



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL - UFMS  
*Campus* de CAMPO GRANDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL  
MESTRADO



EDIVALDO OLIVEIRA DE SOUZA

**ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÃO ENTRE PLANTAS E AVES  
FRUGÍVORAS NO PANTANAL E SEUS MECANISMOS DETERMINANTES**

Campo Grande-MS

Maio/2020

EDIVALDO OLIVEIRA DE SOUZA

**ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÃO ENTRE PLANTAS E AVES  
FRUGÍVORAS NO PANTANAL E SEUS MECANISMOS DETERMINANTES**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal.

**Orientadora:** Camila Aoki

Campo Grande-MS  
Maio/2020

### **Ficha Catalográfica**

Souza, Edivaldo Oliveira de  
Estrutura da rede de interação entre plantas e aves frugívoras no Pantanal e seus mecanismos determinantes. 52 pp.  
Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.  
1. Dispersão de sementes, 2. Frugivoria, 3. Interações animal-planta, 4. Redes mutualísticas  
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul  
Instituto de Biociências

### **Comissão Julgadora**

---

**Dra. Alexine Keuroghlian**  
**Projeto Queixada**

---

**Dra. Camila Silveira de Souza**  
**Universidade Federal do Paraná**

---

**Dr. Gudryan J. Barônio**  
**Universidade Federal do Paraná**

---

**Dr. Maurício Neves Godoi**  
**Universidade Federal de Mato Grosso do Sul**

---

**Dra. Natalia Costa Soares**  
**Universidade Estadual Paulista**  
**(suplente)**

---

**Dra. Camila Aoki**  
**Orientadora**

## **Agradecimentos**

Agradeço:

Primeiramente a Deus;

À Orientadora Camila Aoki;

Aos familiares por todo o apoio;

À minha amiga Ludy pelo incentivo e por estar sempre presente;

Ao professor Arnildo Pott e professora Vali Joana Pott pela ajuda na identificação das plantas;

À dra Camila Silveira, pelas revisões, sugestões e auxílio nas análises, imprescindível para o desenvolvimento deste trabalho;

Aos colegas de campo: Paulo Landgraf, Lidiane dos Santos Savala, Karina Rocha, Maycon Macena, Ériki Miller L. L. Paiva, Beatriz Kyomido Mendonça e Érika Rozendo.

À banca que revisou o pré-projeto: Arnildo Pott, Claudenice Faxina e Maurício Neves Godoi;

Aos professores das disciplinas na pós-graduação: Arnildo Pott, Vali Joana Pott, Geraldo Damasceno Júnior, Flávio Macedo Alves, Adriano Afonso Spielmann, Marcos Kitaura, Ieda Maria Bortolloto, Ângela Lúcia B. Sartori, Letícia Couto Garcia, Climbiê Ferreira Hall, Andre Aptrood, Luciana Canêz;

Aos professores dos programas de Ecologia e Conservação e de Recursos Naturais: Camila Silveira, Rogério Rodrigues Faria, Alexandre Vieira;

Aos colegas de sala;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (Código de Financiamento 001). O presente trabalho foi realizado com o apoio da Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – UFMS/MEC – Brasil.

## Sumário

<b>Resumo .....</b>	<b>6</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>8</b>
<b>Material e métodos.....</b>	<b>11</b>
<i>Área de estudo e coleta de dados .....</i>	<i>11</i>
<i>Análise de dados.....</i>	<i>14</i>
<b>Resultados .....</b>	<b>18</b>
<b>Discussão .....</b>	<b>309</b>
<b>Agradecimentos.....</b>	<b>33</b>
<b>Bibliografia Citada.....</b>	<b>34</b>
<b>Normas da Revista .....</b>	<b>45</b>

## **ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÃO ENTRE PLANTAS E AVES FRUGÍVORAS NO PANTANAL E SEUS MECANISMOS DETERMINANTES**

Edivaldo Oliveira de Souza<sup>1</sup>, Camila Silveira de Souza<sup>2</sup> & Camila Aoki<sup>1,3,4</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências (INBIO), Avenida Costa e Silva, s/n - Bairro Universitário, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal do Paraná/Instituto de Biologia – Depto. de Botânica, R. Elétrica, 540 – 82590-300 – Curitiba, PR – Brasil.

<sup>3</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus Aquidauana, Unidade II, Rua Oscar Trindade de Barros, 740 - Bairro da Serraria, CEP 79200-000, Aquidauana, MS, Brasil.

<sup>4</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Faculdade de Engenharias, Arquitetura e Urbanismo e Geografia, Avenida Costa e Silva, s/n - Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

E-mails: edvaldosolza@hotmail.com , souza.camila.bio@gmail.com, aokicamila@yahoo.com.br

### **Resumo**

Recentemente, diversos estudos têm utilizado a abordagem de redes para avaliar como espécies vegetais interagem com espécies de aves frugívoras em ambientes naturais. Nós a utilizamos para investigar a composição da rede de interação de plantas e aves frugívoras no Pantanal em uma abordagem fitocêntrica. O objetivo do presente estudo foi identificar as interações existentes entre plantas e aves frugívoras, descrever a topologia das redes de interação e o nível de especialização das espécies reconhecendo os principais mecanismos estruturantes da rede. Nossa hipótese é de que a estrutura da rede de interação pode ser afetada pela composição de espécies, que o papel das espécies na rede pode variar em função de sua abundância, da quantidade de recursos (frutos e sementes) ofertados, do período de oferta e características desses recursos e de atributos dos frugívoros. Foram registrados 500 eventos de frugivoria, os quais incluíram 24 espécies de plantas e 32 de aves. O esforço amostral do registro de interações dispensado para os dois anos de coleta foi de 81,15%. Nós encontramos uma rede especializada onde poucas espécies têm muitas interações e a maioria interage muito pouco. A rede apresentou baixa conectância e aninhamento,

mas foi significativamente modular. O grau das espécies vegetais e animais não diferiu significativamente. *Cecropia pachystachya* e *Zanthoxylum riedelianum* foram as espécies vegetais com maior número de interações, força e diversidade de parceiros. *Cyanocorax cyanomelas* e *Tangara sayaca* interagiram com um maior número de plantas e apresentaram maior força. Com relação ao papel das espécies na rede, a maioria foi enquadrada como periférica, sendo que as espécies vegetais *Annona cornifolia*, *Psychotria carthagenensis*, *Psidium guineense* e *C. pachystachya*, e as aves *T. sayaca*, *Ramphastos toco* e *Pyrrhura devillei*, foram consideradas conectoras de módulos. Nenhuma espécie foi considerada *hub* de módulo ou supergeneralista. Demonstramos que as características fenológicas explicaram o papel das espécies na rede, mas que o mesmo não ocorre para a abundância dos indivíduos. Nosso estudo ajuda a compreender a estrutura dos processos ecológicos no Pantanal e pode subsidiar ações para sua conservação.

**Palavras-chave:** dispersão de sementes, frugivoria, interações animal-planta, redes mutualísticas.

## **Introdução**

Frugivoria é o consumo de fruto por animais visando a utilização da polpa ou outras estruturas (Christianini & Martins 2015). Quando removem os frutos, os frugívoros podem levar as sementes para longe da planta mãe, aumentando consideravelmente as suas chances de sobrevivência atuando, desta forma, como dispersores (Jordano et al. 2006). Nesse caso, a relação entre plantas e animais é considerada mutualística, uma vez que as plantas têm suas sementes dispersas e os dispersores, em troca, recebem um retorno nutricional (Coates-Estrada & Estrada 1988). Frugivoria e dispersão de sementes são processos chave para a manutenção da biodiversidade, e isso é particularmente verdadeiro nos neotrópicos, onde a maioria das espécies de plantas depende de animais para dispersar suas sementes e a maioria dos pássaros e mamíferos inclui frutas em suas dietas (Almeida & Mikich 2017).

Os frutos constituem uma importante fonte energética por serem facilmente encontrados e utilizados (Levey et al. 1994) e representam um importante item na dieta de muitos animais, incluindo aves, mamíferos, lagartos e até mesmo peixes (Galetti et al. 2004). Aves frequentemente têm sido identificadas como um importante grupo de dispersores de sementes (Murray 1988, Howe 1990), sendo, juntamente com os morcegos, considerados os melhores dispersores em termos de quantidade de sementes dispersadas e distância de dispersão, por conta de sua mobilidade (Frankie et al. 1974, Fleming & Heithaus 1981, Molinari 1993, Fleming & Sosa 1994, Schupp et al. 2010). Em florestas tropicais, de 50-75% ou mais das espécies arbóreas produzem frutos zoocóricos (Howe & Smallwood 1982) e 25 a 30% da avifauna consome frutos (Pizo & Galetti 2010).

O Brasil tem se destacado em estudos sobre frugivoria, contudo, a maioria destes estudos tem sido desenvolvida na Mata Atlântica (Almeida & Mikich 2017). Para a região do Pantanal, as informações disponíveis sobre frugivoria enfocam, em sua maioria, pares de espécies (Galetti & Guimarães Jr. 2004, Galetti et al. 2008), uma espécie foco (Ragusa-Netto 2002, 2004, 2007, Gonçalves et al. 2007, França et al. 2009, Reys et al. 2009, Teixeira et al. 2009) ou uma família de ave ou planta (Ragusa-Netto 2006, Ragusa-Netto & Fecchio 2006, Vasconcelos et al. 2006, Nunes



& Santos-Junior 2011), sendo escassos os estudos em nível de comunidade/assembleias, conforme evidenciado por Almeida & Mikich (2017) (vide Keuroghlian et al. 2009, Donatti et al. 2011, Munin et al. 2012, Eaton et al. 2017). Considerando que há mais de 1.800 espécies de fanerógamas registradas no Pantanal (Pott et al. 2011), podemos concluir que as informações sobre frugivoria e dispersão de sementes ainda são insuficientes.

Recentemente, diversos estudos têm utilizado a abordagem de redes para avaliar como espécies vegetais interagem com espécies de aves frugívoras em ambientes naturais (Mello et al. 2015, Rother et al. 2016). Essa ferramenta vem se mostrando muito útil na descrição da estrutura de comunidades interativas, ajudando a compreender sua complexidade e importância para a conservação das espécies e estabilidade dos ambientes naturais (Bascompte & Jordano 2007, Vázquez et al. 2009a). O estudo das redes complexas levou à criação de uma série de métricas como assimetria de interações, especialização, etc. que permitem a caracterização de diferentes padrões estruturais observados nos diversos tipos de redes, sendo que as redes mutualísticas apresentam geralmente padrão aninhado (Vázquez & Simberloff 2002, Vázquez & Aizen 2004, Guimarães et al. 2007, Almeida & Mikich 2017). Isso significa que, nessas redes, as interações de uma espécie especialista tendem a formar um subgrupo das interações de uma generalista, cujas interações são subgrupos de outra ainda mais generalista, e assim por diante (Bascompte et al. 2003). Já a modularidade indica se são formados subconjuntos de espécies interligados fracamente (entre módulos), mas internamente as espécies estão fortemente conectadas (dentro dos módulos) (Olesen et al. 2007). Redes de frugívoros neotropicais tendem a apresentar alta modularidade, ou seja, grupos de espécies interagem mais entre si do que com outros componentes da rede (Almeida & Mikich 2017). Outros parâmetros importantes nas redes mutualísticas incluem tamanho da rede, conectância, especialização, assimetria de força de interação e sobreposição de nicho (Vázquez et al. 2009a). As métricas a nível de espécie, por sua vez, permitem identificar a importância funcional de cada espécie (Schleuning et al. 2015) e são igualmente importantes.

As métricas de rede, permitem fazer previsões sobre sua robustez contra distúrbios, sendo, portanto, importantes ferramentas em análises de estabilidade (Alarcón et al. 2008, Petanidou et al. 2008, Díaz-Castelazo et al. 2010). Houve um grande progresso na identificação de estruturas de redes de interações entre plantas e seus mutualistas nos últimos anos. O desafio atual é inferir quais processos estão envolvidos na configuração de tais padrões estruturais. A abundância das espécies ou sua produtividade é elencada entre um desses fatores, uma vez plantas que produzem grandes quantidades de frutos tendem a interagir com um grande número de espécies frugívoras, assim como aves mais abundantes tendem a ocupar um papel mais importante na rede (González-Castro et al. 2012). A fenologia também é uma força estruturante importante nas interações planta-animal, influenciando a posição topológica das espécies nas redes mutualísticas, afetando a organização das interações e as relações competitivas, dependendo da duração e sobreposição interespecífica das estações reprodutivas (Olesen et al. 2008, Vázquez et al. 2009b, Encinas-Viso et al. 2012). Devido à variação sazonal na frutificação o número médio de ligações dos animais tende a exceder o número médio de ligações das plantas, pois os frugívoros são forçados a alternar entre espécies frutíferas de acordo com sua disponibilidade anual (Almeida & Mikich 2017). As propriedades estruturais de uma rede de planta-polinizador em área tropical também podem variar de acordo com as estações do ano (Souza et al. 2018). Além disso, as interações entre espécies podem ser influenciadas por características morfológicas e/ou bioquímicas (*e.g.* cor, tamanho e características nutricionais dos frutos, Valido et al. 2011, Malanotte et al. 2019) e mesmo limitadas por incompatibilidade morfológica (Bascompte & Jordano 2007, Olesen et al. 2011), por exemplo, entre largura da abertura do bico e tamanho do fruto para interações de dispersão de sementes (Burns 2013).

Para conservar a biodiversidade do Pantanal é necessário compreender as interações ecológicas existentes entre suas espécies animais e vegetais, além dos papéis ecológicos desempenhados por cada espécie. Estas informações podem ajudar a compreender a importância de cada espécie dentro do ecossistema e se determinadas populações ou comunidades podem ser estáveis ou vulneráveis em termos de conservação (Blüthgen 2012). O objetivo do presente estudo é

identificar as interações existentes entre plantas e aves frugívoras, descrever a topologia das redes de interação (modularidade, aninhamento, conectância, grau) e o nível de especialização das espécies, reconhecendo aquelas com papéis importantes para a estrutura da rede. Além disso, pretendemos verificar se a abundância de indivíduos ou frutos, características fenológicas, atributos dos frutos e das aves podem explicar seus papéis na rede. Nossa hipótese é de que a estrutura da rede de interação pode ser afetada pela composição de espécies, que o papel das espécies na rede pode variar em função de sua abundância, da quantidade de recursos ofertados, do período de oferta e características desses recursos (como forma e cor) e de atributos dos frugívoros, como tamanho do corpo e abertura do bico.

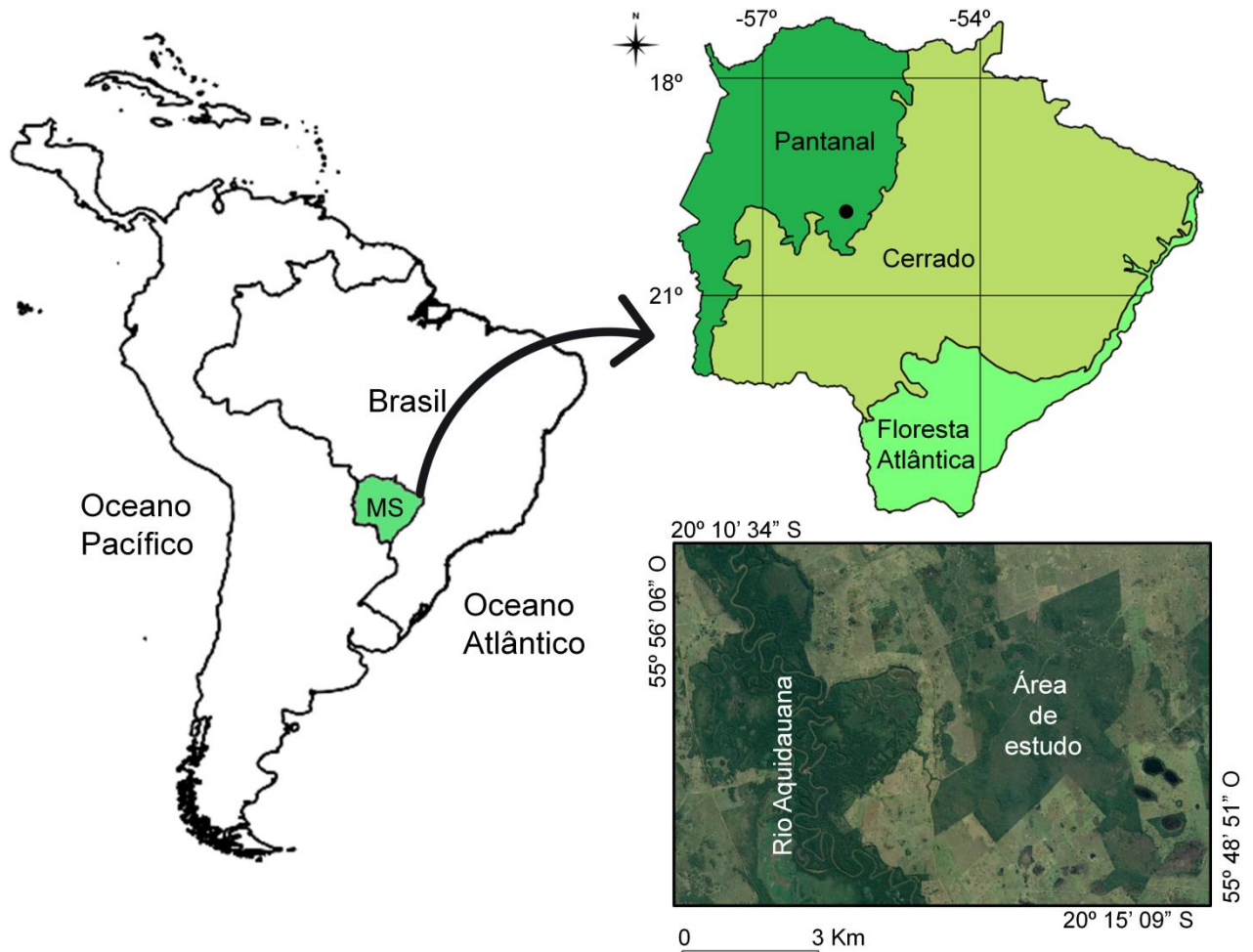
## **Material e métodos**

### *Área de estudo*

O Pantanal ocupa cerca de 140.000 km<sup>2</sup> da região centro-oeste brasileira e se estende para a Bolívia (15.000 km<sup>2</sup>) e Paraguai (5.000 km<sup>2</sup>) (Junk et al. 2006). Por ser uma das maiores áreas úmidas do planeta e possuir características singulares, como a maior planície inundável do planeta, é considerado Patrimônio Nacional pela Constituição Brasileira e Patrimônio da Humanidade e Reserva da Biosfera pela UNESCO. Figura como uma das grandes áreas selvagens do planeta e possui três sítios Ramsar reconhecidos. A classificação climática é do tipo Aw (Peel et al. 2007), apresentando clima quente e úmido no verão, com estação chuvosa de outubro a abril, e seco no inverno, de maio a setembro (Rohli & Vega 2008). O período de chuvas concentra cerca de 70 a 80% da média anual. A precipitação média anual deste ecossistema é de cerca de 1.400 mm, variando entre 800 e 1.600 mm (ANA et al. 2005).

O estudo foi conduzido na Fazenda Novo Horizonte (20°13'36"S, 55°51'49"O, Figura 1), no Pantanal de Aquidauana (MS). A área apresenta cerca de 2.100 ha com predominância de savana arborizada, fitofisionomia na qual o estudo foi realizado. A área está sujeita a inundações periódicas

que duraram de três a cinco meses durante o período estudado (obs. pess.). A matriz de entorno é composta quase que exclusivamente por pastagens.



**Figura 1.** Localização da área de estudos no Pantanal, município de Aquidauana, Mato Grosso do Sul (MS).

### ***Coleta de dados***

Foram realizadas 180 horas de observação nos transectos, 1800 horas/rede de neblina e 1232 horas de amostragem com armadilhas fotográficas. A metodologia de registro em transectos e o uso de armadilhas fotográficas são consideradas fitocêntricas (centrada nas plantas que estão em frutificação), enquanto que o uso das redes de neblina é considerada metodologia zoocêntrica (centrada nas aves frugívoras).

A coleta de dados ocorreu ao longo de dois anos não consecutivos, entre outubro de 2015 e setembro de 2016 e entre maio de 2018 e abril de 2019. Foram selecionadas três áreas de amostragem, distantes entre si no mínimo 1 km, no intuito de amostrar uma maior heterogeneidade de ambientes dentro da fitofisionomia estudada. Em cada área utilizamos o método de caminhar por transectos de 1 km de extensão, registrando os eventos de frugivoria observados, pois este é o método considerado mais adequado para estudos de comunidades de aves (Pizo & Galetti 2010). Realizamos as observações entre as 05:30 e 10:30 horas, e fim da tarde, entre as 16:00 e 18:00 horas. Os animais foram identificados visualmente por observação direta, com auxílio de binóculos (10 x 40 mm) e/ou auditivamente, por meio de suas vocalizações.

Cada área contou ainda com a instalação de dez redes de neblina de 12m de comprimento por 3m de altura e ficaram abertas por aproximadamente quatro horas. Armamos as redes ao nível do solo, as quais foram abertas ao amanhecer, das 5:30 e 10:00 horas e no fim de tarde, entre às 16h e 18:00 horas, e vistoriadas a cada 40 minutos, no máximo, para evitar mortalidade ou escape dos indivíduos (Develey 2003). Ao serem retiradas das redes, as aves foram identificadas e mantidas por 20 a 30 minutos em sacos de tecido para coleta das fezes e/ou sementes regurgitadas (Pizo & Galetti 2010). Acondicionamos o material coletado em sacos de papel e em laboratório as sementes foram triadas, medidas com auxílio de paquímetro e identificadas. O uso de redes de neblina para o estudo da dieta dos animais frugívoros apresenta a vantagem de revelar o consumo de frutos pertencentes a espécies pouco comuns e que raramente são observados ao longo de transectos ou em observações focais (Pizo & Galetti 2010). Coletamos frutos de todas as espécies zoocóricas (herbáceas, arbustivas, arbóreas e trepadeiras) observadas em um raio de 100m ao longo das estações de amostragem. O intuito dessas coletas foi compor um banco para identificação das sementes coletadas.

Adicionalmente foram utilizadas armadilhas fotográficas (*cameras traps*), as quais foram instaladas em frente às plantas com frutos (alturas variaram de 1 a 3m, de acordo com a altura dos ramos), na modalidade filmagem para que possibilitasse a observação do comportamento dos

animais. As gravações tiveram 60 segundos de duração, iniciando a partir da captação de movimento pelo sensor da câmera, configurado em alta sensibilidade, com intervalos de 10 segundos para cada filmagem. Esta metodologia vem atualmente sendo aplicada para a observação de frugívoros (Jayasekara et al. 2007, O'Brien & Kinnaird 2008, Prasad et al. 2010, Eaton et al. 2017) e tem a vantagem de permitir amostragens por longos períodos (inclusive noturnos), não afugentar os animais e possibilita ao pesquisador assistir repetidas vezes os vídeos, que pode fazer com que detalhes de comportamento possam ser observados e descritos. Contudo apresenta desvantagem de ser um método caro e a área coberta ser relativamente pequena, se comparada com a área observada pelo pesquisador.

Informações sobre duração da frutificação, número de frutos e número de indivíduos foram coletadas em 30 parcelas permanentes de 100m<sup>2</sup>, equidistantes aproximadamente 100m, distribuídas ao longo dos transectos amostrados. O número de frutos foi contado ou estimado com ou sem auxílio de binóculos. A cor dos frutos foi observada em campo, o tamanho das sementes foi medido ou obtido através de literatura (Gottsberger 1978, Lorenzi 1992, 1998, Pacheco et al. 2006, Kuhlmann 2018), sendo classificadas em pequenas (< 3 mm), médias (3–12 mm) e grandes (> 12 mm) (Bufalo et al. 2016).

As aves foram classificadas quanto ao hábito alimentar conforme Wilman et al. (2014), tamanho do corpo e peso conforme Bello et al. (2017). Identificamos as aves através de guias de campo e a nomenclatura segue o proposto pelo CBRO (2015). O material botânico de todas as espécies amostradas foi coletado, herborizado e identificado através de bibliografia pertinente, comparação com material de herbário e consulta a especialistas, sendo o mesmo depositado no Herbário CGMS da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS).

### *Análise de dados*

Para análise de redes, construímos uma matriz ponderada (quantitativa) utilizando o número de frutos consumidos pelos frugívoros da rede fitocêntrica. Com as matrizes foram obtidas

características das interações, como número de animais e plantas envolvidos, número de interações observadas (grau), grau médio dos animais e das plantas (média aritmética dos graus de todas as espécies animais e plantas) e conectância, além de índices de rede quantitativos, que são menos sensíveis ao esforço de amostragem (Fründ et al. 2016, Vizentin-Bugoni et al. 2016): aninhamento, especialização (em nível de rede e espécies) e modularidade.

A conectância (C) mede a proporção de conexões observadas e é dada pela fórmula:  $C = E/A * P * 100$ , onde E é o número de interações observadas (E) e A\*P corresponde ao número de interações possíveis, dado pelo produto do número plantas (P) e animais (A) da rede. O grau (k) representa o número de conexões que cada espécie possui (Jordano et al. 2003), sendo calculado a partir da média aritmética dos graus de todas as espécies vegetais e animais separadamente. Foi realizado um teste t de *Student* ( $p > 0,05$ ) para testar se o grau das plantas difere do grau dos animais (Zar 1999).

O aninhamento quantifica o nível em que as interações de espécies especializadas são subconjuntos de interações das espécies mais generalistas na rede e foi quantificado pelo índice wNODF (Almeida-Neto & Ulrich 2011), que ilustra se o núcleo da rede também contém altas frequências de interações (Almeida-Neto & Ulrich 2011). A especialização da rede foi estimada pelo índice  $H_2$ , que descreve se as espécies restringem suas interações, diferente do que esperaríamos ser aleatoriamente com base na disponibilidade de um parceiro, tanto para plantas quanto aves. Os valores mais próximos de 1 indicam maior especialização e próximos de 0 indicam que as espécies são mais generalistas (Blüthgen et al. 2006).

Com a matriz ponderada nós calculamos o índice de modularidade, que quantifica a prevalência de interações dentro de subconjuntos na comunidade inteira. A organização das interações em módulos fornece informações sobre como as interações são particionadas na comunidade (Marquitti et al. 2014, Dormann & Strauss 2014). Calculamos a modularidade usando o algoritmo LPAwb + (Beckett 2016), estimado com a função `computeModules` () no pacote bipartite (Dormann et al. 2008), definindo o número de etapas para  $10^9$  utilizando as opções padrão.

Executamos a modularidade 1000 vezes para verificar a estabilização do algoritmo. Após isso, a rede foi representada como um grafo de minimização de energia bipartido (“Kamada-Kawai”), gerado no programa Pajek, em que as plantas e animais pertencem a diferentes lados da rede (links são permitidos apenas entre os lados) e os vértices que têm mais links ou que conectam diferentes partes da rede estão posicionados mais perto do centro. Além disso, os módulos foram identificados no grafo.

Em relação à formação de módulos, o papel ecológico de cada espécie na rede foi baseado em suas interações dentro dos módulos ( $z$ ) e em suas interações entre os módulos ( $c$ ) (utilizando valores padrões para a métrica proposto por Olesen et al. 2007). Espécies com baixo  $z$  ( $<2,5$ ) e baixo  $c$  ( $<0,62$ ) foram consideradas espécies periféricas, ou seja, interagem com poucos parceiros na rede. Espécies com valores altos de  $z$  ( $>2,5$ ) e baixo  $c$  ( $<0,62$ ) foram consideradas generalistas que atuam como *hubs* de módulo, isto é, são altamente conectadas dentro de seu próprio módulo. Espécies com valores altos de  $z$  ( $>2,5$ ) e baixo  $c$  ( $>0,62$ ) foram consideradas generalistas conectores, ligando espécies de diferentes módulos. Espécies com altos valores de  $z$  e  $c$  foram consideradas supergeneralistas, atuando como hubs da rede. Os cálculos de todos os índices relacionados à rede foram realizados com o pacote bipartite versão 2.05 (Dormann et al. 2008) em R (R Development Core Team, R 2018).

Para todas as espécies, calculamos vários índices em nível de espécies que capturam propriedades topológicas distintas: (1) grau da espécie ( $k$ ) que expressa o número de parceiros na rede; (2) O grau normalizado, onde o grau para uma espécie é dividido pelo número de espécies no outro nível (ver, por exemplo, Martín González et al. 2010); (3) força ( $s$ ) de interação das espécies, que é a soma das proporções de interações realizadas por uma dada espécie em relação a todos os seus parceiros de interação. Valores mais elevados indicam que mais plantas dependem de espécies específicas de aves e vice-versa (Bascompte et al. 2006); (4) centralidade por intermédio ( $bc$ ) que é uma medida do quanto uma determinada espécie se encontra no caminho mais curto entre outros pares de espécies, indicando assim a importância de uma espécie como um conector de rede; (5)



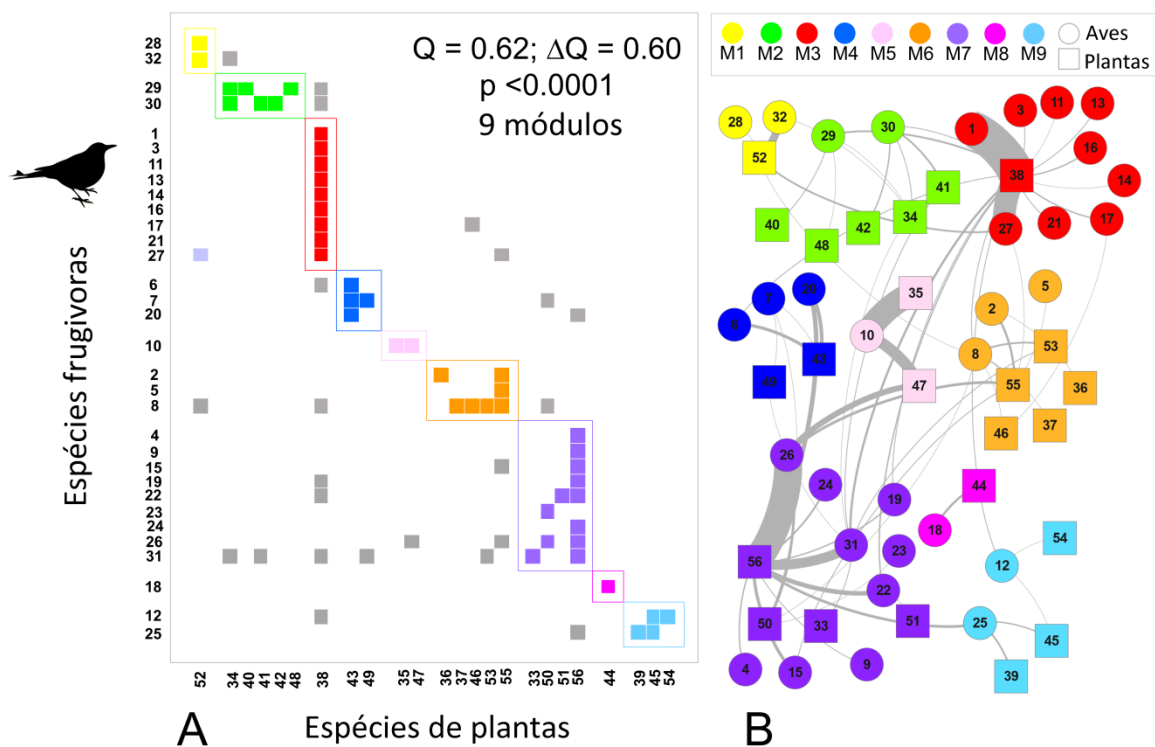
centralidade por proximidade (cc), que quantifica a proximidade de uma espécie a todas as outras espécies da rede. Espécies com altos valores de cc podem afetar rapidamente outras espécies e vice-versa e são úteis para identificar espécies importantes na rede (Jordán et al. 2006); (6) diversidade de parceiros (pd) calculada como a diversidade exponencial de Shannon e interpretada como uma medida de generalização de interações, com a vantagem de pesar as interações raras (Dormann 2011); (7) especialização em nível de espécie ( $d'$ ), que quantifica quão exclusivas são as interações de uma espécie em relação à disponibilidade dos parceiros e (8) O intervalo de recursos (resource range) que possui um valor de 0 quando todos os recursos disponíveis são utilizados, e um valor de 1 quando apenas um recurso disponível é utilizado. É, portanto, denominado como um “intervalo de recursos não utilizados”. Todos os índices em nível de espécie foram quantificados pela função `species level ()` no pacote bipartite no Programa R (Dormann et al. 2008).

Como as métricas da rede podem ser afetadas por características intrínsecas, como o número de espécies que interagem e o esforço de amostragem (Blüthgen et al. 2006, Fründ et al. 2016, Vizentin-Bugoni et al. 2016), a significância das métricas foi avaliada por comparação com redes de modelos nulos. Utilizamos o modelo nulo Patefield, que corrige o tamanho da rede e os totais marginais, ou seja, a riqueza de espécies e o número total de interações das espécies, ao mesmo tempo em que mistura as interações de forma aleatória (Patefield 1981). Estimamos o intervalo de confiança de 95% para cada métrica a partir dos valores simulados, e o valor final foi considerado significativo quando não sobrepunha com o intervalo de confiança.

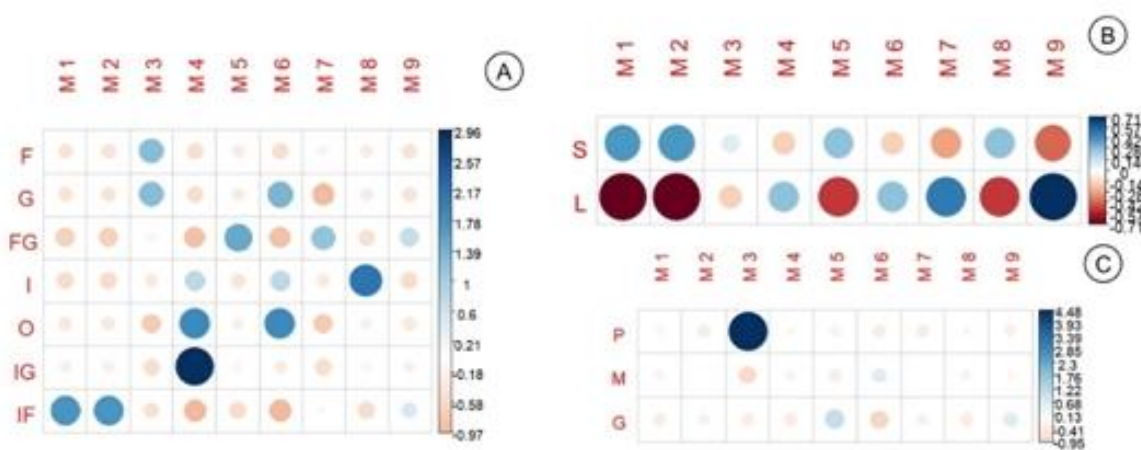
Para relacionar os índices de espécie (grau, grau normalizado, força de interação, centralidade por intermédio, centralidade por proximidade, diversidade de parceiros, especialização e intervalo de recursos) com a abundância das plantas e dos frutos, a duração da frutificação, cor e tamanho dos diásporos, tamanho da ave e abertura do bico, construímos Modelos Lineares (LM) através de função `lm` do pacote básico `lme4` (R Core Team 2018). Consideramos os índices de espécies como variáveis resposta e os atributos medidos como fatores fixos.

## Resultados

Foram registrados 500 eventos de frugivoria, os quais incluíram 27 espécies de plantas e 35 de aves (Tabelas 1 e 2). As redes de neblina contribuíram para o registro de apenas três eventos de frugivoria (0,6% dos eventos), que englobaram três espécies de plantas e de aves. Devido ao baixo sucesso na amostragem zoocêntrica, foram mantidos apenas os registros fitocêntricos para as análises de rede. O esforço amostral dispensado para os dois anos de coleta foi de 81,15%. A maioria das espécies de plantas e de frugívoros interage com poucos parceiros, enquanto poucas espécies interagem com muitos parceiros e a maioria das interações é pouco frequente (Figura 2B). A conectância observada foi de 9,3%, ou seja, das 768 interações possíveis de ocorrer, foram registradas apenas 72. O grau das aves variou de 1 a 7 (grau médio =  $2,22 \pm 1,58$ ) e o grau das espécies vegetais de 1 a 17 (grau médio =  $3,00 \pm 3,67$ ), não diferindo significativamente ( $t = 1,08$  e  $p = 0,28$ ). A rede não foi significativamente aninhada ( $wNODF = 14,06$ ), mas foi significativamente especializada ( $H_2' = 0,69$ ) e modular ( $M = 0,62$ ), com a formação de 09 módulos (Figura 2). A formação dos módulos foi explicada pelo tamanho da semente ( $\chi^2 = 3,2593$ ,  $df = 8$ , valor de  $p = 0,9171$ ), mas não pelos hábitos alimentares ( $\chi^2 = 49,56$ ,  $df = 48$ , valor de  $p = 0,411$ ) ou tamanho das aves ( $\chi^2 = 25,882$ ,  $df = 16$ ,  $p\text{-value} = 0,0451$ )(Figura 3).



**Figura 2.** Rede de interação entre aves frugívoras e plantas no Pantanal de Aquidauana, MS. As cores representam os módulos do qual a espécie pertence. As espessuras das linhas indicam a força da interação entre as espécies. (Representação numérica das espécies em anexo).



**Figura 3.** Afinidade dos atributos dentro dos módulos. M = Módulo. Guilda: FG = frugívoro-granívoro, O = onívoro, F = frugívoro, G = Granívoro, IF = Insetívoro-frugívoro, I = insetívoro, IG = insetívoro-granívoro. Círculos azuis indicam uma associação positiva, expresso pelos valores

residuais positivos de Pearson, enquanto os círculos vermelhos indicam associação negativa ou valores residuais negativos de Pearson.

As espécies de plantas estiveram distribuídas em 17 famílias (Tabela 1), dentre as quais Rubiaceae é a mais representativa (cinco espécies). As famílias Lamiaceae, Myrtaceae e Rutaceae tiveram duas espécies visitadas por aves e as demais famílias foram representadas por uma única espécie. As espécies para as quais houve maior número de interações e espécies de aves visitantes foram *Cecropia pachystachya* (embaúba, 166 interações, grau= 17, grau normalizado= 0,53) e *Zanthoxylum riedelianum* (mama-de-porca, 129 interações, grau= 10, grau normalizado= 0,31). Estas espécies também foram as que apresentaram maior força ( $s = 10,98$  e  $7,45$ , respectivamente) e maior diversidade de parceiros ( $pd = 1,61$  e  $1,69$ , respectivamente). As espécies consideradas mais especializadas foram *Erythroxylum anguifugum* e *Banisteriopsis campestris* ( $d' = 1$  e  $0,82$ , respectivamente) (Tabela 1).

**Tabela 1.** Espécies de plantas para as quais foram observadas interações com frugívoros no Pantanal de Aquidauana, MS, com o respectivo número de interações, grau, força e diversidade de parceiros.

Família	Espécie	Nº de interações	Grau (k)	Força (s)	Especialização ( $d'$ )	Diversidade de parceiros (pd)
Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	38	2	0,47	0,43	0,64
Annonaceae	<i>Annona cornifolia</i>	5	4	0,39	0,42	1,33
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	4	1	0,31	0,72	0,00
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i>	16	3	1,55	0,81	0,88
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum anguifugum</i>	5	1	1,00	1	0,00
Fabaceae	<i>Bauhinia mollis</i>	1	1	0,17	0,59	0,00
Lamiaceae	<i>Aegiphila verticillata</i>	2	1	0,06	0,35	0,00
Lamiaceae	<i>Vitex cymosa</i>	1	1	0,25	0,68	0,00
Loranthaceae	<i>Psittacanthus acinarius</i>	1	1	0,07	0,40	0,00
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis campestris</i>	53	1	0,68	0,82	0,00
Menispermaceae	<i>Odontocarya tamoides</i>	1	1	0,13	0,53	0,00
Myrtaceae	<i>Psidium guineense</i>	9	4	1,48	0,39	1,00
Myrtaceae	<i>Eugenia florida</i>	4	2	0,48	0,66	0,56
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.	2	2	0,36	0,47	0,69
Rubiaceae	<i>Psychotria carthagenensis</i>	23	4	2,10	0,79	0,80
Rubiaceae	<i>Chomelia</i> sp.	6	2	0,42	0,59	0,64
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	6	2	0,39	0,57	0,64
Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i>	2	1	0,25	0,68	0,00
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	2	2	0,33	0,56	0,69
Rutaceae	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	129	10	7,45	0,71	1,69
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rigidum</i>	17	6	2,30	0,48	1,56
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	1	1	0,08	0,44	0,00
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i>	166	17	10,98	0,79	1,61
Vitaceae	<i>Cissus spinosa</i>	3	1	0,27	0,70	0,00

As aves estiveram distribuídas em cinco ordens e 11 famílias (Tabela 2), dentre as quais, as mais representativas foram Psittacidae (9 espécies e 80 indivíduos) e Thraupidae (6 espécies e 57 indivíduos). As espécies mais abundantes nos registros de frugivoria foram tiriba-fogo (*Pyrrhura devillei*, 37 indivíduos) e sanhaço-do-coqueiro (*Tangara palmarum*, 25 indivíduos). As espécies *Cyanocorax cyanomelas* e *Tangara sayaca* interagiram com um maior número de plantas (sete cada). As aves que tiveram mais interações foram *P. devillei* (87) e *Agelasticus cyanopus* (80). As espécies que apresentaram maior força foram o *T. sayaca* e o *C. cyanomelas* (2,56 e 2,45, respectivamente) e as que tiveram maior diversidade de parceiros foram *C. cyanomelas* (1,79) e *T. palmarum* (1,34). As espécies consideradas mais especializadas foram *Paroaria capitata* e *Eupsitulla aurea* (1,0 e 0,92, respectivamente). A maioria das espécies é incluída na guilda de insetívoros-frugívoros (31%), mas os frugívoros-granívoros (25%) e insetívoros (16%) também se mostraram importantes na composição da rede entre aves e plantas no Pantanal.

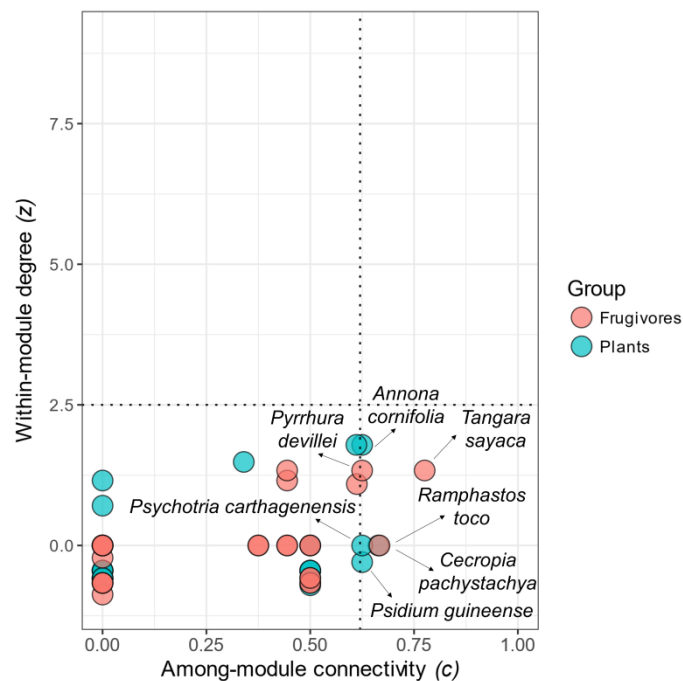
**Tabela 2.** Espécies de aves para as quais foram observadas interações de frugivoria com plantas do Pantanal de Aquidauana, MS, com o respectivo número de interações, grau, guilda, força e diversidade de parceiros. (Guildas: FG = frugívoro-granívoro, O = onívoro, F = frugívoro, G = Granívoro, IF = Insetívoro-frugívoro, I = insetívoro, IG = insetívoro-granívoro).

Família	Espécie	N.º de Interações	Grau (k)	Guilda	Força (s)	Especialização ( $d'$ )	Diversidade de parceiros (pd)
Columbidae	<i>Patagioenas cayennensis</i>	5	2	FG	0,04	0,05	0,67
Corvidae	<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	12	7	O	2,45	0,51	1,79
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i>	3	3	O	0,67	0,59	1,10
Cracidae	<i>Ortalis canicollis</i>	4	2	F	0,52	0,27	0,56
Icteridae	<i>Agelasticus cyanopus</i>	80	1	G	0,48	0,59	0,00
Icteridae	<i>Icterus pyrrhopterus</i>	4	3	IF	1,26	0,42	1,04
Icteridae	<i>Psarocolius decumanus</i>	4	1	F	0,03	0,21	0,00
Icteridae	<i>Icterus croconotus</i>	1	1	IF	0,01	0	0,00
Mimidae	<i>Mimus saturninus</i>	1	1	IF	0,01	0	0,00
Picidae	<i>Melanerpes candidus</i>	2	1	I	0,01	0,11	0,00
Psittacidae	<i>Pyrrhura devillei</i>	87	4	FG	1,84	0,54	0,89
Psittacidae	<i>Eupsittula aurea</i>	78	2	FG	1,65	0,92	0,63
Psittacidae	<i>Psittacara leucophthalmus</i>	13	3	FG	1,79	0,57	1,05
Psittacidae	<i>Aratinga nenday</i>	6	2	G	1,29	0,75	0,45
Psittacidae	<i>Myiopsitta monachus</i>	3	1	G	0,02	0,13	0,00
Psittacidae	<i>Brotogeris chiriri</i>	2	1	FG	0,01	0,11	0,00
Psittacidae	<i>Diopsittaca nobilis</i>	2	1	FG	0,02	0,16	0,00
Psittacidae	<i>Pionus maximiliani</i>	2	1	FG	0,01	0,11	0,00
Psittacidae	<i>Primolius auricollis</i>	1	1	FG	0,11	0,57	0,00
Ramphastidae	<i>Ramphastos toco</i>	55	3	F	0,53	0,40	0,35
Thraupidae	<i>Tangara sayaca</i>	35	7	IF	2,56	0,29	1,26
Thraupidae	<i>Tangara palmarum</i>	11	4	IF	2,08	0,69	1,34
Thraupidae	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	9	2	IG	0,45	0,57	0,53
Thraupidae	<i>Tachyphonus rufus</i>	8	4	IF	2,22	0,46	1,23
Thraupidae	<i>Paroaria capitata</i>	5	1	I	1,00	1	0,00
Thraupidae	<i>Saltator coerulescens</i>	1	1	IF	0,04	0,38	0,00

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>N.º de Interações</b>	<b>Grau (k)</b>	<b>Guilda</b>	<b>Força (s)</b>	<b>Especialização (d')</b>	<b>Diversidade de parceiros (pd)</b>
Turdidae	<i>Turdus leucomelas</i>	18	2	IF	0,94	0,88	0,21
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	14	3	IF	1,09	0,21	0,76
Tyrannidae	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	9	2	IF	0,17	0,27	0,53
Tyrannidae	<i>Camptostoma obsoletum</i>	3	1	I	0,02	0,19	0,00
Tyrannidae	<i>Casiornis rufus</i>	1	1	I	0,06	0,44	0,00



Com relação ao papel das espécies, a maioria foi enquadrada como periférica na rede, sendo que as espécies vegetais *Annona cornifolia*, *Psychotria carthagenensis*, *Psidium guineense* e *Cecropia pachystachya*, e as aves *Tangara sayaca*, *Ramphastos toco* e *Pyrrhura devillei* foram consideradas conectoras de módulos (Figura 4). Nenhuma espécie foi considerada *hub* de módulo ou supergeneralista.



**Figura 4.** Papel de cada espécie na rede de interações entre aves e frugívoros. Cada círculo descreve o grau dentro do módulo ( $z$ ) e o coeficiente de participação ( $c$ ) de cada espécie. Utilizamos os valores de 2,5 para  $z$  e de 0,62 para  $c$  (Olesen et al. 2007) para atribuir o papel a cada espécie: espécies periféricas (canto inferior esquerdo), hub de módulo (canto superior esquerdo), supergeneralista (canto superior direito) ou conector (canto inferior direito). Círculos vermelhos representam espécies de aves e azuis representam espécies vegetais. As linhas em  $z = 2,5$  e  $c = 0,62$  definem os papéis das espécies.

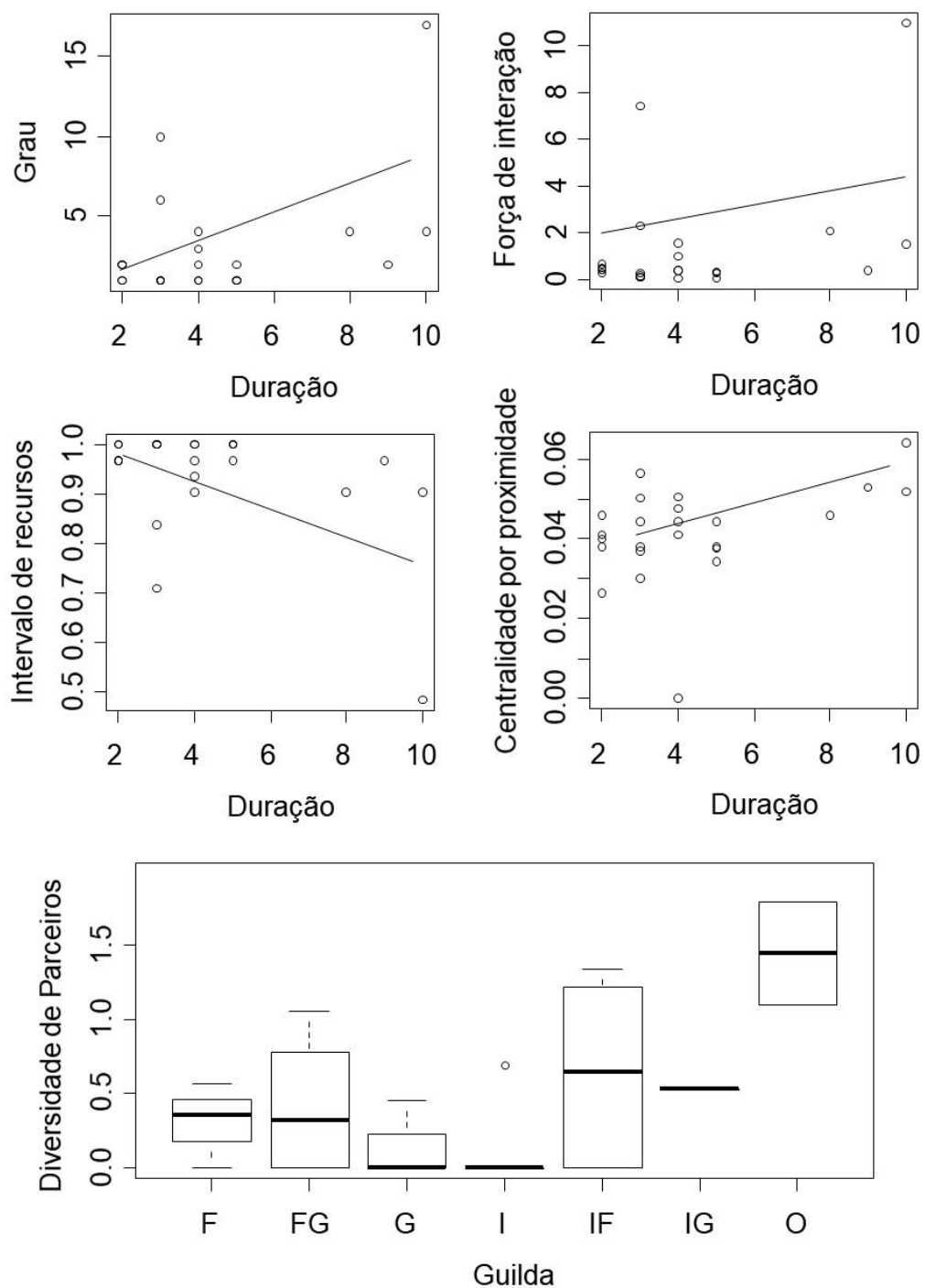
O grau das plantas, a força, o intervalo de recursos e a proximidade são explicados pela duração da frutificação (Tabela 3), sendo essa relação positiva para todas as métricas, exceto intervalo de recursos (Figura 4). Para aves, apenas a diversidade de parceiros esteve relacionada

com a guilda a qual a ave pertence (Figura 4), as demais métricas (grau, força, intervalo de recursos, centralidade, proximidade e especialização) não foram explicadas por nenhum dos atributos das espécies (tamanho, peso ou guilda) (Tabela 4).

**Tabela 3.** Resultados do modelo linear para métricas das espécies de plantas que interagiram com frugívoros no Pantanal de Aquidauana, MS. Valores em negrito representam relações significativas ( $p < 0,05$ ).

<b>Modelo (Plantas)</b>	<b>Erro Padrão Residual</b>	<b>Df</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Grau</b>					
Cor	3,67	15	0,335	1,263	0,331
Tamanho sementes (mm)	3,62	19	0,173	3,971	0,061
Duração	3,32	22	0,208	5,771	<b>0,025</b>
N.º de frutos	3,73	22	0,001	0,028	0,869
Média dos frutos	3,68	22	0,292	0,662	0,425
N.º de indivíduos	3,73	22	0,000	0,006	0,940
<b>Grau Normalizado</b>					
Cor	0,11	15	0,335	1,263	0,331
Tamanho sementes (mm)	0,11	19	0,173	3,971	0,061
Duração	0,10	22	0,208	5,771	<b>0,025</b>
N.º de frutos	0,12	22	0,001	0,028	0,869
Média dos frutos	0,11	22	0,292	0,662	0,425
N.º de indivíduos	0,12	22	0,000	0,006	0,940
<b>Força da espécie</b>					
Cor	2,55	15	0,342	1,302	0,315
Tamanho sementes (mm)	2,57	19	0,155	3,479	0,078
Duração	2,39	22	0,166	4,387	<b>0,048</b>
N.º de frutos	2,62	22	0,001	0,029	0,866
Média dos frutos	2,58	22	0,026	0,589	0,451
N.º de indivíduos	2,62	22	0,001	0,030	0,863
<b>Intervalo de Recursos</b>					
Cor	0,12	15	0,335	1,263	0,331
Tamanho sementes (mm)	0,12	19	0,173	3,971	0,061
Duração	0,11	22	0,208	5,771	<b>0,025</b>
N.º de frutos	0,12	22	0,001	0,028	0,869
Média dos frutos	0,12	22	0,029	0,662	0,425
N.º de indivíduos	0,12	22	0,000	0,006	0,940
<b>Centralidade</b>					
Cor	0,09	15	0,345	1,316	0,309
Tamanho sementes (mm)	0,09	19	0,174	3,999	0,060
Duração	0,08	22	0,139	3,547	0,073

<b>Modelo (Plantas)</b>	<b>Erro Padrão Residual</b>	<b>Df</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>p</b>
N.º de frutos	0,09	22	0,006	0,146	0,706
Média dos frutos	0,09	22	0,005	0,116	0,737
N.º de indivíduos	0,08	22	0,008	0,176	0,678
<b>Proximidade</b>					
Cor	0,01	15	0,163	0,488	0,807
Tamanho sementes (mm)	0,01	19	0,132	2,893	0,105
Duração	0,01	22	0,169	4,466	<b>0,046</b>
N.º de frutos	0,01	22	0,000	0,017	0,896
Média dos frutos	0,01	22	0,010	0,234	0,633
N.º de indivíduos	0,01	22	0,013	0,288	0,597
<b>Diversidade de Parceiros</b>					
Cor	0,60	15	0,298	1,059	0,428
Tamanho sementes (mm)	0,57	19	0,177	4,090	0,057
Duração	0,56	22	0,111	2,755	0,111
N.º de frutos	0,58	22	0,044	1,012	0,325
Média dos frutos	0,59	22	0,035	0,807	0,379
N.º de indivíduos	0,59	22	0,022	0,497	0,488
<b>Especialização</b>					
Cor	0,18	15	0,191	0,592	0,732
Tamanho sementes (mm)	0,17	19	0,007	0,141	0,712
Duração	0,17	22	0,000	0,018	0,895
N.º de frutos	0,16	22	0,071	1,689	0,207
Média dos frutos	0,17	22	0,008	0,184	0,672
N.º de indivíduos	0,16	22	0,116	2,884	0,102



**Figura 4.** Relação entre a duração da frutificação e o grau, força de interações, intervalo de recursos e centralidade das espécies de plantas que interagiram com frugívoros e das guildas de aves com a diversidade de parceiros no Pantanal de Aquidauana, MS.

**Tabela 4.** Resultados do modelo linear para métricas das aves que consumiram frutos no Pantanal de Aquidauana, MS. Valores em negrito representam relações significativas ( $p < 0,05$ )

<b>Modelo (Aves)</b>	<b>Erro Padrão Residual</b>	<b>DF</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Grau</b>					
Tamanho da Ave	1,59	30	0,038	1,181	0,286
Abertura do Bico	2,01	12	0,004	0,045	0,836
Guilda	1,44	25	0,346	2,208	0,076
<b>Grau Normalizado</b>					
Tamanho da Ave	0,07	30	0,038	1,181	0,286
Abertura do Bico	0,08	12	0,004	0,045	0,836
Guilda	0,06	25	0,346	2,208	0,076
<b>Força da espécie</b>					
Tamanho da Ave	0,84	30	2,35E	0,001	0,979
Abertura do Bico	0,97	12	0,016	0,200	0,663
Guilda	0,84	25	0,171	0,861	0,536
<b>Intervalo de Recursos</b>					
Tamanho da Ave	0,18	30	0,073	2,377	0,134
Abertura do Bico	0,21	12	0,019	0,228	0,641
Guilda	0,17	25	0,361	2,355	0,061
<b>Centralidade</b>					
Tamanho da Ave	0,06	30	0,068	2,180	0,150
Abertura do Bico	0,07	12	0,188	2,755	0,123
Guilda	0,06	25	0,191	0,982	0,458
<b>Proximidade</b>					
Tamanho da Ave	0,01	30	0,027	0,848	0,364
Abertura do Bico	0,00	12	0,072	0,928	0,354
Guilda	0,01	25	0,205	1,074	0,404
<b>Diversidade de Parceiros</b>					
Tamanho da Ave	0,51	30	0,062	1,991	0,168
Abertura do Bico	0,59	12	0,009	0,113	0,742
Guilda	0,45	25	0,379	2,547	<b>0,046</b>
<b>Especialização</b>					
Tamanho da Ave	0,27	30	0,014	0,436	0,513
Abertura do Bico	0,24	12	0,003	0,042	0,840
Guilda	0,29	25	0,069	0,309	0,926

## Discussão

O número de espécies envolvidas na rede de interação entre plantas e frugívoros no Pantanal de Aquidauana foi baixo (62 espécies) se comparado com a média para a região neotropical (171 espécies), mas intermediário ao registrado nos estudos citados para o Pantanal, na revisão de Almeida & Mikich (2017) (20 espécies por Munin et al. 2012, 66 espécies por Keuroghlian et al. 2009, 92 espécies por Donatti et al. 2011). Embora esses não tratem especificamente de redes entre plantas e aves frugívoras (os quais são inexistentes ao nosso conhecimento), parece emergir um padrão de redes com menor número de espécies no Pantanal, o que pode ser reflexo, dentre outras coisas, da instabilidade climática e de recursos, os quais são flutuantes e sazonais em função das cheias e secas.

A baixa conectância (9,3%) está de acordo com a média observada para a região neotropical (12%) e conjunto de redes para o Pantanal (9%) (Almeida & Mikich 2017), sendo uma característica comum para redes de frugívoros. A baixa conectância pode indicar baixa generalização e alta especialização e, portanto, baixa competição entre espécies no mesmo nível trófico (Jordano 1987). A conectância é fortemente influenciada pelo número de espécies, quanto maior o número de espécies interagindo menor a conectância e, por esta razão, tende a ser menor em ambientes tropicais (Jordano 1987). Uma vez que a frutificação é sazonal, esperaríamos que os animais fossem forçados a alternar entre espécies frutíferas (Almeida & Mikich 2017), fazendo com que o grau dos animais fosse maior que o grau das plantas, mas essa premissa não foi corroborada pelo nosso estudo.

Considerando que há prevalência de um padrão aninhado em redes de frugívoros da região neotropical (Almeida & Mikich 2017) e esse também é um padrão observado em redes mutualísticas (Bascompte et al. 2003, Vázquez et al. 2009a, Fortuna et al. 2010, Joppa et al. 2010, Almeida & Mikich 2017), a não detecção de um padrão aninhado poderia ser um artefato do baixo número de espécies compondo a rede (Guimarães et al. 2007). Contudo, em outro estudo realizado no Pantanal, Donatti et al. (2011) observaram que a rede estudada foi menos aninhada do que todas

as outras redes de dispersão de sementes estudadas até aquele momento, com exceção de uma amostrada na Floresta Atlântica brasileira (Silva et al. 2007) que incluía interações entre espécies de plantas, mamíferos e aves. Espécies de plantas e animais com muitas ligações tendem a estabelecer interações dentro dos módulos (hubs de módulos) e ter uma maior contribuição para o aninhamento (Dáttilo et al 2016), o fato de, na rede estudada essas interações terem sido pouco frequentes, poderia explicar a não detecção de um padrão aninhado na rede. É necessário o desenvolvimento de mais estudos com enfoque em redes de interação entre plantas e frugívoros no Pantanal para verificar se este é um padrão emergente neste ecossistema, e principalmente, para investigar quais mecanismos podem estar por trás desse padrão.

Nossos resultados corroboram a observação de Donatti et al. (2011) que a rede estudada no Pantanal está entre as redes de dispersão de sementes mais modulares entre as estudadas. Alta modularidade pode estar ligada diretamente com a sazonalidade climática (Schleuning et al. 2014) e alta flutuação de recursos levando muitos frugívoros a competir por alimentos (Bascompte 2010). Além disso, espera-se que a modularidade de redes planta-animais aumente com a especificidade trófica (Donatti et al. 2011). De fato, a especialização ( $H_2$ ) registrada na área de estudo (0,69) supera os valores das oito redes de frugivoria investigadas por Blüthgen et al. (2007) (0,18-0,47). A modularidade é comumente observado em redes de frugívoros da região neotropical (Almeida & Mikich 2017) e em redes mutualísticas (Donatti et al. 2011, Mello et al. 2011, Vidal et al. 2014) Esse tipo de estrutura, assim como o aninhamento, está relacionado à estabilidade da rede, neste caso é caracterizado por grupos de espécies fortemente conectadas entre si, mas fracamente conectadas a outras espécies pertencentes a outros módulos (Olesen et al. 2007). Em revisão sobre redes de frugívoros neotropicais, Almeida & Mikich (2017) encontraram que 71% das redes foram significativamente modulares, contudo, o número de módulos foi inferior ao registrado neste estudo (variou de quatro a sete módulos).

Considerando que os padrões modulares refletem uma rede mais diversificada de funções e serviços ecológicos, a compreensão dos mecanismos que determinam a modularidade poderia

ajudar a descobrir os processos gerais que moldam a ecologia evolutiva das interações planta-animal (Donatti et al. 2011). No presente estudo, dentre as variáveis estudadas, apenas o tamanho do fruto esteve correlacionado com os módulos formados. Características correspondentes para recursos e consumidores são as combinações mais bem-sucedidas, por exemplo, tamanho do bico das aves e o tamanho do fruto, são determinantes para a frugivoria por aves (Eklöf et al. 2013). O tamanho e a estrutura dos frutos influenciam as visitas de alimentação de várias espécies de frugívoros, sendo que frutos pequenos desprotegidos estruturalmente foram capturados por quase todas as espécies (Pratt & Stiles 1985).

A maioria das espécies da rede de interação estudada é periférica, ou seja, com poucas interações dentro e entre os módulos, mas as espécies de plantas *C. pachystachya*, *P. guineense*, *Psychotria carthagenensis* e *A. cornifolia* e as espécies de aves *P. devillei*, *Ramphastos toco* e *T. sayaca* foram consideradas conectoras, ou seja, conectaram espécies de diferentes módulos, sendo importantes para manutenção do padrão estrutural da rede. Com a perda dos conectores pode fragmentar a rede e causar isolamento dos módulos, porém com pouco impacto internamente (Olensen et al. 2007). A ausência de espécies supergeneralistas indica baixa coesão nesta rede de frugivoria, e também foi observada por Donatti et al. (2011).

*Cecropia pachystachya* como espécies com elevado número de interações, está de acordo com as previsões de Vidal et al. (2014), em que espécies de plantas com pequenas sementes e maior período de frutificação tendem a ser mais importantes para a organização da rede. Estas espécies pertencem ao modelo de baixo investimento (Howe & Smallwood 1982), no qual é produzido um grande número de frutos com poucos nutrientes e pequenas sementes, atraindo uma grande variedade de aves oportunistas com vantagem de um recurso superabundante, mas baixo valor nutricional. Frutos maiores implicam em menos interações uma vez que há limitações morfológicas para o seu consumo, os frutos pequenos, por sua vez, atraem uma ampla variedade de frugívoros que consomem um grande número de frutos (Muñoz et al. 2017). Também, espécies de plantas com longo período de frutificação desempenham um importante papel na estruturação da rede (Donatti



et al. 2011, Vidal et al. 2014) foi corroborado pelos nossos resultados. Uma maior duração de frutificação aumentaria as chances de interações das plantas, principalmente quando há escassez de recursos. Esse parece ser o caso de *Z. riedelianum*, que produziu frutos principalmente na estação seca, quando havia poucos recursos disponíveis o que pode explicar o grande número de interações. Nos períodos de escassez os frugívoros podem se tornar mais dependentes destas plantas (Peres 1994, Ragusa-Netto & Fecchio 2006).

*Pyrrhura devillei* e *T. palmarum*, espécies mais abundantes nos registros de frugivoria, são altamente dependentes de frutos em suas dietas, comuns na região pantaneira e que geralmente andam em bando (Pivatto & Bernardon 2012). Frugívoros especializados provavelmente desempenham papéis-chave em redes de dispersão de sementes (Mello et al. 2015). Assim como encontramos em nossa rede onde os frugívoros especializados, espécies que dependem de frutos, tiveram maiores valores no papel das espécies nas interações entre módulos e ocuparam papéis centrais, ainda que os psittacídeos sejam predadores de sementes.

Espécies com frutificação mais longa que tendem a ocupar um papel central na rede (Donatti et al. 2011) e, como confirmado pelos resultados do modelo linear, a duração é significativa para várias métricas. Espécies do gênero *Cecropia*, por exemplo, estão disponíveis quase o ano todo e são utilizadas como recurso alimentar tanto por aves oportunistas como por espécies predominantemente frugívoras, sendo ambos os grupos importantes para sua dispersão (Marcondes-Machado & Oliveira, 1988). Além disso, Vázquez et al. (2009) descobriram que a abundância de espécies e sobreposições fenológicas e espaciais parecem explicar melhor e prever a estrutura em redes mutualísticas do que traços fenotípicos e relações filogenéticas.

Há indícios de que um mesmo módulo tende a ser ocupado por espécies com traços semelhantes (Minoarivelo & Hui 2016), contudo, os módulos também podem manter espécies estreitamente relacionadas em módulos separados para evitar a competição e manter sua coexistência (Silva et al. 2016). Uma maior variedade de características na comunidade contribui

para gerar um maior número de grupos funcionais (Dupont & Olesen 2009), aumentando a estrutura modular da rede.

Os resultados em nível de rede e de espécie permitiram conhecer a importância funcional dos frugívoros e plantas zoocóricas, pois com a perda de certas espécies, e principalmente das interações entre elas, poderia afetar negativamente a rede, sobretudo em um sistema de baixa frequência de interações, especializada e altamente modular. Demonstramos que as características fenológicas explicaram melhor o papel das espécies e que a abundância dos indivíduos não é significativa para explicar seus papéis na rede. Nosso estudo ajuda a compreender a estrutura dos processos ecológicos no Pantanal e pode subsidiar ações para sua conservação.

### **Agradecimentos**

Agradecemos à Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – UFMS/MEC – Brasil, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Código de Financiamento 001) e à Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul (FUNDECT, Processo nº59/300.048/2015) pelo apoio aos projetos desenvolvidos pelo nosso grupo de pesquisa “Estudos Integrados em Biodiversidade do Cerrado e Pantanal”.

### **Bibliografia Citada**

- Alarcón, R. et al. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. – *Oikos* 117: 1796–1807.
- Almeida, A. and Mikich, S. B. 2017. Combining plant-frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. – *Oikos* 127: 184-196.
- Almeida-Neto, M. and Ulrich, W. 2011. A straight forward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. – *Envir. Model. Soft.* 26: 173–178.
- ANA. 2005. Strategic action program of the integrated Management of the Pantanal and the upper Paraguay River Basin – Final Report. Brasília.

- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. PNAS. 100(16): 9383–9387.
- Bascompte, J. et al. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. – Science 312: 1–3.
- Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38: 567–593.
- Bascompte, J. 2010. Structure and dynamics of ecological networks. Science 329(5993): 765-6.
- Beckett, S. J. 2016. Improved community detection in weighted bipartite networks. R. Soc. Open Sci. 3(1): 140536.
- Bello, C. et al. 2017. Atlantic frugivory: a plant–frugivore interaction data set for the Atlantic Forest. Ecology 98(6): 1729.
- Blüthgen, N. et al. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. – Ecology 6: 1–12. Blüthgen, N. F. et al. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. Curr. Biol. 17: 341–346.
- Blüthgen, N. 2012. Interação plantas-animais e a importância funcional da biodiversidade. – In: Del-Claro, K. et al. (orgs.), Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva. Technical Books, pp. 261–272.
- Burns, K. C. 2013. What causes size coupling in fruit–frugivore interaction webs? Ecology 94: 295–300.
- CBRO (Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos). 2014. Lista das aves do Brasil. Disponível em <http://www.cbro.org.br> (Acessado 24 set 2019).
- Christianini, A. V. & Martins, M. M. 2015. Frugivoria e dispersão de sementes. In: Piña-Rodrigues, F. et al. (Eds), Sementes florestais tropicais: da Ecologia à produção. ABRATES. pp. 83-101.
- Coates-Estrada, R. and Estrada, A. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas-Mexico. – J. Trop. Ecol. 4: 157–172.

- Dáttilo, W. et al. 2016. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proc. R. Soc. B.* 283: 20161564..
- Develey, P. F. 2003. Métodos para estudos com aves. In: Cullen Junior, L. et al. (orgs.), Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre. UFPR, pp. 153–168.
- Díaz-Castelazo, C. et al. 2010. Changes of a mutualism network over time: reanalysis over 10-year period. – *Ecology* 91: 793–801.
- Donatti, C. I. et al. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. – *Ecol. Lett.* 14: 773–781.
- Dormann, C. F. et al. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. – *R. News* 8: 8–11.
- Dormann, C. F. 2011. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Newt. Biol.* 1(1): 1-20.
- Dupont, Y. L. and Olesen, J. M. 2009. Ecological modules and roles of species in heathland plant – insect flower visitor networks. – *J. Anim. Ecol.* 78: 346 – 353.
- Dormann, C. F. and Strauss, R. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol. Evol.* 5(1): 90-98.
- Eaton, D. P. et al. 2017. Citizen scientists help unravel the nature of cattle impacts on native mammals and birds visiting fruiting trees in Brazil's southern Pantanal. – *Biol. Conserv.* 208: 29-39.
- Eklöf, A. et al. 2013. The dimensionality of ecological networks. *Ecol. Lett.* 16(5): 577-583.
- Encinas-Viso, F. et al. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. *Ecol. Lett.* 15: 198–208.
- Fleming, T. H. and Heithaus, E. R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. – *Biotropica* 13: 45–53.
- Fleming, T. H. and Sosa, V. J. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. – *J. Mamm.* 75: 845–851.

- Fortuna, M. A. et al. 2010. Nesteness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *J. Anim. Ecol.* 79: 811–817.
- França, L. F. et al. 2009. Consumo de frutos e abundância de Tucano Toco (*Ramphastos toco*) em dois habitats do Pantanal Sul. – *Biota Neotrop.* 9: 125–130.
- Frankie, G. W. et al. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. – *J. Ecol.* 62: 881–919.
- Fründ, J. et al. 2016. Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. – *Oikos* 125: 502–513.
- Galetti, M. and Guimarães Jr, P. R. 2004. Seed dispersal of *Attalea phalerata* (Palmae) by Crested caracaras (*Caracara plancus*) in the Pantanal and a review of frugivory by raptors. – *Ararajuba* 12: 59–61.
- Galetti, M. et al. 2004. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. – In: Cullen Junior, L. et al. (orgs.), *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. UFPR, pp. 395–422.
- Galetti, M. et al. 2008. Big fish are the best: seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the Pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. – *Biotropica* 40: 386–389.
- Gonçalves, F. et al. 2007. Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. – *Acta Chiropt.* 9: 535–538.
- González-Castro, A. et al. 2012. What determines the temporal changes of species degree and strength in an oceanic island Plant–disperser network? – *PloS One* 7: e41385.
- González, A. M. M. et al. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecol. Complex.* 7(1): 36–43.
- Guimarães, P. R. et al. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. – *Curr. Biol.* 17: 1797–1803.
- Howe, H. and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 13: 201–228.

- Howe, H. F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. – In: Bawa, K. S. and Hadley, M. (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Unesco and Parthenon Publishing Group, pp. 191–218.
- Jayasekara, P. et al. 2007. Identifying diurnal and nocturnal frugivores in the terrestrial and arboreal layers of a tropical rain forest in Sri Lanka. – *Ecotropica* 13: 7-15.
- Joppa, L. N. 2010. On nestedness in ecological networks. *Evol. Ecol. Res.* 12: 35–46.
- Jórdan, F. et al. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535-546. Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. – *Am. Nat.* 129: 657-677.
- Jordano, P. et al. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. – *Ecol. Lett.* 6: 69–81.
- Jordano, P. et al. 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à Biologia da Conservação. In: Duarte, C. F. et al. (eds), *Biologia da Conservação: essências*. Editorial Rima. pp. 411-436.
- Junk, W. J. et al. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. – *A. Sciences* 68: 1–32.
- Keuroghlian et. al. 2009. The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian pantanal. – *Int. J. Biodivers. Conserv.* 1: 87-97.
- Kuhlmann, M. 2018. *Frutos e sementes do Cerrado: espécies atrativas para fauna*. Vol. II. Iphis Gráfica e Editora.
- Levey, D. J. et al. 1994. Frugivory: an overview. – In: Mcdade, L. A. et al. (eds.), *La Selva – ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, pp. 282–294.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores Brasileiras*, vol. 1. Plantarum Editora.

- Lorenzi, H. 1998. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 2. Plantarum Editora.
- Malanotte M. L. et al. 2019. How do fruit productivity, fruit traits and dietary specialization affect the role of birds in a mutualistic network? *Jour. of Trop. Ecol.* 35 (5): 213-222.
- González, A. M. M. et al. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecol. Compl.* 7(1): 36-43.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica*: 170-183.
- Marquitti, F. M. D. et al. 2014. Modular: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography*. 3: 221-224.
- Maruyama, P. K. et al. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* 46 (6): 740-747.
- Maruyama, P. K. et al. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia* 178(3): 783-793.
- Mello, M. A. R. 2011. The modularity of seed dispersal: Differences in 31 structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia* 167: 131–140.
- Mello, M. A. R. et al. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. – *Oikos* 124: 1031–1039.
- Minoarivelo, H. O. and Hui, C. 2016. Trait-mediated interaction leads to structural emergence in mutualistic networks. *Evol. Ecol.* 30(1): 105-121.
- Molinari, J. 1993. The mutualism between frugivores and plants in tropical forests: Paleobiological aspects, autecologies, community role. – *Acta Biol. Venez.* 14: 1–44.
- Munin, R. L. et al. 2012. Food habits and dietary overlap in a phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. – *Acta Chiropterol.* 14: 195-204.
- Mulwa, R. K. et al. 2013. Seasonal fluctuations of resource abundance and avian feeding guilds across forest-farmland boundaries in tropical Africa. – *Oikos* 122: 524–532.

- Muñoz, M. C. et al. 2017. Importance of animal and plant traits for fruit removal and seedling recruitment in a tropical forest. *Oikos* 126(6): 823-832.
- Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependence plants. – *Ecol. Monog.* 58: 271–298.
- Nunes, A. P. and Santos-Junior, A. 2011. Itens alimentares consumidos por psitacídeos no Pantanal e planaltos do entorno, Mato Grosso do Sul. – *Atual. Ornit.* 162: 42–50.
- O'Brien, T. G. and Kinnaird, M. F. 2008. A picture is worth a thousand words: The application of camera trapping to the study of birds. – *Bird Conserv. Intern.* 18: S144-S162.
- Olesen, J. M. et al. 2007. The modularity of pollination networks. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104: 19891-19896.
- Olesen, J. M. et al. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89: 1573–1582.
- Olesen, J. M. et al. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proc. Biol. Sci.* 278: 725–732.
- Pacheco, M. V. et al. 2006. Efeito de temperaturas e substratos na germinação de sementes de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. (Anacardiaceae). *Ver. Árvore.* 30(3): 359-367.
- Patefield, W. M. 1981. Algorithm AS 159: an efficient method of generating random R x C tables with given row and column totals. – *J. Royal Stat. Soc. Series C (Applied Statistics)* 30: 91–97.
- Peel, M. C. et al. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. – *Hydrol. Earth Syst. Sc.* 11: 1633–1644.
- Peres, C. A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme Forest. - *Biotropica* 26: 98-112.
- Petanidou, T. et al. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure, and implications for estimates of specialization. – *Ecol. Lett.* 11: 564–575.
- Pivatto, M. A. C. and Bernardon, G. 2012. *Aves do Pantanal*. Aves & Fotos Editora.



- Pizo, M. A. and Galetti, M. 2010. Métodos e perspectivas do estudo da frugivoria e dispersão de sementes por aves. – In: Accordi, I. et al., Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento. Technical Books, pp. 492 – 504.
- Pott, A. et al. 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. – Braz. J. Biol. 71: 265–273.
- Prasad, S. et al. 2010. Who really ate the fruit? A novel approach to câmera trapping for quantifying frugivory by ruminants. Ecol. Res. 25: 225-231.
- Pratt, T. K. and Stiles, E. W. 1985. The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. Biotropica 17: 314-321.
- R Development Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/> (Acessado em 22 fev 2020).
- Ragusa-Netto, J. and Fecchio, A. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). – Braz. J. Biol. 66: 1021–1032.
- Ragusa-Netto, J. 2002. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* (Miq.) Miq. (Moraceae). – Braz. J. Biol. 62: 339–346.
- Ragusa-Netto, J. 2004. Flowers, fruits, and the abundance of the Yellow-chevroned Parakeet (*Brotogeris chiriri*) at a gallery forest in the south Pantanal (Brazil). – Braz. J. Biol. 64: 867–877.
- Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruit and the abundance of the Blue-and-Yellow Macaw (*Ara ararauna*) at a cerrado remnant in central Brazil. – Ornit. Neot. 17: 491–500.
- Ragusa-Netto, J. 2007. Feeding ecology of the Green-cheeked parakeet (*Pyrrhura molinae*) in dry forests in western Brazil. – Braz. J. Biol. 67: 631–637.
- Reys, P. et al. 2009. Frugivory by the fish *Brycon hilarii* (Characidae) in western Brazil. – Acta Oecol. 35: 136–141.
- Rohli, R. V. and Veja, A. J. 2008. Climatology. Jones and Bartlett Learning.
- Rother, D. C. et al. 2016. Variation in seed dispersal effectiveness: the redundancy of consequences in diversified tropical frugivore assemblages. – Oikos 125: 336–342.

- Schleuning et al. 2014. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecol. Let.* 17: 454-463.
- Schleuning, M. et al. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of traitbased concepts to plant-animal interactions. *Ecography* 38: 380–392.
- Schupp, E. W. et al. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. – *New Phytologist* 188: 333–353.
- Silva, W.R. et al. 2007. Investigating the fragility in plant-frugivore networks: a case study of the Atlantic Forest in Brazil. In: *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World* (eds Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A.). CAB International, Wallingford, pp. 561–578.
- Teixeira, R. C. et al. 2009. Frugivory by *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae) bats in the Pantanal, Brazil. – *Stud. Neotrop. Environ.* 44: 7–15.
- Valido, A. et al. 2011. Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Jour. of Evol. Biol.* 24: 751–760.
- Vasconcelos, M. F. et al. 2006. Natural history notes on parrots feeding on fruits of *Myracrodruon urundeuva* (Anacardiaceae) in three South American dry forest regions. – *Cotinga* 26: 15–19.
- Vázquez, D. P. and Aizen, M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. – *Ecology* 85: 1251–1257.
- Vázquez, D. P. and Simberloff, D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. – *Amer. Natur.* 159: 606–623.
- Vázquez, D. P. et al. 2009a. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. – *Ann. Bot.* 103: 1445–1457.
- Vázquez, D. P. et al. 2009b. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039–2046.

- Vidal, M. M. et al. 2014. Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. – *Ecology* 95(12): 3440-3447.
- Vizentin-Bugoni, J. et al. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. – *J. Anim. Ecol.* 85: 262–272.
- Wilman, H. et al. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: *Ecological Archives* E095-178. *Ecology* 95(7): 2027-2027.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall.

## ANEXO I

## Representação numérica das espécies

Espécies (aves)	Vértice	Módulo	Espécies (plantas)	Vértice	Módulo
<i>Agelasticus cyanopus</i>	1	3	<i>Aegiphila verticillata</i>	33	7
<i>Aratinga nenday</i>	2	6	<i>Annona cornifolia</i>	34	2
<i>Brotogeris chiriri</i>	3	3	<i>Banisteriopsis campestris</i>	35	5
<i>Camptostoma obsoletum</i>	4	7	<i>Bauhinia mollis</i>	36	6
<i>Casiornis rufus</i>	5	6	<i>Casearia decandra</i>	37	6
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	6	4	<i>Cecropia pachystachya</i>	38	3
<i>Cyanocorax chrysops</i>	7	4	<i>Celtis iguanaea</i>	39	9
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	8	6	<i>Chomelia obtusa</i>	40	2
<i>Diopsittaca nobilis</i>	9	7	<i>Chomelia</i> sp.	41	2
<i>Eupsittula aurea</i>	10	5	<i>Cissus spinosa</i>	42	2
<i>Icterus croconotus</i>	11	3	<i>Curatella americana</i>	43	4
<i>Icterus pyrrhopterus</i>	12	9	<i>Erythroxylum anguifugum</i>	44	8
<i>Melanerpes candidus</i>	13	3	<i>Eugenia florida</i>	45	9
<i>Mimus saturninus</i>	14	3	<i>Genipa americana</i>	46	6
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	15	7	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	47	5
<i>Myiopsitta monachus</i>	16	3	<i>Odontocarya tamoides</i>	48	2
<i>Ortalis canicollis</i>	17	3	<i>Passiflora</i> sp.	49	4
<i>Paroaria capitata</i>	18	8	<i>Psidium guineense</i>	50	7
<i>Patagioenas cayennensis</i>	19	7	<i>Psittacanthus acinarius</i>	51	7
<i>Phaeomyias murina</i>	20	4	<i>Psychotria carthagenensis</i>	52	1
<i>Pionus maximiliani</i>	21	3	<i>Randia armata</i>	53	6
<i>Pitangus sulphuratus</i>	22	7	<i>Vitex cymosa</i>	54	9
<i>Primolius auricollis</i>	23	7	<i>Zanthoxylum rigidum</i>	55	6
<i>Psarocolius decumanus</i>	24	7	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	56	7
<i>Psittacara leucophthalmus</i>	25	9			
<i>Pyrrhura devillei</i>	26	7			
<i>Ramphastos toco</i>	27	3			
<i>Saltator coerulescens</i>	28	1			
<i>Tachyphonus rufus</i>	29	2			
<i>Tangara palmarum</i>	30	2			
<i>Tangara sayaca</i>	31	7			
<i>Turdus leucomelas</i>	32	1			

## Anexo II

### Normas da Revista



## AUTHOR GUIDELINES

### QUICK CHECKLIST:

To make the submission process easier, we differentiate between initial and revised submissions.

Initial submissions can be in any file format providing they adhere to the following requirements:

Single column, double line spaced, with page- and line-numbers.

The manuscript should contain: Abstract, Keywords, Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Declarations, References, Figures and Tables with captions.

Make sure that no author information is present in the manuscript file, since we are using double-blind peer review. Upload a specific title-page with title, author information, abstract and key-words, which will not be included in the review process. If parts of Declarations contain author information, this part should be moved from the manuscript to the extra Title Page.

Make sure all references are complete and correct. Also make sure all references cited in the text are listed in the reference list and vice versa!

Check the PDF generated by S1M that equations and text and that all files are correct and complete before submission.

Statement of where you intend to archive your data.

### **Oikos sections**

**Research papers** - Research papers report original research in all fields of ecology and should aim at a readership from a wide range of ecological disciplines.

**Forum** - Oikos Forum section is the home for synthesis and review. The format can be short notes or more substantial reviews to bring fields together, to transgress existing boundaries by synthesizing larger fields or seemingly disparate areas, and to offer new ways of interpreting existing data. Forum articles must strive for conceptual unification and serve as a point of departure for future work rather than just summarizing existing bodies of theory and data. It is an arena for challenging current thinking on ecological issues by revising established concepts and insights from critical experiments or for developing new theory to promote novel research. Purely speculative pieces are discouraged. Where uncertainties, problems, or debates in current theory are identified, authors are strongly encouraged to, wherever possible, highlight productive and positive lines of research that may resolve the issue. In particular, we encourage collaboration in debates to promote more effective synthesis and balance.

Forum pieces are commissioned by either direct invitation from the Forum Editor, Andrew Gonzalez (in consultation with the EiC and board), or via unsolicited proposals. **Proposals** should be no more than half a page in length and should include statements about the novelty and need for the piece as well as suggestions with regard to which members of the editorial board would be most suited to evaluating the proposal. Prospective authors are strongly encouraged to read [the recent editorial on why many Forum proposals are unsuccessful](#)

**Proposals** are submitted in Manuscript Central as "**Forum Proposal**".

Upload your text file as file type "Forum Proposal"

If your proposal is approved for submission as a **Forum paper**, you submit the full paper as "**Forum paper**", following the general guidelines.

**Meta-analyses** - Synthesis is a critical component of modern ecology and involves big data in many forms. We welcome meta-analyses and systematic reviews provided quantitative analyses are included either of the literature or of the evidence reported within studies. Novelty, future research, and analysis of gaps are strongly encouraged versus summary. Transparent reporting of the synthesis process is required.

#### INITIAL SUBMISSION

All manuscripts must be submitted at <https://mc.manuscriptcentral.com/oikos>.

You are welcome to submit your manuscript in any technical format. High-resolution files are not required for initial submission. Make sure that your manuscript is blinded for author information.

There are no page charges for publishing in Oikos.

You will receive a receipt with a manuscript ID. Please refer to this ID in all correspondence with the Editorial Office.

#### REVISED SUBMISSION

When submitting a revised manuscript, authors must provide publication-ready source files. The main manuscript file should be provided as word processor files (e.g., .doc, .docx, .odt, .rtf) with high resolution figures submitted as separate files. At this time, we require you follow carefully our instructions on formatting. Guidelines for submitting source files appear below. The text file should include tables and figure legends. Figures and Appendices with supplementary material should be uploaded separately. The text file should include track-changes and you may upload an additional "clean version" without track-changes, as "additional file for review but not for publication".

#### LANGUAGE

Manuscripts should be in British or American English. Be consistent throughout the manuscript. Linguistic usage should be correct. Avoid the use of the passive voice. Avoid extensive reviews in the Introduction and Discussion. Cite only essential sources of a theory or opinion.

#### TITLE

The title should be concise, informative and comprehensible to a broad scientific audience. Where possible, it should be a statement of the main result or conclusion presented in the manuscript. When formulating a

title you should bear in mind both human readers and search engines. Including keywords in your title, for example, can help readers discover your article online. Do not include specialist abbreviations or authorities for taxonomic names in your title. The title should be brief and contain words useful for indexing and information retrieval.

#### TEXT

The first page should contain the title and the abstract, in which the main results of the work should be summarised. The abstract should contain less than 300 words. Begin the introduction on page two. Avoid right margin justification and hyphenation. Double-check the contents of your manuscript before submitting. Add page- and line-numbers to the text.

#### UNITS

Use SI units as far as possible.

#### NOMENCLATURE

Binomial Latin names should be used in accordance with International Rules of Nomenclature.

#### DECLARATIONS

This includes acknowledging persons (authors or not) who have contributed to this paper. Here you can also state any monetary funding you have received or permits you have been granted. See example below. If parts of the declaration contains author information, please move this part to the external Title page-file.

Acknowledgements – Thanks to Joe Smith for help with the statistics and to Lisa Smith for drawing Figure 1.

Funding – This study was funded by The International Fund for Ecological Research, grant no. 00543.

Author contributions – The first and second author contributed equally to this paper.

Conflicts of interest – John Smith is employed by Ciba-Geigy.

Permit(s) – Permission to handle our study animals was given by the International Society of Mammalogists, no. 000010004. Landowners Patricia and John Smith have kindly given their permission to work on their land.

#### SPECULATIONS AND ALTERNATIVE VIEWPOINTS

Speculation in scientific articles is frequently discouraged, even though it can lead to new hypotheses and interesting debate. Too often, as well, co-authors seek a consensus or commonality regarding the interpretation and conclusions of their collaborative papers. By minimizing these areas of conflict and uncertainty, the scientific publication process may actually inhibit the development of novel ideas and encourage conformity. We at Oikos wish to take a different approach. We henceforth encourage authors to contribute two non-compulsory brief (maximum of 200 words each) additional sections to their articles: Speculations and Alternative Viewpoints. Authors can choose to contribute one or both sections, which will appear after the Discussion in Forum and Research Papers. These two sections can be included after the manuscript undergoes peer review and associate editors may comment on the format of the text in the final version before final acceptance for publication.

The goal of the Speculations section is to elicit a lively discussion. It can include any types of opinion about results and conclusions without strong evidence or consider views about how the work may be perceived by

others in the field. Oikos wants to give authors the opportunity to share their “outside the box” thoughts and potentially novel ideas to be explored as a result of their paper.

The Alternative Viewpoints section serves as a forum to describe potential differences of opinion among authors in respect to particular interpretations, conclusions and/or implications of the work. The Alternative Viewpoints is not meant to generate conflict among authors, but rather to provide a forum in which authors expose their differences in points of view in judicious but provocative and productive ways.

Both sections are flexible in style and authors are encouraged to be imaginative about what they want to convey to the readership, and how.

We provide a published example on “alternative viewpoints” but decided not to provide specific examples of speculations to avoid generating creative constraints. A great example of “alternative viewpoints” comes from Abrams and Ginzburg (2000): “If we both agree that functional responses in nature are unlikely to be either purely prey or purely ratio dependent, why is there a controversy? There are two topics about which we disagree. The first is the appropriate mathematical representation when reproduction is not continuous and when significant prey depletion can occur between reproductive events. Abrams feels that this calls for the use of methods that represent the functional response on a continuous basis and reproduction on a discrete basis; for example, as is done in the Nicholson–Bailey host–parasitoid model. Ginzburg thinks that the predator reproductive period is the minimal indivisible unit of time over which both functional and numerical responses should be measured, because capturing interaction is the goal of the model.”

Abrams, P.A and Ginzburg, L.R. 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? - *TREE* 15: 337-341.

## REFERENCES

References must follow the style of the journal. Titles of journals should be abbreviated. Check previous issues of the journal. If in doubt, give the title in full. Do not refer to unpublished material or personal communications. [M3] Check that all references in the text are listed in the list of references and that all references listed are cited in the text.

### **In the main text**

References should be listed chronologically: (Smith 1999, Dunn 2000, Nilsson et al. 2017). Do not use semi-colons as separators for the references.

### **Reference list**

The list of references should be arranged alphabetically on authors' names and chronologically per author. If the author's name is also mentioned with co-authors the following order should be used: publications of the single author, arranged chronologically - publications of the same author with one co-author, arranged chronologically – publications of the author with more than one co-author, arranged chronologically.

Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 2004a, 2004b, etc.

All references must be complete, containing author names, year of publication, title, journal title using standard abbreviation, volume, first and last page numbers or article number. For references to in-press



articles include a Digital Object Identifier (DOI) number.

Reference lists not conforming to this format will be returned for revision.

In the list of references (double-spaced), the following usage should be conformed to:

*Journal article*

Haila, Y. and Järvinen, O. 1983. Land bird communities on a Finnish island: species impoverishment and abundance patterns. – *Oikos* 41: 255-273.

Atkinson, C. T. and Samuel, M. D. 2010. Avian malaria *Plasmodium relictum* in native Hawaiian forest birds: epizootiology and demographic impacts on apapane *Himatione sanguinea*. – *J. Avian Biol.* 41: 357–366.

If more than two authors:

Lindsay, A. et al. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. – *Oikos* 88: 225–238.

*Book*

Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. — Harvard Univ. Press.

Chapter

Goodall, D. W. 1972. Building and testing ecosystem models. – In: Jeffers, J. N. R. (ed.), *Mathematical models in ecology*. Blackwell, pp. 173–194.

ILLUSTRATIONS

Tables and legends of illustrations should be written double-spaced on separate sheets. Do not incorporate the legend in the figure itself. Tables and illustration legends should be comprehensible without reference to the text. Do not use italic lettering.

Our preferred files are vector-images e.g. as: .eps or .pdf

Rasterised (pixelated) files are also welcome but have to follow the specifications below. Can be submitted as: .tif, .jpeg, .pdf and other formats.

All images (but vector-files) must be supplied at 300–600 dpi (print resolution), not 72 dpi (screen resolution). The 300–600 dpi resolution must be generated in the application used to create the image and at approximately the correct size. If your system cannot produce variable output resolutions, the image should be created at a larger size so that the effective resolution is increased when the image is scaled down by us.

Width: 8 cm (single-column), 12.5 cm (1.5 column) or 16.6 cm (double-column).

The quality of a low-resolution figure cannot be improved by simply increasing the resolution in graphics software. To improve the resolution of your figure, you must re-create the figure from the beginning.

Resolution below 300 dpi results in blurred, jagged or pixelated published figures.

The quality of your figures is only as good as the lowest-resolution element placed in them. If you created a 72 dpi line graph and placed it in a 300 dpi .tif, the graph will look blurred, jagged, or pixelated.

On figures, use only common sans-serif fonts, such as Geneva, Helvetica, or Arial. Letters, numbers and symbols must appear clearly but not oversized.

Be consistent throughout the figure with colours, line weights, and styles. Panels within the figure should be designated with lower case letters in parentheses (e.g. (a), (b), (c)...).

You cannot submit individual image-files with a size > 50MB.

Colour figures are most welcome and will be published free of charge.

#### TITLE PAGE

A Title page including title, the author's name, ORCID IDs (check carefully), address, and email-address, should be uploaded separately. ORCID id (<http://orcid.org>) is mandatory for the corresponding author, and strongly recommended for additional authors.

#### SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary material may be posted as electronic files on the journal's website, preferably as **one** single file.

Read important instructions on how we handle Supplementary material [http://www.oikosoffice.org/sites/default/files/files/nso\\_-\\_supplementary...](http://www.oikosoffice.org/sites/default/files/files/nso_-_supplementary...)

Note: Supplementary material files will not be copy-edited and proofs will not be provided.

#### OUR PUBLICATION POLICIES

Our detailed publication policies can be found in the NSO|OEO Editorial and Publishing policies file [<http://bit.ly/2oqFgFB>]. Our compiled policies cover various topics like conflict of interest, authorship, roles of editors, copyright and license policies.

We will follow recommendations by the Committee on Publication Ethics (COPE) <https://publicationethics.org/>

Short summaries of our policies for key issues can be found below. Download the complete set of policies here: <http://bit.ly/2oqFgFB>

#### SUBMITTING A PAPER

Authors submitting a manuscript do so on the understanding that the work has not been published before, is not being considered for publication elsewhere and has been read and approved by all authors. Manuscripts submitted to NSO journals will be checked using anti-plagiarism software provided by iThenticate.

Manuscripts are submitted to reviewers for evaluation of their significance and soundness. Authors will generally be notified of acceptance, rejection, or need for revision within two months. Decisions of the editor are final.

#### STATEMENT ON AUTHORSHIP

Manuscripts should conform to recommendations for authorship provided by the International Committee of Medical Journal Editors (the Vancouver Group; see <http://www.icmje.org>). That is, authorship of a paper carries with it responsibility as well as credit. All those whose names appear as authors should have played a significant role in designing or carrying out the research, writing the manuscript, or providing extensive guidance to the execution of the project. They should be able to present and defend the work in a public forum. Honorary authorship is to be avoided. All authors must agree on both the submission and full content of any article carrying their name. Any violation of these conditions may represent academic misconduct and will be dealt with accordingly.

#### CORRESPONDING AUTHOR

Please make sure you have correctly selected the corresponding author, as it is stated on the manuscript. Note that an ORCID ID is mandatory for corresponding author and strongly recommended for co-authors.

We accept one corresponding author only.

#### CONFLICTS OF INTERESTS

At submission, you are requested to declare any conflict of interest.

#### PERMITS

Oikos assumes authors of a paper have acquired any permits needed planning and executing the study reported in the paper.

Permits given shall be listed under “Declarations”

#### DATA POLICY/REPOSITORIES

Data archiving and registration of sequences — Oikos requires authors to deposit the data supporting the results in the paper in an appropriate publically accessible archive, such as e.g. Dryad (DataDryad.org), TreeBase, figshare, or other archive that guarantees preservation and access as well as a permanent identifier of the data (such as e.g. DOI-number or Genbank accession number) for access. The permanent DOI-number from the archive/identifier should be provided by the authors or the archive, after acceptance of the paper.

Data should normally be made publicly available at the time of publication, but may be postponed for up to one year if the technology of the archive allows for it. Longer embargoes may be granted in exceptional cases after correspondence with the Editorial Office of Oikos. Derived, summary data may also be archived. DNA sequences published in Oikos should be deposited in the EMBL/GenBank/DDJB Nucleotide Sequence Databases. An accession number for each sequence must be included in the manuscript. Oikos submission system is integrated with Dryad and the journal will cover the Data Processing Charge if you decide to deposit your data there.

Here is a list of suggested repositories can be found

<http://www.oikosoffice.org/node/26>

#### HOW TO CITE DATA IN A MANUSCRIPT:

-Data should be cited both in the text and in the Bibliography/References. When referencing data in the text put this as the last part of material and methods:

Data available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.s653s> Bergeron et al. 2017

In the Bibliography/References:

Bergeron JAC, Pinzon J, Odsen S, Bartels S, Ellen Macdonald S, Spence JR (2017) Data from: Ecosystem memory of wildfires affects resilience of boreal mixedwood biodiversity after retention harvest. Oikos <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.s653s>

If several data sources are used cite these as 2011a, 2011b etc.

#### FUNDING

If funding has been received for the study, it shall be listed under “Declaration” in the manuscript and have to be listed during the submission.

#### PREPRINTS

Manuscripts that have been posted in a recognized preprint archive (such as arXiv and PeerJ PrePrints), can be considered for publication, providing that upon acceptance of the article, the authors are still able to grant Oikos an exclusive license to publish the article, or agree to the terms of an OnlineOpen agreement and pay the associated fee.

If the manuscript is accepted for publication in Oikos, the authors are required to provide a link to the final manuscript alongside the original preprint version.

#### WHAT HAPPENS NEXT – AFTER ACCEPTANCE

##### PRODUCTION INFORMATION/FLOW

The decision to accept your manuscript for publication will be communicated by the EiC through email.

The accepted manuscript will be published on Wiley Online Library prior to copy-editing and proof production. At this stage, a DOI (Digital Object Identifier) will be assigned to your manuscript. The accepted version will eventually be replaced by the final publication.

Manuscripts are edited to improve communication between author and reader. During this process, we may contact the corresponding author to request additional information.

Authors will receive electronic proofs. Correct only printer's mistakes.

No offprints will be supplied. Instead corresponding authors will receive a locked PDF file to the use at their discretion.

#### AUTHOR LICENSING

If a paper is accepted for publication, the author identified as the formal corresponding author will receive an email prompting them to log in to Author Services, where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be required to complete a copyright license agreement on behalf of all authors of the paper.

Authors may choose to publish under the terms of the journal's standard copyright agreement, or [OnlineOpen](#) under the terms of a Creative Commons License.

General information regarding licensing and copyright is available [here](#). To review the Creative Commons License options offered under OnlineOpen, please click [here](#). (Note that certain funders mandate that a particular type of CC license has to be used; the Wiley Author Compliance Tool, available at [www.wileyauthors.com/compliancetool](http://www.wileyauthors.com/compliancetool), provides assistance to authors in checking for any open-access mandates from their funder(s).)

#### **Open Access**

Authors choosing to publish their article in an open-access format through the OnlineOpen service will be charged an Article Publication Charge (APC). The APC for Oikos is currently \$2000

For more information on our compliance with the open-access policies of specific funders, visit [www.wileyauthors.com/funderagreements](http://www.wileyauthors.com/funderagreements).