

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

*Testando a importância das histórias evolutivas das espécies como um determinante
das suas interações em redes ecológicas*

Rômulo Silveira Vitória

Porto Alegre, setembro de 2016

Testando a importância das histórias evolutivas das espécies como um determinante das suas interações em redes ecológicas

Rômulo Silveira Vitória

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Junior – UFRGS

Profa. Dra. Sandra Maria Hartz – UFRGS

Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior – USP

Porto Alegre, setembro de 2016

SUMÁRIO

RESUMO	5
ABSTRACT	6
LISTA DE TABELAS	6
LISTA DE FIGURAS	7
INTRODUÇÃO GERAL	8
CAPÍTULO 1: Testando a importância das histórias evolutivas das espécies como um determinante das suas interações em redes.....	13
Introdução	14
Material e Métodos	20
Resultados	26
Discussão	29
Material suplementar	32
CONSIDERAÇÕES FINAIS	38
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	39

RESUMO

Múltiplos fatores determinam as interações entre espécies em redes ecológicas, tais como as barreiras nas suas morfologias, distribuições espaços-temporais, suas abundâncias relativas e histórias evolutivas. Novos métodos estão tornando possível avaliar a importância relativa desses fatores determinantes. Todavia a capacidade de avaliar a importância das histórias evolutivas das espécies é ainda limitada pela escassez de métodos que permitam incluir informações derivadas de filogenias independentes entre os preditores das interações. Esse estudo objetiva superar essa limitação através da inclusão das histórias evolutivas das espécies entre os potenciais determinantes das interações, permitindo a análise comparativa das suas importâncias como estruturadores das redes ecológicas. Usando conceitos dos campos de redes ecológicas e da ecofilogenia foram hipotetizados possíveis cenários filogenéticos preditores das frequências de interações. Para ilustrar o uso desses cenários foi usada a base de dados de uma rede beija-flor-planta da Mata Atlântica do sudeste brasileiro, e foram avaliadas as importâncias relativas das histórias evolutivas das espécies, suas abundâncias e acoplamentos nas suas morfologias e fenologias como determinantes das suas frequências de interações. Os resultados sugerem que as histórias evolutivas de beija-flores e plantas são mais importantes do que as suas abundâncias relativas em estruturar a rede, mas são menos importantes do que barreiras morfológicas e fenológicas. Com o uso de cenários filogenéticos, é oferecida uma extensão de um arcabouço conceitual e metodológico já amplamente utilizado por representar uma forma robusta e flexível de testar a importância de múltiplos fatores e suas combinações como determinantes das interações entre espécies em comunidades.

Palavras-chave: redes de interações ecológicas; mutualismo; interações animal-planta; análise de verossimilhança; evolução; isolamento evolutivo; ecologia de comunidades.

ABSTRACT

Multiple factors determine species interactions in ecological networks, such as morphological barriers, spatio-temporal distributions, relative species abundance and their evolutionary history. Novel methods are making it possible to evaluate the relative importance of each of these determinants factors. However, the lack of methods that allow us to incorporate information from independent phylogenies among the predictors of interactions limits our capacity of evaluating the relative importance of evolutionary histories. This work aims to overcome this limitation by including the evolutionary histories of species among the potential determinants of interactions, allowing the comparative analysis of its importance in structuring ecological networks. Different possible phylogenetic scenarios were hypothesized to predict frequencies of species interactions by combining concepts from the fields of ecological networks and ecophylogenetics. The usage of these scenarios is illustrated in a hummingbird-plant interaction network database from the Atlantic Forest in southeastern Brazil, in order to evaluate the relative importance of evolutionary histories of species, species relative abundances, and morphological and phenological barriers as determinants of species interactions frequencies. The results suggests that evolutionary histories of hummingbirds and plants are more important than their relative abundances in structuring their interaction network, but less important than morphological and phenological barriers. Phylogenetic scenarios usage offers an extension to a conceptual and methodological framework widely used by representing a robust and flexible way to evaluate the relative importance of multiple factors and their combinations as determinants of species interactions in communities.

Keywords: ecological interaction networks; mutualisms; animal-plant interactions; likelihood analysis; evolution; evolutionary isolation; community ecology.

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1:

Tabela 1. Hipóteses sobre como as histórias evolutivas das espécies estruturam redes de interações, bem como as evidências que as suportam. 19

Tabela 2. Resultados da análise de verossimilhança dos modelos preditores das interações em O, gerados a partir de suas abundâncias (A), barreiras morfológicas (M), barreiras fenológicas (F), histórias evolutivas (cenário H(-/-)) e suas combinações possíveis. Modelos ordenados a partir do valor de ΔAIC em relação ao melhor modelo (H(-/-)MF). 28

LISTA DE FIGURAS

Introdução Geral:

Figura 1. Representação em grafo (A) e em matriz (B) de uma rede de interações hipotética de animais (A1-A5) e plantas (P1-P5). 8

Figura 2. Diagrama causal dos fatores que determinam as redes de interações entre espécies. Figura adaptada de Vázquez et al. (2009b). 11

Capítulo 1:

Figura 1. Predições dos nove cenários filogenéticos (Tabela 1) para as interações entre assembleias hipotéticas de Animais (A1 – A4) e Plantas (P1 – P4) relacionadas por suas filogenias. A1, A2, P1, P2 são espécies pouco isoladas evolutivamente (-); A3, P3 são espécies intermediariamente isoladas (μ), A4, P4 são as espécies mais isoladas (+). Interações representadas em forma de grafo e de matriz (respectivamente nas posições superiores e inferiores de cada quadro). Linhas mais espessas e tons mais escuros de cinza significam maiores probabilidades de interações esperadas. Nos elementos das matrizes, “1” e ”0” representam presença e ausência de interações. 25

INTRODUÇÃO GERAL

Na natureza, as espécies estão ligadas umas às outras por uma teia de interações que estrutura o fluxo de energia nos ecossistemas (Lindeman 1942). Entre essas interações, talvez as mais fascinantes sejam os mutualismos envolvendo animais e plantas. A maioria das espécies de plantas na superfície da Terra requer animais para a transferência de pólen entre flores e fertilização dos óvulos (polinização), transporte de sementes para sítios viáveis longe da planta mãe (dispersão), ou proteção de seus tecidos contra o ataque de herbívoros, enquanto os animais exploram recompensas nutricionais (pólen, néctar, polpa de frutos ou elaiossomos) ou abrigos em cavidades das plantas (Howe & Westley 1988). Essas relações atraem a atenção da humanidade desde a antiguidade (Goor 1965), e têm reconhecida importância, não apenas ecológica, mas social e econômica (Hougnier et al. 2006, Allsopp et al. 2008). Para melhor entender esses sistemas, ecólogos vêm estudando interações através de redes bipartidas onde espécies são representadas por nós ligados entre si por suas interações, permitindo descrever e investigar de forma dinâmica “quem interage com quem” em comunidades (Figura 1) (Jordano 1987, Bascompte et al. 2003).

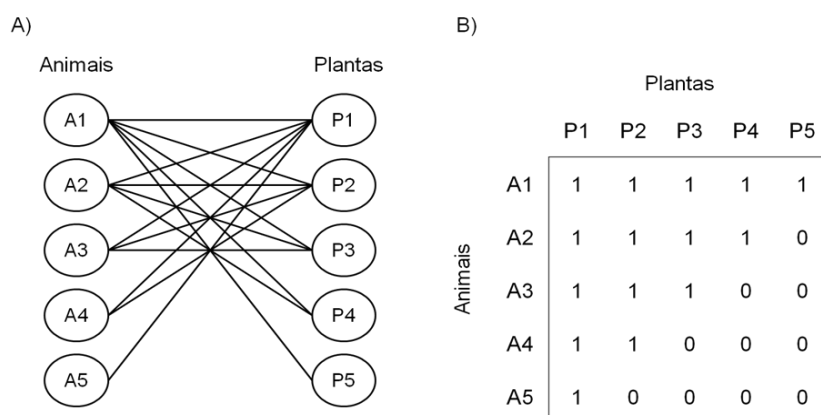


Figura 1. Representação em grafo (A) e em matriz (B) de uma rede de interações hipotética entre animais (A1-A5) e plantas (P1-P5).

Atualmente, existe um crescente esforço em entender o que determina as interações entre espécies e a estrutura de redes ecológicas (Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009a, b, Olesen et al. 2011, Vizentin-Bugoni et al. 2014, 2016, Olito & Fox 2015). A estrutura das redes deve resultar de uma complexa relação entre diversos processos (Figura 2). Por exemplo, processos evolutivos, fatores históricos, deriva ecológica, fatores bióticos e abióticos, condicionam a distribuição das espécies no espaço e no tempo, portanto afetam a estrutura da comunidade (Hubbell 2001, Vázquez et al. 2009b). Por sua vez, a estrutura da comunidade afeta a estrutura das redes de interações porque (1) condiciona o tamanho da rede à riqueza de espécies, (2) seleciona quais espécies podem interagir a partir da composição de espécies, e (3) determina as abundâncias relativas das espécies.

A estrutura da rede é formada pelo acúmulo de interações entre indivíduos na comunidade, o que é em parte determinado por encontros aleatórios entre indivíduos, gerando uma certa *neutralidade de interações* (Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009a, Olito & Fox 2015). Sob neutralidade de interações, todos os indivíduos de cada nível trófico têm chances idênticas de interagir (Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009b). Com isso, as abundâncias relativas das espécies influenciam a estrutura da rede porque condicionam interações neutras, de forma que espécies mais abundantes têm maiores probabilidades de interagir (Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009a, Olito & Fox 2015). No entanto, mesmo espécies abundantes podem não interagir entre si se seus atributos (e.g. morfologia, fenologia, fisiologia, comportamento) não se “encaixarem” ecologicamente (Olesen et al. 2008, 2011, Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014).

A importância dos atributos das espécies em redes mutualísticas é embasada por alguns dos estudos clássicos sobre dispersão de sementes e polinização que descrevem um amplo espectro de características morfológicas e comportamentais dos grupos envolvidos, como diferentes cores, tamanhos, odores, formas e disposições de frutos e flores nas plantas, assim como diferentes formas de probóscides ou bicos de animais e estratégias de forrageio (Pijl 1982, Herrera 1984, Moermond & Denslow 1985, Howe & Westley 1988). Somam-se a isso as fenologias, das plantas, que em geral apresentam flores e frutos por períodos restritos (Fenner 1998), e dos animais, que podem apresentar eventos migratórios, períodos de dormência (e.g. diapausa em invertebrados) ou mudar completamente sua dieta (Olesen et al. 2008, Carnicer et al. 2009). Essa diversidade de características e a distribuição desigual no tempo fazem com que os atributos de alguns dos possíveis parceiros representem barreiras para as espécies (*forbidden links* ou interações proibidas) (Olesen et al. 2011). Portanto os fenótipos das espécies, e de seus possíveis parceiros (composição de espécies), influenciam os encaixes nos atributos das espécies, que condicionam a estrutura da rede de interações (Vázquez et al. 2009b, Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Por fim, o fenótipo das espécies interagindo é resultado de processos ecológicos e evolutivos (Rezende et al. 2007a, Thompson 2009, Guimarães et al. 2011).

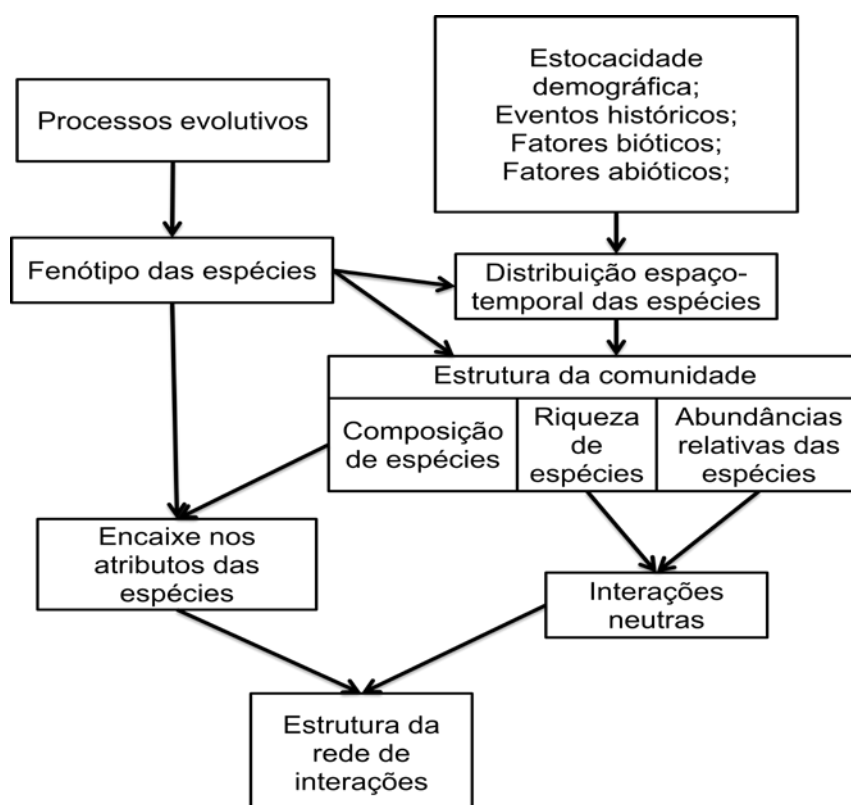


Figura 2. Diagrama causal dos fatores que determinam as redes de interações entre espécies. Figura adaptada de Vázquez et al. (2009b).

Como as espécies herdam características de espécies ancestrais, é esperado que a ordem em que ocorreram os eventos de especiação, ou seja, a história evolutiva, condicione as diferenças fenotípicas entre as espécies em redes (Ives & Godfray 2006, Rezende et al. 2007a, Rafferty & Ives 2013). Atributos importantes para as interações também estão sujeitos a adaptações aos parceiros das espécies, o que em redes de interações deve levar a um processo de coevolução difusa (Jordano 1987, Thompson 2009, Guimarães et al. 2011). Esse processo deve gerar convergências entre todas as espécies em cada grupo (Guimarães et al. 2011), e pode reduzir as similaridades e dissimilaridades entre as espécies como esperado devido suas histórias evolutivas.

O desenvolvimento de métodos computacionais e análises moleculares tornaram possível inferir sobre as relações de distância em tempo evolutivo das espécies, e assim

traçar suas histórias evolutivas através de árvores filogenéticas (Huelsenbeck & Rannala 1997). Uma perspectiva filogenética da comunidade aponta que as diferenças fenotípicas observadas entre espécies ocorrem a partir de modificações de seu ancestral em comum mais próximo (Webb et al. 2002). Portanto, espécies filogeneticamente mais relacionadas tendem a apresentar características mais similares entre si do que a espécies menos relacionadas, um padrão conhecido como sinal filogenético (Blomberg & Garland 2002). Há evidências de que as interações entre espécies também tendem a apresentar um certo grau de sinal filogenético (Rezende et al. 2007a, Gómez et al. 2010, Chamberlain et al. 2014a). Por sua vez, a ocorrência desse sinal pode estar correlacionada com a ocorrência de padrões estruturais nas redes de interações (Rezende et al. 2007b, Peralta 2016). No entanto, ainda não estão claros quais mecanismos que geram essas relações (Peralta 2016), demonstrando carências conceituais e teóricas, que terminam limitando, por exemplo, nossa capacidade de testar o quanto o passado evolutivo das espécies importa para suas interações no presente (Vázquez et al. 2009a). Essas limitações acabaram motivando essa dissertação a disponibilizar para a comunidade científica uma forma de testar a importância das histórias evolutivas das espécies em relação a múltiplos fatores, como determinantes das suas interações em redes. Para demonstrar a aplicabilidade desse trabalho, foi testada pela primeira vez se as histórias evolutivas de beija-flores e as plantas que eles polinizam são um determinante mais importante das suas interações do que fatores neutros e acoplamentos nas suas morfologias e fenologias.

CAPÍTULO 1: Testando a importância das histórias evolutivas das espécies como um determinante das suas interações em redes ecológicas*

Rômulo Silveira Vitória¹

R. S. Vitória (romulovitoria@gmail.com)

¹ *Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS, 91501-970, Brasil.*

*Artigo formatado segundo as normas do periódico *Oikos*, porém em Língua Portuguesa.

Jeferson Vizentin-Bugoni e Leandro da Silva Duarte são coautores do artigo a ser submetido.

Introdução

Serviços ecossistêmicos realizados por mutualistas, como a polinização e a dispersão de sementes de angiospermas por animais, podem ser vistos e estudados como uma rede bipartida em que duas assembleias de espécies estão ligadas por suas interações. As frequências que as espécies interagem geram padrões estruturais reconhecíveis na estrutura de suas redes, os quais são recorrentes nos mutualismos envolvendo diversos grupos taxonômicos ao redor da biosfera (Jordano 1987, Bascompte et al. 2003) e garantem a estabilidade de suas comunidades frente a distúrbios e a perda de espécies (Solé & Montoya 2001, Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2003, Memmott et al. 2004, Bastazini 2015). Nos últimos anos houve um grande progresso no conhecimento sobre os fatores que determinam a estrutura das redes de interações na natureza (Vázquez et al. 2009a, b, Peralta 2016), e cada vez mais estudos suportam o papel determinante das histórias evolutivas das espécies (Rezende et al. 2007a, Gómez et al. 2010, Carvalheiro et al. 2014, Chamberlain et al. 2014b, Peralta 2016). Mas múltiplos outros fatores contribuem como determinantes das redes de interações, e ecólogos estão agora interessados nas suas importâncias relativas (Verdú & Valiente-Banuet 2011, Vizentin-Bugoni et al. 2014, 2016, González-Castro et al. 2015).

A estrutura das redes de interações resulta diretamente dos encontros aleatórios entre indivíduos na comunidade (neutralidade de interações, Burns 2006, Krishna et al. 2008, Vázquez et al. 2009a, Canard et al. 2012) e de correspondências nas suas morfologias, fisiologias, fenologias e comportamentos (encaixes nos atributos, Stang et al. 2006, Santamaría & Rodríguez-Gironés 2007, Chamberlain et al. 2014b, Vizentin-Bugoni et al. 2014, Schleuning et al. 2014, González-Castro et al. 2015, Renoult et al. 2015). Neutralidade e encaixe de atributos são condicionados por quais e quantas

espécies estão coocorrendo localmente, suas abundâncias, e pelos fenótipos das espécies (Vázquez et al. 2009b). Como exemplo de encaixes de atributos, em sistemas planta-polinizador o tamanho do tubo da corola de uma espécie de planta estabelece um limiar para o tamanho mínimo necessário para que as probóscides dos polinizadores alcancem o néctar (Santamaría & Rodríguez-Gironés 2007). Assim como a fenologia das plantas restringe polinizadores que coocorram temporalmente (Olesen et al. 2008, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Os fenótipos das espécies interagindo são condicionados por sua herança ancestral e pela constante ação de forças evolutivas (e.g., evolução neutra e adaptações a fatores ambientais e ecológicos, como interações tróficas e competição intra e interespecífica). Os fenótipos das espécies também condicionam a estrutura da comunidade, então a evolução é um dos processos que indiretamente e por múltiplas vias condicionam a estrutura das redes de interações (Vázquez et al. 2009b).

A história evolutiva das espécies em uma assembleia traça a ordem cronológica em que ocorreram os eventos de especiação que originaram suas espécies componentes, e relaciona filogeneticamente as espécies. Os fenótipos de quaisquer espécies estiveram sujeitos às mesmas pressões evolutivas até o momento que suas histórias evolutivas divergiram com o evento de especiação. O tempo após a divergência proporciona oportunidades de que as espécies desenvolvam atributos distintos. Com isso, espécies cujas histórias divergiram recentemente (filogeneticamente mais relacionadas) tendem a apresentar fenótipos mais similares do que espécies menos relacionadas, o que também se reflete nas suas formas de interagir na comunidade (Rezende et al. 2007a, Cavender-Bares et al. 2009, Gómez et al. 2010). Numa rede de interações, as espécies tendem a se conectar a partir de um encaixe nos atributos dos parceiros mais conectados, gerando uma distribuição de grau (número de ligações com parceiros) assimétrica entre as espécies (Olesen et al. 2008), o que é crucial para a emergência do padrão estrutural

aninhado nas redes (Bascompte et al. 2003). Essa tendência deve gerar covariações entre os atributos das espécies nas duas assembleias interagindo, e deve fazer com que dentro de cada assembleia os atributos das espécies estejam correlacionados entre si em algum nível (Olesen et al. 2008, Dehling et al. 2014, Coux et al. 2016).

O nível de correlação dos atributos de uma espécie com os atributos das demais em sua assembleia é um fator que determina as suas chances de interagir (O’Gorman et al. 2011, Huang et al. 2015, Miranda & Parrini 2015, Coux et al. 2016), e isso é condicionado por sua história evolutiva. Grupos de espécies em assembleias naturalmente apresentam árvores filogenéticas assimétricas (Guyer & Slowinski 1991), de forma que alguns ramos apresentam muitos nós terminais, caracterizados por espécies que compartilham muito das suas histórias evolutivas, enquanto outros ramos têm poucos nós terminais, caracterizados por espécies que estão evolutivamente mais isoladas. É possível quantificar o isolamento evolutivo de uma espécie em relação a um grupo estimando o comprimento de ramos que separa ela e cada espécie do seu ancestral comum mais próximo (Pavoine et al. 2005). Os atributos das espécies evolutivamente mais isoladas nas filogenias de suas assembleias são condicionados a uma baixa correlação com os atributos das demais espécies (Pavoine et al. 2005), o que em alguns casos pode dificultar sua ligação aos parceiros (Dehling et al. 2014, Coux et al. 2016). Ao contrário, os atributos das espécies que estão pouco isoladas nas filogenias de suas assembleias tiveram pouco tempo para desenvolver variações, portanto são condicionados a serem mais correlacionados com os atributos das demais espécies da assembleia (Pavoine et al. 2005). No entanto, uma forte correlação entre os atributos das espécies também torna elas mais redundantes do ponto de vista dos seus parceiros, o que em certos casos pode reduzir suas chances de interagir (Sargent & Ackerly 2008, Muchhala et al. 2014, Dehling et al. 2016), enquanto espécies mais isoladas

evolutiveamente podem ser mais atrativas aos parceiros por apresentarem atributos e oportunidades únicas. Desta forma, podemos hipotetizar que o isolamento evolutivo das espécies em relação às demais em suas assembleias pode condicionar a estrutura das suas redes de interações na natureza de acordo com características de cada sistema. Por exemplo, sistemas mais especializados (como polinizadores e plantas) são caracterizados por uma maior importância de barreiras limitando as interações (Santamaría & Rodríguez-Gironés 2007) o que deve filtrar espécies com atributos mais correlacionados com os atributos das demais espécies presentes na assembleia (Sargent & Ackerly 2008). De forma contrária, sistemas mais generalizados são caracterizados por algum nível de redundância nos atributos das espécies em uma ou ambas as assembleias, e por poucas barreiras para as interações entre elas. Nesses casos, espécies com atributos mais redundantes devem ter chances reduzidas de interagir por competir mais entre si, porque os parceiros podem explorar preferencialmente recursos complementares (Sargent & Ackerly 2008). Por exemplo, é nutricionalmente vantajoso para frugívoros generalistas forragear misturando frutos morfologicamente distintos (Whelan et al. 1998, Schleuning et al. 2011). Embora menos intuitivo, é também possível que em alguns sistemas seja simultaneamente desvantajoso possuir atributos muito comuns ou muito raros.

O arcabouço conceitual e metodológico desenvolvido por Vázquez et al. (2009a) tem contribuído com a investigação de fatores determinantes sobre redes ecológicas porque permite avaliar simultaneamente a importância relativa de múltiplos fatores. De acordo com esse arcabouço, uma rede de interações entre espécies observada pode ser descrita como uma matriz (**O**) onde dois grupos de espécies, aqui definidos como *Animais* (*i*) e *Plantas* (*j*) por simplicidade, são representados por *i* linhas e *j* colunas,

respectivamente. Cada elemento a_{ij} da matriz **O** representa uma medida da interação entre um determinado par de espécies animal-planta. A matriz **O** é uma função de múltiplas matrizes de probabilidades de interações com as mesmas dimensões que **O**. Essas probabilidades podem ser geradas, por exemplo, pelas abundâncias das espécies (**A**), barreiras morfológicas (**M**) ou fenológicas (**F**), e pelas histórias evolutivas de animais e plantas (**H**). Assim, temos que:

$$\mathbf{O} = f(\mathbf{A}, \mathbf{M}, \mathbf{F}, \mathbf{H})$$

Esse arcabouço fomentou muitos estudos em redes ecológicas nos últimos anos, os quais avaliaram a importância relativa das abundâncias de espécies, suas distribuições no espaço e no tempo, e de encaixes em diversas características fenotípicas (Sáyago et al. 2013, Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014, 2016, González-Castro et al. 2015, Olito & Fox 2015), mas a importância relativa das histórias evolutivas dos grupos permanece a ser testada (ver Verdú & Valiente-Banuet 2011, para interações em uma rede de facilitação planta-planta). A maioria dos trabalhos que abordaram relações filogenéticas de espécies em redes de interações avalia se atributos chave ou a composição dos parceiros são mais similares entre espécies filogeneticamente mais relacionadas do que entre distantes (Rezende et al. 2007a, Gómez et al. 2010, Krasnov et al. 2012, Chamberlain et al. 2014a, Rohr & Bascompte 2014). Mas permanece um obstáculo derivar probabilidades de interações entre espécies a partir das relações de parentesco das filogenias independentes das duas assembleias (Vázquez et al. 2009a). Para superar esse obstáculo é possível derivar tais probabilidades de interações formulando hipóteses sobre como o isolamento evolutivo determina as interações entre espécies, como apresentado na Tabela 1.

Tabela 1. Hipóteses sobre como as histórias evolutivas das espécies estruturam redes de interações, bem como as evidências que as suportam.

Cenários filogenéticos	Abreviações	Referências
O maior isolamento evolutivo confere maiores probabilidades de interações para animais e para plantas. Evidência: Uma alta redundância nos atributos das espécies pode conferir vantagem às espécies com atributos mais únicos (<i>i,j</i>).	H_{+/+}	1, 2, 3,5
O maior isolamento evolutivo confere maiores probabilidades de interações para animais e níveis intermediários de isolamentos conferem maiores probabilidades para plantas. Evidências: Uma alta redundância nos atributos das espécies pode conferir vantagem às espécies com atributos mais únicos (<i>i</i>); É simultaneamente possível que atributos muito comuns ou muito únicos reduzam as chances de interações entre espécies (<i>j</i>).	H_{+/μ}	1, 2, 3,5
O maior isolamento evolutivo confere maiores probabilidades de interações para animais e o menor isolamento confere maiores probabilidades para plantas. Evidências: Uma alta redundância nos atributos das espécies pode conferir vantagem às espécies com atributos mais únicos (<i>i</i>); Apresentar atributos muito únicos pode representar restrições a possíveis parceiros para as espécies (<i>j</i>).	H_{+/-}	1,2,3,4,5,6
Níveis intermediários de isolamento evolutivo conferem maiores probabilidades de interações para animais e o menor isolamento confere maiores probabilidades para plantas. Evidências: É simultaneamente possível que atributos muito comuns ou muito únicos reduzam as chances de interações para as espécies (<i>i</i>); Uma alta redundância nos atributos das espécies pode conferir vantagem às espécies com atributos mais únicos (<i>j</i>).	H_{μ/+}	1, 2, 3,5
Níveis intermediários de isolamento evolutivo conferem maiores probabilidades de interações para animais e para plantas. Evidência: É simultaneamente possível que atributos muito comuns ou muito únicos reduzam as chances de interações para as espécies (<i>i,j</i>).	H_{μ/μ}	-
Níveis intermediários de isolamento evolutivo conferem maiores probabilidades de interações para animais e o maior isolamento confere maiores probabilidades para plantas. Evidências: É simultaneamente possível que atributos muito comuns ou muito únicos reduzam as chances de interações para as espécies (<i>i</i>); Apresentar atributos muito únicos pode representar restrições a possíveis parceiros para as espécies (<i>j</i>).	H_{μ/-}	4,6,7
O menor isolamento evolutivo confere maiores probabilidades de interações para animais e o maior isolamento evolutivo confere maiores probabilidades para plantas. Evidências: Apresentar atributos muito únicos pode representar restrições a possíveis parceiros para as espécies (<i>i</i>); Uma alta redundância nos atributos das espécies pode conferir vantagem às espécies com atributos mais únicos (<i>j</i>).	H_{-/+}	1,2,3,4,5,6
O menor isolamento evolutivo confere maiores probabilidades de interações para animais e níveis intermediários de isolamento conferem maiores probabilidades para plantas. Evidências: Apresentar atributos muito únicos pode representar restrições a possíveis parceiros para as espécies (<i>i</i>); É simultaneamente possível que atributos muito comuns ou muito únicos reduzam as chances de interações para as espécies (<i>j</i>).	H_{-/μ}	4,6,7
O menor isolamento evolutivo confere maiores probabilidades de interações para animais e para plantas. Evidência: Apresentar atributos muito únicos pode representar restrições a possíveis parceiros para as espécies (<i>i,j</i>).	H_{-/-}	4,6,7

As evidências podem ser referentes ao grupo de espécies de animais (*i*), de plantas (*j*) ou ambos (*i,j*); Referências: 1 = Whelan et al. 1998; 2 = O’Gorman et al. 2011; 3 = Muchhala et al. 2014; 4 = Huang et al. 2015; 5 = Miranda & Parrini 2015; 6 = Coux et al. 2016; 7 = Dehling et al. 2016.

Este trabalho teve como objetivo incorporar a importância das histórias evolutivas das espécies, juntamente com outros componentes, na avaliação de fatores determinantes de redes de interação. Neste sentido, o arcabouço conceitual e metodológico de Vázquez et al. (2009a) foi estendido para incorporar informações filogenéticas das espécies nas duas assembleias interagindo. Para isso combinamos conceitos e métodos dos campos de ecofilogenia e de redes ecológicas. O uso do arcabouço analítico é ilustrado avaliando a importância da história evolutiva em relação à abundância relativa das espécies e barreiras morfológicas e fenológicas como determinante da rede de interações entre beija-flores e plantas da Mata Atlântica.

Material e Métodos

Rede de interações beija-flor-planta

A base de dados utilizada para construir a rede de interações foi amostrada por Vizentin-Bugoni et al. (2014, 2016) entre setembro de 2011 e agosto de 2013 na Mata Atlântica do sudeste do Brasil (Parque Estadual da Serra do Mar - PESM, coordenadas geográficas: 23°17' – 23°24'S e 45°03' – 45°11'O). A área de estudo era composta por 17.500 ha de Mata Atlântica situada entre 850 a 1100m de altitude. A região tem alta precipitação, a média anual de chuvas é de 2000 mm e mensalmente é sempre maior que 60 mm. A coleta se deu ao longo de 12000m de trilhas no interior e borda de florestas primárias e secundárias.

A matriz da rede de interações observada (**O**) foi construída com dados quantitativos do número de visitas de espécies de beija-flores (linhas da matriz) a espécies de plantas ornitófilas (colunas da matriz). Foram consideradas interações apenas visitas legítimas (quando o animal toca nas estruturas reprodutivas das flores).

Para quantificar o número de interações, todas as espécies nativas de plantas com flores potencialmente atrativas a beija-flores, e detectadas até 2,5 m de distância das trilhas, foram observadas ou filmadas por até 50 h. Cinco espécies foram observadas por um período mais curto, entre 38 e 46 h. No total, foram realizadas 2716 h de observações, quando foram registradas 2793 interações entre nove espécies de beija-flores e 55 espécies de plantas. De todas as ligações possíveis entre as espécies, 25% (n=123) foram registradas durante o estudo. A maioria das espécies de plantas registradas em interações pertence à Bromeliaceae (20 espécies) e Gesneriaceae (sete espécies).

Dados de abundância, fenologia e morfologia

Os dados das abundâncias foram coletados mensalmente na mesma área e período em que a rede de interações foi observada. A abundância de cada espécie de planta foi estimada a partir do número total de flores abertas contadas em todos os indivíduos até 2,5 m de distância das trilhas. Foi verificada uma forte relação linear entre o número total de flores e o número de indivíduos de cada espécie de planta (Vizentin-Bugoni et al. 2014). A abundância de beija-flores foi estimada a partir do número de dias em que indivíduos de cada espécie foram observados ou ouvidos em 130 dias de estudo, depois de verificada uma relação linear entre essa estimativa e uma estimativa de abundância a partir de contagens mensais de indivíduos em 10 transectos de 100 metros (Vizentin-Bugoni et al. 2014). A primeira estimativa foi adotada em detrimento da segunda porque algumas espécies não foram registradas durante as contagens nos transectos.

Para a fenologia, foi considerada a presença ou ausência mensal de indivíduos (beija-flores) e de flores abertas (plantas) de cada espécie durante os 24 meses de estudo. Nesse estudo o tamanho da corola foi considerado a principal barreira

morfológica impedindo o acesso ao néctar por beija-flores, portanto foram utilizadas estimativas do comprimento da corola e do alcance do bico de beija-flores. Para cada espécie de planta foi medido o comprimento efetivo da corola (Wolf et al. 1976) a partir de três até 20 flores coletadas em diferentes indivíduos. Para os beija-flores foram utilizadas estimativas do alcance do bico medidas a partir de espécimes testemunhas dos museus zoológicos da Universidade de São Paulo e Universidade Estadual de Campinas. Como beija-flores são capazes de projetar a língua para acessar o néctar, adicionou-se ao comprimento do bico 80% de seu valor. Essa estimativa da projeção foi utilizada porque não foi possível obter as medidas exatas da língua dos espécimes, mas considera que beija-flores com bicos maiores tendem a apresentar línguas maiores (Paton & Collins 1989).

História evolutiva das espécies

Para avaliar o grau de isolamento evolutivo de cada espécie de polinizador e planta, em sua respectiva árvore filogenética, foi adotado o índice de originalidade baseado na entropia quadrática de Rao (OEQ), proposto por Pavoine et al. (2005). Esse índice expressa em porcentagem o quão distinta é a história evolutiva de cada espécie na árvore filogenética de um grupo de espécies estabelecido. O OEQ das espécies foi medido através da função *originality* do pacote *ade4* (Chessel et al. 2004) disponível no programa R (R Development Core Team 2013). OEQ é calculada a partir de filogenias datadas e com distâncias iguais entre cada nó terminal e a raiz (árvores ultramétricas).

Para avaliar a OEQ de beija-flores obteve-se a filogenia do grupo no sítio eletrônico *BirdTree.org* (Jetz et al. 2012) que usa as *backbone trees* de Ericson et al. (2006) e Hackett et al. (2008). A filogenia de beija-flores incluiu as nove espécies presentes na rede e 11 espécies adicionais registradas no PESM em outros estudos

(Snow & Snow 1986, Buzato et al. 2000, Maruyama et al. 2015). Como BirdTree não disponibiliza uma única árvore consensual para aves, mas múltiplas árvores igualmente plausíveis, o valor de originalidade de beija-flores foi obtido a partir da média das suas originalidades entre 1000 árvores obtidas. Para avaliar a OEQ de plantas a filogenia do grupo foi obtida através do programa *Phylomatic* (Webb & Donoghue 2005), a partir da mega-árvore “R20120829” que segue APG III (2009). A filogenia de plantas incluiu as 55 espécies presentes na rede e 68 espécies adicionais registradas em outros estudos no PESH (Snow & Snow 1986, Buzato et al. 2000, Maruyama et al. 2015). Para ajustar o comprimento dos ramos foi usado o algoritmo *BLADJ* disponível no programa *Phylocom* (Webb et al. 2008). A adição de espécies nas filogenias de beija-flores e plantas foi uma forma de evitar que alguns táxons importantes para as interações em um contexto ecológico e biogeográfico não fossem sub ou sobre-representados, potencialmente enviesando as estimativas de isolamento evolutivo das espécies em relação a suas guildas (Lessard et al. 2012).

Construindo as matrizes probabilísticas

Seguindo Vázquez et al. (2009a) e modificações de Vizentin-Bugoni et al. (2014), informações quanto abundâncias, morfologias, fenologias e histórias evolutivas foram usadas para construir matrizes probabilísticas baseadas em cada fator determinante sobre **O** (**A**, **M**, **F** e **H**). Na matriz baseada nas abundâncias (**A**) das espécies cada elemento a_{ij} é definido como a multiplicação das estimativas de abundância do respectivo par de espécies polinizador-planta. A matriz probabilística baseada nas barreiras fenológicas (**F**) foi definida a partir do número de meses em que o par de espécies co-ocorreu nos 24 meses em que a rede foi observada ($0 \leq a_{ij} \leq 24$). Na matriz probabilística baseada nas barreiras morfológicas (**M**), cada elemento a_{ij} recebeu

valor 1 quando o alcance do bico do beija-flor era maior ou igual ao comprimento da corola da planta, e 0 quando o bico era menor que o comprimento da corola.

As matrizes probabilísticas baseadas nas histórias evolutivas (**H**) foram construídas a partir das hipóteses filogenéticas expressas na Tabela 1. Para cada modelo filogenético foram geradas matrizes onde linhas representam os beija-flores, colunas representam plantas, e as intersecções contém diferentes combinações dos valores de OEQ de cada par de espécies de acordo com o respectivo cenário filogenético. Na Figura 3 são apresentados nove cenários filogenéticos esperados a partir das hipóteses apresentadas na Tabela 1. Na matriz **H**+/+ cada elemento a_{ij} contém a multiplicação dos valores da OEQ dos respectivos pares de espécies. Na matriz **H**-/- cada elemento a_{ij} contém a multiplicação do valor inverso da OEQ (1 - OEQ) das espécies. Na matriz **H** μ/μ cada elemento a_{ij} contém a multiplicação do valor inverso do Z-score das OEQ dos pares de espécies. Nas matrizes **H**+/- e **H**-/+ os elementos a_{ij} contêm o valor da OEQ das espécies de um grupo multiplicado pelo valor inverso da OEQ das espécies do outro grupo. Nas matrizes **H** μ /+, **H** μ /-, **H**+/ μ e **H**-/ μ os elementos a_{ij} contêm a multiplicação do valor inverso do Z-score das OEQs de um grupo multiplicados pelas OEQs ou inverso das OEQs do outro grupo. Essas matrizes foram transformadas em matrizes probabilísticas através da divisão dos valores de cada elemento pela soma de toda a matriz. Evitou-se gerar probabilidades iguais a zero nos modelos construídos com cenários de isolamento intermediário atribuindo um valor mínimo (S1 em material

suplementar).

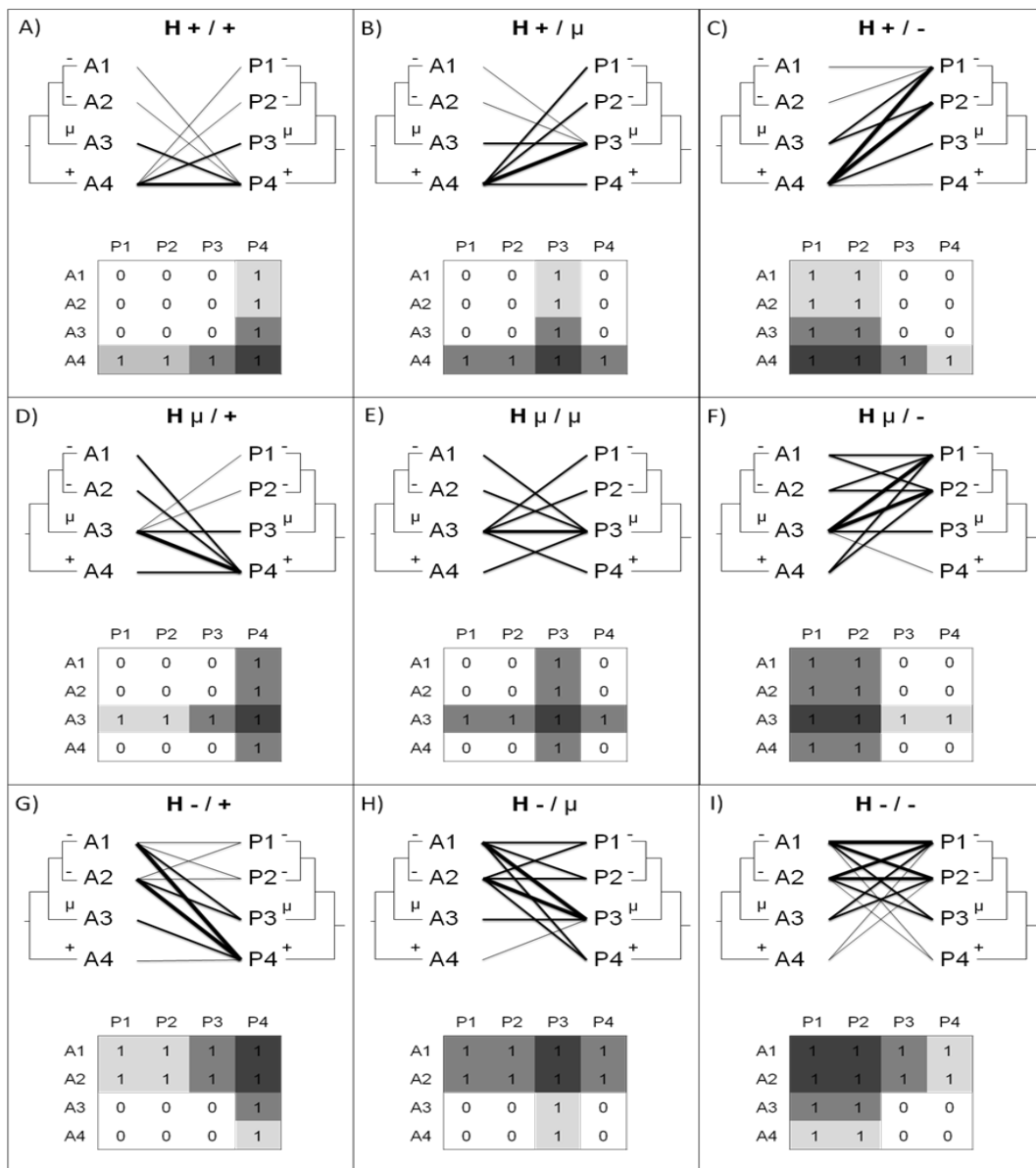


Figura 3. Predições dos nove cenários filogenéticos (Tabela 1) para as interações entre assembleias hipotéticas de Animais (A1 – A4) e Plantas (P1 – P4) relacionadas por suas filogenias. A1, A2, P1, P2 são espécies pouco isoladas evolutivamente (-); A3, P3 são espécies intermediariamente isoladas (μ), A4, P4 são as espécies mais isoladas (+). Interações representadas em forma de grafo e de matriz (respectivamente nas posições superiores e inferiores de cada quadro). Linhas mais espessas e tons mais escuros de cinza significam maiores probabilidades de interações esperadas. Nos elementos das matrizes, “1” e ”0” representam presença e ausência de interações.

Análise de dados

Para avaliar a importância relativa dos fatores determinantes (história evolutiva, abundância e barreiras morfológicas e fenológicas) foi seguida a análise de verossimilhança de Vázquez et al. (2009a). Foi avaliada a capacidade de prever as frequências de interações observadas em **O** de modelos construídos a partir das matrizes probabilísticas baseadas em cada fator e nas suas combinações possíveis. Os modelos compostos por mais de um fator foram construídos multiplicando as respectivas matrizes probabilísticas. Foi usado o critério de informação de Akaike (AIC) para avaliar a capacidade preditiva de cada modelo e Δ AIC para comparar eles. Esse método penaliza os modelos a partir do número de parâmetros (i.e., número de fatores determinantes) considerados, respeitando um princípio de parcimônia (Burnham & Anderson 2002). Como cada fator determinante afeta ambas as assembleias, o número de parâmetros foi definido como duas vezes o número de fatores considerados. Os modelos que incluem **H** foram testados múltiplas vezes, considerando cada possível cenário filogenético. Assim como Vázquez et al. (2009a), assumi que as probabilidades de interações entre cada par de espécies seguem uma distribuição multinomial. Para avaliar a verossimilhança foi usada a função *dmultinom*, disponível no pacote *stats* no programa R (R Development Core Team 2013).

Resultados

As espécies de plantas mais originais na rede de interações foram *Psittacanthus dichrous* (Loranthaceae; OEQ = 0.071), *Alstromeria inodora* (Alstromeriaceae; OEQ = 0.019), *Fuchsia regia* (Onagraceae; OEQ = 0.017) e *Canna paniculata* (Cannabaceae; OEQ = 0.017). As espécies de plantas menos originais pertenceram a Lamiales, principalmente Acanthaceae (8 spp.; OEQ \approx 0.002) e Gesneriaceae (6 spp.; OEQ \approx

0.003). Entre os beija-flores, as espécies mais originais na rede de interações foram *Florisuga fusca* (OEQ = 0.187), *Lophornis chalybeus* (OEQ = 0.090) e *Clytolaema rubricauda* (OEQ = 0.090). As espécies de beija-flores menos originais foram *Thalurania glaucopis* (OEQ = 0.020), *Eupetomena macroura* (OEQ = 0.015) e *Amazilia versicolor* (OEQ = 0.013).

O modelo com o menor valor de AIC (melhor modelo) teve como matrizes predictoras **M**, **F**, e **H-/-** (cenário filogenético indicando maiores probabilidades de interação entre espécies menos isoladas nas filogenias). O segundo melhor modelo foi composto apenas pela combinação de **M** e **F**, o qual não foi superado por nenhum outro cenário filogenético avaliado, mesmo quando combinados com **M** e **F**. Por essa razão, entre os cenários filogenéticos são apresentados apenas os resultados para o cenário **H-/-**. Por sua vez, o modelo composto unicamente pelo cenário **H-/-** apresentou menor valor de AIC do que o modelo composto unicamente pelas abundâncias relativas das espécies, e maior valor de AIC do que os modelos compostos unicamente por barreiras morfológicas e fenológicas.

Tabela 2. Resultados da análise de verossimilhança dos modelos preditores das interações em **O**, gerados a partir de suas abundâncias (**A**), barreiras morfológicas (**M**), barreiras fenológicas (**F**), histórias evolutivas (cenário **H(-/-)**) e suas combinações possíveis. Modelos ordenados a partir do valor de ΔAIC em relação ao melhor modelo (**H(-/-)MF**).

Modelos	AIC	ΔAIC	pesos
H(-/-)MF	8352	0	0.99
MF	8429	77	> 0.01
H(-/-)F	9890	1538	0
F	9903	1551	0
H(-/-)M	10708	2356	0
M	10727	2375	0
H(-/-)	12296	3944	0
H(-/-)AM	17678	9326	0
AM	17777	9425	0
H(-/-)A	18229	9877	0
A	18303	9951	0
H(-/-)AMF	18403	10051	0
AMF	18462	10110	0
H(-/-)AF	18754	10402	0
AF	18797	10445	0

Discussão

O presente trabalho atingiu seu objetivo porque, pela primeira vez, foi desenvolvida uma análise robusta da contribuição das histórias evolutivas das espécies em conjunto com outros fatores determinantes das suas interações em redes bipartidas. A dificuldade de derivar probabilidades de interações usando filogenias independentes de dois níveis tróficos foi superada com uma extensão do arcabouço proposto por Vázquez et al (2009a). Adicionalmente, os resultados deste estudo suportam uma vertente da ecologia que destaca o papel das histórias evolutivas em estruturar as redes de interações entre espécies, e não apenas de processos ecológicos atuais (Ives & Godfray 2006, Rezende et al. 2007a, b, Gómez et al. 2010, Verdú & Valiente-Banuet 2011, Rafferty & Ives 2013, Carvalheiro et al. 2014, Chamberlain et al. 2014a, b, Peralta 2016).

Utilizando esse arcabouço em uma rede de interações entre beija-flores e plantas de uma floresta tropical, nossos resultados fornecem evidências da importância das relações filogenéticas das espécies em determinar suas frequências de interações. É particularmente notável que as frequências de interações entre beija-flores e plantas tenham sido melhor preditas por probabilidades geradas por suas histórias evolutivas do que por probabilidades geradas por suas abundâncias relativas. Muitos trabalhos destacam o papel das abundâncias como um fator neutro definindo as chances de encontros entre as espécies, principalmente na ausência de barreiras ou preferências entre os parceiros (Burns 2006, Krishna et al. 2008, Canard et al. 2012), o que não foi corroborado neste estudo. Dentre os cenários filogenéticos possíveis, **H**-/- fez parte do melhor modelo preditivo, enquanto os demais cenários geraram modelos com valores de Δ AIC altíssimos (resultados não apresentados). Isso sugere que os polinizadores e

plantas da rede estudada são mais propensos a interagir com parceiros que compartilham mais da sua história evolutiva com as demais espécies de sua assembleia, e menos propensos a interagir com parceiros cujas histórias evolutivas são mais isoladas. Espécies que compartilham muito da sua história evolutiva tiveram pouco tempo em isolamento para desenvolver fenótipos mais distintos, o que condiciona seus atributos a serem mais correlacionados entre si (Pavoine et al. 2005). A ocorrência do cenário **H-/-** é plausível para sistemas mais especializados, onde as assimetrias nos fenótipos das espécies geram barreiras para as interações. Nesses casos, ter atributos muito pouco correlacionados com sua assembleia pode representar menores chances de interações para uma espécie (Huang et al. 2015, Coux et al. 2016, Dehling et al. 2016). Recentes estudos apontam que espécies funcionalmente mais únicas na rede tendem a interagir com um menor número de parceiros, tanto para dispersores (Dehling et al. 2016) quanto polinizadores (Coux et al. 2016). Invertebrados herbívoros têm mais dificuldade em consumir plantas evolutivamente mais isoladas na comunidade, porque elas tendem a apresentar resistências mais conspícuas, como barreiras químicas ou físicas (Ehrlich & Raven 1964). A ocorrência desse cenário para polinizadores e plantas pode estar relacionada a um mecanismo de facilitação intraguilda. Uma espécie pode contribuir com a ocorrência e frequências de interações de outras em sua assembleia por atrair parceiros para a rede de interações (Lavery 1992, Johnson et al. 2003, Molina-Montenegro et al. 2008) e essa facilitação tende a ser mais intensa entre espécies mais relacionadas evolutivamente (Johnson et al. 2003, Carvalheiro et al. 2014).

Os resultados deste estudo também demonstram que combinar informações das histórias evolutivas das espécies com encaixes nas morfologias e fenologias aumenta consideravelmente nossa capacidade de prever as interações observadas na rede beija-flor-planta. A importância das barreiras na fenologia e morfologia já havia sido

previamente destacada para esse sistema (Vizentin-Bugoni et al. 2014) e para outros sistemas polinizador-planta (Olesen et al. 2008, 2011, Maruyama et al. 2014). Os acoplamentos fenológicos foram o fator mais importante porque a maioria das espécies de plantas floresceu por períodos curtos e a maioria das espécies de beija-flores ocorreu ocasionalmente na comunidade (Vizentin-Bugoni et al. 2014). Encaixes na morfologia foram também importantes porque algumas espécies mesmo coocorrendo temporalmente não interagiram devido a uma ampla diferença entre os tamanhos de corolas e de bicos (Vizentin-Bugoni et al. 2014). Desta forma, fica demonstrada a multiplicidade de fatores atuando sobre as redes de interações entre espécies, que dificilmente podem ser bem explicadas por um único mecanismo (Rezende et al. 2007b, Stang et al. 2009, Vázquez et al. 2009a).

O uso de cenários filogenéticos representa uma forma de avaliar como as histórias evolutivas das espécies determinam as suas interações e o quanto elas são importantes em relação aos demais fatores determinantes. Com isso, o presente trabalho contribui para que as histórias evolutivas das espécies não sejam menosprezadas na investigação dos fatores determinantes das redes de interações ecológicas. Isso serve de inspiração para que sejam testadas as importâncias relativas de mecanismos e processos com efeitos indiretos sobre a estrutura das redes de interações, por exemplo, processos demográficos, fatores ambientais (Vázquez et al. 2009b), distribuição espacial e padrões de movimentação das espécies (Morales & Vázquez 2008) e processos de coevolução difusa (Guimarães et al. 2011). Entender a importância relativa de cada fator determinante sobre as redes de interações ecológicas nós deixa mais próximos de compreender completamente esses sistemas.

Material suplementar

S1. Linhas de comando utilizadas no *software* R para construir os cenários filogenéticos e para a análise de verossimilhança.

```
aves_orig <- as.vector(read.table("originalidade_aves.txt")) #É necessário especificar o
arquivo (.txt) ou vetor contendo as originalidades do primeiro grupo.
```

```
plantas_orig <- as.vector(read.table("originalidade_plantas.txt")) #O mesmo para o
segundo grupo.
```

```
invez <- function(dados){ #função para calcular o inverso do z-score
```

```
  z2 <- (scale(dados))^2
```

```
  inv <- ((max(z2)+0.00001)-z2)/(max(z2)+0.00001) #atribui um valor mínimo
nas células com valor 0
```

```
  return(inv)
```

```
}
```

```
plantas_mais <- plantas_orig
```

```
aves_mais <- aves_orig
```

```
aves_menos <- 1 - aves_orig
```

```
plantas_menos <- 1 - plantas_orig
```

```
aves_med <- invzez(aves_orig)
```

```
plantas_med <- invzez(plantas_orig)
```

```
# CENÁRIO H+/+
```

```
rede_mais_mais <- matrix(nrow = length(aves_mais), ncol =
length(plantas_mais),byrow= TRUE)
```

```
for(i in 1:length(plantas_mais)){
```

```
  rede_mais_mais[,i]<- plantas_mais[i] * aves_mais
```

```
}
```

```
rede_mais_mais <- rede_mais_mais/sum(rede_mais_mais)
```



```

# CENÁRIO H+/- #

rede_mais_menos <- matrix(nrow = length(aves_mais), ncol =
length(plantas_menos),byrow= TRUE)

for(i in 1:length(plantas_menos)){

  rede_mais_menos[,i]<- plantas_menos[i] * aves_mais

}

rede_mais_menos <- rede_mais_menos/sum(rede_mais_menos)

# CENÁRIO H-/+

rede_menos_mais <- matrix(nrow = length(aves_menos), ncol =
length(plantas_mais),byrow= TRUE)

for(i in 1:length(plantas_mais)){

  rede_menos_mais[,i]<- plantas_mais[i] * aves_menos

}

rede_menos_mais <- rede_menos_mais/sum(rede_menos_mais)

# CENÁRIO H-/-

rede_menos_menos <- matrix(nrow = length(aves_menos), ncol =
length(plantas_menos),byrow= TRUE)

for(i in 1:length(plantas_menos)){

  rede_menos_menos[,i]<- plantas_menos[i] * aves_menos

}

rede_menos_menos <- rede_menos_menos/sum(rede_menos_menos)

# CENÁRIO Hμ/+

rede_med_mais <- matrix(nrow = length(aves_med), ncol =
length(plantas_mais),byrow= TRUE)

for(i in 1:length(plantas_mais)){

  rede_med_mais[,i]<- plantas_mais[i] * aves_med

}

```

```
rede_med_mais <- rede_med_mais/sum(rede_med_mais)
```

```
# CENÁRIO  $H_{\mu}/-$ 
```

```
rede_med_menos <- matrix(nrow = length(aves_med), ncol =  
length(plantas_menos),byrow= TRUE)
```

```
for(i in 1:length(plantas_menos)){
```

```
  rede_med_menos[,i]<- plantas_menos[i] * aves_med
```

```
}
```

```
rede_med_menos <- rede_med_menos/sum(rede_med_menos)
```

```
# CENÁRIO  $H_{\mu}/\mu$ 
```

```
rede_med_med <- matrix(nrow = length(aves_med), ncol =  
length(plantas_med),byrow= TRUE)
```

```
for(i in 1:length(plantas_med)){
```

```
  rede_med_med[,i]<- plantas_med[i] * aves_med
```

```
}
```

```
rede_med_med <- rede_med_med/sum(rede_med_med)
```

```
# CENÁRIO  $H_{+}/\mu$ 
```

```
rede_mais_med <- matrix(nrow = length(aves_mais), ncol =  
length(plantas_med),byrow= TRUE)
```

```
for(i in 1:length(plantas_med)){
```

```
  rede_mais_med[,i]<- plantas_med[i] * aves_mais
```

```
}
```

```
rede_mais_med <- rede_mais_med/sum(rede_mais_med)
```

```

# CENÁRIO H-/μ

rede_menos_med <- matrix(nrow = length(aves_menos), ncol =
length(plantas_med),byrow= TRUE)

for(i in 1:length(plantas_med)){

  rede_menos_med[,i]<- plantas_med[i] * aves_menos

}

rede_menos_med <- rede_menos_med/sum(rede_menos_med)

### Testando a capacidade dos cenários em predizer as interações observadas ###

library(stats)

rede_obs <- as.matrix(read.table("matriz_observada.txt")) #Aqui é necessário
especificar a matriz de interações observada

resultados <- matrix(0,ncol=2,nrow=9) #Tabela para receber o valor de verossimilhança
e o AIC dos 9 modelos

colnames(resultados)<-c("likelihood", "AIC")

rownames(resultados)<-c("H+/+", "H+/-", "H-/+", "H-/-", "Hμ/μ", "Hμ/-",
", "Hμ/+", "H+/μ", "H-/μ")

# H+/+

lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_mais_mais, log=TRUE)

aic = 2 *(-lik) + 2 * 2 #o último valor é o número de parâmetros

resultados[1,1]<- round(lik, digits=0)

resultados[1,2]<- round(aic, digits=0)

# H+/-

lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_mais_menos, log=TRUE)

aic = 2 *(-lik) + 2 * 2

resultados[2,1]<- round(lik, digits=0)

resultados[2,2]<- round(aic, digits=0)

```

```

# H-/ +
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_menos_mais, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[3,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[3,2]<- round(aic, digits=0)

# H-/ -
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_menos_menos, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[4,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[4,2]<- round(aic, digits=0)

# Hμ/μ
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_med_med, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[5,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[5,2]<- round(aic, digits=0)

# Hμ/ -
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_med_menos, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[6,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[6,2]<- round(aic, digits=0)

# Hμ/ +
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_med_mais, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[7,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[7,2]<- round(aic, digits=0)

```

```
# H+/μ
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_mais_med, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[8,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[8,2]<- round(aic, digits=0)

# H-/μ
lik <- dmultinom(rede_obs, prob= rede_menos_med, log=TRUE)
aic = 2 *(-lik) + 2 * 2
resultados[9,1]<- round(lik, digits=0)
resultados[9,2]<- round(aic, digits=0)
```

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora o papel determinante de processos evolutivos nas interações entre espécies fosse reconhecido, nenhum estudo havia demonstrado uma forma de avaliar sua importância em relação aos demais fatores que determinam redes ecológicas bipartidas (exceto Verdú & Valiente-Banuet 2011 para interações entre espécies em uma única árvore filogenética). Uma das razões para essa lacuna ter persistido até agora é a recência do desenvolvimento de conceitos e métodos de dois temas fundamentais, a teoria de redes ecológicas e ecofilogenia. Da mesma forma, unir os dois campos para derivar probabilidades de interações entre espécies em redes, a partir de filogenias independentes, é uma tarefa nada trivial (Vázquez et al. 2009a).

Esse trabalho contribui em preencher essa lacuna, oferecendo à comunidade científica uma forma de avaliar a importância das histórias evolutivas das espécies em relação a múltiplos fatores determinantes das suas interações em redes ecológicas. Usando esse método em uma rede de interações entre beija-flores e plantas da Mata Atlântica do sudeste brasileiro, pela primeira vez foi testada a importância do passado evolutivo das espécies como determinante das suas interações no presente. As histórias evolutivas das espécies não foram mais importantes do que as barreiras nas suas morfologias e fenologias, mas contribuíram com esses fatores em prever as frequências de interações observadas. Surpreendentemente, sozinhas as histórias evolutivas predisseram melhor as interações do que um fator neutro (abundâncias relativas) frequentemente destacado como um determinante muito importante para as interações entre espécies. Essas conclusões corroboram uma ideia recente da ecologia que destaca o papel de processo evolutivo em formar as redes de interações, e elas evidenciam que não podemos entender completamente os processos que arquitetam as

redes de interações, e todo o subsequente funcionamento de ecossistemas, sem considerar o passado evolutivo das espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allsopp, M. H. et al. 2008. Valuing insect pollination services with cost of replacement.

- PLoS One 3: e3128.

Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. -

Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 100: 9383–9387.

Blomberg, S. and Garland, T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia,

adaptation and comparative methods. - J. Evol. Biol. 15: 899–910.

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a

practical information-theoretic approach. - Springer Verlag.

Burns, K. C. 2006. A simple null model predicts fruit frugivore interactions in a

temperate rainforest. - Oikos 115: 427–432.

Buzato, S. et al. 2000. Hummingbird-Pollinated Floras at Three Atlantic Forest Sites1. -

Biotropica 32: 824–841.

Canard, E. et al. 2012. Emergence of structural patterns in neutral trophic networks. -

PLoS One 7: e38295.

Carnicer, J. et al. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a

network approach. - Ecology 90: 1958–1970.

Carvalho, L. G. et al. 2014. The potential for indirect effects between co-flowering

- plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. - *Ecol. Lett.* 17: 1389–1399.
- Cavender-Bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. - *Ecol. Lett.* 12: 693–715.
- Chamberlain, S. A. et al. 2014a. Traits and phylogenetic history contribute to network structure across Canadian plant – pollinator communities. - *Oecologia* 176: 545–556.
- Chamberlain, S. et al. 2014b. Phylogenetic tree shape and the structure of mutualistic networks. - *J. Ecol.* 102: 1234–1243.
- Chessel, D. et al. 2004. The ade4 package - I: One-table methods. - *R News* 4: 5–10.
- Coux, C. et al. 2016. Linking species functional roles to their network roles. - *Ecol. Lett.* 19: 762–770.
- Dehling, D. M. et al. 2014. Functional relationships beyond species richness patterns: trait matching in plant–bird mutualisms across scales. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 1085–1093.
- Dehling, D. M. et al. 2016a. Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant – frugivore interactions. - *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 283: 20152444.
- Dehling, D. M. et al. 2016b. Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. - *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* in press.
- Ehrlich, P. R. and Raven, P. H. 1964. Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. -

- Evolution (N. Y). 18: 586–608.
- Ericson, P. G. P. et al. 2006. Higher-level phylogeny and morphological evolution of tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Tyrannida). - Mol. Phylogenet. Evol. 40: 471–483.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. - Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 1: 78–91.
- Gómez, J. M. et al. 2010. Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. - Nature 465: 918–921.
- 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.
- Goor, A. 1965. The History of the Fig in the Holy Land from Ancient Times to the Present Day. - Econ. Bot.: 124–135.
- Guimarães, P. R. et al. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. - Ecol. Lett. 14: 877–885.
- Guyer, C. and Slowinski, J. B. 1991. Comparisons of Observed Phylogenetic Topologies with Null Expectations among Three Monophyletic Lineages. - Evolution (N. Y). 45: 340–350.
- Hackett, S. J. et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. - Science 320: 1763–8.
- Herrera, C. M. 1984. Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. - Ecology 65: 609–617.

- Hougnier, C. et al. 2006. Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. - *Ecol. Econ.* 59: 364–374.
- Howe, H. F. and Westley, L. C. 1988. Ecological relationships of plants and animals. - Oxford University Press.
- Huang, S. et al. 2015. Parasite diversity declines with host evolutionary distinctiveness: A global analysis of carnivores. - *Evolution (N. Y.)*. 69: 621–630.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. - Princeton University Press.
- Huelsenbeck, J. P. and Rannala, B. 1997. Phylogenetic methods come of age: testing hypotheses in an evolutionary context. *276*: 227–232.
- III, A. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. - *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105–121.
- Ives, A. R. and Godfray, H. C. J. 2006. Phylogenetic analysis of trophic associations. - *Am. Nat.* 168: E1–E14.
- Jetz, W. et al. 2012. The global diversity of birds in space and time. - *Nature* 491: 444–8.
- Johnson, S. D. et al. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. - *Ecology* 84: 2919–2927.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. - *Am. Nat.* 129: 657–677.
- Jordano, P. et al. 2003. Invariant Properties in Coevolutionary Networks of Plant –

- Animal Interactions. - *Ecol. Lett.* 6: 69–81.
- Krasnov, B. R. et al. 2012. Phylogenetic Signal in Module Composition and Species Connectivity in Compartmentalized Host-Parasite Networks. - *Am. Nat.* 179: 501–511.
- Krishna, A. et al. 2008. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. - *Oikos* 117: 1609–1618.
- Laverty, T. M. 1992. Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. - *Oecologia* 89: 502–508.
- Lessard, J.-P. et al. 2012. Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. - *Proc. Biol. Sci.* 279: 266–74.
- Lindeman, R. L. 1942. the Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. - *Ecology* 23: 399–417.
- Maruyama, P. K. et al. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. - *Biotropica* 46: 740–747.
- Maruyama, P. K. et al. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. - *Oecologia* 178: 783–793.
- Memmott, J. et al. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. - *Proc. Biol. Sci.* 271: 2605–2611.
- Miranda, M. and Parrini, F. 2015. Congruence between species phylogenetic and trophic distinctiveness. - *Biodivers. Conserv.* 24: 355–369.

- Moermond, T. C. and Denslow, J. . 1985. Neotropical avian frugivores patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. - *Ornithol. Monogr.* 36: 865–897.
- Molina-Montenegro, M. A. et al. 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the “magnet species” concept with invasive species. - *Oikos* 117: 1833–1839.
- Morales, J. M. and Vázquez, D. P. 2008. The effect of space in plant-animal mutualistic networks: Insights from a simulation study. - *Oikos* 117: 1362–1370.
- Muchhala, N. et al. 2014. Competition for hummingbird pollination shapes flower color variation in andean solanaceae. - *Evolution* (N. Y). 68: 2275–2286.
- O’Gorman, E. J. O. et al. 2011. Loss of functionally unique species may gradually undermine ecosystems. - *Proc. Biol. Sci.* 278: 1886–1893.
- Olesen, J. M. et al. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. - *Ecology* 89: 1573–1582.
- Olesen, J. M. et al. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. - *Proc. Biol. Sci.* 278: 725–732.
- 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.
- Paton, D. C. and Collins, B. G. 1989. Bills and Tongues of Nectar-Feeding Birds - a Review of Morphology, Function and Performance, with Intercontinental Comparisons. - *Aust. J. Ecol.* 14: 473–506.
- Pavoine, S. et al. 2005. Is the originality of a species measurable? - *Ecol. Lett.* 8: 579–

586.

- Peralta, G. 2016. Merging evolutionary history into species interaction networks. - *Funct. Ecol.* in press.
- Pijl, van der L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants.* - Springer Verlag.
- R Development Core Team 2013. *R Software.* - R A Lang. *Environ. Stat. Comput.* in press.
- Rafferty, N. E. and Ives, A. R. 2013. Phylogenetic trait-based analyses of ecological networks. - *Ecology* 94: 2321–2333.
- Renoult, J. P. et al. 2015. The relative importance of color signaling for plant generalization in pollination networks. - *Oikos* 124: 347–354.
- Rezende, E. L. et al. 2007a. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. - *Nature* 448: 925–928.
- Rezende, E. L. et al. 2007b. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. - *Oikos* 116: 1919–1929.
- Rohr, R. P. and Bascompte, J. 2014. Components of phylogenetic signal in antagonistic and mutualistic networks. - *Am. Nat.* 184: 556–564.
- Santamaría, L. and Rodríguez-Gironés, M. A. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: Trait complementarity or exploitation barriers? - *PLoS Biol.* 5: 0354–0362.
- Sargent, R. D. and Ackerly, D. D. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. - *Trends Ecol. Evol.* 23: 123–130.

- Sáyago, R. et al. 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte-plant network. - *Proc. Biol. Sci.* 280: 20122821.
- 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. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. - *Ecol. Lett.* 17: 454–63.
- Snow, D. W. and Snow, B. K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, south-eastern Brazil. - *El Hornero* 12: 286–296.
- 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.
- Thompson, J. N. 2009. The Coevolving Web of Life. - *Am. Nat.* 173: 125–140.
- 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.
- Verdú, M. and Valiente-Banuet, A. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. - *Oikos* 120: 1351–1356.

- 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.
- Vizentin-Bugoni, J. et al. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. - *J. Anim. Ecol.* 85: 262–272.
- Webb, C. O. and Donoghue, M. J. 2005. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. - *Mol. Ecol. Notes* 5: 181–183.
- Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and Community Ecology. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475–505.
- Webb, C. O. et al. 2008. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. - *Bioinformatics* 24: 2098–2100.
- Whelan, C. J. et al. 1998. Are Bird-Consumed Fruits Complementary Resources? - *Oikos* 83: 195–205.
- Wolf, L. L. et al. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. - *J. Anim. Ecol.* 45: 349–379.