,37 %), seguida pelas áreas naturais (31,7 %) e pelos corpos de água (0,93 %). As áreas naturais incluem vegetação natural e semi-natural em vários estados de conservação (Pires *et al.* 1995), principalmente na Estação Ecológica de Jataí. A importância da área está relacionada a uma alta diversidade de espécies decorrentes da variedade

de habitats, sendo formada basicamente por três tipos de ecossistemas: aquático, representado pelo rio Mogi-Guaçu, córregos, brejos e lagoas; terrestres inundáveis que separam as lagoas marginais do rio; terrestre, representado basicamente por um Cerrado *sensu lato* (Santos e Mozeto, 1992).

Tendo em vista a importância das interações mutualísticas na manutenção do equilíbrio dos ecossistemas e da importância de conhecer estas relações, que podem subsidiar ações para conservação dos remanescentes de cerrado no estado de São Paulo, o presente trabalho teve como objetivo geral fazer um estudo com abordagem comunitária da fauna de beija-flores e suas interações com espécies vegetais do cerrado da Estação Ecológica de Jataí.

Referências bibliográficas

Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8): 429–436.

Begon, M., Colin, R. T., Harper, J. L. 2005. *Ecology – From Individuals to Ecosystems*. 4. ed. Oxford: Blackwell Publishing. v. 135.

Freitas, L., Vizentin-Bugoni, J., Wolowski, M., DE Souza, J. M. T., Varassin, I.

G. 2014. *Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades*.

In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira, I. Machado, I. C. *Biologia da*

polinização. Rio de Janeiro: projeto cultural, Revisora editorial Ceres Belchior.

Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, 11(04): 521–543.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, 93(870): 145–159.

Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.

Morin, P. J. 2011. *Community ecology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2ª ed. 424 pp.

Ricklefs, R. E. 2010. *A Economia da Natureza*. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

Santos, J.E., Mozeto, A.A. 1992. Programa de Análise de Ecossistemas e Monitoramento Ambiental: Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP). In: **Ecologia de Áreas Alagáveis de Planície de Inundação do Rio Mogi-Guaçu**. São Carlos, Projeto Jataí. Universidade Federal de São Carlos.

Wolowski, M., Carvalheiro, L. G., Freitas, L. 2017. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, 105(2), 332-344.

Diversidade de beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma região de Cerrado.



Amazilia fimbriata em flores de *Serjania lethalis* (Foto: Edvaldo Neto).

Resumo

A estrutura de uma comunidade é basicamente descrita pela sua composição biótica, o uso do espaço pelos organismos, as interações bióticas e a variação temporal destes fatores. Conhecer a diversidade biológica e entender os fatores que determinam a coexistência das espécies são temas centrais de estudos ecológicos e evolutivos. O Cerrado é um domínio morfoclimático e fitogeográfico da América do Sul que ocorre na porção central do Brasil, sendo composto por ecossistemas campestres, savânicos e florestais que resguardam uma das mais ricas floras vasculares do mundo. Os beija-flores constituem um dos grupos mais importantes de aves polinizadoras da região Neotropical. O nosso trabalho tem como objetivos a descrição de características básicas das assembleias de beija-flores e de plantas utilizadas como recurso alimentar na Estação Ecológica de Jataí, o maior remanescente de Cerrado do estado de São Paulo. A coleta de dados foi realizada das 6:00h às 11:00h e das 15:00h às 18:00h, durante 5 dias consecutivos no mês, em um período de 2 anos (out/2016 a set/2018), totalizando um esforço amostral de 960h/focais. Foram utilizadas 3 rotas fixas. Encontramos 16 espécies de beija-flores utilizando como recurso alimentar 25 espécies vegetais. Dentre todas as espécies registradas, *Amazilia fimbriata* foi a mais generalista em termos de uso dos recursos.

Introdução

A estrutura de uma comunidade é basicamente descrita pela sua composição biótica, o uso do espaço pelos organismos, as interações bióticas e a variação temporal destes fatores (Begon *et al.* 2006; Ricklefs, 2010; Morin, 2011). Conhecer a diversidade biológica e entender os fatores que determinam a coexistência das espécies são temas centrais de estudos ecológicos e evolutivos (Hutchinson, 1959; Wolowski *et al.* 2017). Considerando os diversos tipos de estudos de ecologia de comunidades, todos são primariamente baseados na descrição da composição da comunidade, utilizando-se parâmetros básicos como riqueza (número de espécies) e abundância (número de indivíduos de cada espécie) (Begon *et al.* 2006).

As espécies que compõem as comunidades biológicas interagem entre si de diferentes maneiras, algumas das quais com potencial de causar mudanças profundas na dinâmica dos ecossistemas. As interações planta/polinizador, por exemplo, promovem a diversidade genética vegetal, incrementando a resiliência dos ecossistemas terrestres, além de propiciarem benefícios na produção de alimentos, fibras, medicamentos (Assessment, 2005), podendo ser consideradas as mais importantes do ponto de vista econômico, entre todas as interações planta/animal (Kearns *et al.* 1998). A relevância ecológica dessa relação pode ser observada no fato de que dentre cerca de 352 mil espécies de angiospermas no mundo, aproximadamente 308 mil, ou seja, 87,5% dependem de agentes polinizadores. Essa estimativa pode

variar entre 78% nas comunidades de zonas temperadas e 94% em zonas tropicais (Ollerton *et al.* 2011).

A coexistência de populações de diferentes espécies em um determinado tempo e espaço define uma comunidade biológica (Giacomini, 2007; Ricklefs, 2010). Os padrões encontrados em comunidades podem ser gerados por diferentes processos, incluindo acontecimentos geológicos e históricos, como o aparecimento de barreiras geográficas, variações nas condições ambientais e nas interações bióticas, além da ação de processos neutros (Freitas *et al.* 2014).

Os beija-flores evoluíram na América do Sul há cerca de 22 milhões de anos (McGuire *et al.* 2014) e, desde então, se tornaram o grupo mais importante de aves-polinizadores da região Neotropical (Cronk & Ojeda 2008). Apesar dos beija-flores serem apontados como um importante grupo de polinizadores, lacunas no conhecimento da ocorrência e principalmente das interações realizadas com espécies de plantas em determinados ecossistemas pode comprometer a gestão de áreas protegidas e prejudicar os esforços de conservação (Maruyama, 2011). O Cerrado é um domínio morfoclimático e fitogeográfico da região Neotropical que ocorre principalmente na porção central do Brasil, sendo composto por ecossistemas campestres, savânicos e florestais que resguardam uma das mais ricas floras vasculares do mundo, com mais de 10 mil espécies de plantas (Mendonça *et al.* 2008). Considerado um *hotspot* mundial de diversidade biológica, o Cerrado está sob forte pressão antrópica (Myers, 2000; Norman, 2003), principalmente em sua porção sul, no

estado de São Paulo, onde restam poucos fragmentos isolados que somados ocupam menos de 7% de sua cobertura de área original (Durigan *et al.* 2003).

Nesse contexto, este trabalho tem como objetivos a descrição de características básicas das assembleias de beija-flores e de plantas utilizadas como recurso alimentar no maior remanescente de Cerrado do estado de São Paulo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação Ecológica de Jataí (EEJ), município de Luís Antônio – SP, localizada entre as coordenadas 21°30' e 21°40' S e 47°40' e 47°50' W. A EEJ foi criada pelo Decreto-Lei 18.997/15.07.1982. Originalmente possuía 4532,18 hectares, porém após o Decreto-Lei 47096/18.09.2002 áreas pertencentes à Estação experimental de Luís Antônio passaram a ser da EEJ, sendo esta, ampliada para 9074,63 hectares. O clima é classificado segundo Koppen como Tropical do Brasil Central, subquente e úmido tendo duas estações bem definidas, uma chuvosa e outra seca. A temperatura média é 21,7°C e a precipitação média anual é de 1.433 mm/ano (Toledo-Filho, 1984). A EEJ resguarda a maior área natural com remanescentes de Cerrado do estado de São Paulo (Toppa, 2004).

Coleta de dados

Os dados de interação beija flor/planta foram coletados durante cinco dias consecutivos no mês, em um período de dois anos (out/2016 a set/2018), das 06:00 as 11:00 e das 15:00 as 18:00h em cada dia, assim totalizando um esforço amostral de 960h de observação. Foram utilizados três transectos fixos com 1,29km; 1,4km; 1,3km e sob as coordenadas 21° 37' 28" S 47° 48' 25" W; 21° 36' 56" S 47° 48' 53" W e 21° 36' 49" S 47° 49' 02" W, respectivamente. As observações foram realizadas com auxílio de binóculo Nikon 8x42, ao longo dos transectos com duração de 30 minutos em cada recurso floral. Em cada amostragem foi registrada a espécie da planta em floração que recebeu a visita e sua síndrome floral foi descrita de acordo com as características morfológicas da espécie (Faegri e Van Der Pijl, 1979). Com o auxílio de guia especializado (Grantsau, 2010) foram identificadas as espécies de beija-flores que visitaram a assembleia de plantas da região e também foi verificada a forma de obtenção do recurso: visita legítima, quando o néctar é acessado pela abertura da corola e a ave entra em contato com as estruturas reprodutivas da flor ou ilegítima, quando o néctar é acessado por outra forma. As espécies vegetais foram identificadas com o auxílio de especialistas.

Análise de dados

A eficiência da amostragem de beija-flores e das plantas visitadas para obtenção de recursos foi avaliada primeiramente por meio da curva de rarefação, utilizando o método de Mao tau com foco nas amostras coletadas ao longo de 2 anos de estudo, agrupadas de acordo com as estações climáticas.

Com este procedimento, foram gerados gráficos de acumulação de espécies para ambos os grupos estudados com o uso do estimador de riqueza Chao2, nos quais estão representados graficamente o erro padrão (para mais e para menos) da estimativa de riqueza de espécies, convertido para o intervalo de confiança de 95% (Cowell *et al.* 2004). Em seguida, foram utilizados dois estimadores quadráticos para o cálculo da riqueza máxima, Chao2 e Jackknife2, considerados os mais eficientes por Colwell e Coddington (1994), e por Gotelli e Colwell (2011).

Para avaliar a contribuição de cada espécie de beija-flor para as variações observadas ao longo da amostragem em campo, foi utilizada a análise multivariada SIMPER (*Similarity Percentage*). Com este procedimento, primeiramente as diferenças sazonais na estrutura da assembleia foram calculadas por meio da análise de similaridade (ANOSIM) com o uso do índice de Bray-Curtis que leva em consideração os dados quantitativos de cada espécie (número de observações). Por fim, o valor obtido de dissimilaridade geral da assembleia foi decomposto de modo a indicar o quanto cada espécie foi responsável pelas mudanças ao longo do tempo (Clarke, 1993).

A assembleia de beija-flores também foi descrita por meio de uma rede de interações do tipo unipartida, a qual representa visualmente as relações de coocorrência entre as espécies em uma mesma área, ao longo de dois anos de estudo na Estação Ecológica de Jataí. Foi usado o algoritmo de similaridade de Bray-Curtis com ponto de corte de 30%, ou seja, apenas foram representadas conexões entre espécies que se sobrepuseram no uso de área em 30% de

suas ocorrências ou mais. Todas as análises e procedimentos estatísticos foram executadas no programa PAST (Hammer *et al.* 2001; vers. 4.02 de abril/2020).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram registradas em todo o estudo 16 espécies de beija-flores (Aves: Trochilidae) que visitaram 25 espécies de plantas em busca de recursos florais (anexo 1). Foram obtidos $n=3161$ registros individuais de interações entre beija-flores e plantas. A quantidade de plantas em floração que receberam visitas de aves foi $n=211$. Este valor corresponde à somatória do número de indivíduos em floração em cada estação, podendo haver espécies em que um mesmo indivíduo permaneceu florido ao longo de duas estações e foi novamente contabilizado na estação seguinte, tendo em vista que o foco do estudo é a abundância de indivíduos em floração ao longo do tempo, que representa a disponibilidade de recursos em cada estação.

O esforço amostral em campo se mostrou eficiente para a amostragem tanto da fauna de Trochilidae quanto das espécies de plantas visitadas, conforme pode ser visto na curva de acumulação de espécies ao longo das estações nos gráficos das **Figuras 1 e 2**, respectivamente. De acordo com as estimativas quadráticas de riqueza máxima, eram esperadas $n=16 (\pm 0,15)$ espécies (Chao 2) e $n=16,46 (\pm 2,45)$ espécies (Jackknife 2) para a assembleia de beija-flores, valores similares à riqueza observada de $n=16$ espécies. No caso das plantas, a riqueza máxima estimada foi $n=26,75 (\pm 2,31)$ espécies (Chao 2) e $26,15 (\pm 4,62)$ espécies (Jackknife 2), valores próximos do número registrado em campo, $n=25$ espécies.

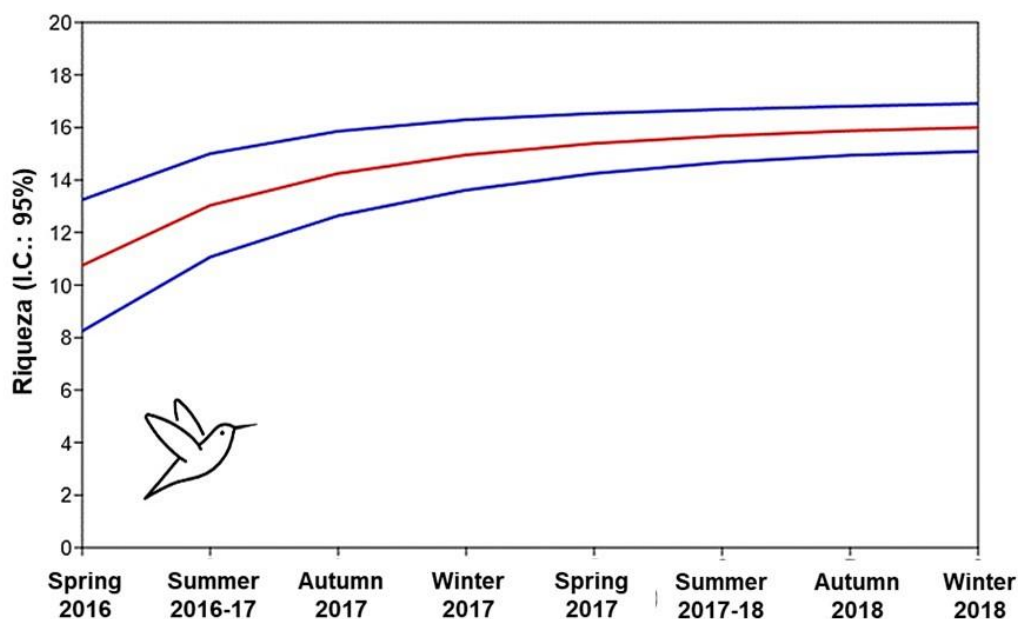


Figura 1. Curva de acumulação de espécies de beija-flores ao longo dos períodos sazonais de amostragem na Estação Ecológica de Jataí, com indicação da riqueza observada (linha vermelha) e o erro padrão convertido em intervalo de confiança de 95% (linhas azuis).

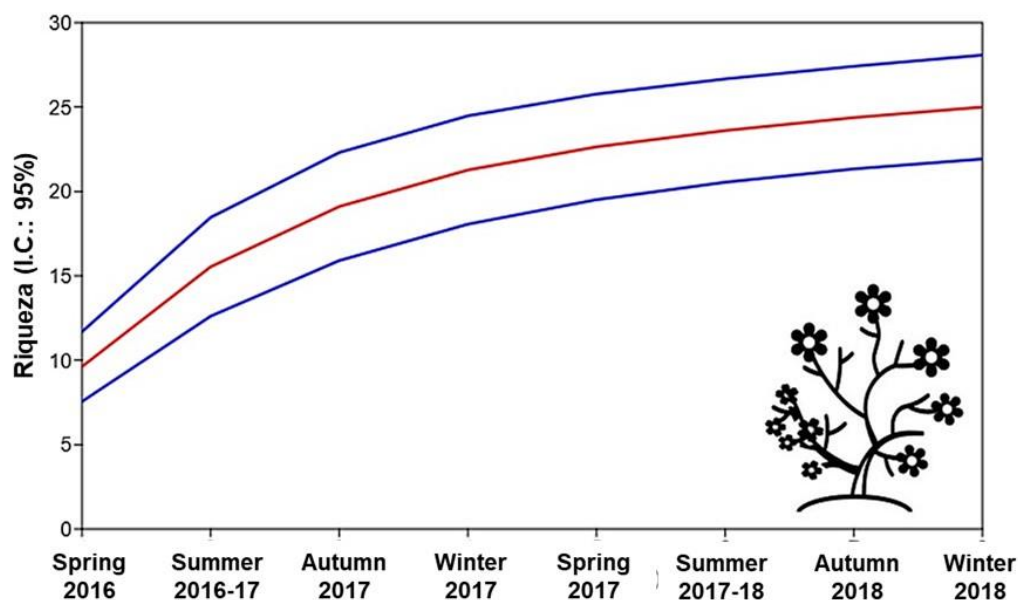


Figura 2. Curva de acumulação de espécies de plantas visitadas por beija-flores ao longo dos períodos sazonais de amostragem na Estação Ecológica de Jataí, com indicação da riqueza registrada (linha vermelha) e o erro padrão convertido em intervalo de confiança de 95% (linhas azuis).

A assembleia de beija-flores apresentou variações ao longo das estações do ano em termos de quantidade de interações observadas por cada uma das 16 espécies, apresentando um valor de significância da dissimilaridade geral de 42,43 (SIMPER). Esse valor de dissimilaridade foi decomposto de modo a indicar a contribuição de cada espécie nas mudanças gerais observadas nas assembleias entre as estações ao longo de todo estudo, conforme apresentado na **Tabela 1**.

As espécies *Amazilia fimbriata* e *Chlorostilbon lucidus* foram responsáveis pelas maiores variações observadas ao longo do estudo. Mesmo a primeira espécie sendo mais abundante que a segunda, a análise de dissimilaridade (SIMPER) indica que as variações na quantidade de registros apresentaram o mesmo impacto nas variações de toda a assembleia ao longo do tempo. Ao passo que, as espécies *Anthracothorax nigricollis* e *Aphantochroa cirrochloris* foram pouco observadas durante o estudo e obtiveram pouca significância quanto a análise de dissimilaridade (SIMER). O *Eupetomena macroura* mesmo sendo abundante em regiões urbanas (ver Maruyama *et al.* 2019), obteve um índice de dissimilaridade moderado, contribuindo com cerca de 7.59% na assembleia de beija-flores.

Tabela 1. Espécies de beija-flores (Aves: Trochilidae) registradas na Estação Ecológica de Jataí ao longo de dois anos de amostragem em campo, com indicação da dissimilaridade média (Dissim.) com que cada espécie contribuiu para as variações observadas ao longo das estações; a porcentagem desta contribuição para o total de toda a comunidade (Contrib.%); e a quantidade de observações de cada espécie em cada estação do ano.

Taxon	Dissim	Contrib. %	Spring 2016	Summer 2016-17	Autumn 2017	Winter 2017	Spring 2017	Summer 2017-18	Autumn 2018	Winter 2018
<i>Amazilia fimbriata</i>	7.13	16.81	112	196	128	109	67	41	109	81
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	7.13	16.81	101	156	50	16	73	7	43	28
<i>Amazilia versicolor</i>	6.23	14.68	70	113	41	64	103	3	29	38
<i>Thalurania glaucopis</i>	4.20	9.89	63	3	57	49	12	0	45	14
<i>Phaethornis pretrei</i>	4.16	9.80	108	73	36	46	26	16	40	26
<i>Florisuga fusca</i>	3.93	9.27	40	17	60	43	22	0	49	0
<i>Eupetomena macroura</i>	3.22	7.59	46	61	29	38	31	10	9	1
<i>Hylocharis chrysura</i>	1.80	4.23	28	18	8	12	35	16	2	24
<i>Amazilia lactea</i>	1.53	3.61	6	2	0	0	24	0	0	22
<i>Heliomaster squamosus</i>	0.75	1.77	0	1	1	0	9	0	4	12
<i>Calliphlox. amethystina</i>	0.63	1.50	19	2	4	0	0	0	0	0
<i>Leucochloris albicollis</i>	0.56	1.32	0	3	11	5	0	0	4	0
<i>Polytmus guainumbi</i>	0.43	1.00	3	2	0	0	0	7	2	0
<i>Colibri serrirostris</i>	0.35	0.83	0	11	0	0	3	0	0	0
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	0.20	0.48	0	6	0	0	2	0	0	0
<i>Aphantochroa cirrochloris</i>	0.17	0.40	0	0	0	5	0	0	0	0

A assembleia de plantas que ofertaram recursos florais para beija-flores também apresentou variações ao longo das estações do ano em termos de quantidade de espécies e indivíduos, apresentando um valor de significância da dissimilaridade geral de 63,4 (SIMPER), ou seja, uma variação maior do que na assembleia de beija-flores. Esse valor de dissimilaridade foi decomposto de modo a indicar a contribuição de cada espécie nas mudanças gerais observadas nas assembleias entre as estações ao longo de todo estudo, conforme apresentado na **Tabela 2**.

A espécie mais abundante, *Serjania lethalis*, também foi a que mais contribuiu com as mudanças observadas na assembleia de plantas ao longo de todo estudo. Seis plantas foram responsáveis por 54,13% de toda variação observada: *Serjania lethalis*, *Bauhinia brevipes*, *Inga vera*, *Mabea fistulifera*, *Bauhinia rufa* e *Manettia cordifolia*. Possivelmente isso tenha ocorrido devido a alta disponibilidade de recursos florais, associados com o tempo em floração.

Assim como observado em outros estudos, um pequeno número de espécies de aves e de plantas foi responsável por um grande percentual de interações, ao passo que a maioria das espécies das assembleias apresenta baixa abundância e quantidade de interações (Maruyama, 2011; Bueno, 2012 e Maruyama *et al.* 2014).

O beija-flor-de-garganta-verde (*Amazilia fimbriata*) realizou o maior número de visitas em um maior número de espécies de plantas (n=24), como pode ser visto no gráfico da **Figura 3**, assim como nos trabalhos de Melo (2001) e Maruyama (2011). O besourinho-de-bico-vermelho (*Chlorostilbon lucidus*) e beija-flor-de-banda-branca (*Amazilia versicolor*) mesmo representando cerca da metade das visitas (n=494 e n=458) feita por *A. fimbriata*, visitaram 19 e 16 espécies de plantas respectivamente. Já o beija-flor-dourado (*Hylocharis chrysura*) que representou 17,3% (n=147) das visitas do *A. fimbriata*, visitou 15 espécies de plantas. As espécies *Colibri serrirostris*, *Anthracothorax nigricollis* e *Aphantochroa cirrochloris* visitaram apenas duas espécies de plantas e apareceram apenas duas vezes nas amostragens.

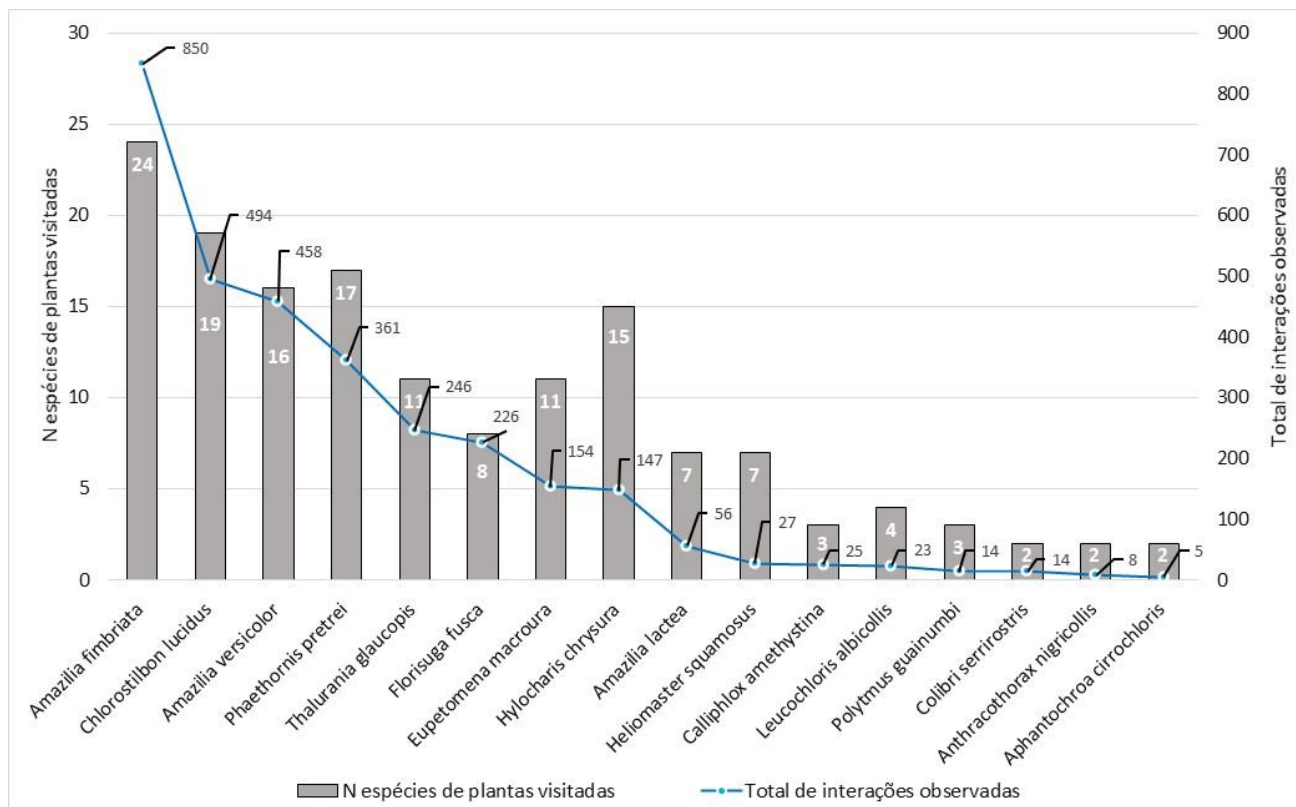


Figura 3. Número (N) de espécies de plantas visitadas (colunas) e quantidade total de interações observadas (linhas) por cada uma das 16 espécies de beija-flores na Estação Ecológica de Jataí.

A árvore canudo-de-pito (*Mabea fistulifera*) obteve o maior número de visitas individuais realizadas por 10 espécies de beija-flores, ao passo que espécies como o cipó-uva (*Serjania lethalis*) e o pequi (*Caryocar brasiliense*) receberam menos visitas, porém, de um número maior de espécies (12 e 11, respectivamente), conforme ilustrado no gráfico da **Figura 4**. Isso ocorreu possivelmente devido à alta floração e disponibilidade de néctar oferecidos pela *M. fistulifera* e também pelas visitas de *Florisuga fusca*.

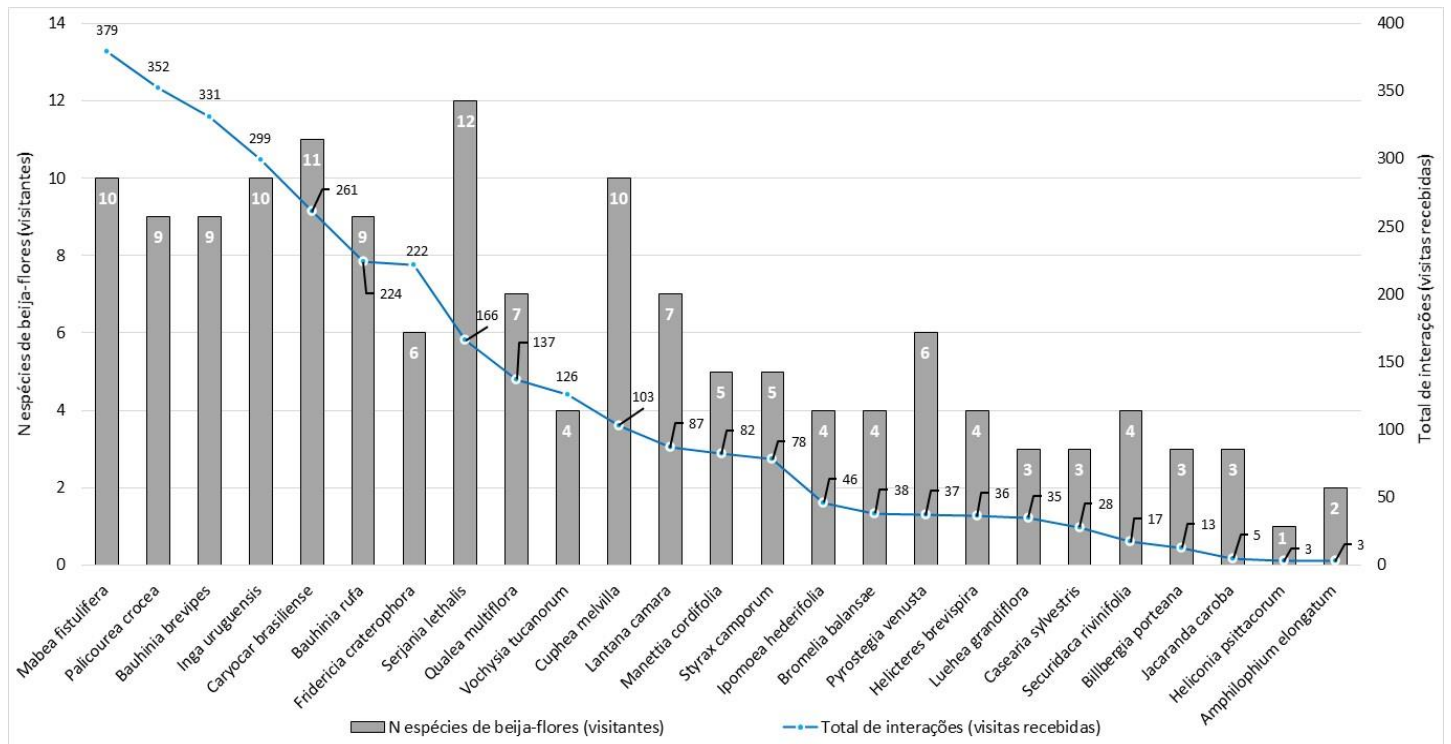


Figura 4. Número (N) de espécies de beija-flores (colunas) que visitaram os recursos florais e quantidade total de interações ou visitas registradas (linha azul) em cada uma das 25 espécies de plantas na Estação Ecológica de Jataí.

As espécies de beija-flores com maiores taxas de coocorrência (>30%) nas transecções ao longo das estações amostradas podem ser visualizadas no gráfico de rede de interações de coocorrência da **Figura 5**. É possível notar que espécies como *Polytmus guainumbi* e *Calliphlox amethystina* apresentam taxa de coocorrência tão baixas que não constam ligações entre estas e as demais espécies no gráfico. O aglomerado central formado por 8 espécies, dentre as quais *Amazilia fimbriata*, *Chlorostilbon lucidus*, *A. versicolor* e *Thalurania glaucopis*, corresponde ao conjunto de beija-flores com as maiores

taxas de coocorrência (Figura 5). Este resultado aponta para esse conjunto de 8 espécies como os beija-flores mais relevantes na estruturação das assembleias, pois o fato de ocorrerem um maior número de vezes em conjunto na mesma área ao longo do tempo indica certa dominância desse conglomerado na área de estudo. Além disso, maior coocorrência também pode ser um fator que aumenta as chances de competição entre elas. De fato, os beija-flores *A. fimbriata*, *C. lucidus* e *P. pretrei* estiveram presentes em quase todas as coletas de dados, fato que também foi observado em Melo 2001 e Maruyama 2011. Esse tipo de rede unipartida apresenta ainda os agrupamentos com maiores chances de competição entre si, ou de compartilhamento de recursos, tendo em vista a coocorrência dessas aves nectarívoras em períodos e áreas cujos recursos florais eram os mesmos para toda a assembleia.

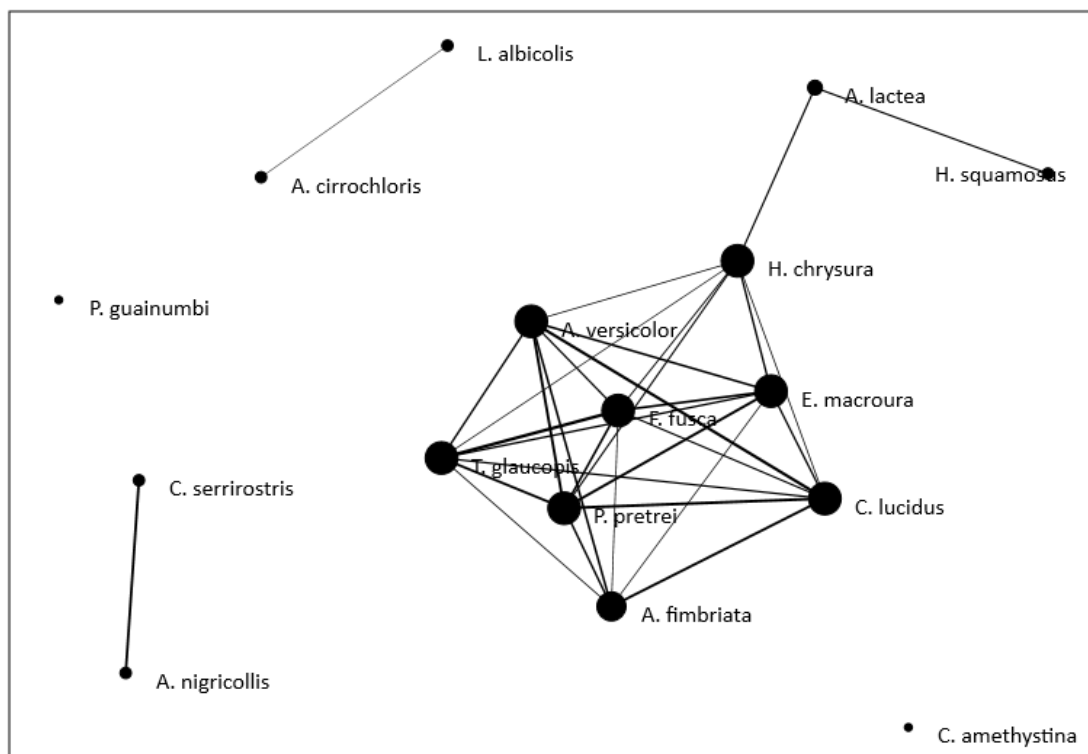


Figura 5. Gráfico de rede de co-ocorrência entre as 16 espécies de beija-flores, considerando as oito estações ao longo de dois anos de estudo na Estação Ecológica de Jataí. Os nós (círculos) representam as espécies e seu tamanho é proporcional à quantidade de arestas conectadas. A espessura das arestas (linhas) aumenta de acordo com a quantidade de registros de co-ocorrência entre dois nós conectados. Foi usado o algoritmo de similaridade de Bray-Curtis com ponto de corte de 30%, ou seja, apenas as espécies com co-ocorrência superior a essa porcentagem estão conectadas no gráfico.

Conclusão

A EEJ possui uma alta riqueza de beija-flores e recursos florais quando comparada a outros trabalhos no Cerrado (Melo, 2001; Maruyama, 2011), e assemelha-se com estudos em Mata Atlântica (Buzato *et al.* 2000).

O maior remanescente do Cerrado do estado de São Paulo abriga um conjunto muito diversificado de aves que podem desempenhar um papel fundamental como polinizador para muitas espécies de plantas, como observado na área de estudo. Esse serviço ecossistêmico oferecido pelos beija-flores é essencial para a manutenção dos processos ecológicos e da dinâmica da vegetação, com destaque para os biomas brasileiros ameaçados sob um processo acelerado de perda de área, como o Cerrado.

Referências bibliográficas

- Assessment, M. E. 2005. *Ecosystems and human well-being* (Vol. 5, p. 563). Washington, DC:: Island press..
- Begon, M., Colin, R. T., Harper, J. L. *Ecology – From Individuals to Ecosystems*. 4. ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2005. v. 135.
- Bueno, R. O. 2012. *Fatores que influenciam interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos*. Paraná, Universidade Federal do Paraná. Tese de doutorado em Ecologia e conservação.
- Buzato, S., Sazima, M., Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*, 32: 824-841
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.

- Colwell, R.K., Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 345:101-118.
- Colwell, R.K., Mao, C.X., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85: 2717-2727.
- Cronk Q., Ojeda I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* 59: 715-727.
- Durigan, G., De Siqueira, M. F., Franco, G. A. D. C., Bridgewater, S., Ratter, J. A. 2003. The vegetation of priority areas for cerrado conservation in São Paulo State, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 60(2), 217.
- Faegri, K., Van der pijl, L. 1971. *Principles of Pollination Ecology*. Oxford: Pergamon. 248 p
- Freitas, L., Vizentin-Bugoni, J., Wolowski, M., DE Souza, J. M. T., Varassin, I. G. 2014. *Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades*. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira, I. Machado, I. C. *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: projeto cultural, Revisora editorial Ceres Belchior.
- Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, 11(04): 521–543.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K. 2011. Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, 12, 39-54.
- Grantsau, R. 2010. *Guia completo para identificação das aves do Brasil*. H. Palo Jr. (ed.). São Carlos, Editora Vento Verde, V.1, 597 p.

- Hammer, Ø. 2019. *PAST Reference Manual: Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. Natural History Museum: University of Oslo. 271 pp.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, 93(870): 145–159.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., Waser. N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83–112.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing: Oxford, UK, 256 p.
- Maruyama, P. K. 2011. Disponibilidade de recursos florais e o seu uso por beija-flores em uma área de Cerrado de Uberlândia, MG. Uberlândia: Universidade Federal de Uberlândia. Dissertação de Mestrado em Ecologia e conservação.
- Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., Dalsgaard, B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46(6), 740-747.
- Maruyama, P. K., Bonizário, C., Marcon, A. P., D'angelo, G., DA Silva, M. M., DA Silva Neto, E. N., ... and Dos Anjos, L., 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological conservation*, 230, 187-194.
- McGuire, J. A., Witt, C. C., Remsen Jr, J. V., Corl, A., Rabosky, D. L., Altshuler, D. L., Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24(8), 910-916.

- Melo, C. 2001. Diurnal bird visiting of *Caryocar brasiliense* Camb. in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 61(2), 311-316.
- Mendonça, R. D., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., Silva-Júnior, M. D., Rezende, A. V., Filgueiras, T. D. S., ... & Fagg, C. W. 2008. Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. *Cerrado: ecologia e flora*, 2, 422-442.
- Morin, P. J. 2011. *Community ecology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2^a ed. 424 pp.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3): 321–326.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Norman, M. 2003. Biodiversity hotspots revisited. *BioScience*, 53(10), 916-917.
- Ricklefs, R. E. 2010. *A Economia da Natureza*. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Schmidt-Lebuhn A.N., Kessler M., Hensen I. 2007. Hummingbirds as drivers of plant speciation? *Trends in Plant Science*, 12: 329-331.
- Toppa, R. H., 2004. Estrutura e diversidade florística das diferentes fisionomias de Cerrado e suas correlações com o solo na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais.
- Toledo Filho, D. V. 1984. *Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de Cerrado no município de Luis Antônio (SP)*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal.

Vizentin-Bugoni J., Maruyama P.K., de Souza C.S., Ollerton J., Rech A.R., Sazima M. 2018. *Plant-Pollinator Networks in the Tropics: A Review*. In: Dáttilo W., Rico-Gray V. (eds) *Ecological Networks in the Tropics*. Springer, Cham.

Wolowski, M., Carneiro, L. G., Freitas, L. 2017. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, 105(2), 332-344.

Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. 4. ed. Upper Saddle River: Prentice Hall.

SEASONAL VARIATION IN ASSEMBLAGES OF HUMMINGBIRDS (AVES: TROCHILIDAE) AND PLANTS USED AS RESOURCE IN THE CERRADO OF JATAÍ ECOLOGICAL STATION, SOUTHEASTERN BRAZIL

Edvaldo Nunes da Silva Neto^{1, 2}, Matheus G. Reis¹, Manoel M. Dias¹, Carolline Z. Fieker¹

¹ Laboratório de Aves Neotropicais, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, Rod. Washington Luís, Km 235, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brasil

² e-mail: edvaldoneto@gmail.com

*Paper submetido na Brazilian Journal Biology

Figures: 4

Table: 1

Running title: Seasonality of hummingbird assemblages in Jataí Ecological Station

Abstract

Hummingbirds rely on floral resources subject to phenological variations throughout the seasons. The few remnants of Cerrado in São Paulo state, Brazil, are under threat by

loss and degradation of the vegetation, and by climatic changes. These impacts have a high potential to modify plant-bird interactions. In this scenario, the present study aimed to investigate the interactions between hummingbirds and plants within the largest native remnant of Cerrado in São Paulo state, located at Jataí Ecological Station, through monthly sampling between October 2016 and September 2018 across three transects ($\bar{x}=1,33\text{Km} \pm 0,061$), totalizing 960h of observation. We recorded 16 hummingbird species visiting flowers of 25 plant species. The richness and abundance of plants that provided floral resources during 8 seasons (2 years) did not have statistically significant correlations ($p>0.05$) with the hummingbird richness and with the abundance of bird-plant interactions. However, significant variation ($p<0.05$) was observed in the assemblage structure throughout the seasons, considering the Shannon diversity index and Simpson dominance index. The organization of winter and autumn assemblages had higher correspondence with each other, similarly to the correspondence between spring and summer assemblages, except for the 2017-2018 summer, which was atypical. The similarities in the assemblage structure between these seasons correspond with the two major seasonal periods of the Cerrado, the dry and wet seasons. Although the results suggested variations in the hummingbird assemblages over time, it did not occur due to the presence and abundance of plants in the sampled transects, indicating that the geographic scale may have influenced the results.

Keywords: Nectivory, bird-plant interaction, mutualism, seasonality, assemblage structure.

Resumo

Os beija-flores dependem de recursos florais sujeitos a variações fenológicas ao longo das estações do ano. Os poucos remanescentes de Cerrado no estado de São Paulo encontram-se sob constante ameaça de perda e degradação da vegetação e alterações climáticas, sendo que esses impactos apresentam grande potencial para alterar as interações ave-planta. Nesse cenário, o presente estudo objetivou investigar as interações entre beija-flores e plantas e a influência da sazonalidade no maior remanescente de Cerrado nativo do estado de São Paulo, localizado na Estação Ecológica de Jataí, com amostragens mensais entre outubro/2016 e setembro/2018 em três transecções ($\bar{x}=1,33\text{Km} \pm 0,061$), totalizando 960h de observação. Foram registradas 16 espécies de beija-flores visitando flores de 25 espécies de plantas. A riqueza e a abundância de plantas com oferta de recursos florais ao longo de 8 estações (2 anos) não apresentaram correlações estatisticamente significativas ($p>0,05$) com a riqueza de beija-flores nem a abundância de interações com as plantas. Entretanto, foram observadas variações significativas ($p<0,05$) na estrutura das assembleias ao longo das estações, considerando os índices de diversidade de Shannon e Dominância de Simpson. A organização das assembleias de inverno e outono apresentaram maior correspondência entre si, assim como as da primavera e verão, com exceção do verão de 2017-2018 que se mostrou atípico. A similaridade na organização entre essas estações corresponde aos dois grandes períodos sazonais do Cerrado, a época seca e a chuvosa. Ainda que os resultados tenham apontado para variações ao longo do tempo nas assembleias de beija-flores, essa sazonalidade não ocorreu em função da presença e abundância de plantas nas transecções amostradas, indicando que a escala geográfica pode ter influenciado os resultados.

Palavras-chave: Nectivoria, interação ave-planta, mutualismo, sazonalidade, estrutura de assembleias.

1. Introduction

The assemblage structure of animals and plants which are connected by close ecological interactions, such as pollination, is important for comprehension of coevolutionary process among species at the community level (Lewinsohn *et al.*, 2006; Bascompte and Jordano, 2007) and have been intensively studied in the last decades (*e.g.* Wolf *et al.*, 1976; Snow and Snow, 1980; Stiles, 1980; Lara, 2006; Maruyama *et al.*, 2019). However, there is still a lack of data quantifying mutualistic interactions, especially when considering the high diversity of tropical ecosystems, which can be provided by the development of field studies on natural history (Del-Claro *et al.*, 2013).

Mutualistic interactions between plants and hummingbirds have revealed of high importance to comprehension of the role of coevolutionary process at community level, and the relevance of organization of communities for the ecosystem dynamics (Kodric-Brown *et al.*, 1984; Araújo *et al.*, 2018). Moreover, meta-analysis studies which compile data overspread within phytogeographical domains and biomes, can offer a big picture of co-evolutionary patterns at higher ecological levels (*e.g.* Prance and Campbell, 1988; Murayama *et al.*, 2015).

Hummingbird assemblages in tropical ecosystems tend to respond to seasonal variations in the availability of floral resources (Feinsinger, 1976; Stiles 1985). Plant communities used as resources by these birds have been studied in the Cerrado domain (Machado, 2012; Maruyama *et al.*, 2014; Matias *et al.*, 2016), however, there is still a

lack of information focused on the seasonality at medium and long-term periods (Canela, 2006; Rodrigues, 2011; Las-Casas, 2014). The Cerrado, the second largest morphoclimatic and phytogeographic domain in South America (Pinheiro and Monteiro, 2010), is one of the global hotspots of biodiversity with a high number of endemic and threatened species, and high rates of area loss (Myers *et al.*, 2000). In this scenario, ecological interactions and patterns of community structure in natural ecosystems of the Brazilian Cerrado are under threat, at risk of disturbing, losing components or disappearing before they are properly characterized. Additionally, the effects of climate changes can promote severe perturbations in its biota and ecosystem dynamics (Siqueira and Peterson, 2003; Sawyer, 2008; Bustamante *et al.*, 2012), which could lead to drastic changes in plant phenology and, consequently, in the seasonal and spatial distribution patterns of hummingbird assemblages.

In São Paulo state, where the original cover area of Cerrado was reduced from 14% to less than 1% of the territory (Durigan, 2003), less than 0.5% of the remnants are under protection by the law in legitimated conservation units (Durigan, 2006). In this context, the Jataí Ecological Station is fundamental for the conservation of biota and its ecological relationships in native ecosystems, as this conservation unit protects the largest contiguous Cerrado remnant of São Paulo state (Toppa *et al.*, 2005). The objectives of this study were to evaluate seasonal changes in hummingbird assemblages and to identify possible patterns of structuring of these assemblages over time in response to changes in composition and abundance of flowering plant species used as food resources.

2. Material and Methods

Study area

This study was conducted at Jataí Ecological Station (JES), created in 1982 (Decreto-Lei 18.997/15.07.1982), in the municipality of Luís Antônio, São Paulo state, southeastern Brazil, between the coordinates 21°30' and 21°40' South, 47°40' and 47°50' West. This conservation unit initially protected 4,532.18 ha; however, the area was expanded in 2002 to 9,074.63 ha after the Experimental Station of Luís Antônio was annexed (Decreto-Lei 47096/18.09.2002).

The regional climate is Aw according to Köppen's classification, or Tropical of Central Brazil, with two well-defined seasons, a dry winter and a hot and rainy summer (Toppa *et al.*, 2006). The annual average temperature is 21.7 °C and precipitation is 1,433.0 mm/year (Toledo-Filho, 1984).

The JES harbors the largest contiguous remnants of Cerrado in São Paulo state (Toppa *et al.*, 2005), which includes phytophysiognomies in the following order of covering area: dense cerrado forest (*Cerradão*), secondary vegetation in natural regeneration process, semideciduous forest, wetlands or lowland vegetation associated to humid areas, open savannas and bushlands (known as *campo sujo*), and typical cerrado woodlands (*cerrado sensu stricto*) (Toppa *et al.*, 2006).

Field methods

Data on the interactions between hummingbirds and plants were collected in five continuous days each month, during a 2-years period from October/2016 to September/2018, from 6:00h to 11:00h and from 15:00h to 18:00h each day, totalizing 960h of field observations. This sampling effort was equally distributed among three transects with lengths of about 1.29 km (beginning point: 21°37'28" S, 47°48'25"W), 1.4 km (21°36'56"S; 47°48'53"W), and 1.3km (21°36'49"S; 47°49'02"W).

During field sampling activities, plant species with floral resources accessed by hummingbird species were identified and observed in order to gather data on the number of bird-plant interactions. Floral resources were monitored for 30min in each survey along the transects using binoculars (Nikon, 8x42), from a secure distance in order to avoid the influence of observers on animal-plant interactions. The interactions were categorized according to the type of access to flower resources in legitimate and illegitimate visits, respectively, when hummingbirds performed frontal access to flower resources (potential pollination), and when hummingbirds performed flower pillage, accessing resources from holes in basal portions of the petals (without pollination).

Data analysis

Data on species richness and abundance were used to perform Pearson's linear correlation (R), whose significance were tested using two-tailed t-test (Zar, 1999). Seasonal changes on basic structure of hummingbird assemblages represented by Shannon Index of Diversity (H') and Simpson's Dominance (D) were compared between samples of each annual season along a 2-year period, totalizing 8 continuous seasons, using t-test adapted to these indexes (Magurran, 2004; Hammer, 2019).

Additionally, we used the Equitability index, also known as Pielou Evenness (J'), to describe the evenness with which the number of interactions were divided among the recorded species (Hammer, 2019).

The organization of hummingbird assemblages throughout the seasons, considering species composition and their abundances (counted data on specific interactions), was assessed using Correspondence Analysis (Manly, 2008). With this multivariate analysis, it is possible to visualize the associations (similarity) or dissimilarities among seasonal samples through a scatter plot graphic in which samples were plotted in the coordinate system given by the Correspondence Analysis (Hammer, 2019).

We run the statistical analysis in PAST program (Hammer *et al.*, 2001), version 3.25 released in May/2019. It was adopted the significance level $\alpha=0.05$ to accept alternative hypothesis of performed tests.

Associations between hummingbirds and plant species, considering data of all seasons, were described using a rectangular matrix which represents the interaction structure of the plant-animal assemblages. According to Bascompte *et al.* (2003), mutualistic interaction assemblages have nested structure, which can be evidenced when rows (bird species) and columns (plant species) are arranged in decreasing order of total counted interactions (Lewinsohn *et al.*, 2006).

3. Results

A total of 16 hummingbird species were recorded using floral resources offered by 25 plant species in the entire study area, throughout 2 years. The hummingbird species richness in each season ($n=8$) were not correlated to the richness of flowering plant species used for feeding ($R=0.29$, $p=0.48$), neither with the abundance of those plants ($R=-0.02$, $p=0.95$). The abundance of hummingbirds assessing flower resources also did not show significant correlation with flowering plant richness ($R=0.54$, $p=0.16$), neither with plant abundance ($R=0.03$, $p=0.93$).

The seasonal variations of hummingbird and plant richness and abundance, as shown in Figure 1, indicated distinct patterns in the second year of this study, when total counts of animal-plant interactions were lower, especially in the summer of 2017-2018. These observed variations were responsible for the non-significative correlations and can be explained by the absence of some species, such as *Anthracothorax nigricollis*, *Calliphlox amethystina*, and *Colibri serrirostris*. Besides, in the previous summer (2016-2017) it was observed the highest number of bird species and abundance of interactions.

The structure of hummingbird assemblages described by diversity, equitability and dominance indexes indicated that springs are the most diversified seasons with the lowest probability of occurrence of dominant or very abundant species, as shown in Figure 2. In opposite way, the summers showed the lowest values of diversity and the highest of dominance.

In fact, the spring of 2016 was statistically distinct ($p<0.05$) from the other seasons when diversity (H') and dominance (D) were compared, except for the spring of 2017, which did not show significant differences (Table 1). The summer of 2017-2018,

when bird assemblage was the least diversified, was significantly distinct from other seasons considering H' , even when compared to the previous summer. Only the dominance (D) was similar between summers. Both indexes of the two autumns and two winters showed no significant differences. The comparisons between all eight seasons are detailed in Table 1. Those results of paired tests indicated the seasonality can influence the structure of hummingbird assemblages, mainly during the rainy period of Cerrado domain, which comprises spring and summer seasons.

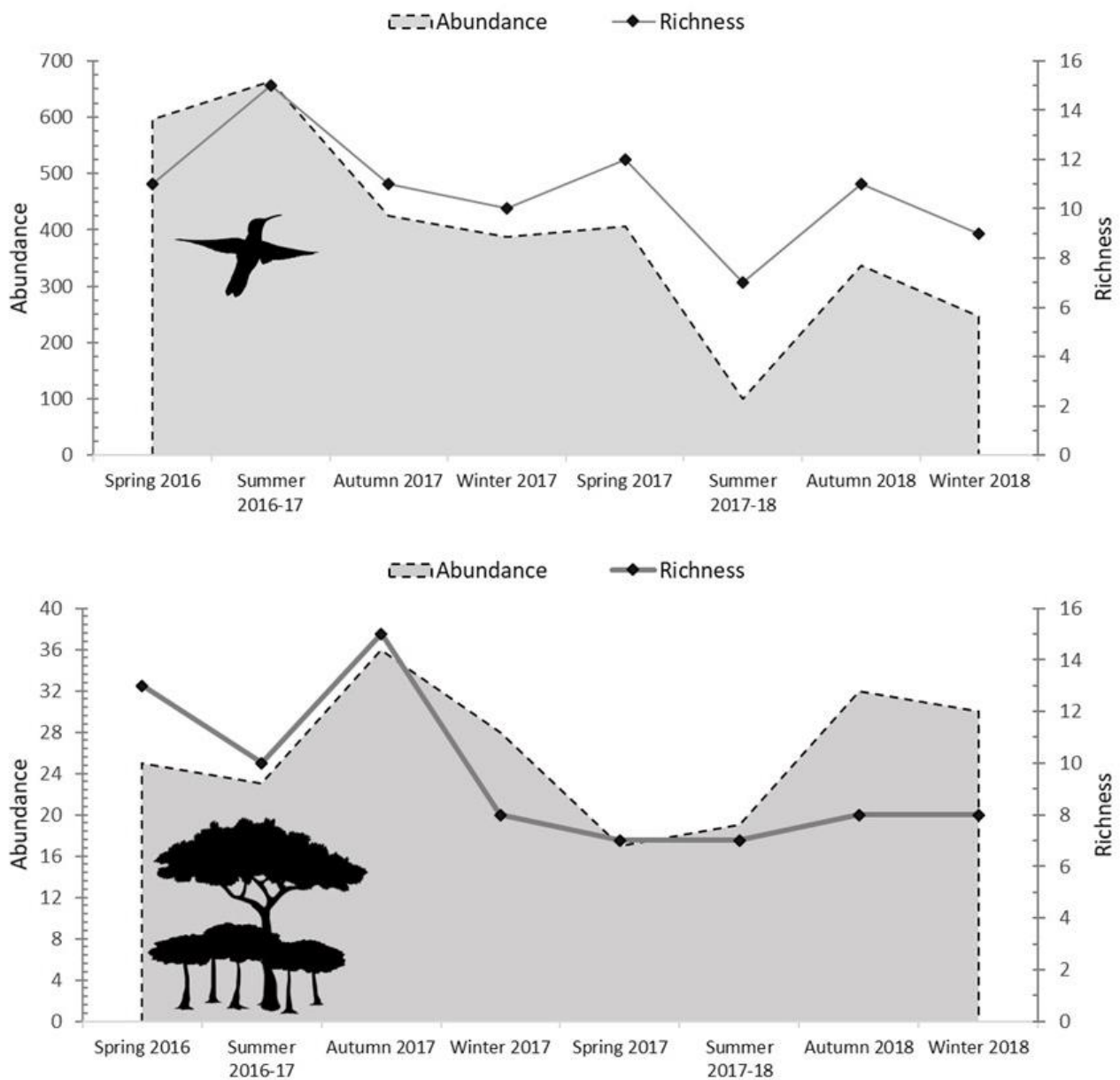


Figure 1. Richness and abundance of hummingbirds (above) and flowering plants used as feeding resources (below), over the seasons along a 2-year survey in Jataí Ecological Station.

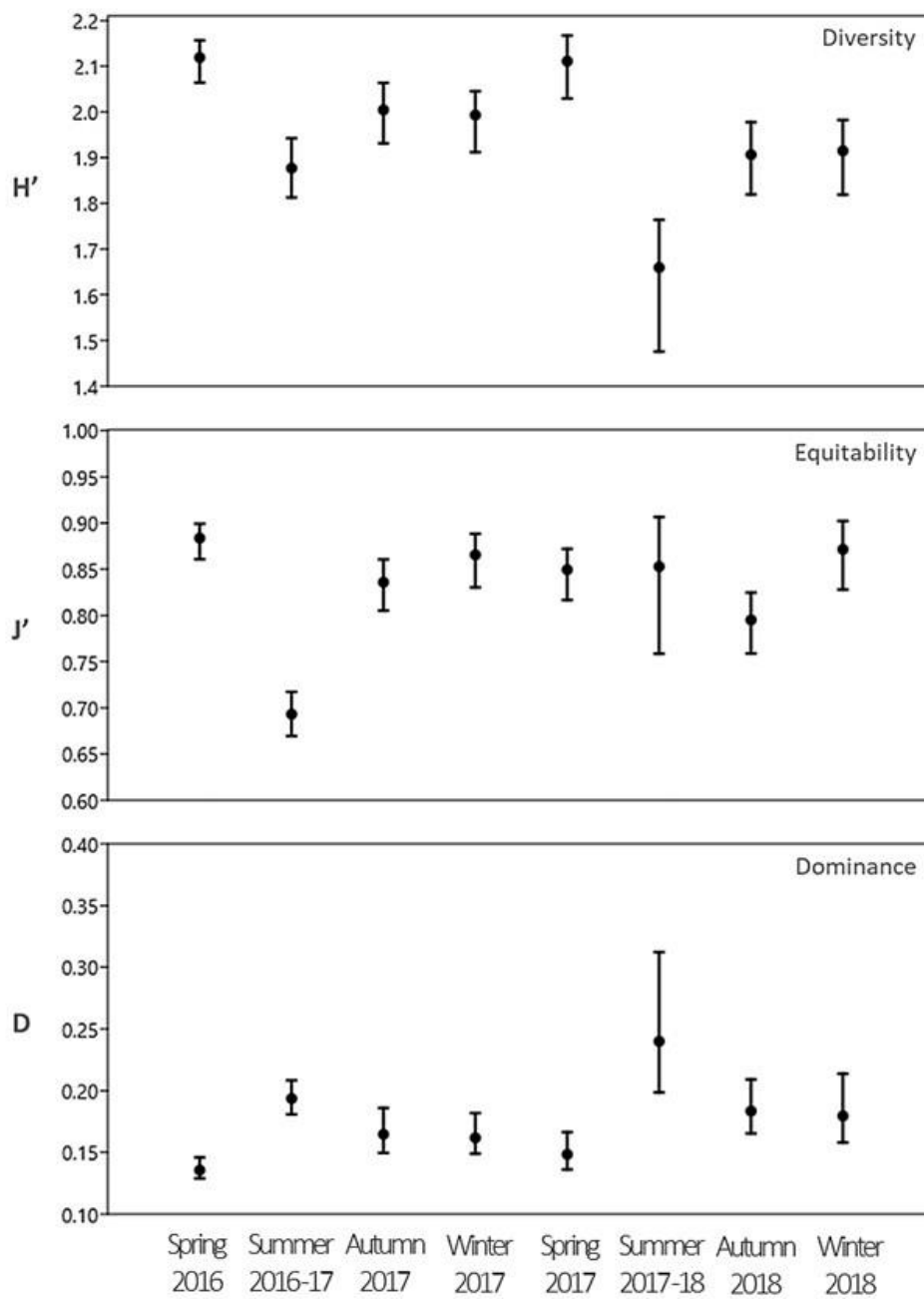


Figure 2. Indexes of Diversity (H'), Equitability (J'), and Dominance (D), with respective standard errors, describing basic structure of hummingbird assemblages in each season over a 2-year period in Jataí Ecological Station.

Table 1. Comparisons between the structure of hummingbird assemblages of each season, with results of paired t-test applied to Shannon's Diversity Index H' (upper-right diagonal) and Simpson's Dominance - D (bottom-left diagonal). Statistically significant results ($p < 0.05$) are highlighted.

Diversity Dominance	Spring 2016	Summer 2016-17	Autumn 2017	Winter 2017	Spring 2017	Summer 2017-18	Autumn 2018	Winter 2018
Spring 2016	—	t=5.67; p<0.001	t=2.7; p=0.007	t=3.0; p=0.003	t=0.18; p=0.85	t=5.82; p<0.001	t=4.36; p<0.001	t=4.15; p<0.001
Summer 2016-17	t=-6.95; p<0.001	—	t=-2.57; p=0.01	t=-2.36; p=0.02	t=-4.61; p<0.001	t=2.61; p=0.01	t=-0.54; p=0.59	t=-0.68; p=0.49
Autumn 2017	t=-2.85; p=0.004	t=2.48; p=0.01	—	t=0.23; p=0.81	t=-2.1; p=0.03	t=4.16; p<0.001	t=1.78; p=0.07	t=1.62; p=0.1
Winter 2017	t=-2.74; p=0.006	t=2.87; p=0.004	t=0.23; p=0.82	—	t=-2.35; p=0.02	t=4.03; p<0.001	t=-1.58; p=0.11	t=1.42; p=0.15
Spring 2017	t=-1.42; p=0.15	t=4.26; p<0.001	t=1.34; p=0.18	t=1.15; p=0.24	—	t=5.4; p<0.001	t=3.65; p<0.001	t=3.48; p<0.001
Summer 2017-18	t=-3.48; p<0.001	t=-1.52; p=0.13	t=-2.43; p=0.017	t=-2.54; p=0.01	t=-2.99; p=0.003	—	t=-2.86; p=0.07	t=-2.95; p=0.003
Autumn 2018	t=-3.97; p<0.001	t=0.76; p=0.44	t=-1.29; p=0.19	t=-1.54; p=0.12	t=-2.56; p=0.01	t=1.78; p=0.07	—	t=-0.14; p=0.89
Winter 2018	t=-3.0; p=0.003	t=0.89; p=0.36	t=-0.88; p=0.37	t=-1.08; p=0.28	t=-1.94; p=0.053	t=1.84; p=0.06	t=0.22; p=0.82	—

Considering the composition of hummingbird assemblages and the specific abundance of interactions in each season, the summer of 2016-2017 was less similar to other seasons, while the summer of 2017-2018 was more similar to both springs, accordingly to the scatter plot graph with correspondence analysis results as the coordinate system, as shown in Figure 3. The group formed by the last three seasons indicated a higher correspondence among these seasonal samples, than the group formed by samples of the two winters and two autumns.

The hummingbird-plant interactions observed in this study are represented in a matrix with abundance of observations (Figure 4), in which is possible to note that some bird species are resource generalists (e.g. *Amazilia fimbriata*, *A. versicolor*, *Chlorostilbon lucidus*), while others tend to use resources from a restricted number of plant species (e.g. *Calliphlox amethystina*, *Colibri serrirostris*, *Anthracothorax nigricollis*, *Aphantochroa cirrochloris*). Plant species such as *Mabea fistulifera*,

Palicourea crocea, *Bauhinia brevipes*, and *Inga vera* received a high number of visits from various bird species, while other species received few visits from few bird species, such as *Heliconia psittacorum*, *Amphilophium elongatum*, *Jacaranda caroba*, and *Billbergia porteana*.

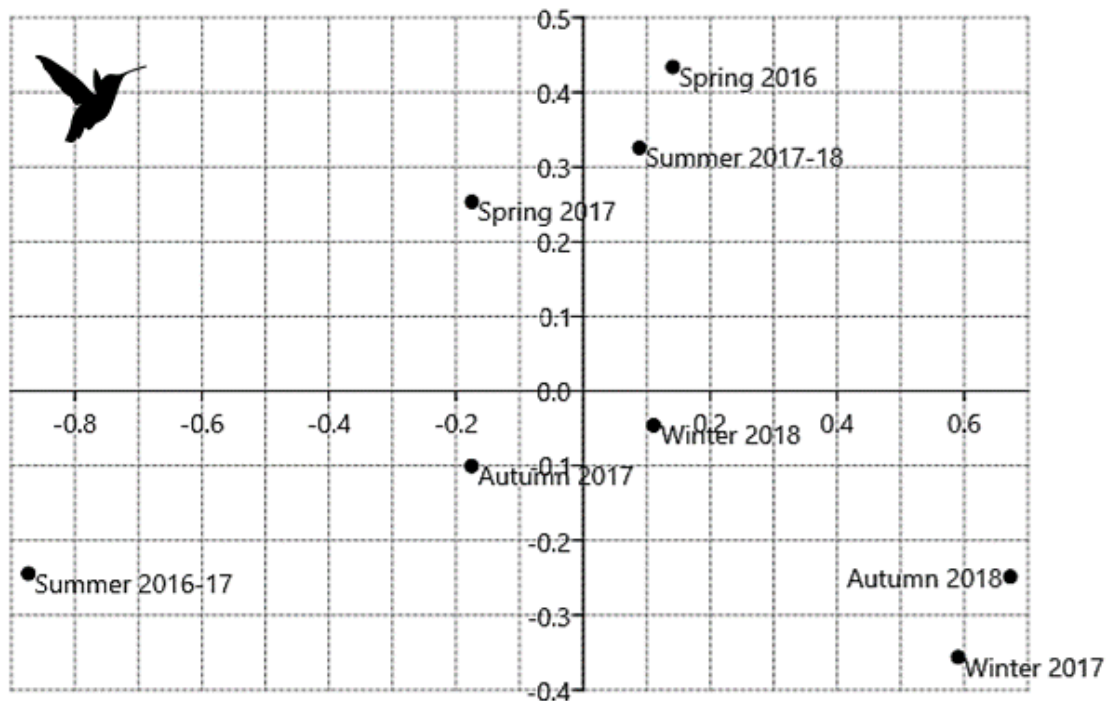


Figure 3. Hummingbird assemblages (composition and specific abundance) of each sampled season, spatially organized in a coordinate system given by the results of Correspondence Analysis.

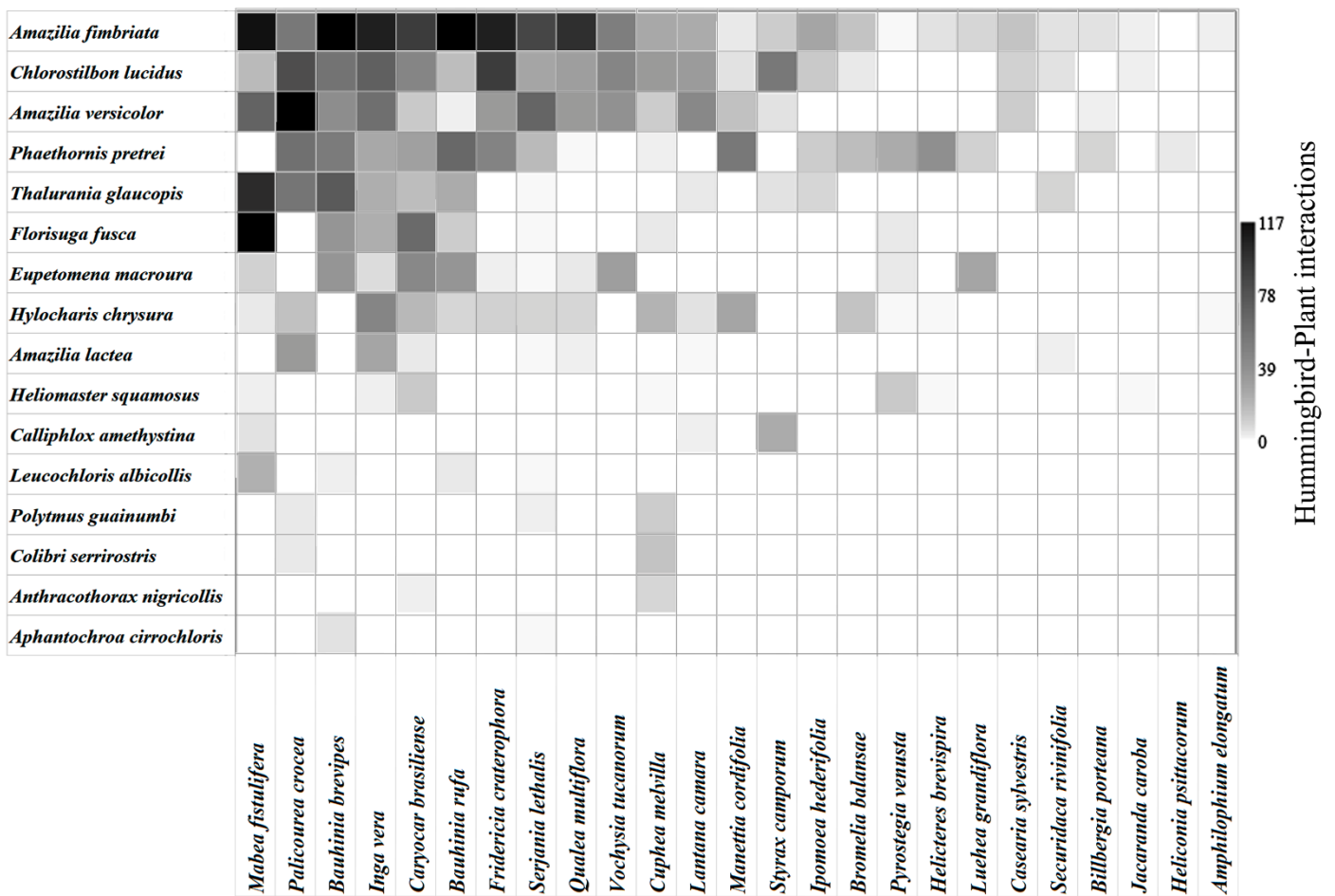


Figure 4. Matrix of hummingbird-plant interactions indicating the total of interspecific interactions observed in Jataí Ecological Station.

4. Discussion

The overall richness of hummingbirds (n=16) observed using floral resources from n=25 plant species in the study area can be considered high and very diversified, when compared to other studies on Neotropical environments (e.g. Vasconcelos and Lombardi, 1999; Araújo and Sazima, 2003; Cotton, 2007; Machado *et al.*, 2007; Rodrigues, 2011). The observed richness represents 92.8% of all Trochilidae species recorded at Jataí Ecological Station (JES). Besides, two species were registered only once in this conservation unit, being considered rare: *Aphantochroa cirrochloris* and *Heliomaster squamosus* (Dias, 2000; Almeida, 2006). Also, the local assemblages correspond to almost 20% of all hummingbirds recorded in Brazil (n=84) (Piacentini and Ribenboim, 2017).

Trochilidae birds depend on nectar as their main source of energy. However, the results indicated no significant relationships between hummingbird richness and abundance of interactions, and the richness and abundance of available flowering plants. Other studies also did not find statistically significant variations over long periods of 1 year or more (Feinsinger and Swarm, 1982), however, middle-term periods such as the annual seasons can show significant differences (Cotton, 2007), as seen in this study.

Therefore, the results of long-term analysis of correlation may indicate a stable and resilient assemblages, concerning their basic structure (richness and abundance), which did not respond to the same basic elements of plant assemblage structure. Possibly the changes in the availability of food resources (richness and abundance of flowering plants) at local scale, i.e., in the three sampled transects, may have not influenced the hummingbird assemblages, whose species have impressive movement

abilities and are capable to find food resources elsewhere outside the study area and return to it again. It is known that neighboring areas with higher availability and/or quality of resources can directly influence the movement patterns at medium to large geographical scale (Montgomerie and Gass, 1981; Cotton, 2007).

Additionally, species with consecutive records during the daily, monthly and seasonal field surveys might have influenced the correlation results, once there may be individual territories settled in the study area, corroborated by a high number of repeated observations of individuals using the same perches at certain daily periods in consecutive days and months. Few species were observed in only one season, *e.g.* *Anthracothorax nigricollis*, *Aphantochroa cirrochloris* and *Colibri serrirostris*. Most species occurred in more than two seasons. The most abundant species, *Amazilia fimbriata*, *Chlorostilbon lucidus*, and *Phaethornis pretrei* were recorded in all surveyed months, followed by *Amazilia versicolor* recorded during 21 of the 24 surveyed months.

We found seasonal variations in hummingbird assemblages, as expected according to the literature, considering the feeding niche occupied by these birds and the spatial-temporal variation of their resources (Cotton, 2007; Abrahamczyk *et al.* 2011; Araújo *et al.* 2018). Changes in assemblages occurred in diversity and dominance and were statistically significant mainly when spring or summer were compared to autumn or winter.

The summer of 2017-2018 has the lowest richness and diversity of hummingbirds (n=7 species), and the highest species dominance index promoted by *Amazilia fimbriata* and *Phaethornis pretrei*, which were responsible for the most of observed interactions with floral resources. Conversely, the summer of 2016-2017

presented the highest number of species (n=15), almost the richness of this entire study (n=16), but showed a low diversity because of the species dominance promoted by *A. fimbriata* and *Chlorostilbon lucidus*, which were responsible for the higher number of interactions with plants, n=196 and n=156, respectively.

The similarity observed among hummingbird assemblages in two winters and two autumns, and the closely related assemblages in one summer and two springs, can be related to the characteristics of regional climate. The Cerrado phytogeographic and morphoclimatic domain has two very distinct periods over its distribution in South America, a rainy or wet season, which coincides with spring and summer; and a dry season, coinciding with autumn and winter. The rainy season also comprises the breeding period of the majority of Neotropical avifauna (Sick, 1997).

The present study corroborates the expected pattern of seasonal variation in hummingbird assemblages, however, the richness and abundance of flowering plant species used as food resources did not influence the structure of hummingbird assemblages at local geographic scale. The largest Cerrado remnant of São Paulo state harbors a very diversified assemblage of birds that can play a key-role as pollinator for many plant species, as observed in the study area. This ecosystem service offered by hummingbirds is essential for the maintenance of ecological processes and the vegetation dynamics, with a highlighted importance concerning threatened Brazilian biomes under an accelerated process of area loss, such as the Cerrado.

Acknowledgements

We are grateful for the helpful suggestions provided by O. Rocha, S. Buck. We thank COTEC and Instituto Florestal do Estado de São Paulo for the authorizations to develop

this study in Jataí Ecological Station; and CAPES for the scholarship provided to E. Nunes-Neto.

References

- ABRAHAMAMCZYK, S., KLUGE, J., GARECA, Y., REICHLER, S. and KESSLER, M. 2011. The influence of climatic seasonality on the diversity of different tropical pollinator groups. *Plos One*, 6(11): e27115
- ALMEIDA, M. E. C. 2006. Estrutura de comunidades de aves em áreas de cerrado da região nordeste do Estado de São Paulo. *Biota Neotropica*. 6(1).
- ARAUJO, A. C., MARTÍN GONZÁLEZ, A. M., SANDEL, B., MARUYAMA, P. K., FISCHER, E., VIZENTIN-BUGONI, J., ... and LAS-CASAS, F. M. G., 2018. Spatial distance and climate determine modularity in a cross-biomes plant–hummingbird interaction network in Brazil. *Journal of biogeography*, 45(8), 1846-1858.
- ARAUJO, A. C. and SAZIMA, M., 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(6), 427-435.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J. and OLESEN, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(16): 9383-9387.
- BASCOMPTE, J., and JORDANO, P., 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.
- BUSTAMANTE, M. M. D. C., NARDOTO, G. B., PINTO, A. S., RESENDE, J. C. F., TAKAHASHI, F. S. C., and VIEIRA, L. C. G., 2012. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. *Brazilian Journal of Biology*, 72(3), 655-671.

- CANELA, M. B. F. 2006. *Interações entre plantas e beija-flores numa comunidade de Floresta Atlântica Montana em Itatiaia, RJ*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. Tese de Doutorado em Botânica.
- COTTON, P. A., 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis*, 149(1), 135-142.
- DEL-CLARO, K., STEFANI, V., LANGE, D., VILELA, A. A., NAHAS, L., VELASQUES, M. and TOREZAN-SILINGARDI, H.M. 2013. The importance of natural history studies for a better comprehension of animal-plant interaction networks. *Bioscience Journal*, 29(2).
- DIAS, M. M. 2000. *Avifauna das Estações Ecológica de Jataí e Experimental de Luiz Antônio, São Paulo, Brasil*. In: SANTOS, J. E. & PIRES, J. S. R. (eds.) Estação Ecológica de Jataí – volume 1. São Carlos, Rima. p. 285-301.
- DURIGAN, G., 2003. *Manual para recuperação da vegetação de cerrado*. Instituto Florestal, 2003. il. color.
- DURIGAN, G. 2006. *Observations on the southern cerrados and their relationship with the core area*. In Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation (R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter, eds.). Taylor & Francis, London, p.67-77.
- FEINSINGER, P., 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs*, 46(3), 257-291.
- FEINSINGER, P. and SWARM, L. A. 1982. “Ecological release”, seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago. *Ecology*, 63(5), 1574-1587.
- HAMMER, Ø. 2019. *PAST Reference Manual: Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. Natural History Museum: University of Oslo. 271 pp.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. and RYAN, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, p. 9.

- KODRIC-BROWN, A., BROWN, J. H., BYERS, G. S., and GORI, D. F., 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology*, 65(5), 1358-1368.
- LARA, C., 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience*, 13(1), 23-29.
- LAS-CASAS, F. M. G. 2014. *Dinâmica temporal de beija-flores (Aves: Trochilidae) em uma área de Caatinga no semiárido de Pernambuco, Brasil*. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais.
- LEWINSOHN, T. M., INÁCIO PRADO, P., JORDANO, P., BASCOMPTE, J., and M. OLESEN, J. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174-184.
- MACHADO, A. O., 2012. *Diversidade de recursos florais para beija-flores nos cerrados do triângulo mineiro e região*. Uberlândia: Universidade Federal de Uberlândia. Tese de Doutorado em Ecologia.
- MACHADO, C. G., COELHO, A. G., SANTANA, C. S., and RODRIGUES, M. 2007. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. *Rev. Brasil. Biol.*, 15(2), 267-279.
- MAGURRAN, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing: Oxford, UK, 256 p.
- MANLY, B.J.F., 2008. *Métodos estatísticos multivariados: uma introdução*. 3. ed. Tradução de S. I. Carmona. Porto Alegre: Bookman.
- MARUYAMA, P. K., BONIZÁRIO, C., MARCON, A. P., D'ANGELO, G., DA SILVA, M. M., DA SILVA NETO, E. N., ... and DOS ANJOS, L., 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological conservation*, 230, 187-194.
- MARUYAMA, P. K., VIZENTIN-BUGONI, J., DALSGAARD, B., SAZIMA, I., and SAZIMA, M., 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to

floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia*, 178(3), 783-793.

MARUYAMA, P. K., VIZENTIN-BUGONI, J., OLIVEIRA, G. M., OLIVEIRA, P. E., and DALSGAARD, B., 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica*, 46(6), 740-747.

MATIAS, R., MARUYAMA, P. K., and CONSOLARO, H., 2016. A non-hermit hummingbird as main pollinator for ornithophilous plants in two isolated forest fragments of the Cerrados. *Plant Systematics and Evolution*, 302(9), 1217-1226.

MONTGOMERIE, R. D. and GASS, V. L. 1981. Energy limitation of hummingbird population in tropical and temperate communities. *Oecologia*, 50:162-165.

MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., FONSECA, G. A. and KENT, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.

PIACENTINI, V. Q., and RIBENBOIM, L. C., 2017. *Beija-flores do Brasil*, 1. ed. São Paulo: Editora Aves & Fotos, 200p.

PINHEIRO, M. H. O., and MONTEIRO, R. 2010. Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Biology*, 70(1), 95-102.

PRANCE, G. T., and CAMPBELL, D. C., 1988. The present state of tropical floristics. *Taxon*, 37(3): 519-548.

ROGRIGUES, L. C. 2011. *Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre: composição de espécies, sazonalidade e rede de interações*. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. Tese de Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

SAWYER, D., 2008. Climate change, biofuels and eco-social impacts in the Brazilian Amazon and Cerrado. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1498), 1747-1752.

- SICK, H., 1997. *Ornitologia Brasileira*. Edição revista e ampliada por PACHECO, J.F., 2001. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 912 p.
- SIQUEIRA, M. F. D., and PETERSON, A. T., 2003. Consequences of global climate change for geographic distributions of cerrado tree species. *Biota Neotropica*, 3(2), 1-14.
- SNOW, D. W., and SNOW, B. K., 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Columbia. *Bulletin of the British Museum (Natural History: Zoology)*, 38(2): 105-139.
- STILES, F. G., 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122(3), 322-343.
- STILES, F. G., 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs*, 757-787.
- TOLEDO FILHO, D. V. 1984. *Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado no município de Luis Antônio (SP)*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal.
- TOPPA, R. H., PIRES, J. S. R., and DURIGAN, G. 2005. Flora lenhosa e síndromes de dispersão nas diferentes fisionomias da vegetação da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, São Paulo. *Hoehnea*, 32(1).
- TOPPA, R.H., DURIGAN, G., PIRES, J.S.R. and DE FIORI, A. 2006. Mapeamento e caracterização das fitofisionomias da Estação Ecológica de Jataí. In *Estudos Integrados em Ecossistemas*. Estação Ecológica de Jataí (J.E. Santos, J.S.R. Pires & L.E. Moschini, eds.). EdUFSCar, São Carlos, p.21-44.
- VASCONCELOS, M. F., and LOMBARDI, J. A. 1999. Padrão sazonal na ocorrência de seis espécies de beija-flores (Apodiformes: Trochilidae) em uma localidade de campo rupestre na Serra do Curral, Minas Gerais. *Ararajuba*, 7(2), 71-79.
- WOLF, L. L., STILES, F. G., and HAINSWORTH, F. R., 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*. 32: 379-349.

ZAR, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. 4. ed. Upper Saddle River: Prentice Hall.

**Redes de interação mutualística entre beija-flores e plantas em
uma região de Cerrado**



Thalurania glaucopis em flores de *Bauhinia rufa* (Foto: Edvaldo Neto).

Resumo

A compreensão das relações entre plantas e polinizadores em nível de comunidades ecológicas tem sido impulsionada pelas abordagens de redes de interações mutualísticas. Algumas características da rede são influenciadas pela dinâmica temporal das comunidades, como a variação no número de espécies, no número de interações, no número total de interações na rede, no aninhamento e na conectância. No contexto das redes ecológicas, o nosso objetivo foi caracterizar a estrutura da comunidade de beija-flores e seus recursos florais da Estação Ecológica de Jataí, utilizando um conjunto de métricas de rede de interação mutualística, visando caracterizar a dinâmica das interações planta/polinizador. Os dados de interação beija flor/planta foram coletados durante cinco dias consecutivos no mês, em um período de dois anos (out/2016 a set/2018). Foram registrados 1308 interações, 16 espécies de beija-flores e 25 plantas utilizadas como recurso alimentar. A rede mutualística da EEJ mostrou-se aninhada, com uma baixa conectância e modularidade.

Introdução

A compreensão das relações entre plantas e polinizadores em nível de comunidades ecológicas tem sido impulsionada pelas abordagens de redes de interações mutualísticas (Jordano, 1987; Lewinsohn *et al.* 2006; Bascompte & Jordano, 2007; Vásquez *et al.* 2009). Alguns padrões já foram observados para os estudos de redes mutualísticas incluindo a baixa conectância (poucas interações realmente ocorrem diante de todas as interações possíveis) (Vizentin-Bugoni *et al.* 2018).

Geralmente há maior número de espécies de animais se comparado ao número de espécies de plantas; o grau de distribuição e a força das interações são assimétricos (onde muitas espécies têm poucas interações e poucas espécies tem muitas interações, sendo muitas interações fracas e poucas fortes, respectivamente); as interações são assimétricas, por exemplo, quando uma planta depende muito de um animal e o animal depende pouco da planta (Bascompte & Jordano, 2007).

Frequentemente as redes mutualísticas são modulares e as redes de polinização são aninhadas (Bascompte & Jordano, 2007; Vásquez *et al.* 2009; Vizentin-Bugoni *et al.* 2018).

A topologia das redes varia em função das mudanças espaço-temporais na estrutura das comunidades que elas representam (Bascompte, 2009; Carnicer *et al.* 2009; Caradonna *et al.* 2017). Algumas características da

rede são influenciadas pela dinâmica temporal das comunidades, como a variação no número de espécies, no número de interações, no número total de interações na rede, no aninhamento e na conectância (Olesen *et al.* 2008; Carnicer *et al.* 2009; Caradonna *et al.* 2017; Souza *et al.* 2018). Ainda assim, poucos estudos exploram a dinâmica temporal das redes de interação entre as espécies sendo ainda menor o conhecimento na região tropical onde a atividade se mantém alta ao longo de todo o ano, podendo levar a uma maior e mais complexa dinâmica temporal (Caradonna *et al.* 2017; Dupont *et al.* 2009; Olesen *et al.* 2008, Souza *et al.* 2018). Sendo assim, no contexto das redes ecológicas, o nosso objetivo foi caracterizar a estrutura da comunidade de beija-flores e seus recursos florais da Estação Ecológica de Jataí, utilizando um conjunto de métricas de rede de interação mutualística, visando caracterizar a dinâmica das interações planta/polinizador.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação Ecológica de Jataí (EEJ), município de Luís Antônio – SP, localizada entre as coordenadas 21°30' e 21°40' S e 47°40' e 47°50' W. A EEJ foi criada pelo Decreto-Lei 18.997/15.07.1982. Originalmente possuía 4532,18 hectares, porém após o

Decreto-Lei 47096/18.09.2002 áreas pertencentes à Estação experimental de Luís Antônio passaram a ser da EEJ, sendo ampliada para 9074,63 hectares. O clima é classificado segundo Koppen como Tropical do Brasil Central, subquente e úmido tendo duas estações bem definidas, uma chuvosa e outra seca. A temperatura média é 21,7°C e a precipitação média anual é de 1.433 mm/ano (Toledo-Filho, 1984). A EEJ resguarda a maior área natural com remanescentes de Cerrado do estado de São Paulo (Toppa, 2004).

Coleta de dados

Os dados de interação beija-flor/planta foram coletados durante cinco dias consecutivos no mês, em um período de dois anos (out/2016 a set/2018), das 06:00 as 11:00 e 15:00 as 18:00h em cada dia, assim totalizando um esforço amostral de 960h de observação. Foram utilizados três transectos fixos com 1,29km; 1,4km; 1,3km e sob as coordenadas 21° 37' 28" S 47° 48' 25" W; 21° 36' 56" S 47° 48' 53" W e 21° 36' 49" S 47° 49' 02" W, respectivamente. Com a utilização de binóculo Nikon 8x42, foram realizadas observações focais em três transecções lineares com duração de 30 minutos em cada recurso floral. Em cada amostragem foi registrada a espécie da planta em floração que recebeu a visita e sua síndrome floral foi descrita de acordo com as características morfológicas das plantas (Faegri e Van Der Pijl, 1979). Com o auxílio de guia especializado (Grantsau, 2010) foram identificadas as espécies de beija-flores que visitaram a assembleia de plantas da região e também foi

verificada a forma de obtenção do recurso (visita legítima ou ilegítima). As espécies vegetais foram identificadas com o auxílio de especialistas.

Análise de dados

As interações beija-flor-planta foram dispostas em uma matriz de adjacência com dados quali-quantitativos, a qual representa a rede de interações mutualísticas observada na Estação Ecológica de Jataí, foco do presente estudo. Com esses dados, foram calculadas algumas das principais métricas que descrevem a rede em seus diferentes níveis: espécies, grupos/conjuntos de espécies e toda a comunidade.

Considerando toda a comunidade de beija-flores e plantas que lhes ofertam recursos florais, foi calculada a conectância (C) da rede, que indica a porcentagem das interações observadas em relação ao total possível. Foram calculadas a assimetria da rede (WA), ou seja, o balanço entre as espécies de aves e de plantas; e a assimetria da força de interação (ISA), que mensura a proporção da contribuição das interações entre as espécies mais especializadas de um grupo, interagindo com as espécies mais generalistas do outro grupo. Em ambos os casos, valores positivos indicam maior contribuição das espécies em níveis tróficos mais elevados (Dormann *et al.* 2009). A rede foi representada por um grafo bipartido que permite visualizar todas as interações

observadas e aspectos quantitativos da contribuição de cada espécie de cada um dos níveis tróficos (polinizadores e plantas).

A distribuição de grau corresponde ao número de conexões ou links realizados por cada espécie (Jordano *et al.* 2003). Foram gerados modelos distribuição de grau para as aves e as plantas, a partir da distribuição cumulativa dos dados de cada grupo, com intuito de evidenciar o padrão de conexões realizadas pelas espécies de um grupo direcionado às espécies do outro. O ajuste dos modelos distribuição de grau cumulativa às curvas do tipo exponencial, lei de potência e potência truncada foram testados e avaliados por meio da significância ($p < 0,05$) do coeficiente (R) e do coeficiente de determinação (R^2) e o modelo significativo mais adequado foi selecionado a partir do Critério de Informação de Akaike (Jordano *et al.* 2003; Dorman *et al.* 2009). Os valores de distribuição de grau de cada espécie, bem como a força que a espécie exibe em termos de interações na rede complexa, foram calculados para todas as aves e plantas (Dormann *et al.* 2008).

O nível de especialização foi calculado para toda a rede (H_2') e também para cada espécie (d') de ambos níveis tróficos. O objetivo foi avaliar se as conexões na rede são mais restritas (maior especialização) e apresentam valores mais altos das métricas H_2' e d' ; ou mais generalistas (baixa especialização), com valores mais baixos (Blüthgen *et al.* 2006).

Dois métricas de rede de interações foram aplicadas para avaliar o aninhamento da rede mutualística. Com a matriz de dados binária, ou seja, aquela que indica apenas se houve ou não interação entre um par de espécies,

foi calculada a métrica NODF. Com a matriz de dados quantitativos, ou seja, aquela que considera a quantidade de interações observadas entre cada par de espécies, foi calculada a métrica wNODF. Ambas as métricas são calculadas para toda a rede de interações. Adicionalmente, foi calculado o ranking de aninhamento exibido por cada espécie. Os procedimentos estatísticos do aninhamento da rede são descritos por Almeida-Neto *et al.* (2008) e Almeida-Neto e Ulrich (2011).

A modularidade (M) da rede foi calculada em busca de averiguar a existência de subgrupos coesos dentro da rede complexa de interações (Dormann e Strauß, 2014). Além do valor da métrica, também foi elaborado um gráfico do tipo matriz de intensidade, indicando os subgrupos ou módulos mais coesos dentro de toda a rede complexa de interações.

Os valores obtidos para as métricas relativas ao nível de especialização, aninhamento e modularidade de toda a rede de interações foram comparados com os valores médios dessas mesmas métricas calculados a partir de modelos nulos. Para isso, foram geradas 1000 matrizes aleatorizadas utilizando o mesmo número de espécies e de links da rede original, mas randomizando os valores entre os pares de espécies. Os valores médios dessas matrizes nulas foram comparados com o valor médio da matriz original, por meio do teste Z, com significância do teste aferida pelo p-valor (<0,05). Todos os procedimentos estatísticos foram executados no ambiente de programação R (R CORE Team, 2020) com o uso do pacote *bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

RESULTADOS

As espécies de aves nectarívoras e plantas utilizadas como recurso somaram um total de 1308 interações, representadas na **Figura 1** por meio de um grafo bipartido (2 grupos sendo representados) que sintetiza visualmente a rede de interações observada na Estação Ecológica de Jataí. A conectância dessa rede mutualística foi igual a $C=0,378$, indicando que dentre todas as conexões (links) possíveis entre as 16 espécies de beija-flores (**Tabela 1**) e as 25 espécies de plantas (**Tabela 2**) registradas ao longo do estudo, um percentual equivalente a 37,8% foi de fato observado em campo. A conectância indica que boa parte das interações possíveis não aconteceu, o que pode ser explicado pelo fato da assembleia ser composta por muitas espécies de aves com diferentes características comportamentais e nichos ecológicos, que exploram os recursos de forma distinta; assim como esses recursos florais são diversificados e apresentam características mais atrativas ou restritivas para as aves. Por isso, espera-se que haja diferenças entre os grupos (animais e plantas) e entre os elementos de cada grupo (espécies) em termos de quantidade de conexões realizadas. De fato, houve uma assimetria na rede em termos de contribuição de espécies de cada grupo estudado, contudo, o valor é baixo, equivalente a $WA=0,219$. Este resultado também indica maior contribuição dos beija-flores na rede observada. A assimetria da força das interações promovida por espécies mais especializadas de um grupo interagindo com as espécies mais generalistas do outro grupo foi muito baixa ($ISA=0,054$), apontando para um peso maior do nível trófico mais alto, ou seja,

mais beija-flores especialistas interagindo com plantas generalistas do que o contrário.

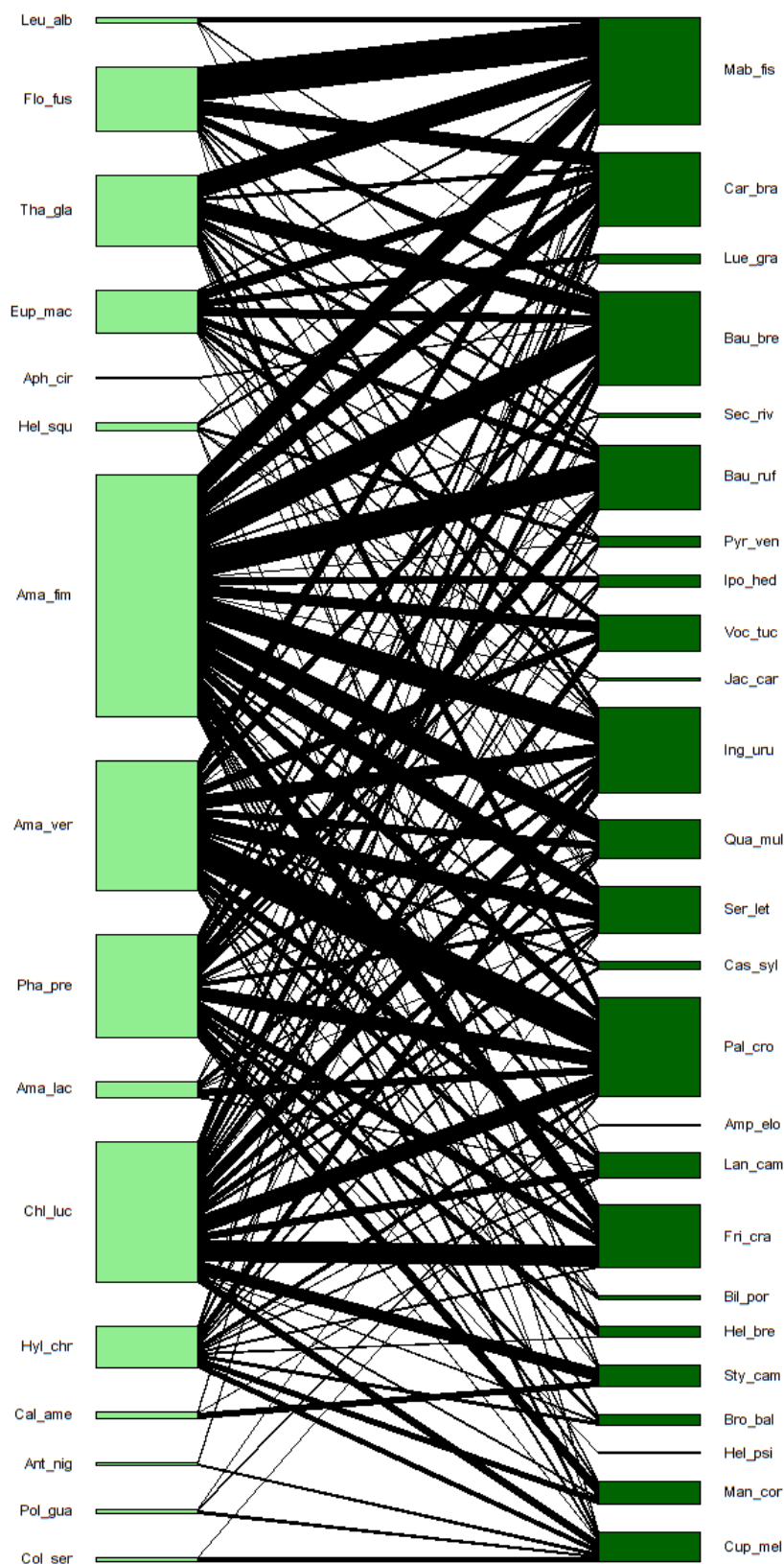


Figura 1. Representação gráfica da rede de interações mutualísticas entre beija-flores (esquerda) e plantas (direita). O tamanho dos retângulos e a largura das linhas é proporcional à quantidade de interações de cada espécie (nome abreviado).

Foram gerados dois modelos com o intuito de avaliar a quantidade de conexões realizadas pelas espécies de um grupo direcionado a espécies do outro, ou seja, a distribuição de grau da rede complexa, como mostram os gráficos da **Figura 2**. Os beija-flores apresentaram um maior número médio de conexões (links) por espécie ($\bar{X} = 16,89$), cuja distribuição cumulativa pode ser representada por um modelo exponencial altamente significativo ($R=0,099$; $R^2=0,986$, $p<0,001$; $AIC=-29,33$. **Figura 2a**). No caso das plantas, o número médio de espécies com potencial polinizador foi menor ($\bar{X} = 8,38$) e o modelo mais significativo corresponde a uma lei de potência truncada ($R=-45,59$; $R^2=0,991$, $p=0,003$; $AIC=-29,49$. **Figura 2b**). A distribuição de grau de cada espécie, equivalente ao número de parceiros com os quais interage, é apresentada na **Tabela 1** de beija-flores e na **Tabela 2** de plantas.

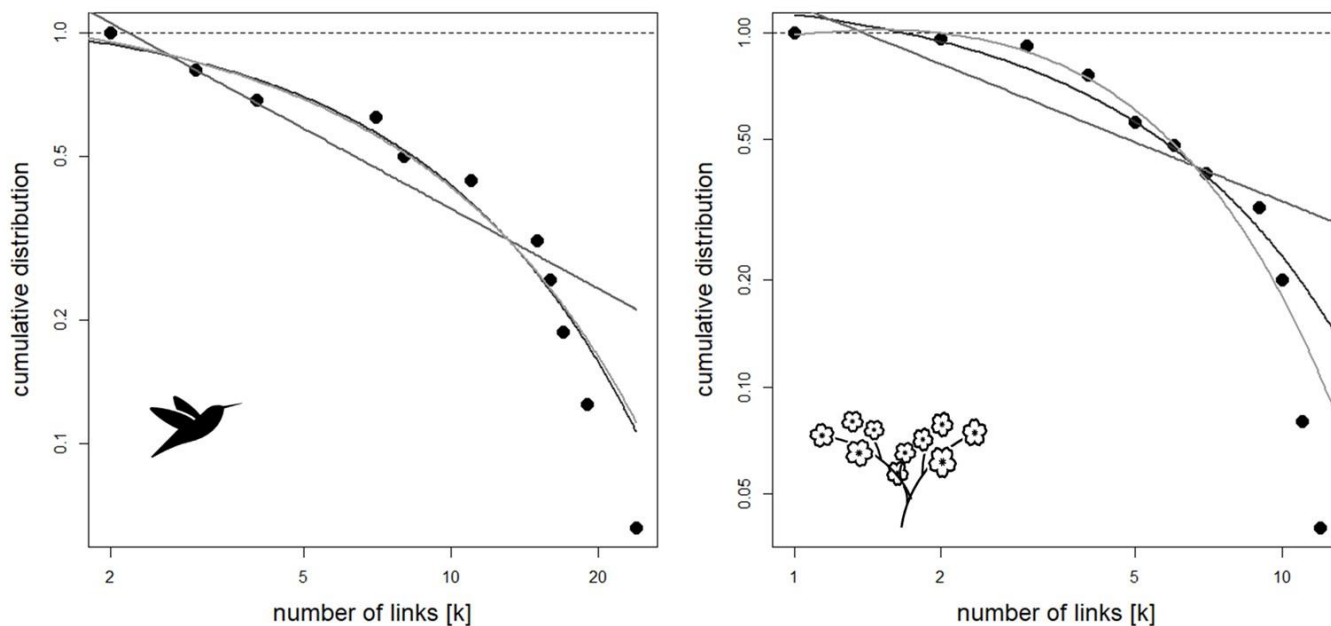


Figura 2. Modelos de distribuição do grau da rede complexa, indicando o número de conexões (links) realizados pelas espécies de **(a)** beija-flores e de **(b)** plantas. A distribuição cumulativa da frequência (eixo Y) está representada em escala logarítmica.

Tabela 1. Espécies de beija-flores registradas na Estação Ecológica de Jataí. N: número de interações observadas. D.D.: distribuição de grau (número de espécies com as quais interage). Nested Rank: rank de aninhamento. Species strength: dependências da espécie na rede mutualística. d': especialização das espécies.

Espécies	N	D.D.	Nested Rank	Species Strength	d'
<i>Amazilia fimbriata</i>	850	24	0	6.840	0.078
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	494	19	0.067	3.950	0.121
<i>Amazilia versicolor</i>	458	16	0.20	2.745	0.158
<i>Phaethornis pretrei</i>	361	17	0.133	5.059	0.272

Espécies	N	D.D.	Nested Rank	Species Strength	d'
<i>Thalurania glaucopis</i>	246	11	0.333	1.321	0.207
<i>Florisuga fusca</i>	226	8	0.467	0.791	0.342
<i>Eupetomena macroura</i>	154	11	0.40	1.275	0.289
<i>Hylocharis chrysura</i>	147	15	0.267	1.500	0.207
<i>Amazilia lactea</i>	56	7	0.533	0.305	0.287
<i>Heliomaster squamosus</i>	27	7	0.60	0.558	0.395
<i>Calliphlox amethystina</i>	25	3	0.733	0.277	0.555
<i>Leucochloris albicollis</i>	23	4	0.667	0.070	0.266
<i>Polytmus guainumbi</i>	14	3	0.80	0.108	0.380
<i>Colibri serrirostris</i>	14	2	0.867	0.115	0.465
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	8	2	0.933	0.066	0.402
<i>Aphantochroa cirrochloris</i>	5	2	1	0.018	0.211

Tabela 2. Espécies de beija-flores registradas na Estação Ecológica de Jataí. N: número de interações observadas. D.D.: distribuição de grau (número de espécies com as quais interage). Nested Rank: rank de aninhamento. Species strength: dependências da espécie na rede mutualística. d': especialização das espécies.

Espécies	N	D.D.	Nested Rank	Species Strength	d'
<i>Mabea fistulifera</i>	379	10	0.083	2.115	0.273
<i>Palicourea crocea</i>	352	9	0.208	1.702	0.162
<i>Bauhinia brevipes</i>	331	9	0.25	1.795	0.076
<i>Inga uruguensis</i>	299	10	0.125	1.231	0.059
<i>Caryocar brasiliense</i>	261	11	0.042	1.493	0.092
<i>Bauhinia rufa</i>	224	9	0.292	0.743	0.124
<i>Fridericia craterophora</i>	222	6	0.417	0.459	0.119
<i>Serjania lethalis</i>	166	12	0	0.736	0.092
<i>Qualea multiflora</i>	137	7	0.333	0.292	0.127
<i>Vochysia tucanorum</i>	126	4	0.583	0.335	0.168
<i>Cuphea melvilla</i>	103	10	0.167	2.439	0.264
<i>Lantana camara</i>	87	7	0.375	0.282	0.127
<i>Manettia cordifolia</i>	82	5	0.5	0.297	0.288
<i>Styrax camporum</i>	78	5	0.542	0.881	0.353
<i>Ipomoea hederifolia</i>	46	4	0.625	0.094	0.103
<i>Bromelia balansae</i>	38	4	0.667	0.130	0.187
<i>Pyrostegia venusta</i>	37	6	0.458	0.464	0.37
<i>Helicteres brevispira</i>	36	4	0.708	0.132	0.344

Espécies	N	D.D.	Nested Rank	Species Strength	d'
<i>Luehea grandiflora</i>	35	3	0.792	0.166	0.344
<i>Casearia sylvestris</i>	28	3	0.833	0.049	0.109
<i>Securidaca rivinifolia</i>	17	4	0.75	0.077	0.173
<i>Billbergia porteana</i>	13	3	0.875	0.028	0.146
<i>Jacaranda caroba</i>	5	3	0.917	0.043	0.133
<i>Heliconia psittacorum</i>	3	1	1	0.008	0.247
<i>Amphilophium elongatum</i>	3	2	0.958	0.009	0.104

O nível de especialização da rede mutualística entre beija-flores e plantas foi $H'_2=0,216$. Considerando que o índice varia de 0 a 1, este resultado aponta para uma assembleia com uma proporção relativamente baixa de especialização. Porém, este valor foi significativamente maior do que o esperado ($p<0,001$) de acordo com as simulações de matrizes aleatorizadas cujos resultados geralmente estão próximos de zero (nenhuma especialização). O nível de especialização de cada espécie (d') em termos de número de parceiros e quantidade de interações realizadas com estes, pode ser visualizado na **Tabela 1** de beija-flores e na **Tabela 2** de plantas.

As métricas que avaliam o aninhamento apresentam valores que indicam que a rede de interações observada neste estudo é aninhada. Quando

comparados com os modelos nulos gerados por procedimentos de aleatorização da matriz de dados, os resultados foram significativos ($p \leq 0.01$), indicando que o aninhamento não ocorreu ao acaso. O grau de aninhamento da rede criada com a matriz de dados binária, ou seja, apenas a existência ou não de interação entre pares de espécies, foi de $NODF=72,25$. Ao adicionar o peso de cada interação entre pares de espécies na matriz, ou seja, o número de observações de interação, o aninhamento foi de $wNODF=51,72$. O ranking de aninhamento exibido por cada uma das espécies da rede é apresentado para os beija-flores (**Tabela 1**) e para as plantas (**Tabela 2**), podendo variar neste caso específico de 0, para espécies totalmente generalistas na obtenção de recursos, até 1, espécies totalmente aninhadas com seu par de interação.

A rede mutualística observada na Estação Ecológica de Jataí apresentou modularidade de $M=0.232$, maior do que a média dos modelos nulos, sendo essa modularidade estatisticamente significativa ($Z= 44.406$, $p < 0,001$). Foi gerada uma matriz de intensidade das interações observadas, na qual estão destacados os quatro subgrupos de espécies, responsáveis pela ocorrência de modularidade em toda a rede de interações (**Figura 3**). Nota-se que esses subgrupos compartilham uma parte dos mesmos recursos, sendo que as espécies com mais interações dentro de cada subgrupo interagem com as mesmas plantas em proporções similares. Esta situação pode favorecer a competição por exploração (i.e., uso de recursos o torna indisponível para outros indivíduos) e a competição por interferência (i.e., o recurso se torna indisponível pois o acesso é restringido pela execução de comportamentos agonísticos para sua defesa) no caso dos beija-flores. Da mesma forma, as

espécies de plantas dentro de cada subgrupo compartilham os mesmos polinizadores em maior proporção, podendo ter o potencial de polinização reduzido pelo fato de que seu polinizador também visita outras plantas com intensidade similar.

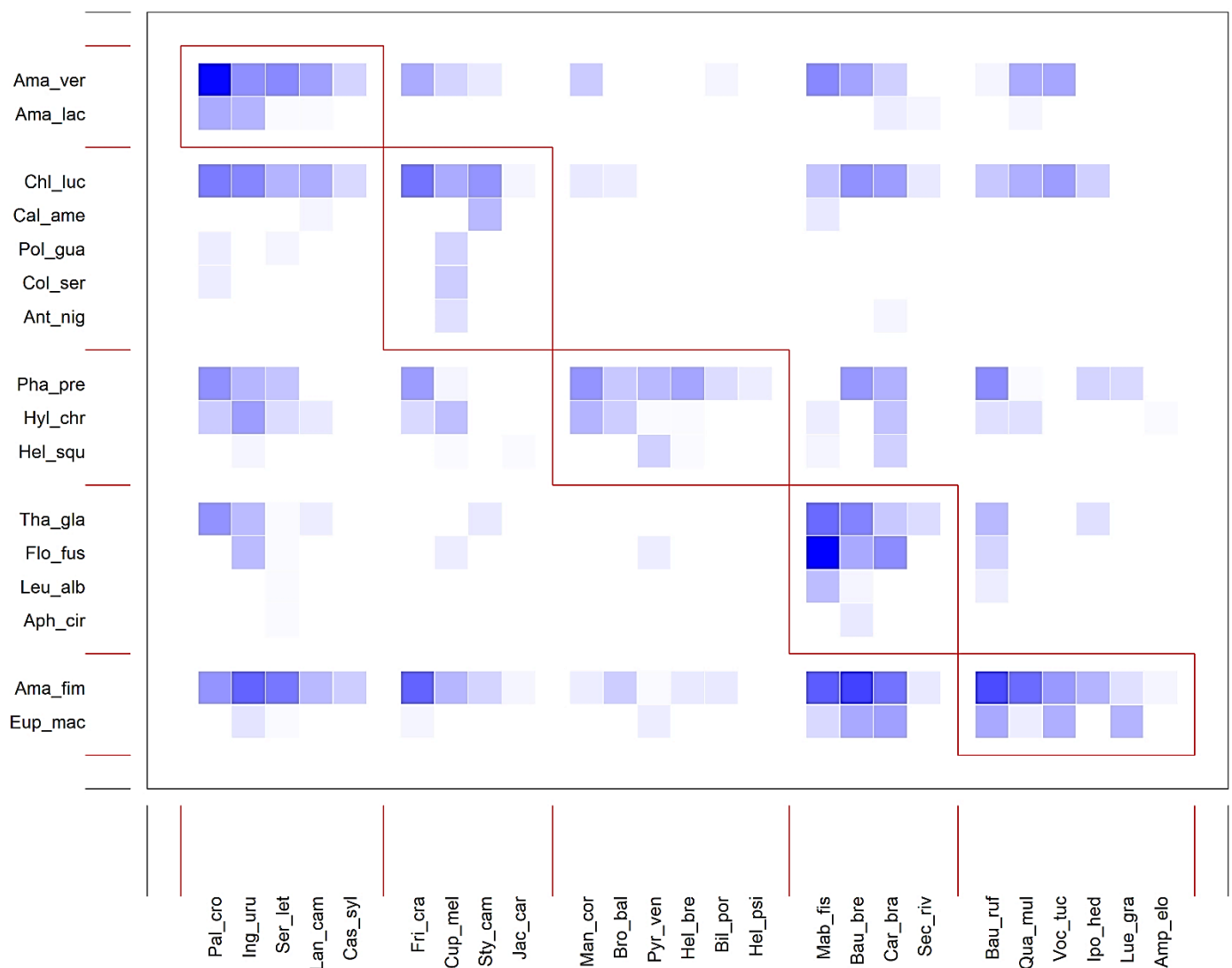


Figura 3. Matriz de intensidade de interações entre espécies, com delimitação de quatro grupos ou conglomerados de espécies, responsáveis pela modularidade observada na rede de interações mutualísticas. A intensidade das cores é proporcional à quantidade de interações observadas.

DISCUSSÃO

A rede de interações plantas - beija-flores da EEJ se caracteriza por uma intensa interação entre as espécies, pois 37,8 % das interações possíveis foram realizadas, o que é uma proporção relativamente grande quando comparada a outras redes de polinização (Bascompte *et al.* 2003; Rodrigues, 2011; Bogiani, 2012).

As características da rede de interações da EEJ também refletiram em uma baixa especialização (d') dentro da guilda tanto das plantas quanto dos beija-flores. Isto significa que ambos os parceiros tendem a usar os recursos na proporção de sua disponibilidade (Blüthgen *et al.* 2008). Em redes de polinização, espécies mais generalistas são usualmente espécies-chave da rede e interagem com a maioria das espécies (quando apresentam alta centralidade por proximidade), e também funcionam como conectoras de sub-redes (quando apresentam altos valores de centralidade por intermédio) (Martín González *et al.* 2010). Dentro destes critérios, *Amazilia fimbriata* e *Mabea fistulifera* podem ser consideradas as espécies-chave da comunidade. Essa espécie de beija-flor também obteve um valor muito importante em redes observadas em outros estudos conduzidos no cerrado (Melo 2001; Maruyama 2011).

A modularidade ocorre quando há grupos de espécies em uma rede que interagem mais entre si do que com outros grupos de espécies (Guimarães, 2002). Em redes de interação plantas e polinizadores comumente

apresentam a existência de módulos, mas o nível da modularidade e o número de módulos da rede variam em função do tamanho e do tipo da comunidade estudada (Olesen *et al.* 2007).

A conectância é uma métrica que descreve a proporção das interações observadas em relação ao total de interações possíveis (May 1972; Jordano *et al.* 2006). Sua aplicação se baseia na ideia de que redes mais conectadas possuem maior redundância ecológica e de que isso promoveria maior estabilidade na rede de interações (Tylianakis *et al.* 2010). As redes de polinização geralmente possuem baixa conectividade, ou seja, apenas uma pequena proporção de links em potencial realmente ocorre (Jordano, 1987). A conectância da rede mutualística da EEJ mostrou-se baixa, corroborando com Bascompte & Jordano, 2006 e Vizentin-Bugoni *et al.* 2018, entretanto um estudo com interação mutualística na Mata Atlântica demonstrou uma alta conectância na rede mutualística beija-flor/planta (Bueno, 2010).

A rede de interações mutualísticas da EEJ também se mostrou assimétrica (Vázquez & Aizen, 2004; Bascompte *et al.* 2006), mostrando que algumas espécies especialistas (*e.g.* *Jacaranda caroba*) interagiram com espécies generalistas (*e.g.* *Chlorostilbon lucidus*).

A característica aninhada implica em duas características em redes ecológicas, primeiro, uma rede aninhada é altamente coesa, isso se dá porquê plantas e animais generalistas interagem entre si (Bascompte *et al.* 2003; Jordano *et al.* 2003; Bascompte & Jordano, 2006; Guimarães *et al.* 2011; Vizentin-Bugoni *et al.* 2018). A rede mutualística da EEJ mostrou-se

aninhada, indicando que espécies generalistas interagem com especialistas e generalistas, possibilitando uma diminuição da competição e facilitando que mais espécies possam coexistir.

Sendo assim, as propriedades estruturais das redes mutualísticas têm consequências importantes para processos ecológicos e evolutivos (Jordano *et al.* 2006). Por exemplo, a ocorrência frequente de interações assimétricas sugere um baixo potencial de acoplamento ecológico e coevolutivo da dinâmica de populações interagentes de plantas e polinizadores (Vázquez e Aizen, 2004); além disso, uma organização aninhada torna as redes altamente vulneráveis à extinção de espécies com muitos elos e robustas à extinção de espécies com poucos elos (Memmott *et al.* 2004).

Referências bibliográficas

- Almeida-Neto, M., Loyola, R.D., Ulrich, W., Guimaraes, P., Guimaraes, Jr., P.R. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239
- Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. 2011 A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26, 173–178.

- 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*, 100(16), 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431-433.
- Bascompte, J., Jordano, P., Meli, C. J. and Olesen, J. M., 2003. The Nested Assembly of PlantAnimal Mutualistic Networks. *Proceedings National Academic Sciences of the United State of America*, 100: 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., 2006. *The structure of plant-animal mutualistic networks*. In: Pascual, M. and Dunne, J. (eds.). *Ecological networks*. Oxford University Press, Oxford, US. p. 143-159.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7(8): 429–436.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6(9):1-12.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., Menzel, F., 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89(12): 3387–3399.

- Bogiani, P. A. 2012. *Rede de Interações entre beija-flores e flores no Pantanal do Miranda*. Campo Grande - Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Dissertação de mestrado em Ecologia.
- Bueno, R. O. 2012. *Fatores que influenciam interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos*. Paraná, Universidade Federal do Paraná. Tese de doutorado em Ecologia e conservação.
- Caradonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L.; Bronstein, J. L.; Waser, N. M., Sanders, N. J. 2017. Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, 20(3): 385–394.
- Carnicer, J., Jordano, P., Mélian, C. J. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: *A network approach*, 1–40.
- Dormann CF, Gruber B, Fruend J 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8-11.
- Dormann CF, Frueund J, Bluethgen N, Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dormann, C. F., and R. Strauß. 2014. Detecting modules in quantitative bipartite networks: the QuanBiMo algorithm. *Methods in Ecology & Evolution* 5 90–98.

- Dupont, Y. L., Padrón, B., Olesen, J. M., Petanidou, T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, 118(8): 1261–1269.
- Guimarães Jr, P. R. 2002. DINÂMICA EVOLUTIVA DE REDES MUTUALÍSTICAS. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3), 451-462.
- Guimarães, P. R., Jordano, P., Thompson, J. N., 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters* 14: 877–885.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.
- Lewinsohn, T. M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., M. Olesen, J. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174-184.
- May, R. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413-414.
- Memmott, J., Waser, N. M., Price, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605-2611.

- Olesen, J. M.; Bascompte, J.; Dupont, Y. L.; Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50): 19891–19896.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., Jordano, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6): 1573–1582.
- R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rodrigues, L. C., 2011. *Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre: composição de espécies, sazonalidade e rede de interações*. Belo Horizonte - Universidade Federal de Minas Gerais. Tese de doutorado em Ecologia.
- Souza, C. S.; Maruyama, P. K.; Sigrist, M. R; Raizer, J; Gross, C. L.; Araujo, A. C. 2018. Temporal variation in plant-pollinator networks from seasonal tropical environments: higher specialization when resource are scarce. *Journal of Ecology*. 106(6), 2409-2420.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.
- Vázquez, D. P., Aizen, M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions. *Ecology*, 85(5), 1251-1257.

Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., Chacoff, N. P. 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9), 1445-1457.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., de Souza, C. S., Ollerton, J., Rech, A. R., Sazima, M. 2018. Plant-pollinator networks in the tropics: a review. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 73-91). Springer, Cham.

Anexo I

Lista de espécies de Beija-flores

- Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788)
Amazilia lactea (Lesson, 1832)
Amazilia versicolor (Vieillot, 1818)
Anthracothorax nigricollis (Vieillot, 1817) ♂♀
Aphantochroa cirrochloris (Vieillot, 1818)
Calliphlox amethystina (Boddaert, 1783) ♀
Chlorostilbon lucidus (Shaw, 1812) ♂♀
Colibri serrirostris (Vieillot, 1816)
Eupetomena macroura (Gmelin, 1788)
Florisuga fusca (Vieillot, 1817)
Heliomaster squamosus (Temminck, 1823) ♂♀
Hylocharis chrysura (Shaw, 1812)
Leucochloris albicollis (Vieillot, 1818)
Phaethornis pretrei (Lesson & Delattre, 1839)
Polytmus guainumbi (Pallas, 1764) ♂♀
Thalurania glaucopis (Gmelin, 1788) ♂♀

Lista de famílias e espécies de plantas utilizadas como recurso alimentar

Bignoniaceae

- Amphilophium elongatum* (Vahl) L.G.Lohma
Fridericia craterophora (DC.) L.G.Lohmann.
Jacaranda caroba (Vell.) DC.
Pyrostegia venusta (Ker Gawl.) Miers.

Bromeliaceae

- Billbergia portiana* Brong. ex Beer

Bromelia balansae Mez

Caryocaraceae

Caryocar brasiliense Cambess.

Convolvulaceae

Ipomoea hederifolia L.

Euphorbiaceae

Mabea fistulifera Mart.

Fabaceae

Inga uruguensis Hook. & Arn.

Heliconiaceae

Heliconia psittacorum L.f.

Malvaceae

Helicteres brevispira St. Hil.

Luehea grandiflora Mart. & Zucc.

Leguminosae

Bauhinia rufa (Bong.) Steud.

Bauhinia brevipes Vogel

Lythraceae

Cuphea melvilla Lindl.

Polygalaceae

Securidaca rivinifolia A.St.-Hil. & Moq.

Rubiaceae

Manettia cordifolia Mart.

Palicourea crocea (Sw.) Roem. & Schult.

Salicaceae

Casearia sylvestris Sw.

Sapindaceae

Serjania lethalis A.St.-Hil.

Styracaceae

Styrax camporum Pohl

Verbenaceae

Lantana camara L.

Vochysiaceae

Vochysia tucanorum Mart.

Qualea multiflora Mart.

