



PPG Ecologia da Conservação

Universidade Estadual de Santa Cruz

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

ESTRUTURA DE REDES DE DISPERSÃO DE SEMENTES POR AVES EM
FLORESTAS MODIFICADAS PELO HOMEM: EFEITOS DO TAMANHO DO
FRAGMENTO E DA COBERTURA FLORESTAL

JAMILLE DE ASSIS BOMFIM

Ilhéus, Bahia, Brasil

Novembro de 2017



JAMILLE DE ASSIS BOMFIM

**ESTRUTURA DE REDES DE DISPERSÃO DE SEMENTES POR AVES EM
FLORESTAS MODIFICADAS PELO HOMEM: EFEITOS DO TAMANHO DO
FRAGMENTO E DA COBERTURA FLORESTAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz, para a obtenção do Título de Doutor em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Orientadora: Eliana Cazetta
Co-orientador: Gustavo Carvalho

Ilhéus, Bahia, Brasil

Novembro de 2017

Ficha catalográfica

B695

Bomfim, Jamille de Assis.

Estrutura de redes de dispersão de sementes por aves em florestas modificadas pelo homem: efeitos do tamanho do fragmento e da cobertura florestal / Jamille de Assis Bomfim. – Ilhéus, BA: UESC, 2017.

95 f. : il.

Orientadora: Eliana Cazetta.

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Inclui referências.

1. Ecologia das florestas tropicais. 2. Habitat (Ecologia). 3. Paisagens fragmentadas. 4. Aves – Comportamento. 5. Sementes – Dispersão. 6. Plantas. 7. Animais frugívoros. I. Título.

CDD 577.34

Comissão examinadora

Dra. Esther Sebastián González
Universidad Miguel Hernández

Dra. Mariana Vidal
Universidade de São Paulo

Dr. Marco Aurélio Pizo
Universidade Estadual Paulista, Rio Claro

Dra. Deborah Maria de Faria
Universidade Estadual de Santa Cruz

Dra. Eliana Cazetta
Universidade Estadual de Santa Cruz
Orientadora

Sei que os que confiam no Senhor
Revigoram suas forças, suas forças se renovam
Posso até cair ou vacilar, mas consigo levantar
Pois recebo d'Ele asas
E como águia, me preparo pra voar

Eu posso ir muito além de onde estou
Vou nas asas do Senhor
O Teu amor é o que me conduz
Posso voar e subir sem me cansar
Ir pra frente sem me fatigar
Vou com asas, como águia
Pois confio no Senhor!

Que me dá forças pra ser um vencedor
Nas asas do Senhor
Vou voar! Voar!

Nas asas do Senhor
Celina Borges

Dedico esta tese à minha irmã Tamara, que tem sido meu maior exemplo de fé, determinação e amor.

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida e pela bolsa de doutorado Sanduíche.

Aos financiadores desta pesquisa: Rede de Pesquisa em Funcionamento Ecológico de Paisagens Florestais Antrópicas (Rede Sisbiota/CNPq), Universal/CNPq, PROPP/UESC, FAPESB CAPES.

À Universidade Estadual de Santa Cruz e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade por todo apoio logístico. Um agradecimento especial às secretárias Iky e Amábille por toda eficiência, atenção e carinho.

À minha orientadora Eliana Cazetta, por discutir ciência, orientar a pesquisa com toda dedicação e confiar em meu trabalho e potencial. Tenho certeza que seria muito mais difícil ter chegado até aqui sem a sua amizade e compreensão. Eli, obrigada por tudo!

Ao meu co-orientador Gustavo Carvalho por todo tempo dedicado ao meu trabalho e pela paciência ao me explicar cada detalhe do vasto e desconhecido mundo da programação.

À Deborah Faria por toda dedicação ao SISBIOTA, ao Laboratório de Ecologia e Aplicada à Conservação (LEAC) e por estar sempre disposta a discutir ciência e ajudar.

Ao Carlos Peres por me conceder a bolsa de doutorado sanduíche, me dando a oportunidade de crescimento pessoal e profissional durante o meu período na University of East Anglia (UEA). Obrigada pelas reuniões, ideias, acolhimento e dedicação ao meu trabalho mesmo após o meu período em seu laboratório. Com certeza este período foi um diferencial em minha vida.

Ao Paulo Guimarães, que tão gentilmente me acolheu no seu Laboratório, me proporcionando uma semana de muito conhecimento (agradeço também a todos os integrantes do LAB que discutiram projetos e ideias comigo). Paulo, obrigada por toda sua dedicação ao meu trabalho e parabéns pela forma como conduz a sua vida acadêmica!

Aos docentes do PPGECB pelas disciplinas ministradas e discussões acadêmicas que muito contribuíram para a minha formação profissional. Em especial, agradeço aos docentes que foram além do papel acadêmico e demonstraram carinho e preocupação. Não poderia deixar de dizer o quanto o apoio de vocês foi importante para mim: Deborah, Júlio, Leandro, Talita, Dani, Romari. Muito obrigada!

A todos os integrantes do LEAC, pelas discussões, momentos de descontrações, café, biscoito e ajuda. Em especial aos que desbravaram Santa Maria Eterna junto comigo e a todos que me auxiliaram durante o exaustivo campo

Aos colegas Michael, Larissa e Zé, que cederam os dados para o desenvolvimento de parte de minha pesquisa.

Aos colegas e amigos que conquistei na Inglaterra, que certamente tornaram os meus dias bem mais alegres na cinza e elegante Norwich. Obrigada por tudo: Rafa, Maíra, Cami, Jú Laufer, Jú Giusti, Vanessinha, Anderson, Carla, Davi, Matheus, Vivi, Thiago, Mark, Joe. E um agradecimento especial àquela que é o melhor presente que ganhei na terra da rainha: Dani Storck! Obrigada por seu carinho e amizade, minha menina do gelo!

Obrigada às amigas Edyla e Larissa pelo companheirismo, pela amizade, carinho e muitas (MUITAS!) gargalhadas. Sem vocês em minha vida me faltaria muitas histórias e aprendizado para contar.

À minha grande parceira, amiga, irmã, Laize. Sempre pronta para abraçar, aconselhar, repreender, rir e amar. Obrigada por doar o melhor de você para mim, minha amarelinha.

Ao meu querido Alessandro, que me ampara, me ama e me cuida. Não sei quem eu seria (ou o que seria de mim) se você não estivesse ao meu lado durante esta etapa do doutorado e da vida. Amo você! E também à família Almeida-Pereira por todo o carinho.

Agradeço aos meus familiares pelo incentivo, pela torcida e pelas orações. O apoio de vocês foi fundamental para cada degrau alcançado. Um agradecimento especial a quem insiste em não se esquecer de mim: tia Eli, Fran, Maura, Laura, Gel. Aos meus sobrinhos queridos, que fazem o meu coração pulsar de amor: Marcely, Michael, Cristhyan, Arielly e Matheus.

Agradeço aos meus pais Edinalva e Antônio pelo amor incondicional. Aos meus irmãos Marcos, Talles, Thais, Tamara e Késia por todo amor que me dedicam. Não seria metade de quem sou se não tivesse vocês. Com vocês aprendi o verdadeiro valor da vida. Amo profundamente vocês.

Agradeço a Deus por me sustentar e me amar.

ÍNDICE

Resumo geral	1
General abstract	3
Introdução geral	5
Objetivos	8
Referências	9

Capítulo 1 - Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks

Abstract	15
Introduction	16
Methods	19
Results	25
Discussion	24
Acknowledgements	37
References	37
Supplementary material	43

Capítulo 2 - Efeitos da redução da cobertura florestal sobre o desacoplamento morfológico entre frutos e aves frugívoras em redes de dispersão de sementes

Resumo.....	49
Introdução	50
Métodos	53
Resultados	60
Discussão	69
Referências	76
Material suplementar	84

Conclusões gerais	94
-------------------------	----

RESUMO GERAL

A conversão de florestas nativas em paisagens antropizadas configuram sérias ameaças à biodiversidade global. Os estudos que avaliaram os efeitos da perda de habitat e fragmentação sobre as espécies têm mostrado que os animais especialistas florestais e com dieta especializada, como as aves obrigatoriamente frugívoras sofrem grande perda de espécies em paisagens altamente modificadas. O efeito sinérgico de alterações na paisagem e outras intervenções antrópicas como a caça é acentuado sobre os animais de grande porte, contribuindo para a perda de espécies de plantas zoocóricas, principalmente com sementes grandes. Recentemente começou-se a utilizar a Teoria de Redes Complexas para entender as consequências de alterações no habitat sobre os processos ecológicos. Entretanto, os resultados ainda não mostram um padrão claro e, principalmente, os processos subjacentes aos padrões ainda precisam ser melhor avaliados. Com o objetivo de contribuir para o preenchimento desta lacuna, esta tese avaliou os impactos da redução do tamanho do fragmento e da quantidade de floresta em escala de paisagem sobre a ocorrência de plantas ornitocóricas, as aves frugívoras ocasionais e obrigatórias e a estrutura das redes de dispersão de sementes. Para avaliar o efeito do tamanho do fragmento, foi realizada uma abordagem biogeográfica utilizando redes de dispersão de sementes amostradas em 20 fragmentos de florestas tropicais com diferentes tamanhos. Para avaliar o efeito da cobertura florestal, foram utilizados caracteres morfológicos das aves e frutos para simular redes de dispersão de sementes de 20 fragmentos florestais com diferentes porcentagens de cobertura florestal no seu entorno na Floresta Atlântica do sul da Bahia. Os principais resultados relacionados ao tamanho do fragmento mostram que: i) o tamanho do fragmento foi positivamente relacionado com a riqueza de plantas e aves, riqueza de aves obrigatoriamente frugívoras e tamanho das redes; ii) a redução no tamanho do fragmento afetou negativamente o aninhamento das redes; iii) os frugívoros obrigatórios foram mais importantes para a coesão das redes, e a contribuição individual das espécies aumenta em fragmentos menores; e iv) somente os fragmentos maiores foram capazes de abrigar frugívoros obrigatórios de grande porte. Os principais resultados sobre os efeitos da redução da porcentagem de cobertura florestal na paisagem foram: i) redução na riqueza e abundância de árvores, com perda preferencial de espécies com frutos grandes; ii) a redução da riqueza de aves frugívoras obrigatórias foi compensada pelo aumento da riqueza de frugívoros ocasionais, enquanto que a abundância total e dos frugívoros

ocasionais aumentou com a redução de floresta; iii) o tamanho do bico não foi relacionado com a cobertura florestal, mas frugívoros obrigatórios apresentaram maior amplitude de tamanho de bico do que os ocasionais; iv) redução no tamanho das redes compostas por todas as aves e pelos frugívoros obrigatórios em fragmentos com menos floresta na paisagem; v) os frugívoros ocasionais não são capazes de manter a estrutura das redes de dispersão compostas por plantas com sementes maiores. Em resumo, estes resultados mostram que a redução no tamanho do fragmento e a quantidade de floresta na paisagem têm efeitos deletérios sobre a riqueza de espécies e traços morfológicos das plantas e aves, com sérias consequências para a estruturação das redes de dispersão de sementes. Considerando a crescente taxa de desmatamento nas florestas tropicais, reforça-se a necessidade de conservação das florestas intactas ainda existentes e de elaboração de estratégias de restauração dos fragmentos florestais em paisagens modificadas pelo homem, visando principalmente o reestabelecimento de processos ecológicos.

Palavras-chave: perda de habitat; tamanho do fragmento; cobertura florestal; aves; plantas; traços morfológicos; frugivoria; dispersão de sementes; redes de interação.

GENERAL ABSTRACT

The native forest conversion into anthropic landscapes poses serious threats to global biodiversity. Studies that have evaluated the effects of habitat loss and fragmentation on biodiversity have shown that forest and diet specialist animals, such as the obligate frugivorous birds, are more prone to extinction in highly modified landscapes. The synergistic effect of landscape alterations and other anthropic interventions such as hunting is accentuated on large animals, contributing to the loss of zoochoric plants, mainly with large seeds. Recently the Complex Networks Theory it is been used to understand the consequences of habitat changes on ecological processes. However, the results are still controversial and processes underlying to the patterns need to be better evaluated. In order to contribute to filling this gap, this thesis evaluated the impacts of patch size reduction and forest cover on a landscape scale on the occurrence of ornithocoric plants, the occasional and obligate frugivorous birds, and the structure of seed dispersal networks. To evaluate the effects of patch size, we performed a biogeographic approach, using 20 seed dispersal networks sampled in different sized tropical forest fragments. To evaluate the effect of forest cover, morphological traits of birds and fruits were used to simulate seed dispersal networks in 20 forest fragments with different percentages of forest cover in their surroundings in the Atlantic Forest of southern Bahia. The main results related to the patch size showed that: i) patch size was positively related to plants, birds, and obligate frugivorous birds richness, and network size; ii) patch size reduction negatively affected the nestedness of the networks; (iii) obligate frugivores were the most important species for network cohesion, and the individual contribution of the species increased in smaller fragments; and iv) only the larger fragments were able to maintain large obligate frugivores. The main results on the effects of forest cover reduction in the landscape were: i) reduction in the richness and abundance of trees, especially species with large fruits; ii) the loss of obligate frugivorous birds was offset by the increase in the occasional frugivores richness, while the total and occasional frugivores abundance increased with forest reduction; iii) gape size was not related to forest cover, but obligate frugivores showed a larger gape size range than occasional ones; iv) reduction in the network size composed of all birds and obligate frugivores in fragments with less forest in the landscape; v) occasional frugivores are not able to maintain the structure of the seed dispersal networks composed of with larger seeded plants. In summary, these results show that the patch

size reduction and the forest amount in the landscape have deleterious effects on species richness and morphological traits of plants and birds, with serious consequences to the structure of seed dispersal networks. Considering the deforestation rate increasing in tropical forests, our results reinforce the need for conservation of the remaining intact forests and elaboration of restoration strategies of forest fragments in human-modified landscapes, mainly targeting the re-establishment of ecological processes.

Key-words: habitat loss; patch size; forest cover; birds; plants; morphological traits; frugivory; seed dispersal; interaction networks.

INTRODUÇÃO GERAL

O desmatamento tem destruído florestas megadiversas ao redor do mundo (Pimm and Raven 2000), com consequente aumento no grau de ameaça para as espécies (Betts et al. 2017). Além da extinção de espécies, os impactos antrópicos diminuem a diversidade funcional e consequentemente afetam os serviços ecossistêmicos (Barlow et al. 2016). A perda de habitat leva a mudanças estruturais na paisagem que afetam negativamente muitas espécies da fauna e da flora, constituindo-se assim como a principal ameaça à biodiversidade global (Fahrig 1997, 2013).

Modelos sugerem que na fase inicial do desmatamento, a perda de espécies é predita pela quantidade de habitat fragmento, entretanto em paisagens com menos de 40% de floresta os efeitos do tamanho e isolamento dos fragmentos (fragmentação *per se*) atuam em conjunto com a quantidade de habitat acelerando a extinção de espécies (Flather et al. 2002, Pardini et al. 2010). No entanto, uma revisão recente indica que os efeitos da fragmentação *per se* são em geral podem positivos para a biodiversidade (Fahrig 2017). Estudos relatam um limiar de quantidade de floresta na paisagem variando entre 10 e 50%, abaixo do qual ocorre uma drástica perda de espécies (Bascompte and Solé 1996, Fahrig 1997). Porém, esse limiar é dependente do grupo taxonômico avaliado e pode variar de acordo com a taxa de reprodução e habilidade de dispersão, bem como com características do habitat (Fahrig 2001, Radford et al. 2005, Morante-Filho et al. 2015, Muylaert et al. 2016).

Em paisagens fragmentadas, o tamanho da área, em escala local, influencia fortemente a riqueza e abundância de aves (Bender et al. 1998, Bregman et al. 2014). As espécies com menor capacidade de dispersão dependem dos recursos disponíveis no próprio fragmento e são mais sensíveis ao tamanho da área (Lees and Peres 2009, Cerezo et al. 2010). Enquanto que para as espécies que conseguem transpor a matriz, a conectividade é a característica mais importante da paisagem (Metzger et al. 2009). Espécies com hábito alimentar restrito, como aves predominantemente frugívoras e insetívoras, são consideradas altamente sensíveis à perda de habitat (Şekercioğlu et al. 2002, Martensen et al. 2008a), provavelmente porque os fragmentos muito pequenos não são capazes de fornecer recurso alimentar suficiente para a manutenção dessas guildas. Adicionalmente, em fragmentos pequenos, animais de médio e grande porte são altamente vulneráveis à extinção devido ao efeito sinérgico da fragmentação e da caça (Peres 2001, Tabarelli et al. 2004).

Uma vez que os animais são essenciais para a dispersão de sementes de plantas zoocóricas (Bascompte and Jordano 2007), os efeitos diretos que as perturbações antrópicas exercem sobre esses animais, podem comprometer a persistência de muitas espécies de plantas (Montoya et al. 2008). Como consequência da perda de dispersores, espécies de plantas dispersas por meios abióticos e com sementes pequenas podem ser favorecidas em ambientes perturbados (Tabarelli and Peres 2002). Entretanto, mesmo em paisagens muito antropizadas, o efeito da perda de habitat pode não ser percebido ao avaliar as espécies, mas os serviços ecológicos podem estar comprometidos já que extinções de interações ecológicas podem ocorrer antes que ocorram extinções de espécies (Valiente-Banuet et al. 2015).

O pronunciado efeito da perda de habitat e fragmentação sobre as aves primariamente frugívoras e as espécies de grande porte implica em sérias consequências para o serviço de dispersão de sementes por diversos fatores. Primeiro, devido à maior dependência destas aves primariamente frugívoras por frutos, o número e a quantidade de frutos consumidos é maior do que no caso dos frugívoros ocasionais (Kissling et al. 2007, Schleuning et al. 2011). Segundo, espécies de grande porte consomem uma ampla variedade de tamanho de frutos (Donoso et al 2017) e são também importantes para dispersão de sementes à longas distâncias (Mack 1993). Dessa forma, alterações antrópicas nas florestas podem conduzir à perda não-aleatória de espécies de aves que são fundamentais para a quantidade de sementes dispersadas e para a qualidade dos locais de deposição, com consequências para o sucesso reprodutivo das plantas (Sorensen 1981).

Em ecossistemas com alta diversidade de espécies, como as florestas tropicais, avaliar separadamente as interações ecológicas entre pares de espécies não é suficiente para conhecer o real impacto das extinções para a manutenção dos serviços ecossistêmicos (Bascompte 2009). Nesse sentido, o uso da Teoria de Redes Complexas nos estudos ecológicos possibilitou a avaliação das interações ecológicas de uma comunidade como uma rede interligada, em que cada interação pode influenciar a outra (Bascompte 2010). Esta abordagem permite a avaliação da estruturação destas interações, de modo a entender melhor a influência de distúrbios antrópicos nas relações mutualísticas (Bascompte et al. 2006, Kaiser-Bunbury et al. 2010a). Uma das formas de avaliar a estrutura das redes é através da análise de aninhamento. Em redes mutualísticas aninhadas, as espécies com menor número de interações interagem com um subconjunto dos parceiros das espécies com grande número de interações

(Bascompte et al 2003) e esta estrutura aninhada pode conferir maior estabilidade às redes (Fortuna and Bascompte 2006, Bastolla et al. 2009). Modelos de co-extinção também são utilizados para avaliar a robustez de redes ecológicas à extinção de espécies (Solé and Montoya 2001a, Memmott et al. 2004a, Poccock et al. 2012). Estes modelos consideram que uma espécie é extinta após a retirada de todos os seus parceiros, então o número de espécies e de interações exerce forte influência sobre a capacidade da rede de resistir à perda de espécies (Dunne et al. 2002). Dessa forma, essas métricas permitem estimar a coesão das redes e a resiliência das comunidades (Jordano et al. 2006, Thébault and Fontaine 2010b).

A abordagem de redes complexas tem sido utilizada para avaliação de padrões globais de interações mutualísticas sob diferentes perspectivas, mostrando, por exemplo, como a latitude, insularidade e impacto humano influenciam a estrutura das redes (Trøjelsgaard and Olesen 2013, Schleuning et al. 2014a, Sebastián-González et al. 2015a). Estudos que avaliaram a relação existente entre o tamanho da área e o número de interações em redes mutualísticas apresentam respostas contrastantes, com relações positiva (Sugiura 2010, Aizen et al. 2012), negativa (Sugiura and Taki 2012) ou dependente da idade da ilha (Trøjelsgaard et al. 2013). Avaliações no nível das espécies que compõem as redes de dispersão de sementes demonstram que espécies predominantemente frugívoras e animais de grande porte são espécies centrais em redes de dispersão, formando um núcleo de espécies que interagem entre si (Mello et al. 2015, Palacio et al. 2016). Os resultados destes estudos associados ao nível de ameaças das espécies podem ajudar na definição de espécies-alvo para estratégias de conservação (Vidal et al. 2014).

Compatibilidade de traços fenotípicos entre parceiros são importantes fatores estruturantes em redes mutualísticas (Rezende et al. 2007b, Guimarães Jr et al. 2011). Modelos utilizando traços morfológicos e abundância têm sido testados em estudos de redes de polinização e dispersão de sementes e variam em sua eficiência em prever interações e métricas das redes (Ibanez 2012, Burns 2013, Vizentin-Bugoni et al. 2014, Olito and Fox 2015). Entretanto, em conjunto com a abundância de plantas e animais, traços morfológicos como diâmetro do fruto e largura da abertura do bico têm sido considerados como bons preditores de interações par-a-par (González-Castro et al. 2015). Neste sentido, esta abordagem pode ser explorada para ajudar no entendimento dos efeitos de perturbações no habitat sobre as interações ecológicas na ausência de dados empíricos.

OBJETIVOS:

Esta tese teve como objetivo principal avaliar de que forma a perda de habitat afeta a composição de espécies e a estrutura das redes de dispersão de sementes. Como proxy de perda de habitat serão utilizados dois descritores em diferentes escalas espacial: tamanho do fragmento florestal e quantidade de floresta em escala de paisagem.

Objetivos específicos

Capítulo 1 – Neste capítulo foi realizada uma avaliação biogeográfica do efeito do tamanho da área sobre redes de dispersão de sementes em fragmentos de florestas tropicais com diferentes tamanhos, com foco sobre a estrutura das redes de interação e o papel das aves predominantemente frugívoras na manutenção da coesão das redes ao longo do gradiente de tamanho da área.

Capítulo 2 – Neste capítulo foram simuladas redes de dispersão de sementes de 20 fragmentos florestais com diferentes porcentagens de cobertura florestal no seu entorno, com o intuito de avaliar o efeito da quantidade de floresta na paisagem sobre a ocorrência de espécies de aves e plantas com grandes bicos e frutos, respectivamente e sobre a estrutura das redes de dispersão de sementes.

REFERÊNCIAS

- Aizen, M. a. et al. 2012. Specialization and Rarity Predict Nonrandom Loss of Interactions from Mutualist Networks. - *Science* (80-.). 335: 1486–1489.
- Barlow, J. et al. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. - *Nature* 535: 144–147.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. - *Front. Ecol. Environ.* 7: 429–436.
- Bascompte, J. 2010. Structure and dynamics of ecological networks. - *Science* (80-.). 329: 765–766.
- Bascompte, J. and Solé, R. V. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. - *J. Anim. Ecol.* 65: 465–473.
- Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567–593.
- Bascompte, J. et al. 2006. Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. - *Science* (80-.). 312: 431–433.
- Bastolla, U. et al. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. - *Nature* 458: 1018–1020.
- Bender, D. J. et al. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. - *Ecology* 79: 517–533.
- Betts, M. G. et al. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. - *Nature* in press.
- Bregman, T. P. et al. 2014. Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. - *Biol. Conserv.* 169: 372–383.
- Burns, K. C. 2013. What causes size coupling in fruit–frugivore interaction webs? - *Ecology* 94: 295–300.
- Cerezo, A. et al. 2010. Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. 221: 512–526.
- Dunne, J. A. et al. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. - *Ecol. Lett.* 5: 558–567.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. - *J. Wildl. Manage.* 61: 603–610.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? - *Biol. Conserv.* 100: 65–74.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis (K Triantis, Ed.). - *J. Biogeogr.* 40: 1649–1663.
- Fahrig, L. 2017. Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* in press.

- Flather, C. H. et al. 2002. Patchy Reaction-Diffusion and Population Abundance : The Relative Importance of Habitat Amount and Arrangement. in press.
- Fortuna, M. A. and Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecol. Lett.* 9: 281–286.
- González-Castro, A. et al. 2015. Relative importance of phenotypic trait matching and species' abundances in determining plant - Avian seed dispersal interactions in a small insular community. - *AoB Plants* 7: 1–10.
- Guimarães Jr, P. R. et al. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. - *Ecol. Lett.* 14: 877–885.
- Ibanez, S. 2012. Optimizing size thresholds in a plant-pollinator interaction web: Towards a mechanistic understanding of ecological networks. - *Oecologia* 170: 233–242.
- Jordano, P. et al. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. - *Plant-Pollinator Interact. From Spec. to Gen.:* 173–199.
- Kaiser-Bunbury, C. N. et al. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. - *Ecol. Lett.* 13: 442–452.
- Kissling, W. D. et al. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. - *Proc. Biol. Sci.* 274: 799–808.
- Lees, A. C. and Peres, C. A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. - *Oikos* 118: 280–290.
- Mack, A. L. 1993. The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a Neotropical-Paleotropical comparison. - *Am. Nat.* 142: 840–856.
- Martensen, A. C. et al. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. - *Biol. Conserv.* 141: 2184–2192.
- Mello, M. A. R. et al. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. - *Oikos* 124: 1031–1039.
- Memmott, J. et al. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. - *Proc. Biol. Sci.* 271: 2605–2611.
- Metzger, J. P. et al. 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. - *Biol. Conserv.* 142: 1166–1177.
- Montoya, D. et al. 2008. Animal Versus Wind Dispersal and the Robustness of Tree Species to Deforestation. - *Science* (80-.). 320: 1502–1504.
- Morante-Filho, J. C. et al. 2015. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. - *PLoS One* 10: 1–18.

- Muylaert, R. L. et al. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. - *Ecol. Appl.*: early view.
- Olito, C. and Fox, J. W. 2015. Species traits and abundances predict metrics of plant-pollinator network structure, but not pairwise interactions. - *Oikos* 124: 428–436.
- Palacio, R. D. et al. 2016. Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant-Frugivore Network. - *Biotropica* 48: 349–355.
- Pardini, R. et al. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. - *PLoS One* in press.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects on amazonian forest vertebrates fragmentation. - *Conserv. Biol.* 15: 1490–1505.
- Pimm, S. L. and Raven, P. 2000. Biodiversity. Extinction by numbers. - *Nature* 403: 843–845.
- Pocock, M. J. O. et al. 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. - *Science* (80-.). 335: 973–977.
- Radford, J. Q. et al. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. - *Biol. Conserv.* 124: 317–337.
- Rezende, E. L. et al. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. - *Oikos* 116: 1919–1929.
- Schleuning, M. et al. 2011. Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. - *Ecology* 92: 26–36.
- Schleuning, M. et al. 2014. At a loss for birds: Insularity increases asymmetry in seed-dispersal networks. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 385–394.
- Sebastián-González, E. et al. 2015. Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: Human impact matters. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 293–303.
- Şekerciöğlü, Ç. H. et al. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 263.
- Solé, R. V and Montoya, J. M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. - *Proc. R. Soc. / Biol. Sci.* in press.
- Sorensen, A. E. 1981. Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. - *Oecologia* 50: 242–249.
- Sugiura, S. 2010. Species interactions-area relationships: biological invasions and network structure in relation to island area. - *Proc. Biol. Sci.* 277: 1807–1815.
- Sugiura, S. and Taki, H. 2012. Scale-dependent effects of habitat area on species interaction networks: invasive species alter relationships. - *BMC Ecol.* 12: 11.

- Tabarelli, M. and Peres, C. A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. - *Biol. Conserv.* 106: 165–176.
- Tabarelli, M. et al. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. - *Biodivers. Conserv.* 13: 1419–1425.
- Thébault, E. and Fontaine, C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. - *Science* 329: 853–6.
- Trøjelsgaard, K. and Olesen, J. M. 2013. Macroecology of pollination networks. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22: 149–162.
- Trøjelsgaard, K. et al. 2013. Island biogeography of mutualistic interaction networks. - *J. Biogeogr.* 40: 2020–2031.
- Valiente-Banuet, A. et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world (M Johnson, Ed.). - *Funct. Ecol.* 29: 299–307.
- Vidal, M. M. et al. 2014. Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. - *Ecology* 95: 3440–3447.
- Vizentin-Bugoni, J. et al. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 20132397–20132397.

Capítulo 1

Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks

Manuscrito aceito na *Ecography*

Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks

Jamille de Assis Bomfim^{1,2*}, Paulo R. Guimarães Jr.³, Carlos A. Peres⁴, Gustavo Carvalho⁵ and Eliana Cazetta^{1,2}

1. Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brazil.

2. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, 45662-900 Ilhéus, BA, Brazil

3. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo 05508-090 SP, Brazil

4. Center for Ecology, Evolution and Conservation, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich NR47TJ, UK

5. Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo 13506-900, Brazil.

*Corresponding author: jamilleassis@hotmail.com

Abstract

A central problem in ecology is to understand how human impacts affect plant-animal interactions that lead to effective seed dispersal services for plant communities. Seed dispersal services are the outcome of plant-frugivore interactions that often form local networks of interacting species. Recent work has shown that some frugivorous bird species are more critical to network organization than others. Here, we explore how patch size and the potential local extinctions of obligate frugivorous birds affect the reorganization of seed dispersal networks. We examined the structure of 20 empirical seed dispersal networks documented across tropical avian assemblages occupying widely variable habitat patch sizes, a surrogate of the amount of remaining habitat. Networks within small forest patches consistently supported both lower plant and bird species richness. Forest patch size was positively associated with nestedness, indicating that reductions in patch size disrupted the nested organization of seed dispersal networks. Obligate frugivores, especially large-bodied species, were almost entirely absent from small forest patches. Analysis at the species level showed that obligate frugivores formed the core of interacting species, connecting species within a given seed dispersal network. Our combined results revealed that patch size reduction erodes frugivorous bird diversity, thereby affecting the integrity of seed dispersal networks. We highlight the importance of conserving large forest patches to maintain tropical forest functionality.

Introduction

The theory of island Biogeography (MacArthur and Wilson 1967) was extrapolated to terrestrial habitat patches (Levins 1970) and since then studies evaluating species richness as a function of patch size proliferated in the literature. This straightforward model predicts an increase in species richness with area, the species-area relationship (SAR), and is considered one of the few ironclad laws in ecology (Scheiner 2003). However, the extinction of species interactions may precede the demographic extinction of species (Säterberg et al. 2013) and it would be reasonable to expect that the species-area relationship would also hold true for the interaction-area relationship (IAR) (*sensu* Sugiura 2010).

Understanding how species and their interactions are affected by anthropogenic changes including the reduction of natural habitats is crucial to the conservation of ecosystem functions and services (Valiente-Banuet et al. 2015). The pervasive effects of missing animal-plant interactions are strongly associated with the disruption of ecosystem services provided by these ecological interactions (Magrach et al. 2014). Seed dispersal by animals comprises one of the key ecosystem services that may be disrupted by habitat loss and fragmentation (Hagen et al. 2012). Yet, it remains unclear how animal-mediated seed dispersal systems are disassembled by losses of seed dispersers induced by habitat loss and other anthropogenic threats.

Studies in both temperate and tropical ecosystems have reported that some features of seed dispersal systems can be highly resilient in human modified landscapes (Garcia and Martinez 2012, Markl *et al.* 2012). In contrast, habitat loss – the reduction in the size of natural habitat patches — is one of the main landscape consequences of human land use, negatively affecting seed removal rates (Cordeiro and Howe 2003) and the overall number of interactions between frugivorous bird and fruiting plant species

(McConkey et al. 2012). Yet the pathways through which seed dispersal systems respond to habitat loss vary according to habitat disturbance type, taxonomic group, and ecological guilds (Ewers and Didham 2006, Fontúrbel et al. 2015). Large-bodied frugivorous birds, which are able to consume a wider spectrum of fruits (Jordano 2000) and exhibit high dispersal capacity (Lees and Peres 2009), may be sensitive to small patch sizes depending on patch isolation, availability of food resources and local hunting pressure (Peres 2001, Ewers and Didham 2006, Lehouck et al. 2009), and large-seeded plant species, which rely heavily on large-bodied seed vectors, can show steep population declines or local extinctions in small fragments (Kitamura et al. 2002, Wotton and Kelly 2011). Because birds disperse seeds of many tropical plant families (Fleming and Kress 2011), an important step in maintaining forest functionality is to understand how habitat loss and fragmentation erode the organization of ecological interactions between plants and their avian seed dispersal agents.

At the community level, ecological interactions between fruiting plants and vertebrate seed dispersers are arranged as networks. The organization of these interactions can therefore be described in terms of network structural patterns (Bascompte and Jordano 2007). In this context, network structural changes may provide information on how the organization of seed dispersal interactions changes when confronted with anthropogenic stressors (Trøjelsgaard et al. 2013, Schleuning et al. 2014a). It is possible to explore different structural patterns of seed dispersal systems and the effects of habitat loss on each of these network patterns. In addition to species richness and total number of interactions, the way interactions are apportioned among potential partners may affect how seed dispersal systems can respond to anthropogenic perturbations (Vidal et al. 2013, 2014, Sebastián-González et al. 2015). In this sense, nestedness amounts to a central property of seed dispersal networks.

In nested mutualistic networks, species with fewer interactions interact with a narrow subset of partners of other species linked to a larger number of interactions (Bascompte et al. 2003). Nestedness implies that species can play different roles in the network structure (Saavedra et al. 2011), and a few, highly connected species contribute most to network organization (Olesen et al. 2007, Sazima et al. 2010). For example, birds that consume fruits as a main component of their diet interact with a wider range of plant species (Schleuning et al. 2011, Sebastián-González 2017), and occupy a more central role in networks (Mello et al. 2011, 2015) compared to opportunistic frugivores that only consume fruits sporadically. Thus, highly dedicated frugivorous birds account for the largest number of interactions, are indirectly connected with many other species, and render the networks more cohesive, all of which may affect both ecological and evolutionary dynamics (Guimarães Jr et al. 2011, Allesina and Tang 2012, Mello et al. 2015). Consequently, designing conservation programs that uphold full complements of ecological interactions relies on identifying those central species within each network (Lewinsohn and Cagnolo 2012).

Here, we explore to what extent habitat patch size affects species interactions (i.e. the interaction-area relationship) and consequently seed dispersal network organization, emphasizing the role of obligate frugivorous species. We compiled a dataset of 20 empirical seed dispersal networks between plants and birds in tropical forest environments, and used forest patch size as a proxy of habitat loss. First, we investigated the influence of patch size on network organization, focusing on changes in network cohesion. In this analysis, we included temperature and precipitation in our models to control for confounding effects of climate. Second, we assessed to what extent forest patch size affected the role of primarily frugivorous species in the structure of networks. Because previous studies reported the importance of large-bodied

frugivores as dispersal vectors of large-seeded plants, we quantified to what degree large-bodied frugivores are affected by patch size, and whether they are prevalent among obligate frugivorous birds. Specifically, we tested three sets of predictions related to how patch size affects the reorganization of seed dispersal networks in small habitat patches. First, we predicted a decline in both plant and bird species richness, particularly large-bodied species, and the overall number of interactions that effectively operate in small patches. Second, we expected networks from small patches to be simplified in their organization, leading to networks that are both less nested and less cohesive. Third, we expected that obligate frugivores will have a disproportionately greater contribution to the overall organization and cohesion of networks in large forest patches, in contrast with networks in small patches which should be dominated by more occasional frugivores. Collectively, our results support the notion that forest patch size reduction erodes the local diversity of obligate frugivores, thereby degrading the structure and overall complexity of seed dispersal networks.

Methods

Dataset

Our dataset includes seed dispersal networks compiled using two main sources. First, we searched studies describing interacting assemblages of tropical fruiting plants and frugivorous birds using Web of Science, Scopus, Science Direct, and Google Scholar based on the keywords "mutualistic network", "frugivor*", "seed dispersal", "bird" and "diet". Second, we used four fruit-frugivore interaction networks available from two network databases: Interaction Web Database (<www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/>) and Web of Life (<<http://www.web-of-life.es>

/>). We selected only studies that provided both the interaction networks and level of sampling effort at the community level, through either direct plant observations (such as focal observations of fruiting plants and feeding bouts) or fecal samples collected from mist-netted birds. We searched for site-specific patch size information at the time of each study available in each article, on the web, or upon direct request to authors. We recorded 52 networks but after applying these criteria, we selected 20 binary networks distributed throughout the Neotropics, Africa and South-East Asia (Fig. 1; see Supplementary Material Table A1). When networks recorded all interactions regardless of the pattern of fruit handling by frugivores (e.g. whole fruit consumption, pulp thieves), we assumed that all bird species were potential seed dispersers as a first approximation. Since the number of species and interactions, and certain network metrics may be affected by sampling effort (Nielsen and Bascompte 2007), we tested the effects of study duration (in months) on network metrics prior to the analyses. We log₁₀-transformed patch size to account for large data gaps along the scale of all recorded patch sizes.

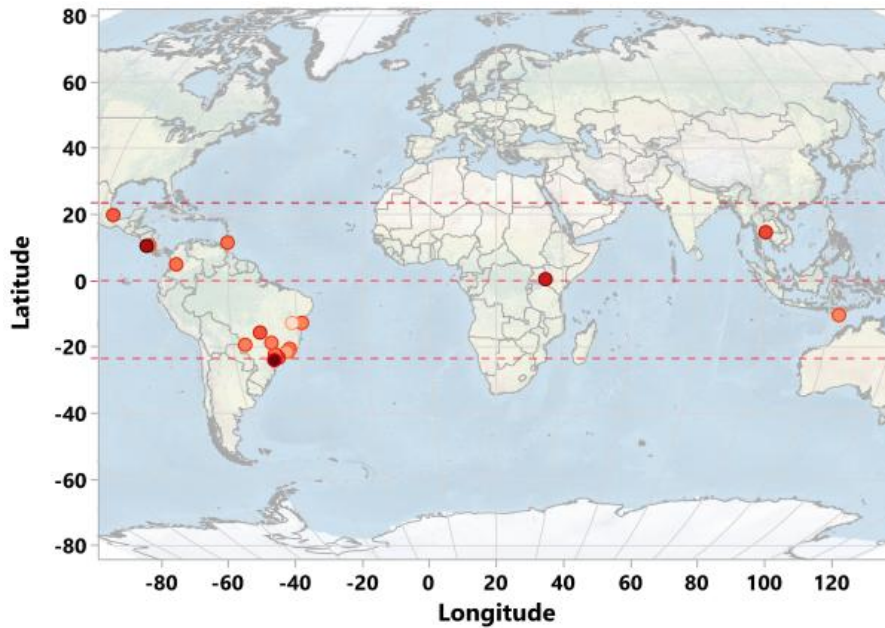


Figure 1. Geographic distribution of all 20 plant-frugivore seed dispersal networks that were quantitatively assessed in this study. All sites are restricted to forest fragments within neotropical (17 sites) and paleotropical landscapes (3 sites). Circles are colour-coded from light to dark red according to an increase in the total number of observed interactions (on a \log_{10} scale).

Frugivory classification and body mass

We used the bird dietary classification proposed by Kissling *et al.* (2009) in which the diet of a given species is classified into nine categories of food items (fruits, fish, nectar, vertebrates, terrestrial invertebrates, aquatic invertebrates, plant material, carrion, and seeds). This classification defines frugivorous birds as those species that consume fruits as their main dietary item and that do not consume more than three categories of food items. We refer to these species that rely heavily on fruits as “obligate frugivores”, whereas birds that consume fruits only sporadically as “occasional frugivores”. This classification also includes some Psittacidae species (parrots and parakeets), as obligate frugivores. Psittacids are typically considered as seed predators, but they can also act as seed dispersal agents (Tella *et al.* 2015, Blanco *et al.* 2016) and therefore we opted to maintain these species in the analyses. However,

in the dataset we compiled, psittacids accounted for only 1.73% of all interactions and were present in only nine networks. To evaluate the influence of patch size on large-bodied birds, we compiled body mass data from Dunning (2007).

Network structure

We first described the structure of the 20 study networks using the following eight network-level descriptors: (1) plant species richness, (2) bird species richness, (3) species richness of obligate frugivorous birds, (4) number of recorded interactions, (5) connectance, (6) degree variance, (7) nestedness, and (8) average path length. The first three descriptors (species richness of plants, species richness of bird species, and the species richness of obligate frugivores) comprise the most basic description of fruit-frugivore assemblages. The total number of interactions allows us to explore the level to which the assemblage is connected. We explored if the proportion of possible interactions that were observed in the networks is also related to forest patch size. To do so, we computed the connectance, C , defined as $C = I / AP$, in which I is the sum of all observed interactions, A and P are the bird and plant species richness, respectively, and AP is the maximum number of possible interactions in a given seed dispersal network (Jordano 1987). Degree variance characterizes how variable is the number of interactions per species. Because the mean number of interactions per species is often small, high variance implies that some species interact more than others and are likely to be structurally more important (Jordano et al. 2003).

Nestedness allows us to characterize if the interaction network patterns is characterized by a core of highly connected species and asymmetrical interactions between specialists and generalists (Bascompte et al. 2003). We estimated nestedness using the NODF metric (Almeida-Neto et al. 2008) using the ANINHADO software

(Guimarães and Guimarães 2006). We tested if the observed nestedness of real networks was higher than expected by the theoretical benchmark given by the basic attributes of seed dispersal assemblages (richness, number of interactions, and degree variance) using a null model approach. We generated 1000 random networks using the null model 2 proposed by Bascompte et al. (2003), in which the probability that an interaction between an animal i and a plant j will occur, P_{ij} , is defined as $P_{ij} = 0.5 \left(\frac{k_i}{P} + \frac{k_j}{A} \right)$, i.e. this is based on the mean number of interactions of each bird and plant species (see Bascompte et al. 2003). To compare nestedness estimates among networks, we standardized this metric using the z-score, $Z - NODF = (N - \bar{N}_{nm}) / \sigma_{nm}$, in which N is the NODF-value for the empirical network, \bar{N}_{nm} is the mean NODF-value for the null model network, and σ_{nm} is the standard deviation of the NODF-values of the null model network. These z-scores allow us to compare nestedness values after controlling for species richness, connectance, and variance in the number of interactions.

Average path length is the average of the shortest distances between all species in a network (Watts and Strogatz 1998), and describes how close species are in a network in terms of number of direct and indirect interactions. Low average path length values indicate that the network is very cohesive (Albert et al. 2000). The average path length is defined as: $\langle \ell \rangle = \sum_i^N \sum_j^N \ell_{ij} / N(N - 1)$, in which i and j are any two species, N is the total species richness, and ℓ_{ij} is the length of the shortest path linking species i and j , measured in number of interactions. For example, an interacting pair of plant and animal species has $\ell_{ij} = 1$, whereas two plants that share the same seed disperser have $\ell_{ij} = 2$. We wrote a MATLAB script to compute the average path length using matrix multiplication, which is available upon request.

We performed multiple linear regressions between all network descriptors against forest patch size and climatic variables to examine the effects of these variables

on seed dispersal networks. We extracted the temperature ($^{\circ}\text{C} \times 10$) and precipitation (mm) values from the WorldClim Database (Hijmans et al. 2005). For these analyses, we used the mean annual temperature and precipitation for the 1960-1990 period. Because species richness has a strong influence on the total number of interactions (Bascompte et al. 2003b, Dormann et al. 2009), we also included this variable in the models. Species richness, number of interactions, and patch size were log-transformed ($\log_{10} x$) prior to the analyses. We used the function *avPlots* from the *car* package (Fox and Weisberg 2011) in R platform (R Core Team 2016), to represent the relationship between patch size and the richness and interaction pattern of the networks through a partial regression plot. We also tested for the influence of spatial autocorrelation on the species richness of plants, birds and all species combined, and the richness of obligate frugivorous birds using semivariograms and Moran's index to evaluate the autocorrelation using the model residuals of each variable (Dormann et al. 2007). However, no variable exhibited spatial dependency (Table A2). The autocorrelation analyses were carried out in R software (R Core Team 2016) using *geoR* (Ribeiro Jr. and Diggle 2001), and *ape* (Paradis et al. 2004) packages.

Species-level analyses

We performed analyses at the species level to assess the contribution of obligate frugivores to network structure. We first measured the contribution of obligate frugivores to the average path length (APL) of the network. APL is the mean distance, in number of interactions, between the species and all other species in the network. We then tested whether obligate frugivores have a higher degree (k) and higher betweenness centrality (BC) than occasional frugivores. Species with higher BC values are those that mediate the shortest path connecting other species in the network (Costa et al. 2007).

We computed the BC metric of each species within the two-mode seed dispersal network, using a MATLAB script, which is also available upon request.

We used Analysis of Covariance (ANCOVA) to examine the relationships between degree of frugivory (obligate vs. occasional frugivores) and species contribution to the network structure (BC, k , contribution to average path length per species) across the entire patch size gradient. We also used ANCOVA to assess whether the mean body mass of obligate and occasional frugivores was related to patch size, and whether this relationship differed between the two frugivore guilds. The degree of frugivory was the categorical variable and patch size the covariate. The degree k and BC were \log_{10} -transformed and body mass was Box–Cox transformed (*bcPower* from *car* package) prior to the analyses, with optimal lambda value ($\lambda = -0.26$) identified through the *powerTransform* function from the *car* package. For all analyses at the species level, we used the mean values of each response variable for each site. When an ANCOVA interaction term was significant, and consequently the slopes were not identical, we performed linear regressions to assess the relationships between the variables.

All statistical analyses were performed within the R platform (R Core Team 2016).

Results

Seed dispersal networks analyzed here varied widely in their species richness, connectivity, and structural patterns. We recorded 696 plant species (mean \pm SD = 38.3 \pm 47.6 plant species per network; range = 10 - 179), 454 bird species (mean \pm SD = 35.1 \pm 21.7 bird species per network; range = 7 - 86), and 3,870 interactions (mean \pm SD = 193.5 \pm 236.1; range = 22 - 989) across all 20 binary networks evaluated. Network connectance varied between 0.06 and 0.36 (mean \pm SD = 0.19 \pm 0.09). Variation in

species richness, connectivity, and network structure could not be attributed to sampling effort, since the duration of each study did not affect the number of species observed, the number of interactions, or the structural network metrics (Supplementary Material Table A3). Moreover, sampling effort was unrelated to the patch size gradient (Supplementary Material Table A3). In general, networks were more nested than expected from the null model, regardless of forest patch size, except for three networks (14.3% of networks) that were not significantly nested.

We then investigated the role of forest patch size and climatic variables on species richness and network connectivity. Forest patch size had a significant positive effect on both plant and bird species richness (Table 1; Fig. 2a and b), and richness of plants and birds combined (Table 1; Fig. 2c). Temperature did not influence any of our variables (Table 1) but precipitation had a significant effect on plant species richness (Table 1). The number of observed interactions in the networks was not influenced by patch size (Table 1; Fig. 2d), but was positively related to total species richness (Table 1). At the network level, patch size has a marked effect on nestedness. After controlling for the effects of species richness, connectance and degree variance, using Z-NODF values, networks were more nested in increasingly larger patches (Table 2; Fig. 3). In contrast, patch size did not affect overall connectance and other network structural patterns, such as the degree variance for plants and average path length (Table 2).

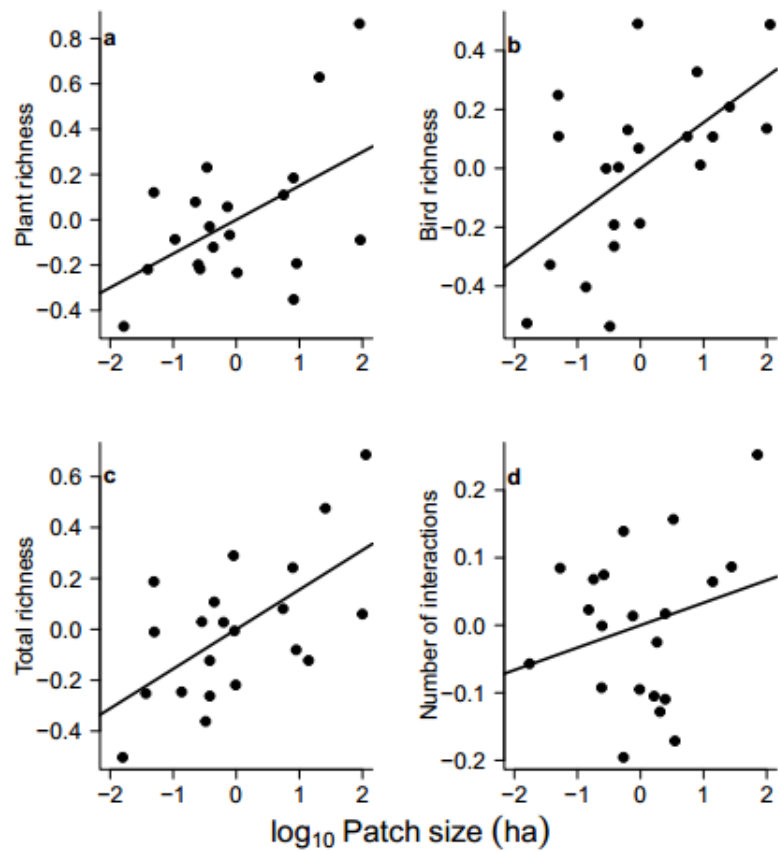


Figure 2. Partial regression plots showing the relationships between forest patch size and plant species richness (a), bird species richness (b), richness of plants and birds combined (c), and number of interactions (d) across 20 plant-frugivore mutualistic networks. All variables were log-transformed ($\log_{10} x$).

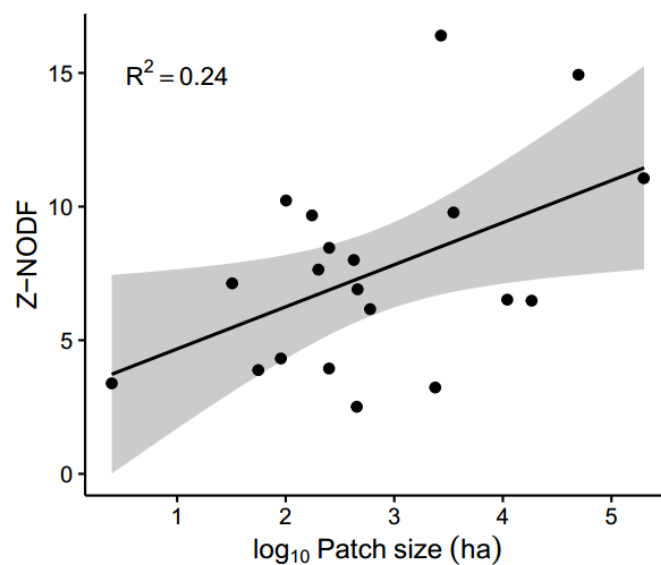


Figure 3. Effect of forest patch size on standardized nestedness (Z-NODF) of the 20 networks assessed in this study.

Table 1. Summary of multiple linear regression models between patterns of species richness and number of interaction, and forest patch size and climatic variables, from 20 seed dispersal networks. All variables were \log_{10} transformed prior to the analyses. P-values in bold are significant at the $\alpha = 0.05$ level. Degrees of freedom (DF) = 16 in multiple linear regression models for richness of all species and DF = 15 for number of interactions.

Response variables	Predictor variables	β	SE	t	p
Plant richness	Patch size	0.15	0.06	2.39	0.03
	Temperature	-0.03	1.09	-0.03	0.98
	Precipitation	1.1	0.47	2.36	0.03
Bird richness	Patch size	0.15	0.06	2.6	0.02
	Temperature	-0.82	0.99	-0.83	0.42
	Precipitation	0.16	0.42	0.38	0.71
Total species richness	Patch size	0.15	0.05	2.92	0.01
	Temperature	-0.53	0.91	-0.58	0.57
	Precipitation	0.75	0.39	1.9	0.07
Richness of obligate frugivores	Patch size	0.21	0.06	3.28	0.005

	Temperature	-1.19	1.09	-1.09	0.3
	Precipitation	0.84	0.47	1.79	0.09
Number of interactions	Total richness	1.25	0.13	9.62	<0.001
	Patch size	0.04	0.03	1.08	0.3
	Temperature	-0.52	0.48	- 1.07	0.3
	Precipitation	0.15	0.23	0.68	0.51

We then examined the effects of patch size on birds exhibiting different degrees of frugivory. Obligate frugivores were represented by 144 species (31.85% of total) that took part in 1,845 interactions (47.67% of total), whereas occasional frugivores were represented by 310 species (68.28% of total) and 2,025 interactions (52.32%). Occasional frugivores outnumbered obligate frugivores in all networks, and frugivore species richness increased with increasing patch size regardless of the degree of frugivory (Table 3; Fig. 4a).

Obligate frugivores were typically more connected and more central within networks than occasional frugivores, playing a more pivotal role in network organization. Obligate frugivores often exhibited higher number of interactions partners (k) than occasional frugivores, regardless of patch size (Table 3). The mean level of centrality decays with patch size for both obligate and occasional frugivores. After controlling for the negative BC-patch size relationship, obligate frugivores were also more central than occasional frugivores (Table 3; Fig. 4b). In contrast, species contributions to average path length did not differ between obligate and occasional frugivores nor along the patch size gradient (Table 3). Finally, patch size affected

differences in body mass between obligate and occasional frugivores (Table 3). Obligate frugivores were larger than occasional frugivores (mean \pm SD = 159.09 \pm 334.04 g; range = 9 – 3,006 g; mean \pm SD = 57.23 \pm 100.17 g; range = 5 – 1,391 g, respectively), and the interaction between body mass and patch size was significant (Table 3). Linear regression further indicated that obligate frugivores were on average larger in larger patches ($R^2 = 0.48$, $p < 0.001$, $DF = 18$), but this was not the case for occasional frugivores ($R^2 = 0.14$, $p = 0.1$, $DF = 18$; Fig. 4c).

Table 2. Summary of linear relationships between the metrics of network structure and forest patch size. Degree variance of plants and birds were \log_{10} transformed prior to the analyses. Degree of freedom (DF) = 18 for all models.

	β	SE	t	r^2	p
ZNODF	1.57	0.66	2.37	0.24	0.03
Connectance	-0.02	0.02	-1.33	0.09	0.2
Degree variance of plants	0.14	0.11	1.32	0.09	0.2
Degree variance of birds	0.2	0.09	2.23	0.22	0.04
APL	0.03	0.07	0.37	0.008	0.71

Table 3. Summary of the Analysis of Covariance (ANCOVA) on the species-level metrics, body mass, and bird species richness and forest patch size and degree of frugivory (both occasional and obligate frugivores). Degree, betweenness centrality and bird species richness were \log_{10} -transformed and body mass was Box-Cox transformed prior to the analyses. P-values in bold are significant at the $\alpha = 0.05$ level.

	DF	MS	F	p
--	----	----	---	---

APL contribution	Patch size	1	0.16	0.88	0.35
	Frugivory degree	1	0.29	1.53	0.22
	Interaction term	1	0.34	0.18	0.67
	Error	36	0.19		
Degree (k)	Patch size	1	0.06	1.21	0.28
	Frugivory degree	1	0.37	7.23	0.01
	Interaction term	1	0.00	0.02	0.88
	Error	36	0.05		
Betweenness centrality (BC)	Patch size	1	1.3	7.88	0.008
	Frugivory degree	1	1.2	8.37	0.006
	Interaction term	1	0.03	0.21	0.65
	Error	36	0.14		
Body mass	Patch size	1	0.75	19.35	<0.001
	Frugivory degree	1	0.25	6.56	0.01
	Interaction term	1	0.3	7.93	0.008
	Error	36	0.04		
Bird species richness	Patch size	1	1.3	12.05	0.001
	Frugivory degree	1	1.23	14.48	<0.001
	Interaction term	1	0.02	0.19	0.66
	Error	36	0.08		

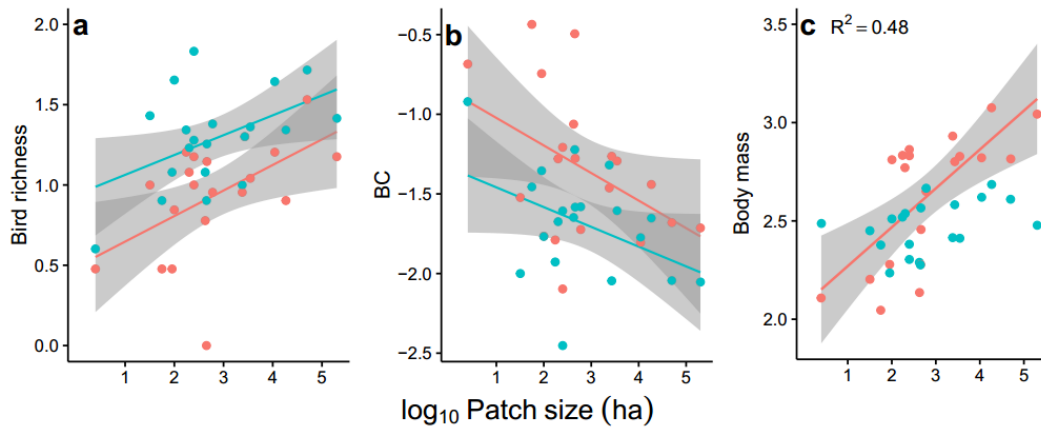


Figure 4. Relationships between forest patch size and either occasional or obligate bird species richness (a) and the betweenness centrality (BC, b) and body mass (c) of either obligate or occasional frugivorous birds across 20 forest sites where fruit-frugivore networks have been documented. Occasional and obligate frugivores are represented by blue and red solid circles (and linear fits), respectively. BC and bird species richness were \log_{10} -transformed and body mass (g) was Box–Cox transformed ($\lambda = -0.26$) prior to analyses.

Discussion

Forest loss induced by land-use change affects mutualistic networks via at least two mechanisms by both reshaping the overall organization of networks (Fortuna and Bascompte 2006) and changing the relative importance of different functional groups in network organization (Pires et al. 2014). In this study, we explored both of these effects by examining how patch size covaries with changes in the network structure of avian plant–frugivore interaction systems, the so called interaction-area relationship (IAR). Our study provides three main contributions to our understanding of how interacting assemblages of plant and seed dispersers are affected by habitat loss, measured in terms of remaining forest patch size.

First, we showed that patch size affected both plant and bird species richness. The erosion of species richness was expected from the species-area relationship, which several studies have shown for both birds and plants (Hill and Curran 2003, Hill et al. 2011). A recent meta-analysis corroborated the detrimental impact of human disturbance on avian diversity and frugivore visitation rates (Fontúrbel *et al.* 2015). We also reported a positive IAR (Sugiura 2010), but we showed that only species richness explains the observed variation in the number of interactions. Due to the clear negative effect of patch size reduction on bird species richness, we can assume that there is an indirect effect of patch size on number of interactions. Nevertheless, we highlight the importance of assessing not only species loss, but also loss of interactions since many interactions may be lost even before species can be defined as demographically extirpated (Säterberg et al. 2013, Valiente-Banuet et al. 2015). Although climatic variables were identified as an important modulator of species richness patterns (Gentry 1988, Kissling et al. 2007), we did not find any effect of temperature on plant and bird species richness in the networks and precipitation influenced only plant richness.

Second, the effect of habitat area on network organization goes well beyond the number of species persisting within a patch. The degree of nestedness was positively related to patch size. There is theoretical evidence that higher nestedness should favour robustness of mutualistic assemblages (Thébaud and Fontaine 2010). If so, the widespread consequences of tropical forest loss, which often severely reduces patch size and increases isolation (Fahrig 2003), renders seed dispersal networks more vulnerable to perturbations. In contrast, degree variance for plants and average path length were unrelated to forest patch size, which suggests that some aspects of the network organization can persist in small fragments, perhaps because some aspects of network cohesion are maintained by bird and plant species that are insensitive to patch size

reduction, like small-bodied habitat generalist birds that often thrive in degraded areas and can also act as important seed dispersers (Carlo and Morales 2016, Emer et al. 2018).

Third, patch size affected species richness and the role of both obligate and occasional frugivores on the network centrality of the seed dispersal assemblages. High diversity of fleshy fruits is an important determinant of habitat selection in frugivorous birds (Herrera 1985) and fruit availability is severely reduced in small patches, mainly due to losses of shade-tolerant species (Pessoa et al. 2017). Thus, small habitat remnants are unlikely to be able to harbour key fruiting plants to sustain the basic metabolic requirements of many obligate frugivorous. Several studies have highlighted the negative impacts of habitat loss to insectivores and forest specialist bird species (Ewers and Didham 2006, Bregman et al. 2014). Although, we have no information on food preferences and habitat use restrictions of the occasional frugivores evaluated here, it is possible that dietary and habitat specialization explain the decline in occasional frugivores in small fragments. Even though our results showed similar effects of patch size on obligate and occasional frugivores, we reinforce that previous works showed that obligate frugivores are involved in more interactions, and occupy more central network positions than occasional frugivores, indicating their key role in network organization (Mello et al. 2011, 2015, Sebastián-González 2017, but see Vidal et al. 2014). Our results also show that the central role of obligate frugivores fades away as forest patch size becomes ever smaller.

Phylogenetic relationships among species is an important determinant of interacting assemblages (Rezende et al. 2007) and may affect the role of obligate frugivores. For example, species that are important connectors of network modules are more phylogenetically related (Schleuning et al. 2014b), and the number of interaction

partners in tropical frugivore networks show high phylogenetic signal (Kissling and Schleuning 2015). However, a recent review using 23 seed dispersal networks around the world showed that degree of frugivory did not exhibit a phylogenetic signal and does not have a key role in network structure (Sebastián-González 2017). Therefore, we are confident that the role of obligate frugivores is not strongly mediated by phylogeny but by the functional differences between obligate and occasional frugivores (Jordano 2000).

Likewise, we found that large obligate frugivores, which were largely absent of small fragments, experience marked habitat area effects. Compared to small-bodied birds, many large-bodied avian frugivores are large-gaped and have greater capacity to consume larger amounts of fruits and disperse large-seeded species (Moermond and Denslow 1985, Jordano 2000). Medium and large birds also discard fewer seeds when handling fruits (Levey 1987), and can disperse ingested seeds farther away from parent plants as they can fly longer distances (Jordano et al. 2007). Even though large frugivores were more susceptible to reduction in patch size (Renjifo 1999), their wide dispersal capacity can ensure that even small habitat fragments continue to be visited depending on their degree of isolation and matrix quality (Hagen et al. 2012). We suggest that the absence of large-bodied birds in smaller fragments is mainly due to habitat loss and the covariate effects of isolation. In particular, the decline of large-bodied frugivores in small habitat patches suggest that the quality and amount of seed dispersal services are eroded (Kitamura et al. 2002), degrading most prospects for assisted regeneration of plant species in these areas (Cardoso da Silva and Tabarelli 2000, Galetti et al. 2013)

Some frugivore species can obviously persist in small forest fragments (Turner et al. 1996), thereby preserving some network structural properties depending on site

protection and management (Sabatino et al. 2010, Herrera et al. 2011). However, habitat loss may reduce network tolerance against disturbance by reducing nestedness and decreasing obligate frugivore species diversity, which are critical in maintaining network cohesion. Because small fragments are more susceptible to other anthropogenic disturbances such as hunting, logging, and myriad edge effects we hypothesize that structural changes promoted by habitat loss have ecological and evolutionary implications for mutualistic networks.

To conclude our study provides strong evidence that forest patch size reduction is reshaping the overall organization of mutualistic networks. We showed the effects of patch size on species richness and highlighted the role of large-bodied obligate frugivorous birds that were preferentially affected. As a consequence, the persistence of plant species with certain functional attributes may be threatened, as indicated by previous studies in different anthropogenic landscapes (Magnago et al. 2014). We also show a nestedness reduction in smaller areas which indicate a decrease in seed dispersal redundancy (Bascompte and Jordano 2007). In smaller forest patches, the dietary overlap between species is smaller and this may reduce the community resilience against anthropogenic disturbances (see Rosenfeld 2002). Moreover, the cohesion of the seed dispersal networks in small fragments depended on few frugivore species, increasing the individual contribution of extant species in propping up the remaining parts of the network together, which in turn increases network susceptibility to collapse. Finally, the degree of frugivory and body mass are strongly related to the effectiveness of the seed dispersal service (Schupp et al. 2010), so our results highlight the importance of conservation strategies focusing on reduction of forest loss to maintain tropical forest functionality.

Acknowledgements

We thank Alessandro de Almeida Pereira for help with data compilation, and Marco A. Mello, Camilla Donatti, Marco A. Pizo, Mariana M. Vidal, Deborah Faria and Esther Sebastián-González for comments on an earlier version of the manuscript. JAB's PhD studentship was funded by the FAPESB (1492/2013) and CAPES, and CAPES grant (No. 004-2012) awarded to CAP. PRG was supported by CNPq and FAPESP (2017/08406-7). EC was funded by a CNPq fellowship (305812/2015-7).

References

- Albert, R. et al. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. - *Nature* 406: 378–382.
- Allesina, S. and Tang, S. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. - *Nature* 483: 205–208.
- Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. - *Oikos* 117: 1227–1239.
- Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567–593.
- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant – animal mutualistic networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100: 9383–9387.
- Blanco, G. et al. 2016. Internal seed dispersal by parrots: an overview of a neglected mutualism. - *PeerJ* 4: e1688.
- Bregman, T. P. et al. 2014. Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. - *Biol. Conserv.* 169: 372–383.
- Cardoso da Silva, J. M. and Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. - *Nature* 404: 72–74.
- Carlo, T. A. and Morales, J. M. 2016. Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. - *Ecology* 97: 1819–1831.
- Cordeiro, N. J. and Howe, H. F. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 14052–14056.

- Costa, L. da F. et al. 2007. Characterization of complex networks: A survey of measurements. - *Adv. Phys.* 56: 167–242.
- Dormann, C. F. et al. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. - *Ecography (Cop.)*. 30: 609–628.
- Dunning, J. B. J. 2007. *CRC Handbook of avian body masses*. - CRC Press.
- Emer, C. et al. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes - a metanetwork approach. - *Ecol. Lett.* in press.
- Ewers, R. M. and Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. - *Biol. Rev.* 81: 117–142.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fleming, T. H. and Kress, W. J. 2011. A brief history of fruits and frugivores. - *Acta Oecologica* 37: 521–530.
- Fontúrbel, F. E. et al. 2015. Meta-analysis of anthropogenic habitat disturbance effects on animal-mediated seed dispersal. - *Glob. Chang. Biol.* 21: 3951–3960.
- Fortuna, M. A. and Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecol. Lett.* 9: 281–286.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2011. *An R companion to applied regression*. - Sage Publications.
- Galetti, M. et al. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. - *Science (80-.)*. 340: 1086–1090.
- Garcia, D. and Martinez, D. 2012. Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279: 3106–3113.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1.
- Guimarães, P. R. and Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. - *Environ. Model. Softw.* 21: 1512–1513.
- Guimarães Jr, P. R. et al. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. - *Ecol. Lett.* 14: 877–885.
- Hagen, M. et al. 2012. Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. - In: *Advances in Ecological Research*. 1st ed.n. Elsevier Ltd., pp. 89–210.
- Herrera, C. M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. - In: Cody, M. L. (ed), *Habitat selection in birds*. Academic Press, pp. 341–365.
- Herrera, J. M. et al. 2011. Regional vs local effects of habitat loss and fragmentation on two plant-animal interactions. - *Ecography (Cop.)*. 34: 606–615.

- Hijmans, R. J. et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. - *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.
- Hill, J. L. and Curran, P. J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. - *J. Biogeogr.* 30: 1391–1403.
- Hill, J. K. et al. 2011. Ecological impacts of tropical forest fragmentation: how consistent are patterns in species richness and nestedness? - *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 366: 3265–3276.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. - *Am. Nat.* 129: 657–677.
- Jordano, P. 2000. Fruits and Frugivory. - In: Fenner, M. (ed), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed.n. CABI Publ., pp. 125–166.
- Jordano, P. et al. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. - *Ecol. Lett.* 6: 69–81.
- Jordano, P. et al. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 3278–3282.
- Kissling, W. D. and Schleuning, M. 2015. Multispecies interactions across trophic levels at macroscales: retrospective and future directions. - *Ecography (Cop.)*. 38: 346–357.
- Kissling, W. D. et al. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. - *Proc. Biol. Sci.* 274: 799–808.
- Kissling, W. D. et al. 2009. The global distribution of frugivory in birds. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 150–162.
- Kitamura, S. et al. 2002. Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. - *Oecologia* 133: 559–572.
- Lees, A. C. and Peres, C. A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. - *Oikos* 118: 280–290.
- Lehouck, V. et al. 2009. Does landscape structure affect resource tracking by avian frugivores in a fragmented Afrotropical forest? - *Ecography (Cop.)*. 32: 789–799.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. - *Am. Nat.* 129: 471.
- Levins, R. 1970. Extinction. - In: Gerstenhaber, M. (ed), *Some Mathematical Problems in Biolog.* American Mathematical Society, pp. 77–107.
- Lewinsohn, T. M. and Cagnolo, L. 2012. Keystones in a Tangled Bank. - *Science* (80-). 335: 1449–1451.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. - Princeton University Press.

- Magnago, L. F. S. et al. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. - *J. Ecol.* 102: 475–485.
- Magrach, A. et al. 2014. Meta-Analysis of the effects of forest fragmentation on interspecific interactions. - *Conserv. Biol.* 28: 1342–1348.
- Markl, J. S. et al. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. - *Conserv. Biol.* 26: 1072–1081.
- McConkey, K. R. et al. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. - *Biol. Conserv.* 146: 1–13.
- Mello, M. A. R. et al. 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. - *PLoS One* 6: e17395.
- Mello, M. A. R. et al. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. - *Oikos* 124: 1031–1039.
- Moermond, T. C. and Denslow, J. S. 1985. Neotropical Avian Frugivores: Patterns of Behavior, Morphology, and Nutrition, with Consequences for Fruit Selection. - *Ornithol. Monogr.*: 865–897.
- Nielsen, A. and Bascompte, J. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. - *J. Ecol.* 95: 1134–1141.
- Olesen, J. M. et al. 2007. The modularity of pollination networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 19891–19896.
- Paradis, E. et al. 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. - *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects on amazonian forest vertebrates fragmentation. - *Conserv. Biol.* 15: 1490–1505.
- Pessoa, M. S. et al. 2017. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. - *Biotropica* 49: 45–55.
- Pires, M. M. et al. 2014. Reconstructing past ecological networks: The reconfiguration of seed-dispersal interactions after megafaunal extinction. - *Oecologia* 175: 1247–1256.
- Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. - *Conserv. Biol.* 13: 1124–1139.
- Rezende, E. L. et al. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. - *Nature* 448: 925–928.
- Ribeiro Jr., P. J. and Diggle, P. J. 2001. geoR: A package for geostatistical analysis. - *R-News* 1: 15–18.
- Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. - *Oikos* 98: 156–162.

- Saavedra, S. et al. 2011. Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. - *Nature* 478: 233–235.
- Sabatino, M. et al. 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. - *Ecol. Appl.* 20: 1491–1497.
- Säterberg, T. et al. 2013. High frequency of functional extinctions in ecological networks. - *Nature* 499: 468–470.
- Sazima, C. et al. 2010. What makes a species central in a cleaning mutualism network? - *Oikos* 119: 1319–1325.
- Scheiner, S. M. 2003. Six types of species-area curves. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 441–447.
- Schleuning, M. et al. 2011. Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. - *Ecology* 92: 26–36.
- Schleuning, M. et al. 2014a. At a loss for birds: Insularity increases asymmetry in seed-dispersal networks. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 385–394.
- Schleuning, M. et al. 2014b. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks (J Gomez, Ed.). - *Ecol. Lett.* 17: 454–463.
- Schupp, E. W. et al. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. - *New Phytol.* 188: 333–53.
- Sebastián-González, E. 2017. Drivers of species role in avian seed-dispersal mutualistic networks. - *J. Anim. Ecol.* 38: 42–49.
- Sebastián-González, E. et al. 2015. Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 293–303.
- Sugiura, S. 2010. Species interactions-area relationships: biological invasions and network structure in relation to island area. - *Proc. Biol. Sci.* 277: 1807–1815.
- Team, R. C. 2016. R: A language and environment for statistical computing. . R Foundation for Statistical Computing. in press.
- Tella, J. L. et al. 2015. Parrots as overlooked seed dispersers. - *Front. Ecol. Environ.* 13: 338–339.
- Thébault, E. and Fontaine, C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. - *Science* 329: 853–856.
- Trøjelsgaard, K. et al. 2013. Island biogeography of mutualistic interaction networks. - *J. Biogeogr.* 40: 2020–2031.
- Turner, I. M. et al. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. - *Trends Ecol. Evol.* 11: 330–3.

- Valiente-Banuet, A. et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world (M Johnson, Ed.). - *Funct. Ecol.* 29: 299–307.
- Vidal, M. M. et al. 2013. Large vertebrates as the missing components of seed-dispersal networks. - *Biol. Conserv.* 163: 42–48.
- Vidal, M. M. et al. 2014. Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. - *Ecology* 95: 3440–3447.
- Watts, D. J. and Strogatz, S. H. 1998. Collective dynamics of “small-world” networks. - *Nature* 393: 440–442.
- Wotton, D. M. and Kelly, D. 2011. Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278: 3345–3354.

Supplementary Material

Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks

Jamille de Assis Bomfim, Paulo R. Guimarães Jr., Carlos A. Peres, Gustavo Carvalho and Eliana Cazetta

Appendix 1: Supplementary Tables

Table A1. Data sources and patch sizes for the 20 seed dispersal networks derived from fragmented tropical forest landscapes as assessed in this study.

Reference	Locality	Patch size (ha)	Geographic coordinates
Palmeirim et al. 1989	Heredia Province, northeastern Costa Rica	2.5	83° 59'W, 10° 26'N
Athiê and Dias 2012	São Paulo, southeastern Brazil	32	47° 36'W, 22° 29'S
Manhães et al. 2010	Minas Gerais, southeastern Brazil	56	43° 21'W, 21° 37'S
Manhães et al. 2010	Minas Gerais, southeastern Brazil	90	43° 53'W, 21° 42'S
Ortiz-Pulido et al. 2000	Veracruz, south Mexico	100	96° 22'W, 19° 36'N
Fonseca and Antunes 2007	São Paulo, southeastern Brazil	174	46° 37' 59"W, 23° 27' 43"S
Fadini and De Marco 2004	São Paulo, southeastern Brazil	200	42° 52' 53"W, 20° 45' 14"S
Schleuning et al. 2011	Kakamega, western Kenya	250	47° 06'W, 22° 49'S
Galetti and Pizo 1996	São Paulo, southeastern Brazil	250	34° 47'E, 0° 14"N
Andrade et al. 2011	Bahia, northeastern Brazil	425	38° 24'W, 12° 56'S
Faustino and Machado 2006	Bahia, northeastern Brazil	450	41° 20' 27"W, 12° 59' 18"S
Kessler-Rios and Kattan 2012	Western slope of the Colombian Andes	459	75° 34'W, 4° 43'N
Silva and Pedroni 2014	Minas Gerais, southeastern Brazil	600	48° 12'W, 18° 57'S
Heindl and Curio 1999	Island of Negros, Philippines	2400	123° 11'E, 10° 41'S
Wheelwright et al. 1984	Monteverde, northwestern Costa Rica	2700	84° 48'W, 10° 18'N
Lefevre 2008	Tobago Main Ridge Forest Reserve, Tobago	3500	60° 37'W, 11° 17'N

Purificação et al. 2014	Mato Grosso, midwest Brazil	11000	51° 16'W, 15° 52'S
Donatti et al. 2011	Mato Grosso do Sul, midwest Brazil	18500	56° 14' 43"W, 19° 34' 15" S
Silva et al. 2002	São Paulo, southeastern Brazil	50000	48° 03'W, 24° 12'S
Sankamethawee et al. 2011	Khao Yai National Park, northeastern Thailand	200000	101° 22'E, 14° 26'N

Table A2. Spatial autocorrelation test calculated from the Moran index.

	Observed	p-value
Plant species richness	-0.11	0.5
Bird species richness	- 0.02	0.72
Plant and bird species richness combined	-0.07	0.82
Richness of obligate frugivores	0.01	0.47

Table A3. Summary of linear regression between the duration of each study (in months) and patch size and networks metrics. Number of interaction, plant and bird richness, richness of plants and birds combined and patch size were log10 transformed.

	β	SE	t	r^2	p
Connectance	-0.003	0.002	-1.72	0.14	0.1
Nestedness	-0.23	0.25	-0.9	0.04	0.38
Number of interactions	0.009	0.009	1.07	0.06	0.27

Plant richness	0.009	0.007	1.34	0.09	0.2
Bird richness	0.007	0.006	1.07	0.06	0.3
Richness of plants and birds combined	0.008	0.006	1.28	0.08	0.22
Average path length	0.01	0.007	1.4	0.1	0.18
Patch size	0.03	0.02	1.15	0.07	0.27

References - Supplementary material

- Andrade, P. C. et al. 2011. Mutual interactions between frugivorous birds and plants in an urban fragment of Atlantic Forest, Salvador, BA. - *Rev. Bras. Ornitol.* 19: 63–73.
- Athiê, S. and Dias, M. M. 2012. Frugivoria por aves em um mosaico de Floresta Estacional Semidecidual e reflorestamento misto em Rio Claro, São Paulo, Brasil. - *Acta Bot. Brasilica* 26: 84–93.
- Donatti, C. I. et al. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: Modularity and underlying mechanisms. - *Ecol. Lett.* 14: 773–781.
- Fadini, R. F. and De Marco, P. J. 2004. Interações entre aves frugívoras e plantas em um fragmento de Mata Atlântica de Minas Gerais. - *Ararajuba* 12: 97–103.
- Faustino, T. C. and Machado, C. G. 2006. Frugivoria por aves em uma área de campo rupestre na Chapada Diamantina, BA. - *Rev. Bras. Ornitol.* 14: 137–143.
- Fonseca, F. Y. and Antunes, A. Z. 2007. Frugivoria e predação de sementes por aves no Parque Estadual Alberto Löfgren, São Paulo, SP. - *Rev. do Inst. Florest.* 19: 81–91.
- Galetti, M. and Pizo, M. A. 1996. Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. - *Ararajuba* 4: 71–79.
- Heindl, M. and Curio, E. 1999. Observations of frugivorous birds at fruit-bearing plants in the north Negros forest reserve, Philippines. - *Ecotropica* 5: 167–181.
- Kessler-Rios, M. M. and Kattan, G. H. 2012. Fruits of Melastomataceae: phenology in Andean forest and role as a food resource for birds. - *J. Trop. Ecol.* 28: 11–21.
- Lefevre, K. 2008. The influence of human disturbance on avian frugivory and seed dispersal in a neotropical rainforest.
- Manhães, M. A. et al. 2010. Diet of understorey birds in two Atlantic Forest areas of southeast Brazil. - *J. Nat. Hist.* 44: 469–489.
- Ortiz-Pulido, R. et al. 2000. Frugivoria por Aves en un Paisaje Fragmentado: Consecuencias en la Dispersion de Semillas. - *Biotropica* 32: 473–488.

- Palmeirim, J. M. et al. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between bird and bats? - *Oecologia* 79: 403–411.
- Purificação, K. N. et al. 2014. Interactions between frugivorous birds and plants in savanna and forest formations of the Cerrado. - *Biota Neotrop.* 14: 1–14.
- Sankamethawee, W. et al. 2011. Plant-frugivore interactions in an intact tropical forest in north-east Thailand. - *Integr. Zool.* 6: 195–212.
- Schleuning, M. et al. 2011. Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. - *Ecology* 92: 26–36.
- Silva, G. B. M. da and Pedroni, F. 2014. Frugivoria por aves em área de cerrado no município de Uberlândia, Minas Gerais. - *Rev. Árvore* 38: 433–442.
- Silva, W. R. et al. 2002. Patterns of fruit – frugivore interaction in two Atlantic Forest bird communities of South-eastern Brazil : implications for conservation. - In: Levey, D. J. et al. (eds), *Seed Dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CAB International, pp. 423–435.
- Wheelwright, N. T. et al. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower Montane Forest. - *Biotropica* 16: 173.

Capítulo 2

Efeitos da redução da cobertura florestal sobre o
desacoplamento morfológico entre frutos e aves frugívoras em
redes de dispersão de sementes

Efeitos da redução da cobertura florestal sobre o desacoplamento morfológico entre frutos e aves frugívoras em redes de dispersão de sementes

Resumo

O processo de perda de habitat conduz à perda de espécies de plantas, especialmente as espécies zoocóricas e com sementes grandes, as quais também sofrem em decorrência da perda de animais dispersores de sementes, principalmente os animais de grande porte. Apesar do claro efeito das perturbações antrópicas sobre a biodiversidade, a maneira como isto se reflete nas interações planta-animal ainda precisa ser melhor compreendida. Neste estudo foram simuladas redes de dispersão de sementes baseando-se nos traços morfológicos de frutos e aves. Esta modelagem foi aplicada a um banco de dados de árvores com frutos ornitocóricos e aves frugívoras de 20 fragmentos florestais da Mata Atlântica do sul da Bahia, em paisagens que variaram entre 2,5 e 93% de cobertura florestal remanescente. O principal objetivo deste estudo foi avaliar o efeito da quantidade de floresta em escala de paisagem sobre a riqueza e abundância de espécies, tamanhos de fruto e bico e descritores das redes simuladas. Os resultados apresentados mostram que a redução na cobertura florestal exerce um efeito deletério sobre a riqueza de árvores e aves obrigatoriamente frugívoras. Apesar do tamanho do bico não ter sido relacionado com as mudanças na quantidade de cobertura florestal remanescente, foram os frugívoros obrigatórios que apresentaram maior amplitude de tamanho de bico em relação aos ocasionais. Nas redes compostas por todas as aves e pelos frugívoros obrigatórios, mudanças relacionadas à estrutura foram mediadas pela redução no número de espécies, entretanto, nas redes compostas apenas pelos frugívoros ocasionais, o número de interações e a robustez diminuíram com o aumento da cobertura florestal. Apesar dos frugívoros ocasionais, incluindo algumas espécies com bico grande, estarem presentes em paisagens desflorestadas, as espécies desta guilda não substituem o papel dos frugívoros obrigatórios na dispersão de sementes. O efeito direto da redução da cobertura florestal sobre empobrecimento de espécies e aumento da incompatibilidade dos traços morfológicos entre plantas e aves reflete em importantes consequências negativas para as redes de dispersão de sementes.

Esta baixa redundância funcional encontrada reforça a importância da preservação de florestas nativas para a manutenção da estrutura das redes de dispersão de sementes.

INTRODUÇÃO

Mudanças no uso da terra que levam à conversão de florestas nativas em áreas para agricultura e pecuária configuram sérias ameaças à biodiversidade global (Betts et al. 2017). Dentre as principais ameaças decorrentes das ações antrópicas estão a perda de habitat e fragmentação de florestas nativas (Tscharntke et al. 2012, Torrella et al. 2013), que levam a uma série de mudanças no arranjo espacial dos fragmentos na paisagem (Fischer and Lindenmayer 2007), normalmente resultando em manchas florestais pequenas e perda de conectividade (Fahrig 2003).

Os efeitos negativos do desmatamento sobre a diversidade biológica são bem conhecidos (Barnes et al. 2017). A assembleia de plantas tem sofrido intensas mudanças em paisagens modificadas (Ibáñez et al. 2014). Os efeitos sinérgicos da fragmentação e redução de habitat contribuem para a proliferação de espécies pioneiras (Laurance et al. 2006) e espécies com dispersão abiótica, enquanto que a densidade de espécies zoocóricas com sementes grandes é severamente reduzida (Tabarelli et al. 1999, Cramer et al. 2007). Nessas condições, em paisagens altamente fragmentadas, pode ocorrer uma simplificação da comunidade de plantas e animais, com algumas espécies sendo preferencialmente afetadas pelo processo de antropização das florestas.

Os animais que possuem área de vida restrita à floresta nativa e animais com dietas mais especializadas têm a sua população reduzida em áreas antropizadas (Renjifo 1999, Uriarte et al. 2011), devido ao efeito direto da redução de habitat e ao aumento da vulnerabilidade dos animais a outras ameaças como a caça. Este efeito sinérgico das alterações na paisagem e da caça é mais pronunciado sobre os animais de grande porte, uma vez que eles necessitam de grandes áreas para alimentação e reprodução e são preferencialmente caçados (Ripple et al. 2017). Entretanto, alguns grupos de animais podem ser resistentes ou até beneficiados por perturbações antrópicas, como os animais voadores com alta capacidade de dispersão (Gonçalves et al. 2017) e animais generalistas de habitat (Pardini et al. 2010). As aves estão entre os grupos taxonômicos mais estudados em relação à perda de habitat (Fardila et al. 2017) e os resultados destes estudos têm indicado que fragmentos inseridos em paisagens abaixo de 40% de

cobertura florestal apresentam drástica perda de espécies de aves frugívoras e insetívoras (Zurita and Bellocq 2010, Morante-Filho et al. 2015). Entretanto, antes mesmo de ocorrer a extinção de espécies de plantas e frugívoros, os processos ecológicos envolvendo estas espécies podem ser comprometidos (Valiente-Banuet et al. 2015). Entre os processos ecológicos determinantes para a regeneração florestal, a dispersão de sementes é um dos mais ameaçados à perturbações ambientais (Neuschulz et al. 2016).

Apesar do claro efeito das perturbações antrópicas sobre a biodiversidade, a maneira como isto se reflete nas interações planta-animal, como a dispersão de sementes, e suas consequências para a manutenção das florestas ainda precisa ser melhor compreendida. Atualmente, muitas inferências sobre as consequências da perda de habitat sobre as interações ecológicas são baseadas em estudos com animais dispersores de sementes e polinizadores. Apesar da grande importância dos frugívoros abundantes para a dispersão de sementes (Vázquez et al. 2007), a composição de espécies e seus hábitos alimentares e traços fenotípicos são preponderantes para aumentar o sucesso reprodutivo das plantas (Levey 1987b, Kissling et al. 2007, Palacio et al. 2016). Animais de grande porte, por exemplo, são insubstituíveis para a dispersão de grandes sementes (Donatti et al. 2011, Donoso et al. 2017) e frugívoros obrigatórios diferem no padrão de forrageio em comparação com os animais que consomem frutos esporadicamente (Schleuning et al. 2011).

Uma forma de avaliar a importância das espécies para a manutenção de interações ecológicas é por meio da abordagem de redes complexas, que tem sido amplamente utilizada em estudos de interação planta-dispersor (Silva et al. 2007, Carlo and Yang 2011, Hagen et al. 2012b). Estudar as redes de interação entre plantas e seus dispersores de sementes e polinizadores é importante por auxiliar no entendimento de como as comunidades ecológicas estão estruturadas (Lewinsohn et al. 2006), possibilitando inferências acerca da persistência dessas comunidades frente à extinção de espécies (Bascompte 2009). O padrão de aninhamento e a presença de espécies que interagem com um grande número de parceiros (espécies generalistas) confere maior resistência às redes de dispersão de sementes (Bascompte et al. 2003, Fortuna and Bascompte 2006; mas ver Staniczenko et al. 2013). Entretanto, a estrutura aninhada das redes mutualísticas apresenta alta sensibilidade à perda de espécies que realizam maior número de interações (Solé and Montoya 2001b, Burgos et al. 2007). A redução de habitat ocasiona perda não-aleatória de interações entre plantas e seus polinizadores,

levando à maior vulnerabilidade deste processo ecológico (Aizen et al. 2012). Apesar da polinização constituir um mutualismo mais especializado do que a dispersão de sementes (Blüthgen et al. 2007), a perda de determinadas espécies pode resultar em mudanças estruturais importantes também nas redes planta-dispersor (Donatti et al. 2011).

Ainda assim, trabalhos empíricos em grande escala, que possibilitem avaliar o impacto de distúrbios antropogênicos sobre a estrutura de redes mutualísticas ainda constituem um desafio na abordagem de redes complexas (McConkey *et al.* 2012). A ausência de estudos com esta abordagem pode estar associada à grande dificuldade na obtenção de dados da interação em campo (Moran e Caterrall 2010), especialmente em grande escala. Uma ferramenta que tem sido útil na ausência desses dados é a utilização de algoritmos que permitam a simulação de redes de interação baseada em algumas regras de montagem de comunidades (Fath et al. 2007). Inicialmente, estudos com modelos de *food webs* obtiveram êxito em prever algumas métricas da rede real utilizando apenas dois parâmetros empíricos, número de espécies e conectância (Williams & Martinez 2000). Posteriormente, começou-se a incorporar traços morfológicos das espécies como tamanho corporal e a abundância na construção dos modelos. Apesar de alguns estudos apontarem que a teoria neutra e modelos nulos baseados apenas na abundância e frequência de interações das espécies são capazes de reproduzir o padrão observado das interações (Vázquez 2005, Burns 2006), o acoplamento de traços morfológicos entre espécies interagindo tem sido apontado como um importante fator na estruturação de interações em redes mutualísticas (González-Castro et al. 2015, Bastazini et al. 2017). Estudos de simulações de redes de polinização utilizaram dois descritores dos polinizadores e flores, largura e comprimento do bico ou probóscide e largura e comprimento do tubo polínico (Stang et al. 2009, Ibanez 2012, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Simulações de redes de dispersão de sementes são menos comuns e levam em consideração o diâmetro do fruto e a largura da abertura do bico das aves (Burns 2013). O uso desta ferramenta ainda constitui um desafio porque muitas das simulações falham em prever a estrutura da rede observada (Vizentin-Bugoni et al. 2014; mas ver Olito and Fox 2015). Entretanto, a regra de limiares morfológicos e a abundância são considerados bons preditores de interações par-a-par em redes de polinização (Stang et al. 2006) e redes de dispersão de sementes (Burns 2013).

Neste trabalho foi utilizado um banco de dados de árvores com frutos ornitocóricos e aves frugívoras de 20 fragmentos florestais da Mata Atlântica do sul da

Bahia, inseridos em paisagens que variaram entre 2,5 e 93% de cobertura florestal remanescente. Utilizando a regra de acoplamento entre o diâmetro dos frutos e a largura do bico das aves e a abundância das espécies, foram simuladas redes de dispersão de sementes para cada um dos fragmentos. Especificamente, este estudo avaliou o efeito da quantidade de floresta na paisagem sobre: 1) a riqueza e abundância de árvores com frutos ornitócoricos e aves frugívoras; 2) a riqueza e abundância de aves frugívoras ocasionais e predominantemente frugívoras; 3) o tamanho do fruto e a largura da abertura do bico das aves; 4) o número de espécies, número de interações, aninhamento e robustez das redes simuladas. Espera-se que em fragmentos inseridos em paisagens com menor quantidade de floresta seja observada menor riqueza e abundância de plantas, assim como de aves predominantemente frugívoras. Entretanto, como aves generalistas de habitat, incluindo muitas espécies de frugívoros ocasionais, são beneficiadas em áreas perturbadas (Morante Filho et al. 2015), é possível que, por esta compensação numérica, não seja observada relação entre riqueza e abundância de aves e cobertura florestal quando todas as aves sejam observadas em conjunto. Também é esperado que os frutos e os bicos das aves apresentem tamanhos menores - considerando que o tamanho do bico é fortemente correlacionado com tamanho corporal (Pigot et al. 2016) – em paisagens mais desmatadas. Em relação à estrutura das redes de dispersão simuladas, espera-se que em paisagens desflorestadas as redes apresentem menor número de interações e menor aninhamento e robustez, em decorrência da redução de frugívoros obrigatórios e de aves com bicos grandes, importantes estruturadores dessas redes.

MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido em 20 fragmentos florestais localizados na Mata Atlântica do sul da Bahia, especificamente nos municípios de Una e Canavieiras (sul da Bahia) e Belmonte e Mascote (extremo Sul da Bahia). Esta região apresenta elevada diversidade biológica e grau de endemismo, e destaca-se por ter recorde de riqueza de espécies de árvores (Martini et al. 2007), sendo aproximadamente 25% endêmicas (Thomas et al. 1998). A região é composta por um mosaico ambiental, onde estão presentes fragmentos florestais em diferentes estágios sucessionais, embebidos em uma matriz composta por plantações de cacau (*Theobroma cacao*) sombreadas por árvores

nativas, conhecidas localmente como cabruças, além de seringais (*Hevea brasiliensis*), pastagens de gado e plantações de eucalipto (*Eucalyptus* sp).

Desenho amostral

A região de estudo foi mapeada através de imagens de satélites de alta resolução (RapidEye 2009-2010, World View e QuickBird 2009-2011), possibilitando a definição dos tipos de uso de solo. Baseado no mapeamento foram identificados 58 fragmentos florestais, ao redor dos quais a quantificação da porcentagem de cobertura florestal foi realizada dentro de buffers de 500 m a 5000 m, sendo toda a área contida no buffer considerada a paisagem no entorno do fragmento. Foram considerados na quantificação apenas os fragmentos florestais nativos, excluindo-se as plantações como as cabruças, por exemplo. Para este estudo, foram selecionados 20 fragmentos com porcentagens de cobertura que variaram entre 2,5% e 93%, em buffer com raio de 1000 m (Figura 1). Esta escala foi utilizada porque foi a que melhor explicou os padrões de riqueza e abundância de árvores (Rocha-Santos et al. 2017), e também por ser uma boa preditora da diversidade de aves (Morante-Filho et al. 2016).

Neste estudo, foi utilizada uma abordagem em que a amostragem é realizada em um fragmento florestal, mas a variável explicativa é a quantidade de floresta no entorno do fragmento (*sensu* Fahrig 2013). Neste sentido, a redução da cobertura florestal em escala de paisagem é aqui considerada como uma medida de perda de floresta, sendo considerada um proxy de perda de habitat.

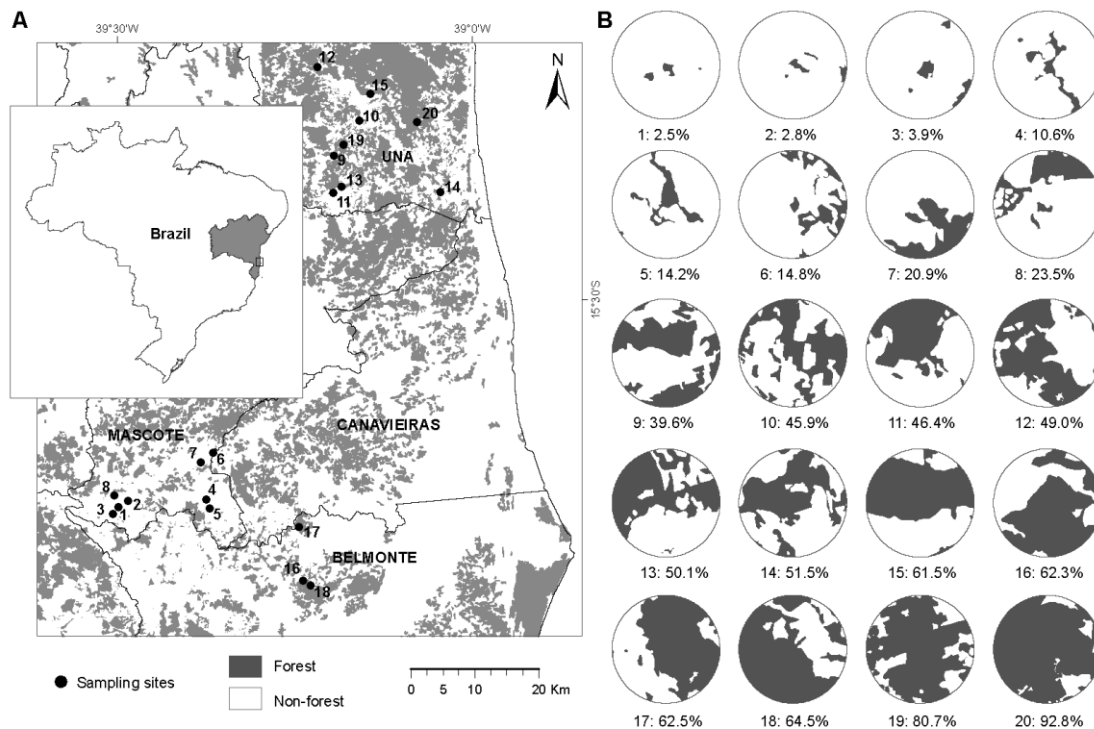


Figura 1. Mapa da área de estudo mostrando os 20 fragmentos florestais amostrados (pontos pretos) na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil (A). Em detalhe, o percentual de cobertura florestal em um raio de 1000 m em torno de cada fragmento amostrado (B) (Pessoa et al. 2017a).

Base de dados utilizada

Os dados das comunidades de árvores e aves utilizados neste estudo constituem parte da base de dados da Rede de Pesquisa em Funcionamento Ecológico de Paisagens Florestais Antrópicas (Rede SISBIOTA – Funcionalidade) e foram publicados em artigos prévios que avaliaram o efeito da cobertura florestal sobre a riqueza e abundância, estrutura da floresta, diversidade funcional e filogenética (Morante-Filho et al. 2015, 2017, Rocha-Santos et al. 2016, Pessoa et al. 2017a, b).

Comunidade de árvores

A comunidade arbórea foi amostrada em cinco parcelas de 25x4 metros, mantendo uma distância mínima de 50 metros entre elas. Dentro de cada parcela, todos os indivíduos com $DAP \geq 5\text{cm}$ foram amostrados e a fenologia reprodutiva foi

observada mensalmente ao longo de um ano (Pessoa et al. 2017). Sempre que possível, foi mantida uma distância de 30 m da borda para a montagem das parcelas.

Para este estudo, as espécies de sub-bosque florestal foram excluídas, e apenas as espécies arbóreas que produzem frutos com síndrome de dispersão ornitocórica foram mantidas. Desta forma, foram excluídas, por exemplo, a família Sapotaceae (dispersas principalmente por primatas). Além disso, foram incluídas todas as espécies que possuíam pelo menos um registro de consumo por aves no banco de dados de redes de frugivoria da Mata Atlântica (Bello et al. 2017). Após a seleção das espécies utilizadas neste estudo, foram obtidas informações acerca do tamanho dos frutos e os frutos foram classificados quanto à deiscência (deiscente e indeiscente). Para as espécies que não frutificaram durante o período de amostragem, as informações foram obtidas a partir da literatura (137 espécies – 70% do total). Para os frutos indeiscentes, foi utilizada a medida do diâmetro dos frutos e para os frutos deiscentes, a medida utilizada foi o diâmetro das sementes. Para os frutos que possuem polpa carnosa e sementes minúsculas (p.ex. *Henriettea succosa*), que permitem o consumo por qualquer espécie de ave independentemente do tamanho do bico, foram atribuído valores de tamanho de fruto de 1 mm. Como nem todas as espécies frutificaram durante o período de coleta de dados (Pessoa et al. 2017), foram utilizadas a riqueza e a abundância de todas as espécies de plantas ornitocóricas, independentemente de terem ou não frutificado durante o estudo.

Comunidade de aves

Os dados da comunidade de aves foram obtidos utilizando-se quatro pontos de amostragem separados por uma distância mínima de 150 m, com 50 m de raio. Os pontos foram estabelecidos a uma distância mínima de 100 m da borda e a amostragem foi realizada durante 15 min em cada ponto, sempre durante o período de maior atividade das aves (06:00-09:00 e 15:00-17:00 h), através de registros visuais e auditivos (Morante-Filho et al. 2015).

Considerando que o foco deste estudo é a frugivoria, foram selecionadas apenas as espécies de aves que são potenciais consumidoras de frutos. Para validar este critério, foi utilizada a base de dados de interações entre plantas e frugívoros da Mata Atlântica (Bello et al. 2017) e foram selecionadas apenas as espécies de aves que tiveram pelo menos um registro de consumo de frutos neste banco de dados. Uma vez que os psitacídeos são conhecidos predadores de sementes, este grupo não foi inserido em

nossas análises. Para todas as espécies foram levantadas informações sobre a largura da abertura do bico (tamanho do bico). Essas informações foram obtidas a partir de dados de literatura e quando isso não foi possível foram realizadas medições em espécimes depositadas no acervo do Museu de Tring, no Reino Unido. Foi utilizada a classificação de grau de frugivoria de Kissling et al. (2009), que considera como frugívoras obrigatórias as aves que utilizam frutos como principal item de sua dieta e não consomem mais do que três dentre nove itens estabelecidos previamente (frutos, peixes, néctar, vertebrados, invertebrados terrestres, invertebrados aquáticos, material vegetal, carniça e sementes). As demais aves presentes no banco de dados que não se enquadraram nesta categoria foram denominadas neste estudo como frugívoros ocasionais.

Redes de interação frugívoros-planta

Modelo de acoplamento morfológico (Modelo morfológico)

As redes de interação entre frugívoros e plantas foram construídas a partir de modelagem de redes, utilizando o número de espécies de aves e plantas presentes em cada fragmento. A principal regra dessa modelagem é o acoplamento morfológico, ou seja, se o tamanho do bico da ave j é maior do que o diâmetro do fruto (ou da semente, em caso de frutos deiscentes) da planta i , a interação ocorre, $M_{ij} = 1$ na matriz de interação baseada na morfologia (M), caso contrário, $M_{ij} = 0$. Espécies de plantas que apresentam frutos maiores do que a dimensão do maior bico são excluídas da rede. Da mesma forma, aves com tamanho do bico menor do que o menor dos frutos presentes nas redes também são excluídas. Dessa forma, o tamanho da matriz M , que corresponde à soma do número de espécies de plantas e aves, pode ser menor do que o número de espécies de plantas e aves observadas em campo. Tendo como base a matriz M , foram realizadas 1000 simulações em que, desde que respeitada a regra morfológica, as espécies interagem aleatoriamente e em cada iteração todas as espécies devem realizar pelo menos uma interação. A conectância ($C = I/AP$, em que I é número de interações, A e P correspondem número de aves e plantas, respectivamente) das redes simuladas foi mantida constante, com o objetivo de evitar superestimativa desta métrica, tornando assim as redes simuladas mais próximas de redes observadas. Desta forma, foi utilizado um valor de conectância médio encontrado para redes de frugivoria por aves apresentadas em Bello et al. (2017), sendo utilizadas apenas os estudos em que o

método de estudo foi no nível da rede (“*Study method – Network study*”, $C = 0.23 \pm 0.07$; média \pm DP; intervalo = 0.08 – 0.37; 20 redes).

Modelo morfológico ponderado pela abundância (Modelo morfológico ponderado)

O diferencial deste modelo em relação ao modelo morfológico é a utilização de uma matriz de probabilidade de interação. Esta matriz é calculada pela divisão da abundância da planta i pela soma das abundâncias de todas as plantas que morfológicamente podem interagir com a ave j , multiplicada pelo quociente da divisão da abundância da ave j pela soma das abundâncias de todas as aves que morfológicamente podem interagir com a planta i . Neste modelo, são mantidas exatamente as mesmas regras do modelo morfológico citadas acima, entretanto, durante as aleatorizações são priorizadas as interações entre as espécies mais abundantes. Este modelo é uma adaptação do modelo *Abundance-based approach* sensu Stang et al. (2009).

Análises das redes

O modelo morfológico foi testado previamente utilizando seis redes de dispersão de sementes da Mata Atlântica disponíveis no banco de dados de Bello et al. (2017). Devido à ausência de dados de abundância das espécies, não foi possível testar o modelo morfológico ponderado pela abundância. Detalhes acerca dos dois modelos e os resultados do teste em redes reais podem ser encontrados no material suplementar (Material suplementar S1 e S2). A partir das redes geradas pelo modelo morfológico para cada área, foram construídas sub-redes contendo apenas os frugívoros obrigatórios e outras contendo apenas os frugívoros ocasionais. Dessa forma, as análises descritas abaixo foram realizadas três vezes, uma para cada composição de aves (todas as aves, apenas obrigatórios e apenas ocasionais).

Utilizando as 1000 matrizes geradas a partir de cada modelo para cada um dos 20 fragmentos, foi calculado o número de interações, o aninhamento e a robustez. O grau de aninhamento das redes foi calculado através da métrica NODF (*Nestedness Overlap and Decreasing Fills* - Almeida-Neto et al. 2008), utilizando a função *nestednodf* do pacote *vegan* no R (Oksanen et al. 2016). A robustez foi calculada utilizando o método proposto por Memmott et al. (2004) e adaptado por Burgos et al.

(2007), através da função *robustness* no pacote *bipartite* (Dormann et al. 2008). Este método consiste na remoção cumulativa de espécies de um lado da rede e consequente co-extinção das espécies do outro lado da rede quando todos os seus parceiros são removidos. Após a remoção de todas as espécies de um lado da rede, é então calculada numericamente a integral da curva formada pela relação extinção – co-extinção. A integral desta curva é, geometricamente, a área sob a curva, representando a tolerância das espécies de um nível trófico à extinção de espécies do outro nível, o valor da área abaixo desta curva representa a robustez da rede, que varia de 0-1, de forma que quanto mais próximo de 1, maior é a robustez da rede. Como o objetivo desta análise foi avaliar a redundância de dispersores em cada área, foi utilizado o processo de remoção que é iniciado pelas espécies com maior número de interações nas redes. No entanto, não existem evidências de que este seja o mais coerente com o processo que ocorre na natureza (Kaiser-Bunbury et al. 2010b).

Análises estatísticas

Foram utilizadas regressões lineares para avaliar o efeito da quantidade de floresta na paisagem sobre as seguintes variáveis: 1) comunidade de plantas – riqueza, abundância e tamanho do fruto; 2) comunidade de aves – riqueza, abundância. Para testar se o tamanho do bico dos frugívoros ocasionais e obrigatórios difere entre si e se existe relação com a cobertura florestal foi realizada uma análise de covariância (ANCOVA). Para alcançar a normalidade dos resíduos do modelo, os valores de tamanho dos bicos foram previamente transformados em \log_{10} . Devido à forte influência do número de espécies sobre o número de interações, aninhamento e robustez das redes (Bascompte et al. 2003a, Dormann et al. 2009), foram utilizados modelos lineares com o número de espécies e cobertura florestal como variáveis explicativas de modo a avaliar o efeito da cobertura florestal sobre os descritores das redes independentemente do tamanho das redes. Para as métricas que foram explicadas somente por uma das variáveis, foram realizadas regressões lineares com a variável significativa. E para aquelas que foram explicadas pelas duas variáveis, foram realizadas duas regressões lineares: uma entre a métrica e o tamanho da rede, e a outra utilizando os resíduos da primeira regressão com a cobertura florestal. Tornando possível conhecer o quanto a cobertura florestal *per se* explica da variação da métrica. As métricas foram comparadas entre as redes compostas por todas as aves, redes separadas por grau de frugivoria

(frugívoros obrigatórios e ocasionais). Para todas as métricas das redes foram utilizados os valores médios das 1000 matrizes geradas no processo de aleatorização.

RESULTADOS

Em todas os fragmentos florestais foram amostrados 860 indivíduos de plantas (média \pm DP = $43 \pm 10,02$, por área), pertencentes a 194 espécies (média \pm DP = $25 \pm 6,87$, por área). Em todos os fragmentos, as famílias de plantas mais representativas em número de espécies foram Myrtaceae (37 espécies), Lauraceae (18) e Rubiaceae (12), enquanto as espécies mais abundantes foram *Guapira nitida* (56 indivíduos), *Euterpe edulis* (55) e *Tapirira guianensis* (37). As aves foram representadas por 1764 indivíduos (média \pm DP = $88,2 \pm 17,65$, por área), pertencentes a 76 espécies (média \pm DP = $24,7 \pm 4,57$, por área), dos quais 801 indivíduos (média \pm DP = $40,05 \pm 16,47$ por área) foram classificados como frugívoros obrigatórios e pertencem a 32 espécies (média \pm DP = $9,85 \pm 3,53$ por área). Dentre a composição total de aves, as famílias com maior número de espécies foram Tyrannidae (20 espécies), Thraupidae (18) e Columbidae (6) e dentre os frugívoros obrigatórios, as famílias que se destacaram em número de espécies foram Thraupidae (9), Fringillidae (4) e Pipridae (4). Considerando todas as espécies de aves, as mais abundantes foram *Cacicus cela* (144 indivíduos), *Thraupis palmarum* (136) e *Pitangus sulphuratus* (125) e dentre os frugívoros obrigatórios foram *Cacicus cela* (144 indivíduos), *Thraupis palmarum* (136) e *Manacus manacus* (98).

Tanto a riqueza quanto a abundância de árvores foram reduzidas com a diminuição da cobertura florestal ($R^2_{ajus} = 0,31$, $p = 0,006$; $R^2_{ajus} = 0,17$, $p = 0,04$, riqueza e abundância, respectivamente; Figura 2a e b) e os fragmentos inseridos em paisagens mais desmatadas apresentaram frutos menores ($R^2_{ajus} = 0,17$, $p = 0,04$; Figura 2c). Em relação às aves, não foi observada diferença significativa na riqueza total ao longo do gradiente de cobertura florestal ($R^2_{ajus} = 0$; $p = 0,83$; Figura 3a), mas a riqueza dos frugívoros obrigatórios aumentou e a dos ocasionais diminuiu com o aumento da cobertura florestal ($R^2_{ajus} = 0,34$, $p = 0,004$ e $R^2_{ajus} = 0,28$, $p = 0,01$, respectivamente; Figura 3b). Por outro lado, a abundância total de aves e de frugívoros ocasionais foram negativamente relacionadas com a quantidade de floresta na paisagem ($R^2_{ajus} = 0,17$, $p = 0,006$ e $R^2_{ajus} = 0,54$, $p < 0,001$, respectivamente; Figuras 3c e 3d), mas a abundância dos frugívoros obrigatórios não foi afetada pela redução de floresta na paisagem (R^2_{ajus}

= 0,08, $p = 0,11$). O tamanho médio do bico dos frugívoros ocasionais e obrigatórios não diferiu entre si e não foram relacionados com cobertura florestal (cobertura florestal – $F = 0,11$; $p = 0,74$: dieta – $F = 0,5$; $p = 0,48$: interação – $F = 3,69$; $p = 0,06$). Porém, ressalta-se que apenas os frugívoros obrigatórios apresentaram tamanho de bico superior a 19 mm (5,58 – 18,73 mm e 4,74 – 31 mm, variação do tamanho do bico dos ocasionais e obrigatórios, respectivamente; Figura 4).

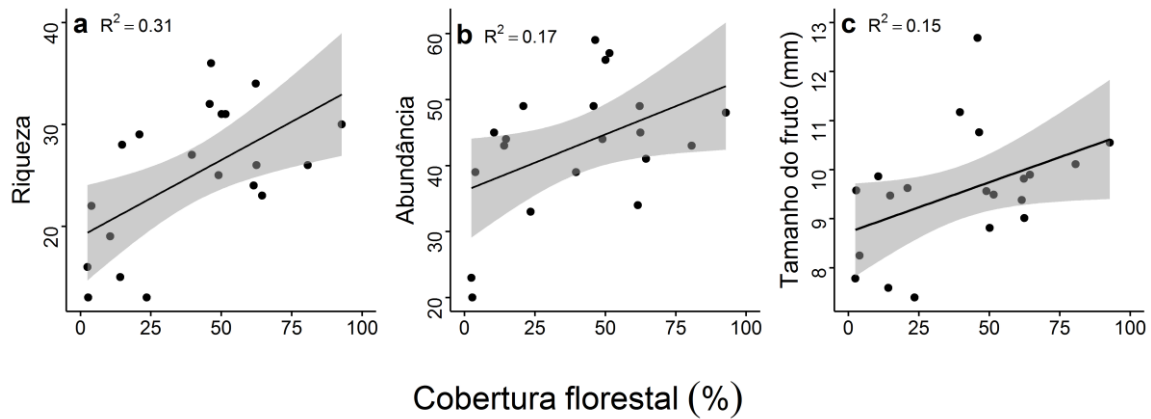


Figura 2. Padrões de abundância (a), riqueza (b) e tamanho médio dos frutos (c) das plantas produtoras de frutos ornitocóricos nos 20 fragmentos amostrados.

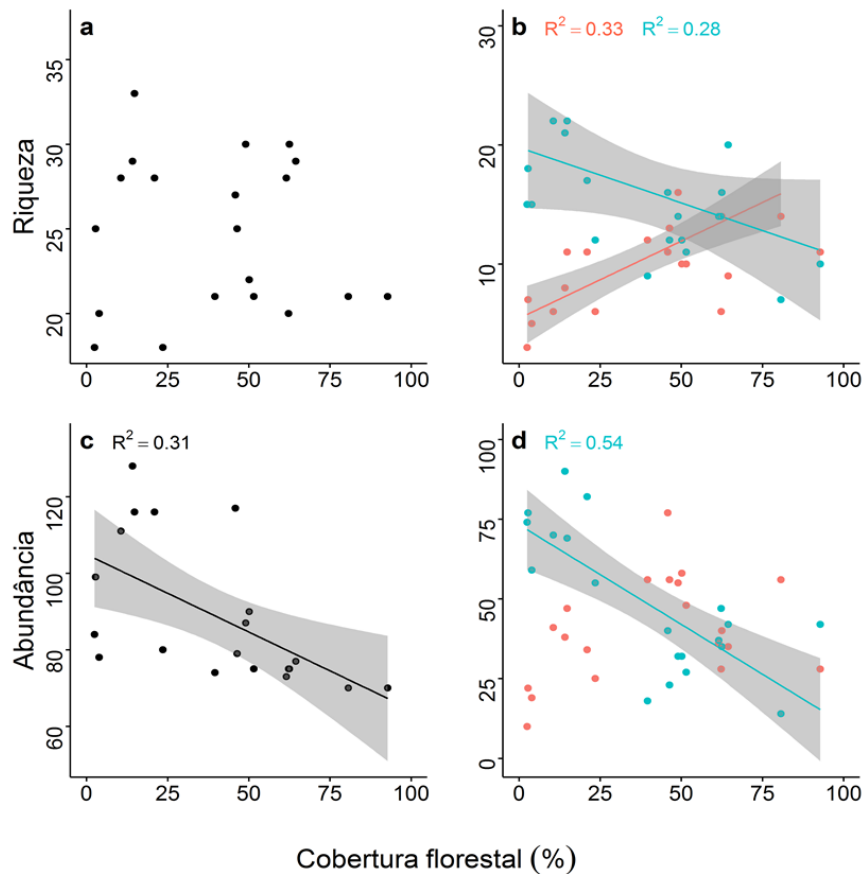


Figura 3. Relações entre cobertura florestal e riqueza e abundância total de aves (a, c) e separado por grau de frugivoria (b, d) nos 20 fragmentos avaliados. Os círculos e linhas azuis representam os frugívoros ocasionais e os círculos e linhas vermelhas os frugívoros obrigatórios.

Dos 20 fragmentos avaliados, três apresentaram a média dos frutos maior do que a média dos bicos (10.58%, 45.87% e 46.4%). Considerando a composição total de aves, oito dos 12 fragmentos que possuem cobertura florestal abaixo de 50%, apresentaram espécies com tamanho do fruto maior do que o maior tamanho de bico encontrado. Devido à ausência de aves com tamanho de bico compatível com o tamanho dos frutos, 16 espécies de plantas foram excluídas das redes compostas por todas as aves. Nas redes compostas apenas por frugívoros ocasionais, 41 espécies de plantas foram excluídas e 30 espécies nas redes compostas apenas pelos frugívoros obrigatórios (Figura 5a e b, respectivamente). Não foi registrada nenhuma espécie de ave com bico menor do que o menor fruto de cada fragmento.

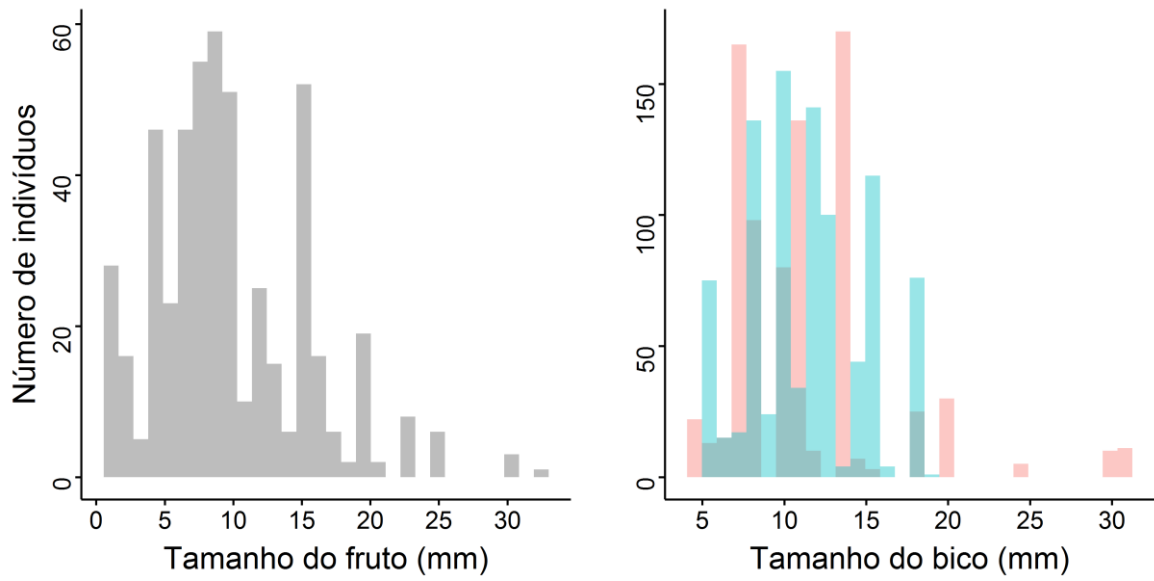


Figura 4. Distribuição do tamanho dos frutos e do tamanho do bico das aves frugívoras ocasionais (barras azuis) e frugívoras obrigatórias (barras vermelhas).

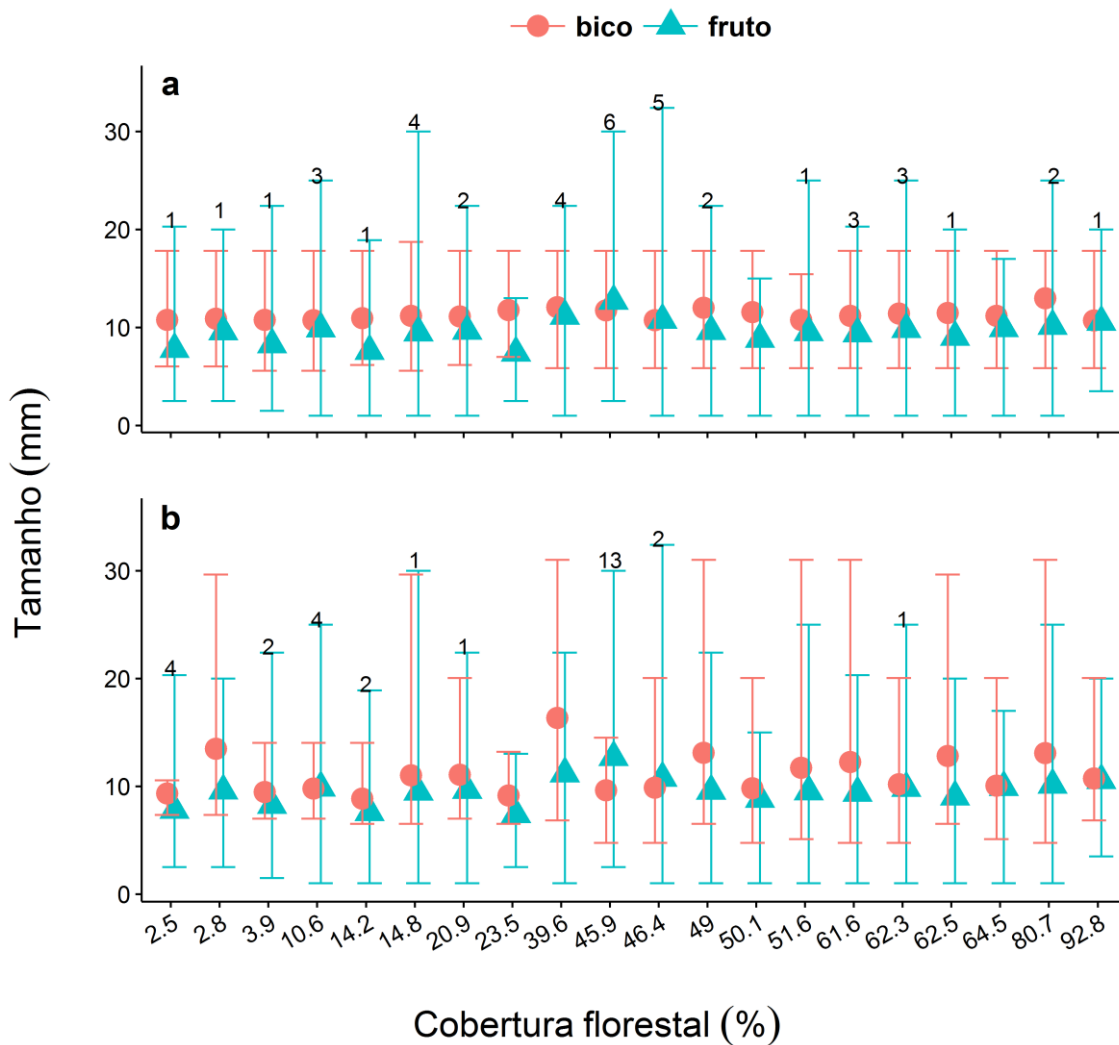


Figura 5. Comparação entre tamanho do bico das aves (círculos vermelhos) e tamanho dos frutos (triângulos azuis) nos 20 fragmentos. O gráfico “a” corresponde aos frugívoros ocasionais e o “b” aos frugívoros obrigatórios. Os valores acima das barras representam o número de espécies de plantas que possuem tamanho de fruto maior do que o valor máximo de tamanho de bico.

O tamanho da rede foi positivamente relacionado com a porcentagem de floresta na paisagem nas redes compostas por todos os frugívoros e pelos frugívoros obrigatórios (todas as aves $R^2_{ajus} = 0,16$, $p = 0,04$; frugívoros obrigatórios $R^2_{ajus} = 0,43$, $p = 0,001$, Figura 6a e b, respectivamente), enquanto o tamanho das redes apenas com os frugívoros ocasionais não variou significativamente no gradiente de cobertura florestal ($R^2_{ajus} = 0,06$, $p = 0,15$; Figura 6b). Não houve diferença nos valores das métricas calculadas a partir dos dois métodos de construção das redes utilizando como critério de interação apenas a morfologia ou a combinação da morfologia e abundância

(exceto para a robustez com a composição total de aves; Material suplementar S3). Desta forma, os resultados apresentados aqui foram obtidos a partir do modelo morfológico. Em decorrência do critério relacionado à conectância, ou seja, em 1000 redes geradas a conectância não poderia ultrapassar 0.23 e todas as plantas e aves, obrigatoriamente, deveriam realizar pelo menos uma interação em cada rede durante as aleatorizações, não foi possível gerar redes compostas apenas por frugívoros obrigatórios em três fragmentos (2,5, 3.9 e 23.5% de cobertura florestal). Isto ocorreu devido ao baixo número de frugívoros obrigatórios além do pequeno tamanho do bico das aves que ocorreram nestes fragmentos. Então, foi atribuído valor zero para todas as métricas das redes compostas apenas pelos frugívoros obrigatórios nessas áreas.

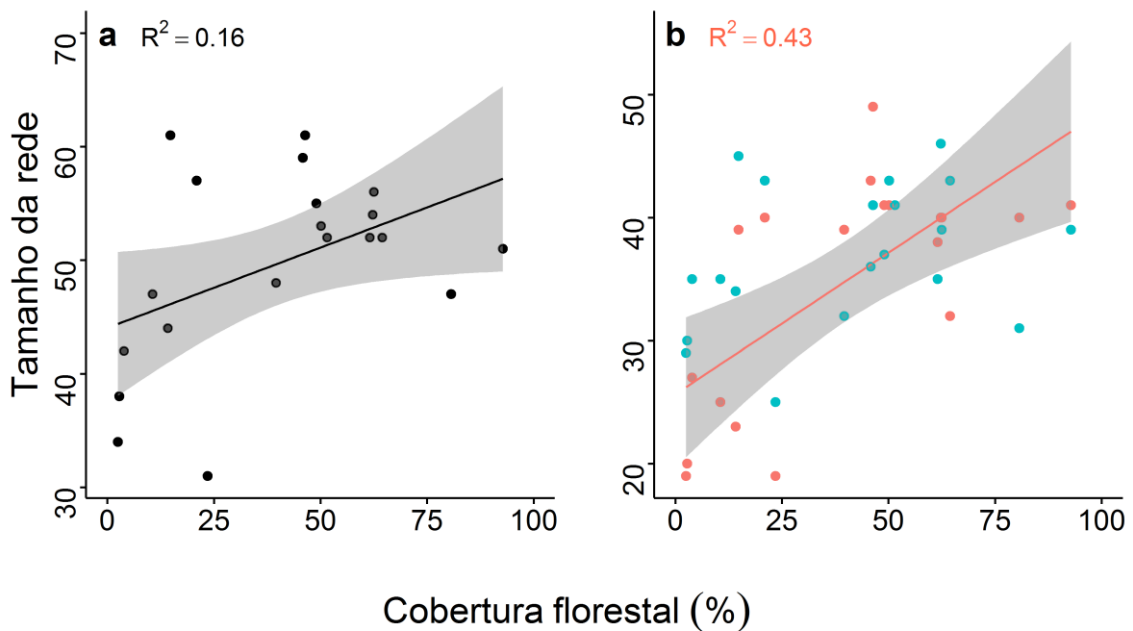


Figura 6. Tamanho das redes (número de plantas + número de animais) em relação à porcentagem de cobertura florestal em escala de paisagem em redes compostas por todas as aves (a) e separado por grau de frugivoria (b) nos 20 fragmentos avaliados. Os círculos e linhas azuis representam os frugívoros ocasionais e os círculos e linhas vermelhas os frugívoros obrigatórios.

Nos 20 fragmentos foram estimadas 2734 interações (média \pm DP = $136,7 \pm 43,63$; min – max = 53 – 204, por área) nas redes compostas por todas as aves e 1068 (média \pm DP = $53,4 \pm 32,37$; min – max = 0 – 101, por área) e 1617 (média \pm DP = $80,8 \pm 29,2$; min – max = 27 – 141, por área) interações nas redes compostas pelos

frugívoros obrigatórios e ocasionais, respectivamente. Para as redes compostas por todos os frugívoros, o aninhamento variou entre 36,3 e 56 (média \pm DP = $44,7 \pm 5,7$), e nas redes separadas por grau de frugivoria o aninhamento variou entre 0 e 67 (média \pm DP = $37,6 \pm 19$) para os frugívoros obrigatórios e 36,1 e 64,2 (média \pm DP = $47 \pm 6,5$) para os frugívoros ocasionais. A robustez média das redes completas foi $0,45 \pm 0,06$ (intervalo: 0,36 – 0,61), nas redes compostas apenas por frugívoros obrigatórios foi $0,29 \pm 0,16$ (intervalo: 0 – 0,49) e nas redes apenas com os frugívoros ocasionais a robustez variou entre 0,27 e 0,42 (média \pm DP = $0,35 \pm 0,04$).

O número de interações das redes em todas as composições de aves foi explicado pelo tamanho das redes (Tabela 1; Figura 7a e b). Nas redes compostas por todas as aves e nas redes contendo apenas os frugívoros ocasionais, tanto a cobertura florestal quanto o tamanho da rede não tiveram efeito sobre o aninhamento, enquanto nas redes compostas apenas por frugívoros obrigatórios a relação foi significativamente positiva com o tamanho da rede (Tabela 1; Figura 7c e d). O tamanho da rede foi positivamente relacionado com a robustez tanto nas redes contendo todos os frugívoros quanto na rede dos frugívoros obrigatórios, mas não foi observada relação do tamanho da rede com a robustez nas redes dos frugívoros ocasionais (Tabela 1; Figura 7e e f). Finalmente, o número de interações e a robustez das redes compostas apenas pelos frugívoros ocasionais foram relacionados com cobertura florestal (Tabela 1; Figura 8a e b).

Tabela 1. Relações entre os descritores das redes e cobertura florestal e tamanho das redes compostas por todas as aves, das redes compostas apenas por frugívoros obrigatórios e apenas frugívoros ocasionais. Os valores em negrito indicam relações significativas.

	Cobertura florestal		Tamanho da rede	
	F	p	F	p
Todas as aves				
Número de interações	0,68	0,42	1507	< 0,001

Aninhamento	2,5	0,13	1,12	0,3
Robustez	2,52	0,13	4,41	0,05
Frugívoros obrigatórios				
Número de interações	0,92	0,35	78,86	< 0,001
Aninhamento	1,72	0,21	23,6	< 0,001
Robustez	3	0,1	16,5	< 0,001
Frugívoros ocasionais				
Número de interações	6,64	0,02	51,9	< 0,001
Aninhamento	0,47	0,5	0,53	0,47
Robustez	7,23	0,02	1,26	0,28

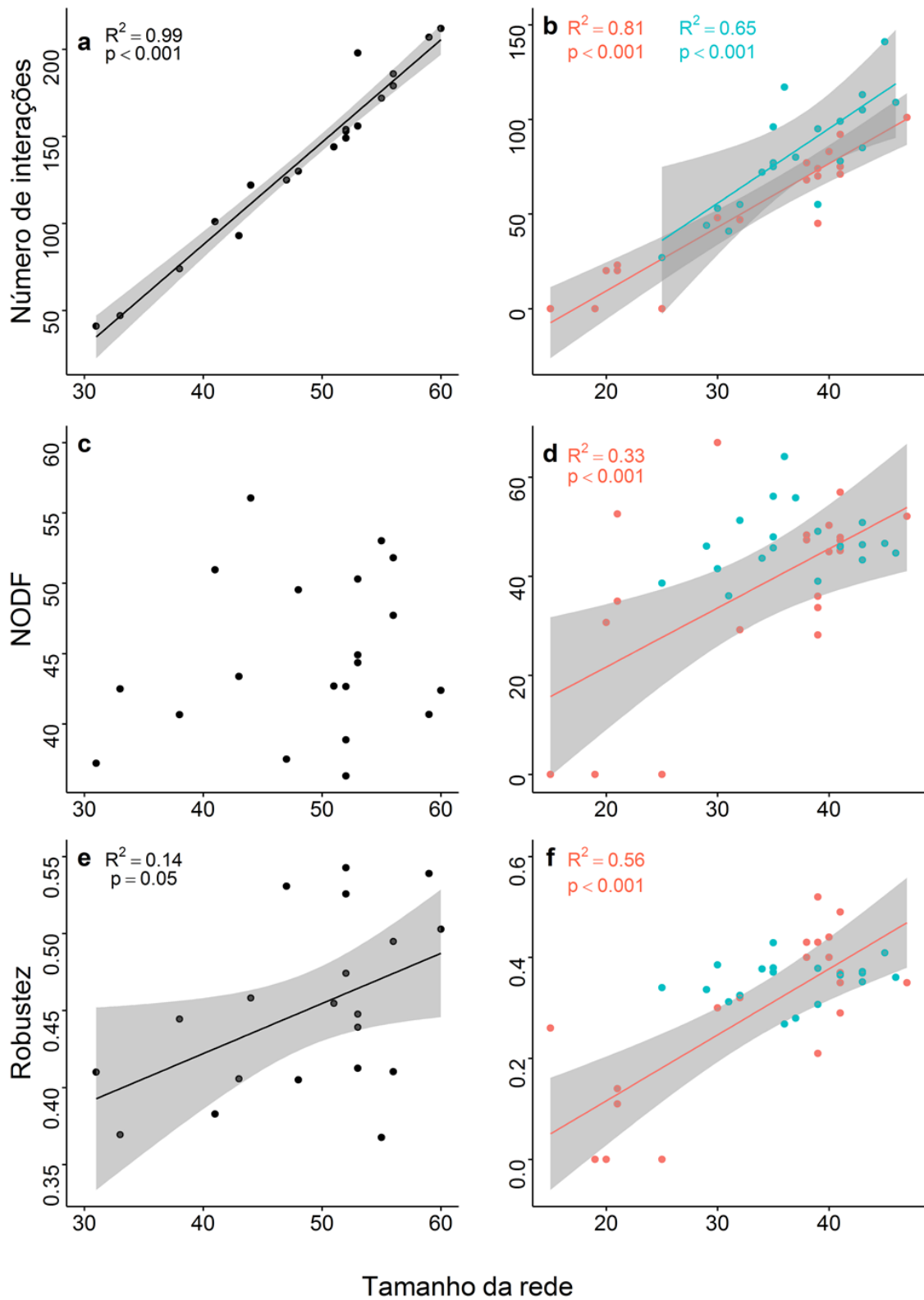


Figura 7. Relações entre os descritores e tamanho das redes compostas por todas as aves (a, c, e) e separado por grau de frugivoria (b, d, f) nos 20 fragmentos avaliados. Os

círculos e linhas azuis representam os frugívoros ocasionais e os círculos e linhas vermelhas os frugívoros obrigatórios.

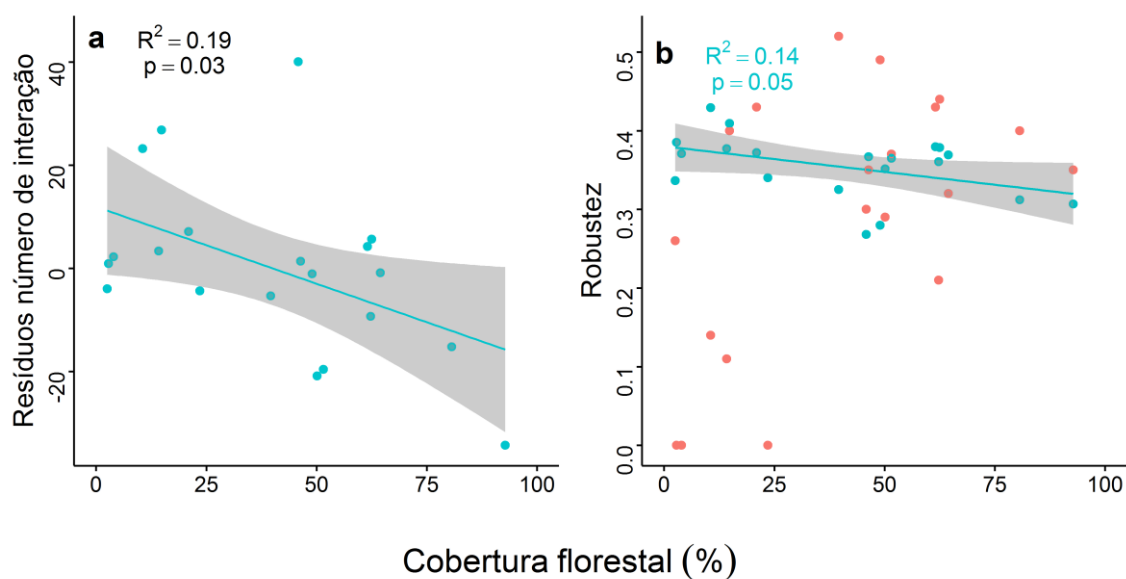


Figura 8. Relação entre cobertura florestal e os resíduos do modelo de regressão linear entre número de interação e tamanho das redes compostas por frugívoros ocasionais (a) e a robustez das redes separadas por grau de frugivoria (b) nos 20 fragmentos avaliados. Os círculos e linhas azuis representam os frugívoros ocasionais e os círculos e linhas vermelhas os frugívoros obrigatórios.

DISCUSSÃO

Os resultados apresentados neste estudo apontam para os efeitos deletérios da redução da cobertura florestal sobre a riqueza de árvores e aves frugívoras obrigatórias, e o consequente efeito da perda dessas espécies sobre as redes de interação frugívoros-planta. As principais mudanças relacionadas à estrutura das redes de interação foram mediadas pela redução no número de espécies, configurando assim um efeito indireto da perda de cobertura florestal na paisagem. Além disso, destaca-se a perda preferencial de grupos funcionais de plantas com sementes grandes em fragmentos inseridos em paisagens com menor quantidade de floresta e o papel insubstituível dos frugívoros obrigatórios na dispersão dessas espécies de plantas. Estudos prévios utilizaram modelagem a partir de restrições morfológicas entre plantas e seus parceiros mutualísticos (Stang et al. 2009, Burns 2013, Vizentin-Bugoni et al. 2014), porém este é

o primeiro estudo a aplicar esta abordagem num contexto de ecologia de paisagem. Mesmo com as limitações da abordagem utilizada, os resultados aqui apresentados demonstram que simulações baseadas nos traços morfológicos das espécies podem constituir uma ferramenta bastante útil para avaliar a manutenção das interações ecológicas em paisagens modificadas pelo homem.

Corroborando a previsão deste estudo, riqueza e abundância de árvores ornitocóricas diminuíram com a redução da cobertura florestal na paisagem. Da mesma forma, outros estudos apontaram para uma diminuição na riqueza e/ou abundância total de espécies de plantas em paisagens com menor cobertura florestal (Montoya et al. 2008, Rocha-Santos et al. 2017). Similarmente, a riqueza de importantes famílias de plantas apresentou respostas negativas a redução da quantidade de floresta na paisagem quando avaliadas individualmente (Rigueira et al. 2013, Lima and Mariano-Neto 2014, Andrade et al. 2015). Em paisagens bastante desmatadas a comunidade de plantas é negativamente impactada tanto por fatores abióticos relacionados principalmente aos efeitos de borda, como aumento da velocidade dos ventos e da incidência luminosa, quanto por fatores bióticos, envolvendo as interações com a fauna (Saunders et al. 1991, Hobbs and Yates 2003, Laurance et al. 2006, Hagen et al. 2012a). Os impactos relacionados às interações ecológicas podem decorrer tanto pelo aumento da frequência de interações antagonísticas como a predação de sementes e herbivoria (Soares et al. 2015, Dodonov et al. 2016), que prejudicam as plantas, quanto pela perda de parceiros mutualísticos como polinizadores e dispersores de sementes, com prejuízo para ambos os grupos taxonômicos (Jauker et al. 2013, Auffret et al. 2017).

Contrariamente, a riqueza total de aves não foi relacionada com a cobertura florestal, mas fragmentos com menos floresta na paisagem abrigaram maior abundância dessas espécies. No entanto, para a riqueza de espécies, foi observado um efeito compensatório onde, por um lado, a riqueza dos frugívoros obrigatórios foi negativamente afetada pela perda de floresta na paisagem, enquanto os frugívoros ocasionais foram beneficiados. Diferentes grupos funcionais respondem de maneira diferente e até contrastante a alterações na configuração do habitat (Martensen et al. 2008b). Um padrão recorrente em estudos de comunidade de aves é que, em ambientes muito perturbados, a guilda de especialistas de habitat sofre drástica perda de espécies enquanto que as aves generalistas de habitat podem ser favorecidas (Andren 1994, Morante-Filho et al. 2015). Além disso, estudos prévios nas mesmas paisagens avaliadas por este estudo, encontraram que fragmentos inseridos em paisagens com

menor cobertura florestal apresentaram uma redução na biomassa de frutos produzidos bem como uma menor riqueza de árvores com frutos de alto valor energético (Pessoa et al. 2017a, b), que são preferidos pela maioria dos frugívoros (Cazetta et al. 2008), enquanto que aves onívoras geralmente conseguem explorar e obter recursos em ambientes antropizados (McKinney and Lockwood 1999). Provavelmente, a substituição de aves especialistas de habitat por espécies ruderais, e de espécies com dieta mais restrita por espécies onívoras em fragmentos inseridos em paisagens desmatadas seja um resultado direto das mudanças estruturais na paisagem e da redução da oferta e qualidade dos frutos. Estes processos poderiam resultar na uniformidade na riqueza de espécies que observamos em todos os fragmentos. Assim, a perda de espécies frugívoras obrigatórias seria compensada pelo aumento no número de espécies frugívoras ocasionais nos fragmentos inseridos em paisagens com menor cobertura florestal. Apesar da riqueza de espécies frugívoras como um todo não responder à cobertura florestal, a abundância de espécies foi maior naquelas paisagens com menor cobertura florestal. Em contextos pouco florestados, pode haver um aumento do número de indivíduos das espécies generalistas de habitat, como *Cacicus cela*, *Thraupis palmarum* e *Pitangus sulphuratus*.

Os resultados do presente trabalho demonstraram que o tamanho médio dos frutos ornitócoricos é maior nas paisagens com mais floresta. Esses resultados corroboram os estudos prévios que demonstram a susceptibilidade de plantas com frutos grandes à perda de habitat e à fragmentação (Cardoso da Silva and Tabarelli 2000, Benchimol et al. 2017). Contrariamente, não foi observado nenhum efeito da redução de floresta em escala de paisagem sobre o tamanho médio do bico das aves, mesmo com os relatados efeitos sinérgicos dos distúrbios antrópicos atuando sobre os grandes animais dispersores de sementes em paisagens altamente modificadas (Moran et al. 2004, McConkey et al. 2012). Considerando a forte correlação entre tamanho do bico e tamanho corporal (ver Moran and Catterall 2010), a redução da cobertura florestal não parece exercer uma barreira à ocorrência de espécies de grande porte, que, em decorrência da alta capacidade de dispersão, conseguem transpor ou explorar a matriz (Lees and Peres 2009), podendo favorecer a dispersão de sementes entre os habitats da paisagem. No entanto, a maioria dos fragmentos localizados em paisagens com menos de 50% de floresta (8 de 12) apresentaram espécies de plantas com frutos grandes que não poderiam ser consumidos pelas aves presentes no fragmento por incompatibilidade morfológica, principalmente espécies do gênero *Virola* e *Eugenia*. Neste estudo, foi

observado que os frugívoros obrigatórios apresentaram distribuição do tamanho do bico mais ampla do que os frugívoros ocasionais, sendo que não foi observada nenhuma ave com dieta generalista com abertura de bico acima de 20 mm. Aves que utilizam o fruto como principal componente de sua dieta apresentam tamanho de bico maior e diferentes técnicas de manuseio dos frutos quando comparadas com aquelas que consomem frutos esporadicamente (Herrera 1984).

O aumento da riqueza de plantas e de aves obrigatoriamente frugívoras em paisagens com maiores coberturas florestais ocasionou um aumento no tamanho das redes de interação. O empobrecimento de espécies nas redes em paisagens mais desflorestadas pode ter consequências para a estruturação dessas redes em longo prazo, uma vez que mesmo espécies que não interagem diretamente podem contribuir para a organização e evolução das redes mutualísticas (Guimarães Jr et al. 2011, Guimarães et al. 2017). Redes com maior número de espécies tendem a apresentar maior número de interações e maiores valores de aninhamento e robustez (Bascompte et al. 2003a, Guimarães et al. 2006), e de um modo geral, esta tendência também foi observada no presente estudo. Nas redes compostas por todas as aves e pelos frugívoros obrigatórios, os valores das métricas foram explicados quase que exclusivamente pelo tamanho das redes. Em relação às redes com todas as aves, isso pode ter sido em decorrência da ausência de resposta da riqueza total de aves à redução da cobertura florestal. E nas redes apenas com os frugívoros obrigatórios, este padrão pode ser explicado pelo fato de que em fragmentos a partir de 50% de cobertura florestal na paisagem já é observada alta riqueza de espécies, muitas destas com bico grande. Portanto, é provável que paisagens acima de 50% de cobertura florestal sejam capazes de manter a riqueza de espécies e de traços morfológicos de dispersores, que constituem importantes fatores que contribuem para a estruturação das redes (Jordano 1987b, Sebastián-González et al. 2015b). É importante destacar que os valores das métricas das redes nas paisagens abaixo de 50% de cobertura florestal podem estar enviesados porque correspondem às redes de interações já simplificadas pela prévia retirada das espécies de plantas que não dispuseram de dispersor devido à ausência de correspondência de traços. Dessa forma, considerar apenas os valores das métricas pode subestimar o efeito negativo da ausência de dispersores-chave para manutenção de plantas com sementes nessas paisagens.

Ressalta-se que o aninhamento das redes compostas por todas as aves e pelas aves frugívoras ocasionais diferiu do padrão das demais métricas das redes e não foi explicado nem pelo tamanho das redes, nem pela cobertura florestal. Especificidade de

traços entre plantas e aves dispersoras demonstra ser um importante fator no padrão de estruturação de redes de interação (Dormann et al. 2017, Bastazini et al. 2017). Devido à maior amplitude no tamanho do bico das aves obrigatoriamente frugívoras, deve existir maior complementaridade morfológica (ver Rezende et al. 2007) com o tamanho dos frutos em comparação com os frugívoros ocasionais. Então, considerando que o aumento no número de espécies nas redes contendo todos os frugívoros e somente os frugívoros ocasionais não influenciou o aninhamento, é possível que a relação positiva entre tamanho da rede e aninhamento nas redes dos frugívoros obrigatórios seja principalmente devido à maior amplitude dos bicos dos frugívoros obrigatórios, e não apenas ao número de espécies. Além disso, quando separadas por grau de frugivoria, somente nas redes dos frugívoros obrigatórios o tamanho da rede influenciou a robustez, indicando que as interações realizadas pelas espécies desta guilda exibem alta redundância (ver Mello et al. 2011). Nas redes contendo apenas os frugívoros ocasionais, provavelmente, muitas espécies de plantas com sementes grandes dependeram exclusivamente de duas espécies de aves, *Megarynchus pitangua* e *Pitangus sulphuratus* (Tyrannidae). Essas duas espécies, que ocorreram em praticamente todas as paisagens, possuem bicos grandes (> 15 mm), sendo capazes de consumir uma ampla gama de frutos da Mata Atlântica. No entanto, sabe-se que em redes de interações reais são os frugívoros obrigatórios que realizam maior número de interações e atuam como importantes conectores de componentes das redes (Mello et al. 2015). Como o modelo desenvolvido para simular as redes neste estudo não considera o grau de frugivoria na construção da matriz de probabilidade de interação, não foi possível avaliar a frequência de interação entre as espécies. Provavelmente essas aves onívoras participaram de muitas interações nas redes simuladas e desempenharam papel significativo na robustez. Porém, devido à baixa dependência por frutos, elas podem não compensar o papel dos frugívoros obrigatórios nos aspectos quantitativos e qualitativos do serviço de dispersão de sementes (Garcia and Martinez 2012, Ferger et al. 2016).

A redução no número de espécies de frugívoros ocasionais associado ao aumento de espécies de plantas e tamanho dos frutos em fragmentos de paisagens com maior cobertura florestal devem ter contribuído para a redução no número de interações e robustez nessas paisagens. O empobrecimento de espécies associado à perda de compatibilidade morfológica de traços dos parceiros nas redes de dispersão de sementes pode levar a maior dependência mútua entre parceiros e a redução da complexidade estrutural das redes, contribuindo para o aumento da vulnerabilidade frente a extinções

(Bascompte et al. 2006, González-Castro et al. 2012). Diferentes autores sugerem que a alta diversidade de espécies tem um importante papel na resiliência dos serviços ecossistêmicos frente a distúrbios naturais ou de origem antrópica (Naeem 1998, Elmqvist et al. 2003). Os resultados aqui apresentados reforçam a importância da preservação de florestas nativas para a manutenção de alta diversidade de espécies e de caracteres morfológicos de aves frugívoras, uma vez que estas variáveis desempenharam importante papel no aumento de número de interações, aninhamento e robustez das redes. Deve-se destacar também que a modelagem utilizada neste estudo prevê que a presença da espécie no fragmento implica em interação com os parceiros morfológicamente compatíveis. Entretanto, a perda de interações pode ocorrer antes mesmo da perda de espécies (Valiente-Banuet et al. 2015). Então, é possível que estudos empíricos nos fragmentos amostrados consigam detectar um efeito direto entre a redução de floresta na paisagem e o número de interações e os demais descritores das redes. Por exemplo, nas mesmas áreas de estudo, fragmentos em paisagens mais desmatadas apresentaram uma menor taxa de consumo de frutos artificiais pela avifauna, resultado influenciado pela menor abundância local de aves especialistas em florestas (Menezes et al. 2016).

As redes simuladas neste estudo previram corretamente mais de 60% das interações par-a-par das redes reais avaliadas (Tabela S2 - Material suplementar), superando estudos prévios utilizando limiares morfológicos (Ibanez 2012, Olito and Fox 2015). No entanto, os resultados apresentados neste estudo devem ser interpretados com cautela por duas razões principais. Primeiro, o modelo foi capaz de prever corretamente apenas uma métrica em uma das seis redes reais, enquanto um estudo de redes de polinização previu algumas métricas, mas falhou em prever a frequência de interações par-a-par (Olito and Fox 2015; mas ver Vizentin-Bugoni et al. 2014). Este resultado pode ser devido ao alto número de interações observadas nas redes reais que são consideradas improváveis de acordo com o limiar morfológico (em média 15%; Tabela S2 - Material suplementar). Provavelmente, estas interações ocorrem devido à estrutura de grande parte dos frutos ornitocóricos, que expõem a polpa do fruto, favorecendo o seu consumo mesmo por aves com restrições morfológicas para engolir as sementes (Vázquez et al. 2009b). Modelos de acoplamento de traços morfológicos que restringem as interações com plantas somente às aves que possuem bico maior que o fruto, pressupõe uma especialização de interação maior do que a observada na natureza nas redes de dispersão de sementes (Jordano 2000). Entretanto, as redes simuladas

utilizando estes modelos incluem somente as interações envolvendo frugívoros que conseguem engolir os frutos, ou seja, os que têm potencial para atuar como um dispersor eficiente. Segundo, na simulação das redes foi utilizada toda a assembleia de árvores ornitocóricas amostrada nos fragmentos, independente do estado reprodutivo das plantas. Estudos de redes de interação relatam um desacoplamento fenológico entre a frutificação de algumas espécies de plantas e ocorrência de algumas aves (Jordano et al. 2003, Olesen et al. 2011). O presente estudo, portanto, superestima a oferta temporal de recursos nos fragmentos, tornando o número de plantas, e, conseqüentemente, o tamanho das redes simuladas, maiores do que seriam as redes reais dos fragmentos. Por outro lado, muitos estudos empíricos de redes de dispersão de sementes não realizam amostragens por período de tempo longo o suficiente para o registro da frutificação de espécies raras e supra-anuais, que realizam poucas interações e são mais especializadas (Jordano 1987a, Yang et al. 2013). Então, avaliar toda a assembleia de plantas ornitocóricas dos fragmentos possibilita a identificação de prováveis conseqüências da perda de floresta sobre espécies de plantas que não costumam ser amostradas em redes empíricas.

Com o crescimento da taxa de desmatamento em diversas florestas ao redor do mundo (Hansen et al. 2013) e frente às expectativas de aumento da perda de biodiversidade nos próximos anos (Johnson et al. 2017), os resultados aqui apresentados demonstram que a perda não-aleatória de espécies com traços morfológicos especializados mediada pela redução de floresta reflete em importantes conseqüências para a dispersão de sementes, contribuindo para o entendimento de processos que podem atuar impedindo a regeneração natural de paisagens modificadas pelo homem. Dessa forma, reforça-se a necessidade da elaboração de estratégias voltadas para a restauração dessas paisagens (ver Farah et al. 2017), com definição de metas que tenham como elementos-chave o aumento da oferta de recursos de alta qualidade para atração dos frugívoros obrigatórios (Lamb et al. 2005). Essas práticas podem ser bem sucedidas se promoverem um *feedback* positivo na relação planta-dispersor na paisagem (Wang and Smith 2002, Amarasekare 2004), aumentando não apenas o número de espécies, mas reestabelecendo os processos ecológicos (Lindenmayer et al. 2008). Como resultado deste ciclo, espera-se aumento da cobertura florestal (ver Crouzeilles and Curran 2016) e conseqüente aumento da conectividade funcional entre os fragmentos florestais na paisagem.

REFERÊNCIAS

- Aizen, M. a. et al. 2012. Specialization and Rarity Predict Nonrandom Loss of Interactions from Mutualist Networks. - *Science* (80-.). 335: 1486–1489.
- Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. - *Oikos* 117: 1227–1239.
- Amarasekare, P. 2004. Spatial dynamics of mutualistic interactions. - *J. Anim. Ecol.* 73: 128–142.
- Andrade, E. R. et al. 2015. Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. - *For. Ecol. Manage.* 349: 73–84.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in lanscapes with different proportions of suitable habitat: A review. - *Oikos* 71: 355–366.
- Auffret, A. G. et al. 2017. Plant functional connectivity - integrating landscape structure and effective dispersal. - *J. Ecol.* in press.
- Barnes, A. D. et al. 2017. Direct and cascading impacts of tropical land-use change on multi-trophic biodiversity. - *Nat. Ecol. Evol.* in press.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. - *Front. Ecol. Environ.* 7: 429–436.
- Bascompte, J. et al. 2003a. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 9383–9387.
- Bascompte, J. et al. 2003b. The nested assembly of plant – animal mutualistic networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100: 9383–9387.
- Bascompte, J. et al. 2006. Asymetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. - *Science* (80-.). 312: 431–433.
- Bastazini, V. A. G. et al. 2017. Untangling the Tangled Bank: A Novel Method for Partitioning the Effects of Phylogenies and Traits on Ecological Networks. - *Evol. Biol.* 44: 312–324.
- Bello, C. et al. 2017. Atlantic frugivory: a plant–frugivore interaction data set for the Atlantic Forest. - *Ecology* 98: 1729.
- Benchimol, M. et al. 2017. Translating plant community responses to habitat loss into conservation practices: Forest cover matters. - *Biol. Conserv.* 209: 499–507.
- Betts, M. G. et al. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. - *Nature* in press.
- Blüthgen, N. et al. 2007. Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. - *Curr. Biol.* 17: 341–346.
- Burgos, E. et al. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? - *J. Theor. Biol.* 249: 307–313.

- Burns, K. C. 2006. A simple null model predicts fruit frugivore interactions in a temperate rainforest. - *Oikos* 115: 427–432.
- Burns, K. C. 2013. What causes size coupling in fruit–frugivore interaction webs? - *Ecology* 94: 295–300.
- Cardoso da Silva, J. M. and Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. - *Nature* 404: 72–74.
- Carlo, T. a. and Yang, S. 2011. Network models of frugivory and seed dispersal: Challenges and opportunities. - *Acta Oecologica* 37: 619–624.
- Cramer, J. M. et al. 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. - *Biol. Conserv.* 137: 415–423.
- Crouzeilles, R. and Curran, M. 2016. Which landscape size best predicts the influence of forest cover on restoration success? A global meta-analysis on the scale of effect. - *J. Appl. Ecol.* 53: 440–448.
- Dodonov, P. et al. 2016. Forest loss increases insect herbivory levels in human-altered landscapes. - *Acta Oecologica* 77: 136–143.
- Donatti, C. I. et al. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: Modularity and underlying mechanisms. - *Ecol. Lett.* 14: 773–781.
- Donoso, I. et al. 2017. Defaunation effects on plant recruitment depend on size matching and size trade-offs in seed-dispersal networks. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284: 20162664.
- Dormann, C. F. et al. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. - *R News* 8: 8–11.
- Dormann, C. F. et al. 2009. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. - *Open Ecol. J.* 2: 7–24.
- Dormann, C. F. et al. 2017. Opportunities and Limitations for Identifying the Underlying Causes of Patterns in Ecological Networks. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* in press: 559–584.
- Elmqvist, T. et al. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. - *Front. Ecol. Environ.* 1: 488–494.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis (K Triantis, Ed.). - *J. Biogeogr.* 40: 1649–1663.
- Farah, F. T. et al. 2017. Integrating plant richness in forest patches can rescue overall biodiversity in human-modified landscapes. - *For. Ecol. Manage.* 397: 78–88.
- Fardila, D. et al. 2017. A systematic review reveals changes in where and how we have studied habitat loss and fragmentation over 20 years. - *Biol. Conserv.* 212: 130–138.

- Ferger, S. W. et al. 2016. Frugivore diversity increases frugivory rates along a large elevational gradient. - *Oikos* 125: 245–253.
- Fischer, J. and Lindenmayer, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16: 265–280.
- Fortuna, M. A. and Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecol. Lett.* 9: 281–286.
- Garcia, D. and Martinez, D. 2012. Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279: 3106–3113.
- Gonçalves, F. et al. 2017. Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. - *Biol. Conserv.* 210: 343–348.
- González-Castro, A. et al. 2012. Seed dispersal interactions in the Mediterranean Region: Contrasting patterns between islands and mainland. - *J. Biogeogr.* 39: 1938–1947.
- González-Castro, A. et al. 2015. Relative importance of phenotypic trait matching and species' abundances in determining plant - Avian seed dispersal interactions in a small insular community. - *AoB Plants* 7: 1–10.
- Guimarães, P. R. et al. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273: 2041–2047.
- Guimarães, P. R. et al. 2017. Indirect effects drive coevolution in mutualistic networks. - *Nature* in press.
- Guimarães Jr, P. R. et al. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. - *Ecol. Lett.* 14: 877–885.
- Hagen, M. et al. 2012a. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. - *Adv. Ecol. Res.* 46: 89–120.
- Hagen, M. et al. 2012b. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. - *Adv. Ecol. Res.* 46: 89–210.
- Hansen, M. C. et al. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. - *Science* (80-.). 342: 850–853.
- Herrera, C. M. 1984. Adaptation to Frugivory of Mediterranean Avian Seed Dispersers. - *Ecology* 65: 609–617.
- Hobbs, R. J. and Yates, C. J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: Generalising the idiosyncratic. - *Aust. J. Bot.* 51: 471–488.
- Ibanez, S. 2012. Optimizing size thresholds in a plant-pollinator interaction web: Towards a mechanistic understanding of ecological networks. - *Oecologia* 170: 233–242.

- Ibáñez, I. et al. 2014. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: The challenge of multiprocess-multiresponse dynamics. - *J. Ecol.* 102: 882–895.
- Jauker, B. et al. 2013. Linking life history traits to pollinator loss in fragmented calcareous grasslands. - *Landsc. Ecol.* 28: 107–120.
- Johnson, C. N. et al. 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. - *Science* (80-.). 356: 270–275.
- Jordano, P. 1987a. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. - *Am. Nat.* 129: 657–677.
- Jordano, P. 1987b. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. - *Am. Nat.* 129: 657–677.
- Jordano, P. 2000. Fruits and Frugivory. - In: Fenner, M. (ed), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed.n. CABI Publ., pp. 125–166.
- Jordano, P. et al. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. - *Ecol. Lett.* 6: 69–81.
- Kaiser-Bunbury, C. N. et al. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. - *Ecol. Lett.* 13: 442–52.
- Kissling, W. D. et al. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. - *Proc. Biol. Sci.* 274: 799–808.
- Kissling, W. D. et al. 2009. The global distribution of frugivory in birds. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 150–162.
- Lamb, D. et al. 2005. Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. - *Science* (80-.). 310: 1628–1632.
- Laurance, W. F. et al. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103: 19010–4.
- Lees, A. C. and Peres, C. A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. - *Oikos* 118: 280–290.
- Levey, D. J. 1987. Seed Size and Fruit-Handling Techniques of Avian Frugivores. - *Am. Nat.* 129: 471–485.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006. Structure in plant -animal interaction assemblages. - *Oikos* 113: 1–11.
- Lima, M. M. and Mariano-Neto, E. 2014. Extinction thresholds for Sapotaceae due to forest cover in Atlantic Forest landscapes. - *For. Ecol. Manage.* 312: 260–270.
- Lindenmayer, D. et al. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. - *Ecol. Lett.* 11: 78–91.

- Martensen, A. C. et al. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. - *Biol. Conserv.* 141: 2184–2192.
- Martini, A. M. Z. et al. 2007. A hot-point within a hot-spot : a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. - *Biodivers. Conserv.*: 3111–3128.
- McConkey, K. R. et al. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. - *Biol. Conserv.* 146: 1–13.
- McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. - *Trends Ecol. Evol.* 14: 450–453.
- Mello, M. A. R. et al. 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. - *PLoS One* 6: e17395.
- Mello, M. A. R. et al. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. - *Oikos* 124: 1031–1039.
- Memmott, J. et al. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271: 2605–2611.
- Menezes, I. et al. 2016. Forest cover and bird diversity: drivers of fruit consumption in forest interiors in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. - *Trop. Conserv. Sci.* 9: 549–562.
- Montoya, D. et al. 2008. Animal Versus Wind Dispersal and the Robustness of Tree Species to Deforestation. - *Science* (80-.). 320: 1502–1504.
- Moran, C. and Catterall, C. P. 2010. Can Functional Traits Predict Ecological Interactions? A Case Study Using Rain forest Frugivores and Plants in Australia. - *Biotropica* 42: 318–326.
- Moran, C. et al. 2004. Functional variation among frugivorous birds: Implications for rainforest seed dispersal in a fragmented subtropical landscape. - *Oecologia* 141: 584–595.
- Morante-Filho, J. C. et al. 2015. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. - *PLoS One* 10: 1–18.
- Morante-Filho, J. C. et al. 2016. Patterns and predictors of β -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds (J Chapman, Ed.). - *J. Anim. Ecol.* 85: 240–250.
- Morante-Filho, J. C. et al. 2017. Compensatory dynamics maintain bird phylogenetic diversity in fragmented tropical landscapes (J Müller, Ed.). - *J. Appl. Ecol.* in press.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. - *Conserv. Biol.* 12: 39–45.

- Neuschulz, E. L. et al. 2016. Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. - *Sci. Rep.* 6: 29839.
- Oksanen, J. F. et al. 2016. *vegan: Community Ecology Package Software*. in press.
- Olesen, J. M. et al. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278: 725–732.
- Olito, C. and Fox, J. W. 2015. Species traits and abundances predict metrics of plant-pollinator network structure, but not pairwise interactions. - *Oikos* 124: 428–436.
- Palacio, R. D. et al. 2016. Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant-Frugivore Network. - *Biotropica* 48: 349–355.
- Pardini, R. et al. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. - *PLoS One* in press.
- Pessoa, M. S. et al. 2017a. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. - *Biotropica* 49: 45–55.
- Pessoa, M. S. et al. 2017b. Deforestation drives functional diversity and fruit quality changes in a tropical tree assemblage. - *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 28: 78–86.
- Pigot, A. L. et al. 2016. Quantifying species contributions to ecosystem processes: a global assessment of functional trait and phylogenetic metrics across avian seed-dispersal networks. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283: 20161597.
- Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. - *Conserv. Biol.* 13: 1124–1139.
- Rezende, E. L. et al. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. - *Oikos* 116: 1919–1929.
- Rigueira, D. M. G. et al. 2013. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. - *Biodivers. Conserv.* 22: 3141–3163.
- Ripple, W. J. et al. 2017. Extinction risk is most acute for the world's largest and smallest vertebrates. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114: 10678–10683.
- Rocha-Santos, L. et al. 2016. The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. - *Biol. Conserv.* 196: 1–9.
- Rocha-Santos, L. et al. 2017. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. - *PLoS One* 12: 1–18.
- Saunders, D. A. et al. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A review. - *Conserv. Biol.* 5: 18–32.
- Schleuning, M. et al. 2011. Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. - *Ecology* 92: 26–36.

- Sebastián-González, E. et al. 2015. Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 293–303.
- Silva, W. R. et al. 2007. Investigating fragility in plant-frugivore networks: a case study of the Atlantic Forest in Brazil. - In: Dennis, A. J. et al. (eds), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. pp. 561–578.
- Soares, L. A. S. S. et al. 2015. Implications of Habitat Loss on Seed Predation and Early Recruitment of a Keystone Palm in Anthropogenic Landscapes in the Brazilian Atlantic Rainforest (A Hector, Ed.). - *PLoS One* 10: e0133540.
- Solé, R. V and Montoya, J. M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. - *Proc. Biol. Sci.* 268: 2039–45.
- Stang, M. et al. 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. - *Oikos* 112: 111–121.
- Stang, M. et al. 2009. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant–pollinator interaction web. - *Ann. Bot.* 103: 1459–1469.
- Staniczenko, P. P. A. et al. 2013. The ghost of nestedness in ecological networks. - *Nat. Commun.* 4: 1391.
- Tabarelli, M. et al. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. - *Biol. Conserv.* 91: 119–127.
- Thomas, W. et al. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. - *Biodivers. Conserv.* 7: 311–322.
- Torrella, S. A. et al. 2013. Changes in forest structure and tree recruitment in Argentinean Chaco: Effects of fragment size and landscape forest cover. - *For. Ecol. Manage.* 307: 147–154.
- Tscharntke, T. et al. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. - *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87: 661–85.
- Uriarte, M. et al. 2011. Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. - *Ecology* 92: 924–937.
- Valiente-Banuet, A. et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world (M Johnson, Ed.). - *Funct. Ecol.* 29: 299–307.
- Vázquez, D. P. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: Forbidden links or random interactions? - *Oikos* 108: 421–426.
- Vázquez, D. P. et al. 2009a. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecology* 90: 2039–2046.
- Vázquez, D. P. et al. 2009b. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. - *Ann. Bot.* 103: 1445–1457.

- Vizentin-Bugoni, J. et al. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 20132397–20132397.
- Wang, B. C. and Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. - *Trends Ecol. Evol.* 17: 379–386.
- Yang, S. et al. 2013. Transience and constancy of interactions in a plant-frugivore network. - *Ecosphere* 4: 147.
- Zurita, G. A. and Bellocq, Æ. M. I. 2010. Spatial patterns of bird community similarity : bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest.: 147–158.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Material suplementar S1 – Descrição do modelo

Com o objetivo de simular redes de interação entre aves e plantas foi criado um modelo cuja principal regra é a correspondência entre o tamanho do bico da ave e o tamanho do fruto. Somente aves com bico maior que o diâmetro do fruto podem consumi-lo. Respeitando esta regra, as interações podem ocorrer aleatoriamente (modelo morfológico) ou ponderadas pela abundância de plantas e aves (modelo morfológico ponderado). A base do modelo é a criação de duas matrizes de interações que servirão de base para as simulações: a matriz *links* (M) e a matriz de probabilidades de interação. Cada matriz contém as aves nas linhas e as plantas nas colunas. Para a realização das simulações considerando apenas os caracteres morfológicos é utilizada apenas a matriz binária *links*. Quando a morfologia e a abundância devem ser consideradas, utiliza-se também a matriz de probabilidades das interações. Essas matrizes são geradas de acordo com as seguintes etapas:

- 1) Criação de uma matriz *links* em que para as células envolvendo parceiros com aves de tamanho de bico igual ou superior ao tamanho do fruto é atribuído valor 1, e, caso contrário, 0;
- 2) Todas as linhas e colunas com soma igual a zero devem ser excluídas, ou seja, todas as plantas e aves que não possuem nenhum parceiro compatível são removidos da matriz *links*;
- 3) Criação de uma matriz com as probabilidades de interação baseada nas abundâncias das plantas e aves que possuem traços morfológicos compatíveis seguindo os passos:
 - a) Se a célula entre uma planta i e uma ave j possui valor zero na matriz *links*, da mesma forma será atribuído valor zero à célula correspondente a essas duas espécies na matriz de probabilidade de interação;
 - b) Por outro lado, se o valor da célula for 1, a probabilidade de ocorrer uma interação entre i e j é estabelecida levando-se em consideração as abundâncias relativas de i e de j . Tal que a abundância de i é dividida pela soma das abundâncias de todas as plantas com valor 1 na linha correspondente à espécie de ave j na matriz *links*. O quociente desta divisão é então multiplicado pelo resultado da divisão da abundância da

ave j pela soma das abundâncias de todas as aves com valor 1 na coluna correspondente à planta i em *links*, de acordo com a equação:

$$p_{ij} = m_{ij} \frac{f_i}{\sum_{j=1}^{N_p} F_j} \frac{F_j}{\sum_{i=1}^{N_a} f_i}$$

Onde: $m_{ij} = 1$, se o bico da ave j é maior do que o fruto da planta i . f e F correspondem ao número de indivíduos da planta i e da ave j , respectivamente; N_p é a abundância de todas as plantas que podem interagir com a ave j e N_a é a abundância de todas as aves que podem interagir com a planta i .

A partir destas matrizes são simuladas 1000 matrizes binárias com densidade constante ($C = 0.23$). Em cada uma das simulações, se uma espécie de ave interage ou não com uma planta é definido a partir de amostras aleatórias da matriz *links*, respeitando o acoplamento entre bico e fruto, no caso do modelo morfológico ou da matriz de probabilidade de interação, no caso do modelo morfológico ponderado. Neste último caso, durante cada simulação as interações com maior probabilidade são priorizadas. Sendo que, em ambos os modelos, cada espécie da matriz deve realizar pelo menos uma interação durante cada simulação.

O modelo – desenvolvido no ambiente R

```
## Função que gera as redes
### Argumentos

## plants: data.frame com os nomes das espécies (coluna species) e
tamanho do fruto (fruit_size)
## birds: data.frame com os nomes das espécies (coluna species) e
tamanho do bico (gape)
## dens: densidade desejada
## runs: número de aleatorizações
## keep.max: manter preferencialmente as espécies com mais interações
## abund: ponderar as matrizes pela abundância

make.networks <- function(plants, birds, dens = 0.23, runs = 1000,
keep.max = TRUE, abund = TRUE) {
  networks <- vector("list", runs)
  ## Aqui é assumido que as aves consomem frutos "aleatoriamente"
desde que o fruto
  ## seja menor que o tamanho do bico.

  ## Quais links são possíveis dadas as características morfológicas
das espécies?
```

```

links <- outer(plants$fruit_size, birds$gape, `<`)

## Removendo as espécies sem ligações
colsums <- colSums(links)
rowsums <- rowSums(links)

links <- links[rowsums > 0, colsums > 0]

## Padronizando os nomes
names.plants <- tolower(unique(plants$species)[rowsums > 0])
names.birds <- tolower(unique(birds$species)[colsums > 0])

N.plants <- nrow(links)
N.birds <- ncol(links)

## Checando a densidade
dens.simul <- sum(links)/(N.birds * N.plants)

## Como muito provavelmente a densidade ainda é maior que a
esperada, é necessário
## retirar alguns links baseados na probabilidade deles acontecerem
dadas as
## abundâncias até alcançar a densidade desejada.

## Qual o número mínimo de interações de uma espécie?
min.links <- 1

mat.prob <- links
if (abund) {
  for (i in 1:NROW(links)) {
    for(j in 1:NCOL(links)) {
      mat.prob[i, j] <-
(plants$abundance[i]/sum(plants$abundance[links[, j]])) *
(birds$abundance[j]/sum(birds$abundance[links[i, ]]))
    }
  }
} else {
  mat.prob <- matrix(runif(N.plants * N.birds), ncol = N.birds)
}
mat.prob[!links] <- 0

colsums <- colSums(links)
rowsums <- rowSums(links)

c.keep <- colsums <= min.links & colsums != 0
r.keep <- rowsums <= min.links & rowsums != 0

c.remove.n <- sum(colsums[c.keep])
r.remove.n <- sum(rowsums[r.keep])

mat.prob[r.keep, ] <- mat.prob[r.keep, ] + links[r.keep, ]
mat.prob[, c.keep] <- mat.prob[, c.keep] + links[, c.keep]

```

```

for (i in 1:NCOL(mat.prob)) {
  sp_links <- links[, i]
  if (sum(sp_links) == 1L) {
    mat.prob[which.max(sp_links), i] <- 1
  } else {
    if (keep.max) {
      ranks <- rank(mat.prob[, i], ties.method = "random")
      mat.prob[which(ranks == rev(ranks[sp_links][1])), i] <- 1
    } else {
      probs <- mat.prob[, i]
      mat.prob[sample(which(probs > 0 &
                           sp_links == TRUE), 1, prob =
probs[probs > 0 &
sp_links == TRUE]), i] <- 1
    }
  }
}

for (i in 1:NROW(mat.prob)) {
  sp_links <- links[i, ]
  if (sum(sp_links) == 1L) {
    mat.prob[i, which.max(sp_links)] <- 1
  } else {
    if (keep.max) {
      ranks <- rank(mat.prob[i, ], ties.method = "random")
      mat.prob[i, which(ranks == rev(ranks[sp_links][1]))] <- 1
    } else {
      probs <- mat.prob[i, ]
      mat.prob[i, sample(which(probs > 0 &
                              sp_links == TRUE), 1, prob =
probs[probs > 0 &
sp_links == TRUE])] <- 1
    }
  }
}

for (i in seq_len(runs)) {
  new.probs <- mat.prob
  new.probs[new.probs >= 1] <- new.probs[new.probs >= 1] + 10^6
  final.mat <- matrix(0, ncol = N.birds, nrow = N.plants)
  links.keep <- sample(which(links),
                      length(links) * dens,
                      prob = new.probs[links])
  final.mat[links.keep] <- 1
  if (any(rowSums(final.mat) == 0) | any(colSums(final.mat) == 0))
stop("Error when creating the matrices")
  (dens.simul <- sum(final.mat)/(N.birds * N.plants))
  final.mat <- t(final.mat)
  colnames(final.mat) <- names.plants
  rownames(final.mat) <- names.birds
  networks[[i]] <- final.mat
}

```

```
invisible(networks)
}
```

A função *make.networks* é aplicada aos objetos “plantas” e “aves” de cada fragmento florestal, que correspondem a duas planilhas contendo informações dos nomes das espécies, abundância e tamanho do fruto e do bico, respectivamente. Para utilização do modelo considerando apenas os traços morfológicos, o parâmetro *abund* é estabelecido como *FALSE*.

```
#modelo de correspondência de traços
```

```
networks <- make.networks(plantas, aves, abund = F)
```

```
#modelo de correspondência de traços e abundância
```

```
networks <- make.networks(plantas, aves, abund = T)
```


Material suplementar S2 – Validação do modelo de traços morfológicos

Com o objetivo de avaliar se o modelo morfológico é capaz de prever as interações par-a-par e os valores de aninhamento e robustez de redes de dispersão de sementes foram utilizadas redes reais para validação. Para isso, foram utilizadas seis redes binárias de dispersão de sementes disponíveis no banco de dados “*ATLANTIC-FRUGIVORY: A plant-frugivore interaction dataset for the Atlantic Forest*” (Bello et al. 2017). Estes estudos foram selecionados porque tinham como foco redes de interação da comunidade de plantas e aves interagindo, e não orientados apenas pela perspectiva das aves ou das plantas. Além disso, essas redes também foram selecionadas, pois apresentam informações sobre o tamanho do bico e dos frutos necessárias para validação do modelo. Para as poucas espécies das seis redes utilizadas que o banco de dados não dispunha de dados morfológicos, as informações foram levantadas na literatura. Como o banco de dados não possui informações sobre as abundâncias das espécies, a validação foi realizada apenas para o modelo de acoplamento morfológico.

Previsibilidade das interações reais

Para cada uma das seis redes foi calculada a frequência com que as interações observadas foram corretamente previstas nas 1000 matrizes geradas pelo modelo durante as simulações. Posteriormente, esta matriz de frequências foi comparada com a matriz de interação real, possibilitando calcular a frequência com que uma interação que foi observada na rede empírica ocorreu nas simulações e o mesmo para as interações que não foram observadas na rede real. Então foi possível obter a média das frequências de previsões corretas do modelo considerando todas as interações de cada rede.

Previsibilidade das métricas das reais

Foi avaliada a eficiência do modelo em prever o aninhamento e a robustez das redes empíricas. Para o cálculo do aninhamento foi utilizado a métrica NODF (*Nestedness Overlap and Decreasing Fills*), utilizando a função *nestednodf* do pacote *vegan* no R. A robustez foi calculada utilizando a função *robustness* no pacote *bipartite*. Mais detalhes sobre as métricas podem ser encontrado na seção Materiais e Métodos no texto principal.

Foram também geradas 1000 matrizes através de modelo nulo para comparar com as previsibilidades dos modelos de acoplamento morfológico. As matrizes foram geradas através função *nullmodel* utilizando o método *shuffle.web* do pacote *bipartite* no R. Este método é utilizado para randomizações de redes binárias e mantém constante o número de espécies e o número de interações e, por conseguinte, a conectância, mas o número de interações de cada espécie pode mudar.

Resultados

Apenas uma rede (Castro) teve duas espécies de planta excluídas por não apresentar nenhuma espécie de ave com tamanho de bico grande o suficiente para interagir. Todas as redes apresentaram links improváveis, caracterizados como as interações que não eram previstas com base na restrição de morfologia, ou seja, aves consumindo frutos maiores do que o tamanho médio do bico. O modelo de acoplamento morfológico das redes de dispersão de sementes previu em média mais de 60% das interações observadas (Tabela S2). Como a conectância das matrizes foi mantida constante, em todas as simulações o número de interações foi o mesmo. O modelo não foi capaz de prever eficientemente praticamente nenhuma das métricas das seis redes avaliadas, com exceção da robustez da assembleia de plantas em uma das redes (Figura S2).

Tabela S2 – Previsões corretas do modelo de acoplamento morfológico para as redes de dispersão de sementes. Os valores nos parênteses correspondem ao número de espécies que foram removidas da rede observada por falta de informações morfológicas.

REDE	C	AVES	PLANTAS	S	I	LI	LI %	PREV %
Castro	0.17	16	42	58	117	13	11	68
Correia	0.31	45	13	58	181	30	17	62
Fadini	0.16	23 (1)	14	37	54	5	9	68
Galetti	0.18	28	25	53	127	16	13	70
Hasui	0.15	20 (2)	25 (1)	45	76	20	26	72
Motta	0.27	64	15	79	257	30	12	65

Legenda - C – Conectância; I – número de interações; S – tamanho da rede (plantas + aves); LI – número de links improváveis na rede observada; LI% – porcentagem de links improváveis na rede observada; PREV% - porcentagem de interações corretas previstas pelo modelo.

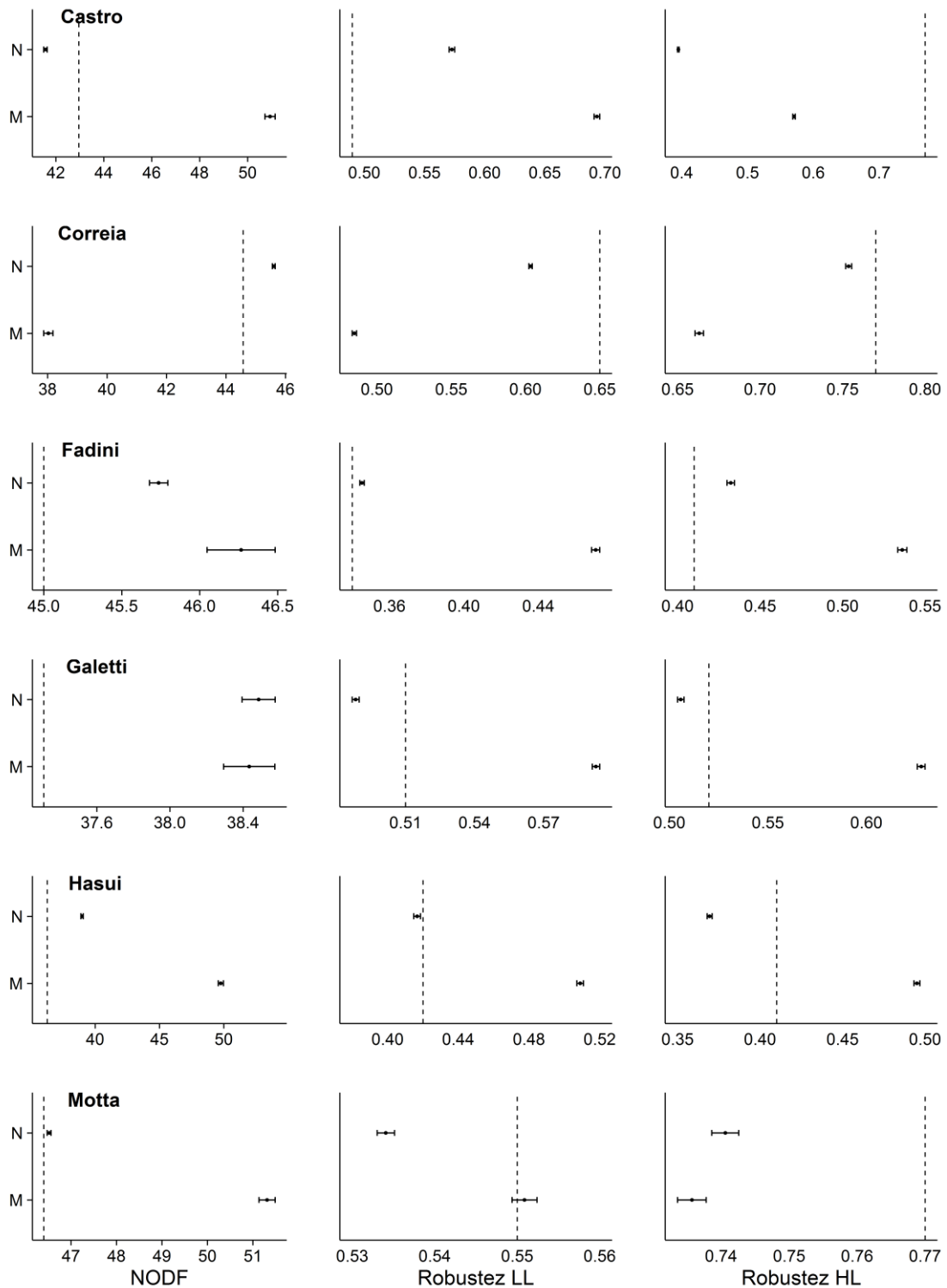


Figura S2 - Métricas das redes calculadas a partir de 1000 randomizações (média \pm intervalo de confiança 95%), do modelo nulo (N) e do modelo morfológico (M) para as redes de dispersão de sementes. A linha vertical tracejada corresponde ao valor observado da métrica. O NODF corresponde ao aninhamento e Robustez LL corresponde à robustez das aves à perda de plantas e HL corresponde à robustez das plantas à perda de aves.

Conclusão

Apesar do modelo de acoplamento morfológico ser capaz de prever mais de 60% das interações observadas, o padrão topológico das redes avaliadas parece não ser decorrente apenas das restrições morfológicas entre tamanho do fruto e tamanho do bico. Como foram utilizadas apenas seis redes para a validação do modelo, não foi possível identificar se algum dos parâmetros da rede real poderia explicar o fato da robustez ter sido prevista para apenas um nível trófico e em apenas uma das redes.

Material suplementar S3 - Comparação entre os modelos de acoplamento de traços morfológicos com probabilidade de interações aleatórias e com interações ponderadas pela abundância.

Tabela S3 – Comparação entre os valores médios das métricas das redes simuladas através dos modelos morfológico e modelo morfológico ponderado pela abundância, dos 20 fragmentos amostrados. Teste t pareado, os valores em negrito indicam significância.

	Todas as aves	Frugívoros obrigatórios
NODF	t = 1,77 p = 0,09	t = - 0,68 p = 0,5
Robustez	t = 4,79 p < 0,001	t = 0,18 p = 0,86

CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados deste estudo contribuíram para o entendimento dos efeitos da perda de habitat sobre as redes de dispersão de semente, mostrando que, de maneira direta ou indireta, tamanho da área e cobertura florestal na paisagem comprometem a estrutura de redes de dispersão de sementes. Dentre as principais conclusões destacam-se:

1 – Tamanho da área e cobertura florestal exerceram forte efeito sobre os frugívoros obrigatórios, indicando que paisagens altamente fragmentadas não dispõem de recurso alimentar em quantidade e com a qualidade necessárias para a manutenção destas aves. Ainda, o tamanho corporal desta guilda foi afetado pelo tamanho da área, mas aves com bicos largos ocorreram mesmo em paisagens com cobertura de florestal mais baixas. Isto demonstra a importância de serem avaliados também outros descritores da paisagem como conectividade e permeabilidade da matriz em estudos de redes de dispersão por aves.

2 – A diversidade de espécies nas redes é primordial para a estabilidade. No entanto, a amplitude de traços morfológicos relacionados ao consumo de frutos, como o tamanho do bico é também de suma importância para a manutenção de espécies de plantas com frutos grandes. Dessa forma, a composição de espécies de aves frugívoras e seus traços fenotípicos e não apenas a riqueza de espécies devem ser avaliados para serem feitas inferências sobre a qualidade do serviço de dispersão de sementes.

3 – Frugívoros obrigatórios foram essenciais para a manutenção da estrutura das redes de dispersão de sementes, independentemente do tamanho da área e da cobertura florestal. Enquanto os frugívoros ocasionais, apesar de importantes para a dispersão de sementes, demonstram exercer um papel complementar aos obrigatórios, especialmente em habitats mais alterados, onde os frugívoros obrigatórios têm riqueza bastante reduzida.

4 – Mesmo as paisagens mais antropizadas, representadas pelos fragmentos menores e fragmentos com baixa porcentagem de cobertura, devem ser inseridas em programas de conservação. Apesar da drástica perda de espécies nesses ambientes, parte do serviço de dispersão de sementes ainda é mantida, seja pelos poucos frugívoros obrigatórios que

permaneceram, ou pelos frugívoros ocasionais, que podem até ser beneficiados nestes habitats.