

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARCIA LUZIA MALANOTTE

MORFOLOGIA E COMPOSIÇÃO NUTRICIONAL DE FRUTOS ORNITOCÓRICOS EM  
TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA

CURITIBA  
2014

MARCIA LUZIA MALANOTTE

MORFOLOGIA E COMPOSIÇÃO NUTRICIONAL DE FRUTOS ORNITOCÓRICOS EM  
TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA

Dissertação apresentada como requisito parcial à  
obtenção do grau de Mestre em Botânica, junto ao  
Curso de Pós-Graduação em Botânica, Setor de  
Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Dra. Isabela Galarda Varassin  
Co-orientadora: Dra. Carmen Lucia de Oliveira  
Petkowicz

CURITIBA  
2014

Dedico este trabalho as pessoas mais importantes na minha vida, ao meu pai Jesus Sergio, e minha mãe Marlei.

## **AGRADECIMENTOS**

Aos meus pais, Jesus Sergio Malanotte e Marlei S. Malanotte, por terem me dado à liberdade de escolher meu caminho, e por todo apoio e incentivo para continuar no meu crescimento acadêmico.

Ao meu namorado Luís por sempre estar do meu lado, apesar da distância, pela compreensão, paciência e muito amor nestes anos. Por ter participado também dessa etapa em minha vida.

À minha orientadora, Profa. Dra. Isabela Galarda Varassin, por aceitar me orientar, pela confiança depositada, pela disponibilidade e dedicação mesmo passando um ano longe sempre se manteve muito presente.

À minha co-orientadora, Profa. Dra. Carmen L. O. Petkowicz, por aceitar ajudar neste trabalho, pela paciência em me ensinar todos os procedimentos no laboratório de bioquímica, pela disponibilidade de sempre me receber e esclarecer minhas dúvidas.

Ao Ricardo Pamplona Campos e o Tiago Machado Souza, por me ajudarem muito na fase inicial deste trabalho, apoio em campo, sugestões para sua elaboração. Por continuarem me atendendo ao longo deste percurso.

À Daniele A. Moraes e Carolina Yumi Shimamoto, que ajudaram me acompanhando na fase de campo. Dani, em especial, por não permitir que eu fosse sozinha nenhuma vez.

Aos LEVianos (pertencentes ao Laboratório de Ecologia Vegetal) que me acolheram muito bem. Não poderia ter entrado para um laboratório melhor. Ao Vinicius Marcilio por me ajudar com as análises funcionais no Syncsa.

As meninas do Laboratório 259, Samantha, Marília, Luana e Ana Mery pela companhia, conversas, cafés. Em especial para Ana Mery por me apresentar na Engenharia de Alimentos. Ao técnico de laboratório Marcelo, por me ajudar nas análises de proteínas.

A todos os membros da Pós-Graduação em Botânica da UFPR, por contribuírem para a realização do meu mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

Ao Funbio (Pesquisa e Capacitação em Restauração Ambiental na Floresta Atlântica do Paraná) e a Fundação Grupo O Boticário de Preservação a Natureza (FGBPN), projeto nº0875\_20102, pelo suporte financeiro.

A Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, em especial ao Eros Amaral, Maricy, Ozéas por todo o apoio durante as fases de campo realizadas na Reserva Natural Salto Morato (RNSM).

**Muito Obrigada!!!**

**A natureza é o único livro que oferece um conteúdo valioso em todas as suas  
folhas.**

Johann Goethe

## RESUMO

Os frutos ornitocóricos apresentam traços fenotípicos associados aos seus dispersores. O tamanho dos frutos é uma característica diretamente relacionada com a dispersão pelas aves. A cor dos frutos funciona na sinalização, aumentando a detectabilidade e servindo também como indicação de sua qualidade nutricional. O valor nutritivo dos frutos pode estar associado com dispersores mais específicos ou oportunistas, de acordo com a disponibilidade de lipídios, proteínas e carboidratos. Os traços fenotípicos são importantes para mostrar os padrões de convergência (TCAP) e de divergência (TDAP) que estruturam as comunidades e para entender os processos adjacentes. Analisamos como os traços morfológicos, nutricionais e de cor dos frutos ornitocóricos são representados nos três estádios sucessionais, se há relação entre a cor dos frutos e o recurso nutricional disponível e a ocorrência de padrões de convergência e divergência dos traços dos frutos. Para determinar como variam os traços dos frutos entre os estádios sucessionais foram realizadas análises de variância. Para avaliar a relação entre os traços morfológicos, de cor e químicos foram realizadas correlações simples. Utilizamos métodos de correlação de matrizes, por meio do algoritmo SYNCOSA, para avaliar os padrões de convergência e divergência na organização da comunidade ao longo do gradiente sucessional. Os padrões foram relacionados à idade da vegetação. O tamanho do fruto e da semente aumentou com o gradiente sucessional, mas características químicas de lipídios, carboidratos e proteínas permaneceram similares. Frutos de cor preta predominaram ao longo do gradiente, com 80% no estágio jovem, seguidos da cor vermelha, com 40% no estágio maduro. Volume da semente, lipídios, luminosidade e tonalidade apresentaram convergência em todos os estádios sucessionais, indicando uma filtragem ambiental desses traços. Tendências de divergência dos traços de proteína e carboidrato ocorreram em estágio imaturo, possivelmente devido à competição entre as plantas por aves dispersoras ou por efeito da sucessão na composição de espécies de plantas. A ausência de sinal filogenético em nível de comunidade indica que a montagem da comunidade representada pelo núcleo central de espécies que tiveram maior força de interação, independe das

afinidades filogenéticas entre as espécies, sendo determinada pelas respostas ao ambiente ou a fatores bióticos a que estão submetidas.

Palavras-chave: cor, diásporo, dispersão de sementes, frugivoria, lipídios



## ABSTRACT

Ornithochorous fruits have phenotypic traits associated with their dispersers. Fruit size is a characteristic directly associated with bird dispersal. Fruit color acts as a signaling disperser, enhancing its detectability as well the indication of its nutritional quality. Fruit nutritional value may be associated with more specific or more opportunistic dispersers, according to the availability of lipids, proteins and carbohydrates. Phenotypic traits are important to show the patterns of convergence (TCAP) and divergence (TDAP) that structure communities, and understand the adjacent processes. We analyzed how morphological, nutritional and color traits of ornithochorous fruits are represented in three successional stages, if there is a relationship between fruit color and nutritional resource available and the occurrence of fruit traits convergence and divergence patterns. To analyze how fruits traits vary among the successional stages analysis of variance were performed. To evaluate the relationship between morphological, color and chemical traces simple correlations were performed. We used methods of correlation matrices, through SYNCSA algorithm, to evaluate the patterns of convergence and divergence in the organization of the community along the successional gradient. Patterns were related to vegetation age. Fruit and seed size increased along successional stages, but the chemical characteristics of lipids, carbohydrates e proteins were similar. Black fruits prevailed in all stages, with 80% in the young stage, followed by red fruits with 40% in the mature stage. Seed volume, lipids, brightness and hue converged in all successional stages, indicating an environmental filtering of these traits. Tendencies of divergences of proteins and carbohydrates occurred in immature stages, possibly due to competition between plants for dispersers or succession influencing plant composition. The absence of phylogenetic signal at the community level indicated that community assemblage, represented by the central core of species that had greater strength of interaction, was independent of the phylogenetic affinities among species, being determined by the responses to the environment where they are.

Key-words: color, diaspore, seed dispersal, frugivory, lipids

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Método para avaliação do papel da filogenia e da distribuição dos traços no sinal filogenético e convergência e divergência de traços nos padrões de montagem relacionados a um filtro ecológico. Foram utilizadas matrizes de similaridade filogenética entre as espécies ( $S_F$ ), e similaridade das espécies com base nos seus traços ( $S_B$ ), que multiplicadas resultam na correlação  $\rho(BF)$  que indica o sinal filogenético em nível de espécie; a multiplicação das matrizes de distância  $D_P$  (filogenética) e  $D_T$  (traços) resulta na correlação  $\rho(PT)$  que indica o sinal filogenético em nível de comunidade. Posteriormente, foi realizada uma correlação da matriz de distancia  $D_X$  (comunidade ponderada pelas similaridades de seus traços), pela matriz de distância  $D_E$  (gradiente ambiental), cujo resultado  $\rho(XE)$  revela tanto TCAP quanto TDAP. Para obter TDAP, é necessário remover o componente de convergência (TCAP) da correlação matricial  $\rho(XE)$  através de uma correlação parcial de matrizes, resultando em  $\rho(XE.T)$  que finalmente revela TDAP (Fonte: Pillar & Duarte 2010).....57
- Figura 2 - Variação do comprimento do fruto (A) e da semente (B) e do volume do fruto (C) e da semente (D) e o número de sementes por fruto (E) ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica no Sul do Brasil. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.....58
- Figura 3 - Quantidade média de lipídios, proteínas e carboidratos de baixa massa com 14 das 15 espécies que apresentaram mais interações com os frugívoros (A,C,E), e das 25 espécies (após a inclusão de outras 11 espécies) representando a comunidade (B,D,F). Os valores estão em g/100g polpa seca de frutos ornitocóricos ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.....59

- Figura 4 - Frequência de cores de frutos ornitocóricos maduros de acordo ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil.....60
- Figura 5 - Variação de luminosidade (A) e saturação (B) de frutos ornitocóricos ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica no Sul do Brasil. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.....61
- Figura 6. Tendências do padrão de convergência expressa pelos traços de volume da semente (A), lipídios (B), tonalidade (C) e luminosidade (D) ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil. Traços provenientes da Matriz T. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.....62
- Figura 7. Tendências do padrão de divergência expressa pelos traços de carboidratos (A) e de proteínas (B) ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil. Traços provenientes da Matriz T. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.....63

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Subconjunto de traços funcionais que maximizaram a expressão de TCAP e TDAP ao longo do tempo (idade vegetação) e seus respectivos valores de correlação. Legenda dos traços: sv – volume da semente; lip – lipídio; tom – tonalidade; lum – luminosidade; prot – proteína; carb – carboidrato. Legenda das correlações:  $\rho$ (TE) – Padrão de convergência do traço;  $\rho$ (XE.T) – Padrão de divergência do traço;  $\rho$ (PE) – Distâncias filogenéticas e ambiental entre as comunidades;  $\rho$ (BF) – Sinal filogenético a nível de espécie;  $\rho$ (TE.P) – Padrão de convergência do traço removendo a filogenia;  $\rho$ (PT) – Sinal filogenético a nível de comunidade;  $\rho$ (XE.TP) – Padrão de divergência do traço removendo a filogenia. Em negrito, relações significativas para  $P < 0,05$ ..... 53

## SUMÁRIO

<b>Introdução Geral</b> .....	<b>13</b>
Interação Aves-Plantas e Frutos Ornitócoricos.....	13
Bioma Mata Atlântica e Sucessão Vegetal.....	15
Montagem de Comunidades .....	17
<b>Referências Bibliográficas</b> .....	<b>19</b>
CAPÍTULO 1: Morfologia e composição nutricional de frutos ornitócoricos em três estádios sucessionais na Floresta Atlântica brasileira.	
<b>Resumo</b> .....	<b>27</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>29</b>
<b>Introdução</b> .....	<b>30</b>
<b>Métodos</b> .....	<b>32</b>
Local de estudo.....	32
Delineamento amostral e Coleta de dados .....	33
Morfologia dos frutos.....	34
Cor dos frutos.....	34
Análises químicas .....	35
Construção de matrizes de traços.....	36
Análise dos dados.....	37
<b>Resultados</b> .....	<b>38</b>
<b>Discussão</b> .....	<b>40</b>
Traços dos frutos no gradiente sucessional.....	40
Padrões de convergência e divergência dos traços dos frutos .....	43
<b>Considerações Finais</b> .....	<b>46</b>
<b>Literatura Citada</b> .....	<b>47</b>

<b>Tabelas .....</b>	<b>53</b>
<b>Legenda das Figuras .....</b>	<b>55</b>
<b>Figuras .....</b>	<b>57</b>
<b>Apêndices .....</b>	<b>64</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

### INTERAÇÃO AVES-PLANTAS E FRUTOS ORNITOCÓRICOS

Os animais são os principais agentes de transferências durante as fases dispersivas do ciclo reprodutivo em plantas superiores: polinização das flores e distribuição das sementes para outros locais (JORDANO, 1987). Estas interações são mutuamente benéficas, com animais utilizando a variedade de recursos provenientes das plantas, como, por exemplo, polpa carnosa dos frutos (HERRERA, 2002).

As plantas fazem um alto investimento em frutos, que está associado com a quantidade de frugívoros especialistas na disputa pelo uso desse recurso (HOWE, 1993). As aves frugívoras geralmente se alimentam simultaneamente de frutos de diferentes espécies, influenciando na abundância absoluta e relativa destas espécies em uma comunidade local de plantas (HERRERA, 1995). Quanto maior é a recompensa pela dispersão para a ave, maior é a procura, mas quantidade nem sempre reflete qualidade e diásporos com pouca polpa podem possuir maior valor nutricional (HERRERA, 1981).

As aves são os principais agentes dispersores de sementes (GALETTI *et al.*, 2011). Porém, existem algumas limitações morfológicas na interação com as plantas, pois o tamanho do maior fruto que uma ave consegue ingerir está positivamente correlacionado com a largura do seu bico. Desta forma, frutos grandes acabam por restringir o número de espécies de aves que podem servir como potenciais dispersores de suas sementes (WHEELWRIGHT, 1985). A proteção do diásporo também influencia na procura pelo dispersor, sendo que diásporos mais fortes são procurados por dispersores maiores com capacidade de romper a casca (PRIMACK, 1987). Segundo Whitmore (1989), espécies de plantas em estágio mais avançado apresentam uma menor quantidade de sementes, porém em tamanho maior e com adequada reserva de recursos para um maior sucesso na sua germinação e estabelecimento. Assim, a massa de sementes é vista como estratégia de cada espécie para o seu estabelecimento (WESTOBY *et al.*, 1996).

Nas plantas dispersas por aves, as sementes estão envoltas por tecido nutritivo, que não necessariamente tenha se originado de um ovário, podendo ser uma porção carnosa originada do tegumento da semente, encontrada em espécies de sementes ariladas (HERRERA, 2002). Deste modo, o termo botânico “fruto” foi empregado num sentido amplo para descrever todo e qualquer diásporo de dispersão independente de sua origem e estrutura (GALETTI *et al.*, 2011).

A proporção de espécies com frutos carnosos dispersos por frugívoros pode atingir até 90% em algumas comunidades de plantas tropicais (JORDANO, 2000; ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008). Frutos com polpa de alto conteúdo energético e valor nutritivo em torno de uma grande semente estariam associados com uma interação com frugívoros especializados, fornecendo uma alta qualidade de dispersão (JORDANO, 2000). Por outro lado, frutos carnosos, aquosos, com polpa rica em carboidratos, ocupam o outro extremo do gradiente, apresentando sementes menores e dispersas por frugívoros oportunistas (JORDANO, 2000).

A morfologia do fruto (tamanho, número de sementes, cor, entre outros) é um importante fator na habilidade das aves em discriminar os frutos (e.g. MAZER; WHEELWRIGHT, 1993). As cores dos frutos são entendidas como adaptações aos dispersores de sementes, sendo estes considerados como a principal pressão seletiva sobre a evolução da cor do fruto (WILLSON; WHELAN, 1990). Durante as décadas de 80 e 90, a hipótese mais dominante estava destinada a explicar como dispersores de sementes podem influenciar a evolução da coloração em plantas (JANSON, 1983; CAZETTA *et al.*, 2009). Esta hipótese estava sustentada pela suposta preferência dos animais por determinadas cores (JANSON, 1983; CAZETTA *et al.*, 2009), por exemplo, frutos vermelhos e pretos são associados com dispersão de sementes por aves (WILLSON; WHELAN, 1990). Essa hipótese continuou sendo sustentada em outros estudos (e. g. PUCKEY *et al.*, 1996; SCHMIDT; SCHAEFER, 2004). Assim, as cores dos frutos são de fundamental importância, tanto para a atratividade dos dispersores de acordo com a percepção visual de cada um, quanto para informar sua qualidade ou toxicidade quando imaturos indicando não estarem prontos para serem ingeridos (WILLSON; WHELAN, 1990; SCHAEFER; SCHMIDT 2004; SCHAEFER *et al.*, 2007). Assim, traços qualitativos e quantitativos dos frutos devem variar ao longo da



sucessão, podendo afetar as interações entre plantas e dispersores com essas mudanças sucessionais.

## BIOMA MATA ATLÂNTICA E SUCESSÃO VEGETAL

A Mata Atlântica é uma das maiores áreas de floresta tropical em extensão nas Américas, ficando atrás apenas da Floresta Amazônica (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Sua extensão compreende um conjunto de tipologias vegetais, localizado na faixa litorânea brasileira desde o Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul e representado principalmente por Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012).

É o bioma brasileiro com maior quantidade de áreas protegidas e com excepcional biodiversidade (PINTO; BRITO, 2005), sendo listado entre os oito mais importantes *hotspots* para conservação da biodiversidade mundial, devido à sua riqueza de espécies e seu nível de endemismo (MYERS *et al.*, 2000). Devido à degradação descontrolada e à sua conversão para outros tipos de uso da terra para exploração de produtos florestais, expansão agrícola e manejo inadequado dos recursos naturais existentes (SIMINSKI *et al.*, 2012), a Floresta Atlântica continua ameaçada e sob enorme pressão, restando cerca de 8% de sua cobertura vegetal original (PINTO; BRITO, 2005). No Paraná, a área do bioma representava originalmente 97% do estado, e hoje apresenta apenas 10% de remanescentes (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2008). Atualmente é encontrada em manchas isoladas, desprotegidas ou com fragmentos florestais severamente alterados (RODRIGUES *et al.*, 2009), a maioria dos quais constituindo formações de diferentes idades, tamanho e composição de espécies, contendo pontos em diferentes estádios sucessionais (MORELLATO; HADDAD, 2000).

Na Mata Atlântica, as florestas secundárias apresentam modificações ao longo da sucessão, determinadas por fatores como a intensidade e frequência de distúrbios (MARTINEZ-GARZA; HOWE, 2003). Em uma situação como essa, não somente a composição de espécies, mas também a dinâmica florestal é distinta da floresta primária (NASCIMENTO *et al.*, 2005), como a textura e disponibilidade de nutrientes do

solo, além da dispersão de sementes a partir de áreas florestais do entorno (CHAZDON, 2008).

Uma das vertentes sobre o tema de sucessão é denominada determinística, onde Clements (1916) a considera sendo ordenada e previsível, o qual a comunidade é direcionada através da sucessão para uma vegetação clímax. Através de pontos de partida diferentes, determinados, por exemplo, pelo tipo de substrato e distúrbio, as comunidades tenderiam a convergir através da sucessão em direção a uma vegetação clímax com características unicamente definidas pelo clima regional. A outra vertente dita estocástica, descrita por Gleason (1917), espera-se uma comunidade clímax, porém depende de eventos não previsíveis que irão direcionar para o final da sucessão, podendo não ser um único evento (DRURY; NISBET, 1973).

Apesar dos limites entre estádios sucessionais não serem bem delimitados, a sequência temporal desses estádios segue padrões consistentes, onde estádios sucessionais de uma floresta podem ser definidos com base em três critérios centrais: biomassa total à superfície, estrutura de idade ou tamanho da população de espécies e composição de espécies (CHAZDON, 2012).

Áreas em estádios iniciais de sucessão frequentemente apresentam baixa riqueza e maior densidade de árvores e são compostas por espécies generalistas, ou seja, herbáceas, arbustivas e poucas arbóreas e de distribuição geográfica ampla (FINEGAN, 1996; Conama, 1993). Durante a progressão dos estádios, a floresta apresenta um enriquecimento gradual de espécies e um aumento da complexidade estrutural e funcional (TABARELLI; MANTOVANI, 1999; GUILHERME *et al.*, 2004; CHAZDON, 2012).

A sucessão vegetal geralmente é estudada somente de acordo com suas características estruturais como a biomassa, riqueza de espécies, densidade e abundância. Entretanto, o estudo da estrutura aliado ao funcionamento de comunidades em sucessão é extremamente importante, já que comunidades podem recuperar sua função ecológica antes de recuperarem sua composição florística (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001).

## MONTAGEM DE COMUNIDADE

O entendimento dos processos pelos quais as espécies, a partir de um pool regional, colonizam e interagem são responsáveis para formar as comunidades locais (HILLERISLAMBERS *et al.*, 2012). Os condutores ambientais geram padrões biogeográficos em larga escala na diversidade, enquanto que interações competitivas ocorrem em uma pequena vizinhança contribuindo para coexistência local (WIENS; DONOGUE, 2004).

O processo de montagem de comunidade é um tema que tem sido muito debatido (GRAVEL *et al.*, 2006; CLARKE *et al.*, 2008). A teoria neutra unificada explica alta diversidade com lento desvio estocástico, quando as espécies são equivalentes na sua capacidade competitiva (HUBBELL, 2001). Da perspectiva de nicho, a montagem de comunidade envolve duas tendências paradoxais: espécies que colonizam um local com um determinado conjunto de condições ambientais e tendem a apresentar semelhança de certos traços fenotípicos, levando a convergência de traços (KEDDY 1992; WEIHER *et al.*, 1998). No entanto, a similaridade ecológica pode limitar a coexistência de espécies dentro de uma comunidade local, neste caso, limitando a similaridade e levando à divergência da característica fenotípica (MACARTHUR; LEVINS, 1967). A montagem da comunidade também é passível de resultar de limitação de dispersão espacial e eventos evolutivos envolvendo espécies que compõem o *pool* regional de espécies (HUBBELL, 2001).

A abordagem dos traços de convergência e traços de divergência ao longo do gradiente ambiental permite a avaliação simultânea dos vários mecanismos que explicam montagem de comunidade (GRIME, 2006), onde um determinado conjunto de traços pode expressar as duas tendências simultaneamente (PILLAR *et al.*, 2009). As espécies de uma comunidade se comportam de maneira distinta em condições ambientais diferentes (PILLAR; DUARTE, 2010). Assim, os traços fenotípicos presente nessas espécies são consequência da sua história evolutiva e de suas respostas ao ambiente em que se encontram (PILLAR; DUARTE, 2010).

Atualmente, os possíveis efeitos da história evolutiva e origem das espécies sobre a montagem e diversidade de comunidade têm sido amplamente abordadas na

ecologia (WEBB *et al.*, 2002; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). Estes fatores são fundamentais para a compreensão de como comunidades são estruturadas ao longo de diferentes escalas espaciais e temporais, (WEBB *et al.*, 2002; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). Assim, o grau de parentesco filogenético de membros da comunidade é comparado ao *pool* de espécies originais o que permite fazer inferências sobre os processos de estruturação das comunidades (LOSOS, 2008).

A avaliação da estrutura filogenética em comunidades ecológicas tem sido abordada por diversos trabalhos recentes (WEBB *et al.*, 2002; CAVENDER-BARES *et al.*, 2004; KEMBEL; HUBBELL, 2006; LETCHER, 2010; PILLAR; DUARTE, 2010). Porém, pouca atenção tem se dada às mudanças na estrutura filogenética ao longo de gradientes sucessionais (LETCHER, 2010).

Portanto, baseado no núcleo central de espécies de uma rede de dispersão, esperamos responder a seguintes perguntas: (1) Como os traços morfológicos, de cor e nutricionais dos frutos ornitocóricos estão representados nos três estádios sucessionais? (2) A cor dos frutos desempenha a função de comunicação visual relacionado com a sua qualidade nutricional? (3) Ocorrem padrões de convergência e divergência dos traços dos frutos ornitocóricos? (4) Qual a influência da filogenia na determinação dos padrões de convergência e divergência dos traços dos frutos?

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA-NETO, M.; CAMPASSI, F.; GALETTI, M., JORDANO, P.; OLIVEIRA-FILHO, A. Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, n. 4, p. 503-513, 2008.

CAVENDER-BARES, J.; ACKERLY, D.D.; BAUM, D.A.; BAZZAZ, F.A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, n. 6, p. 823-843, 2004.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P. V.; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, p. 693-715, 2009.

CAZETTA, E.; SCHAEFER, H. M.; GALETTI, M. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. **Evolutionary Ecology**, v. 23, n. 2, p. 233-244, 2009.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. CARSON & S. A. SCHNITZER (Eds.): **Tropical forest community ecology**. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford, p. 384-408, 2008.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, v.7, n.3, p.195-218, 2012.

CLARKE, A.; MAC NALLY, R.; BOND, N.; LAKE, P. S. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 9, p. 1707-1721, 2008.

CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Carnegie Institution of Washington, 1916.

CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE – CONAMA. 1993. **Resolução Conama nº10**. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/port/conama/legiano.cfm?codlegitipo=3>>. Acesso em: 25/02/2013.

DRURY, W.H.; NISBET, I.C.T. Succession. **Journal of Arnold Arboretum**, v. 54, p. 331-368, 1973.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 3, p. 119-124, 1996.

GALETTI, M.; PIZO, M. A.; MORELLATO, L. P. C. Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 181-193, 2011.

GLEASON, H.A. The structure and development of plant association. **Bulletin of Torrey Botanical Club**, v. 4, p. 463-481, 1917.

GRAVEL, D.; CANHAM, C.D.; BEAUDET, M.; MESSIER, C. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letters**, v.9, p.399-409, 2006.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255-260, 2006.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v.148, n.1, p. 185–206, 2001.

GUILHERME, F.A.G.; MORELLATO, L.P.C.; ASSIS, M.A. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, p.725-737, 2004.

HERRERA, C. M. Are Tropical Fruits More Rewarding to Dispersers Than Temperature Ones?. **The American Naturalist**, v. 118, n. 6, p. 896-907, 1981.

HERRERA, C. M. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.26, p. 705-727, 1995.

HERRERA, C. M. Seed dispersal by vertebrates. **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**, v. 185, p. 208, 2002.

HILLERISLAMBERS, J.; ADLER P. B.; HARPOLE, W. S.; LEVINE J. M.; MAYFIELD, M. M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 227-248, 2012.

HOWE, H. F. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand?. **Vegetatio**, v. 107, n. 1, p. 3-13, 1993.

HUBBELL, S.P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 2001.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Fundação Inst. Brasileiro de Geografia e Estatística/DERNA, (Manuais Técnicos de Geociências 1), pp.92, 1992.

JANSON, C. H. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. **Science**, v. 219, n. 4581, p. 187-189, 1983.

JORDANO, P. Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. **Ibis**, v.129, p.175–189, 1987.

JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. **Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities**. 2.ed. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK, p. 125-166, 2000.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.

KEMBEL, S.W.; HUBBELL, S.P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology**, v.87, n.7, p.86-99, 2006.

LETCHER, S.G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. **Proceedings of the Royal Society B**, v.277, p.97-104, 2010.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology letters**, v. 11, n. 10, p. 995-1003, 2008.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v.101, p.377-385, 1967.

MARTINEZ-GARZA, C.; HOWE, H.F. Restoring tropical diversity: beating the time taxon species loss. **Journal of Applied Ecology**, v.40, p. 423-429, 2003.

MAZER, S. J.; WHEELWRIGHT, N. T. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. **Evolutionary Ecology**, v. 7, n. 6, p. 556-575, 1993.

MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v.32, p.786-792, 2000.

MYERS, N., MITTERMIEER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B., KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NASCIMENTO, H. E.M *et al.* Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 6, p. 625-634, 2005.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate<sup>1</sup>. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D.S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. **Ecology Letters**, v.13, p.587-596, 2010.

PILLAR, V.D.; DUARTE, L. D. S.; SOSINSKI, E. E.; JONER, F. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, v.20, p.334-348, 2009.



PINTO, L. P.; BRITO, M.C.W. Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: uma introdução. **Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas: Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo e Conservação Internacional, Belo Horizonte**, p. 27-30, 2005.

PRIMACK, R. B. Relationships among flowers, fruits, and seeds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 409-430, 1987.

PUCKEY, H. L.; LILL, A.; O'DOWD, D. J. Fruit color choices of captive silvereyes (*Zosterops lateralis*). **Condor**, v.98, n.4, p.780-790, 1996.

RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.142, p.1242-1251, 2009.

SCHAEFER, H. M.; SCHAEFER, V.; VOROBYEV, M. Are fruit colors adapted to consumer vision and birds equally efficient in detecting colorful signals?. **The american naturalist**, v.169, n.1, p.159-169, 2007.

SCHAEFER, H. M.; SCHMIDT, V. Detectability and content as opposing signal characteristics in fruits. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v.271, n.5, p.370-373, 2004.

SCHMIDT, V.; SCHAEFER, H. M. Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds. **Evolutionary Ecology Research**, v. 6, n. 6, p. 919-925, 2004.

SIMINSKI, A.; MANTOVANI, M.; REIS, M.S.; FANTINI, A.C. Sucessão florestal secundária no município de São Pedro de Alcântara, litoral de Santa Catarina: estrutura e diversidade. **Ciência Florestal**, v. 14, n. 1, p. 21-33, 2012.

SOS MATA ATLÂNTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS-INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica**. 2008.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 2, p. 239-250, 1999.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M.J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475-505, 2002.

WEIHER, E.; CLARKE, G. D.; KEDDY, P. A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, v. 81, p. 309–322, 1998.

WESTOBY, M.; LEISHMAN, M.; JANICE, L.. Comparative Ecology of Seed Size and Dispersal. **Royal Society of London Philosophical Transactions Series B**, v. 351, p. 1309-1317, 1996.

WHEELWRIGHT, N. T. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology**, v.66, n.3, p. 808-818, 1985.

WHITMORE, T.C. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. **Ecology**, v. 70, n. 3, p. 536-538, 1989.

WIENS, J.; DONOGHUE, M. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology & Evolution**, v.19, n. 12, p.639–44, 2004.

WILLSON, M. F.; WHELAN, C. J. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. **American Naturalist**, v.136, n.6, p. 790-809, 1990.

## CAPÍTULO 1

### **MORFOLOGIA E COMPOSIÇÃO NUTRICIONAL DE FRUTOS ORNITOCÓRICOS EM TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA**

1. Artigo organizado segundo as normas de publicação da revista Biotropica.

**Morfologia e Composição Nutricional de Frutos Ornitocóricos em Três Estádios Sucessionais na Floresta Atlântica Brasileira**

**Marcia L. Malanotte<sup>1\*</sup>, Tiago M. Souza<sup>2</sup>, Ricardo P. Campos<sup>2</sup>, Carmen L. O. Petkowicz<sup>3</sup> e Isabela G. Varassin<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná.

<sup>2</sup>Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná.

<sup>3</sup>Departamento de Bioquímica, Universidade Federal do Paraná.

<sup>4</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná.

---

\* corresponding author, Departamento de Botânica, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba, Paraná, Brazil. marcia\_malanotte@hotmail.com, Phone: 55 41 33611686, 55 41 9801-7841.

## RESUMO

Os frutos ornitocóricos apresentam traços fenotípicos morfológicos, de cor e nutricionais relacionados diretamente com seus dispersores. Assim, é de fundamental importância saber como variam esses traços nos estádios sucessionais e como estão sendo restabelecidas as interações ao longo do gradiente sucessional. Analisamos como os traços morfológicos, nutricionais e de cor dos frutos ornitocóricos são representados nos três estádios sucessionais, se há uma relação entre a cor dos frutos e o recurso nutricional disponível e a ocorrência de padrões de convergência e divergência dos traços dos frutos. Para analisar como variam os traços dos frutos entre os estádios sucessionais foram realizadas análises de variância. Para avaliar a relação entre os traços morfológicos, de cor e químicos foram realizadas correlações simples. Foram utilizados métodos de correlação de matrizes, através do algoritmo SYNCOSA, para avaliar os padrões de convergência e divergência na organização da comunidade ao longo do gradiente sucessional. Estes padrões foram relacionados à idade da vegetação. O tamanho do fruto e da semente aumentou com o gradiente sucessional, mas as características químicas permaneceram similares. Frutos de cor preta predominaram ao longo do gradiente, seguidos da cor vermelha. Volume da semente, lipídios, luminosidade e tonalidade apresentaram convergência em todos os estádios sucessionais, indicando uma filtragem ambiental desses traços. Tendências de divergência dos traços de proteína e carboidrato ocorreram em estágio imaturo, possivelmente devido à competição entre as plantas por aves dispersoras ou por efeitos da sucessão na composição de espécies de plantas. O sinal filogenético em nível de espécies indicou a associação de traços que maximizaram a convergência com a filogenia. A ausência de sinal filogenético em nível de comunidade indica que a montagem dessa comunidade independe das afinidades filogenéticas entre as espécies, sendo determinada pelas respostas ao ambiente ou a fatores bióticos a que estão submetidas.

*Palavras-chave:* atributos funcionais; cor; dispersão de sementes; frugivoria; interação mutualística; lipídios;

## ABSTRACT

Ornithochorous fruits have phenotypic morphological, color and nutritional traits directly related to their dispersal. Thus, it is of fundamental importance to know how these traits vary in successional stages and how these interactions are being restored along the successional gradient. We analyzed how morphological, nutritional and color traits of ornithochorous fruits are represented in three successional stages, if there is a relationship between fruit color and nutritional resource available and the occurrence of fruit traits convergence and divergence patterns. To analyze how fruit traits vary among the successional stages analyses of variance were performed. To evaluate the relationship between morphological, color and chemical traces simple correlations were performed. We used methods of correlation matrices, through SYNCOSA algorithm, to evaluate the patterns of convergence and divergence in the organization of the community along the successional gradient. These patterns were related to vegetation age. Fruit and seed size increased along successional stages, but the chemical characteristics were similar. Black fruits prevailed in all stages, followed by red fruits. Seed volume, lipids, brightness and hue converged in all successional stages, indicating an environmental filtering of these traits. Tendencies of divergences of proteins and carbohydrates occurred in immature stages, possibly due to competition between plants for dispersers or succession influencing plant composition. Phylogenetic signal at the species level indicated the association of traits that maximized the convergence with phylogeny. The absence of phylogenetic signal at community level indicates that the community assemblage was independent of the phylogenetic affinities among species, indicating that its drivers are the environment or the biotic factors to which they are submitted.

*Key-words:* color; functional traits; frugivory; lipids; mutualistic interaction; seed dispersal;

A DIVERSIDADE DE FRUTOS CARNOSOS EM FLORESTAS TROPICAIS É ENORME, e tem chamado a atenção dos ecólogos por um longo tempo (Galetti *et al.* 2011). Os frutos carnosos resultam de várias combinações de características visuais, nutricionais e morfológicas em uma única e complexa estrutura anatômica (Valido *et al.* 2011). Tais características dos frutos interagem com o sentido dos dispersores de várias maneiras (Valido *et al.* 2011): a cor dos frutos atua na sinalização visual à distância, sua morfologia relaciona-se à habilidade dos animais em manuseá-los e características nutricionais estão associadas ao sabor e digestão (Jordano 1987, 2000, Izhaki 2002).

Nas últimas décadas, muitos estudos sobre os sistemas de dispersão de sementes analisaram características morfológicas e químicas dos frutos, geralmente direcionados para uma ou poucas espécies, de tal modo que poucos consideraram no nível de comunidade (*e.g.* Stiles 1980; Gautier-Hion *et al.* 1985, Johnson *et al.* 1985, Herrera 1987, Kitamura *et al.* 2002). Nos últimos anos, estudos analisando a morfologia, conteúdo nutricional e coloração dos frutos em comunidades ricas em espécies na Floresta Atlântica foram desenvolvidos (*e.g.* Cazetta *et al.* 2011, Galletti *et al.* 2011).

Os traços fenotípicos presentes nas espécies de uma comunidade são consequência da sua história evolutiva, de suas respostas ao ambiente, e das interações interespecíficas (Pillar & Duarte 2010). A análise da distribuição destes traços pode ajudar a desvendar padrões importantes na estrutura de comunidade (Petchey & Gaston 2006). Por exemplo, a convergência, onde as espécies tendem a apresentar similaridade na expressão desses traços (Keddy 1992, Weiher *et al.* 1998, Pillar & Duarte 2010) pode revelar por outro lado, a similaridade ecológica que limita a coexistência de espécies locais, e assim, a limitação de similaridade irá levar à divergência dos traços fenotípicos (MacArthur & Levins 1967, Pillar & Duarte 2010).



O tamanho do fruto e a variação da sua composição nutricional (carboidratos, lipídios e proteínas) são os principais elementos da diversidade de frutos carnosos de uma comunidade (Herrera 1987, Jordano 2000). Apesar de se conhecer que a proporção de frutos zoocóricos em uma dada comunidade biológica aumenta com a sucessão ecológica em florestas tropicais (Liebsch *et al.* 2008), nenhum estudo de interações entre plantas e frugívoros relacionou a possível variação dos traços reprodutivos dos frutos zoocóricos durante a sucessão (Santos *et al.* 2008).

Assim o entendimento de como variam as características de frutos ornitocóricos durante a sucessão, permite avaliar como estão sendo restabelecidas as interações, e quais direções estas tendem a tomar durante a sucessão. Redes de interações mutualísticas como nos processos de polinização e dispersão, geralmente apresentam um subconjunto de poucas espécies que congregam a maior parte das interações (Bascompte *et al.* 2003). Como o núcleo central das interações de uma rede mutualística dirige a evolução do sistema (Bascompte & Jordano 2007), é possível captar as tendências principais a partir deste núcleo central de espécies.

Baseado no núcleo central de espécies de uma rede de dispersão, esperamos responder a seguintes perguntas: (1) Como os traços morfológicos, nutricionais e de cor dos frutos ornitocóricos estão representados nos três estádios sucessionais? (2) A cor dos frutos desempenha a função de comunicação visual relacionado com a sua qualidade nutricional? (3) Ocorrem padrões de convergência e divergência nos traços dos frutos ornitocóricos? (4) Qual a influência da filogenia na determinação dos padrões de convergência e divergência dos traços dos frutos? Com base nestes objetivos testamos as seguintes hipóteses: (1) O tamanho dos frutos e a qualidade de recursos nutricionais (proteínas, lipídios e carboidratos) disponíveis irão aumentar com a sucessão ecológica; (2) As variáveis de cor indicam a presença de recursos nos frutos; (3) O padrão de convergência dos traços irá ocorrer no gradiente sucessional, e o padrão

de divergência dos traços no estágio maduro; (4) A filogenia influencia no padrão de convergência dos traços dos frutos ornitocóricos.

## MÉTODOS

LOCAL DE ESTUDO.—O estudo foi realizado na Reserva Natural Salto Morato (RNSM) e na Reserva Natural Serra do Itaqui (RNSI), litoral Norte do Paraná, Brasil, no bioma Mata Atlântica. A RNSM (25° 10' S; 48° 17' W), de propriedade da Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, possui 2.340ha, com relevo predominantemente acidentado com intervalo altitudinal de 30m até aproximadamente 930m s.n.m. (FBPN 2011). A RNSI (25°14' S; 48°27' W) pertence à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), que possui 6.653ha. Assim como a RNSM, a RNSI anteriormente a sua inserção a SPVS, sofreu degradação de suas áreas florestais devido à criação de búfalos, lavouras de subsistência e corte seletivo de madeira (SPVS 2009). O clima das áreas de estudo, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Aft, descrito como tropical chuvoso sempre úmido (Ipardes 2001), com temperatura média de 21,9°C, precipitação média anual entre 2.000 e 3.000mm com os maiores volumes de chuva ocorrendo nos meses de verão. Os dados de temperatura e precipitação foram obtidos do Instituto Tecnológico Simepar.

Os estádios sucessionais foram categorizados por (Souza 2013) de acordo com a composição florística (Guapyassú 1994, Borgo 2011) e estrutural da vegetação (Casas 2011), sendo levadas também em consideração informações fornecidas por antigos moradores da região, que acompanharam todo o processo de exploração florestal das áreas de estudo. Foram determinados três estádios sucessionais: jovem com aproximadamente 20 a 30 anos, imaturo de 50 a 80 anos e maduro de 100 a 120 anos.

No estágio jovem a vegetação não apresenta estratificação bem definida, mas o sub-bosque é denso e com predomínio de Melastomataceae (*Miconia cinerascens*, *M. dodecandra*). No estrato superior há a presença de *Tibouchina pulchra*, com a altura do dossel máxima de quinze metros. A vegetação encontrada no estágio imaturo apresenta estratificação melhor definida, variando entre dois e três estratos. O sub-bosque se encontra menos denso, com espécies de Melastomataceae, Myrtaceae e Lauraceae e o dossel apresenta árvores chegando a vinte metros de altura. No estágio maduro os três estratos estão bem definidos, com espécies arbóreas de grande porte, muito semelhante a uma floresta primária, com altura de dossel podendo chegar a trinta metros, com a presença das espécies *Virola bicuhyba*, *Euterpe edulis* e Rubiaceae (*Psychotria carthagenensis*, *Amaioua guianensis*) (Souza 2013).

DELINEAMENTO AMOSTRAL E COLETA DE DADOS.—Foram selecionadas 15 espécies que compõem o núcleo central das interações com frugívoros, que representam 35 por cento das espécies que foram observadas interações na comunidade de plantas, distribuídas ao longo do gradiente sucessional. A seleção foi baseada em dois critérios i) disponibilidade suficiente de frutos para a realização de todas as análises químicas propostas e ii) apresentarem maior força de interação com os frugívoros. O cálculo da força de interação foi baseado no registro das interações entre plantas e aves (R. P. Campos & T. M. Souza, dados não publicados). A coleta dos frutos foi de forma ativa nas duas áreas de estudo, com coletas diretas nas árvores e quando necessário utilizou-se uma atiradeira. Nas análises morfológicas e de cor foram utilizadas estas 15 espécies, que poderiam ocorrer em mais de um estágio sucessional, sendo consideradas aqui no estágio em que ocorreram em maior abundância. Para a realização das análises químicas foram utilizadas 14 espécies e adicionadas 11 espécies que compõem a comunidade de estudo (Apêndice S1), sendo que as informações químicas destas foram retiradas do material suplementar de Cazetta *et al.*

(2011). Estas 11 espécies apresentaram força de interação média mais baixa que as outras 15 espécies ( $t = 2,9081$ ,  $gl = 14$ ,  $P = 0,005$ , força média grupo 15 espécies = 1,7022, força média grupo 11 espécies = 0,2536).

**MORFOLOGIA DOS FRUTOS.**—Foram coletados 10 frutos de, no mínimo, três indivíduos para cada espécie. Para cada fruto e semente foram anotados o seu comprimento e largura (mm), massa do fruto fresco e seco (g), massa de sementes e número de sementes por fruto. O comprimento e a largura dos frutos e sementes foram mensurados no Programa ImageJ (Rasband 1997-2012). O volume do fruto e da semente foi estimado a partir da fórmula do elipsoide.

**COR DOS FRUTOS.**—O espectro de refletância do pericarpo de 15 frutos por espécie foi medido em espectrofotômetro de refletância portátil da marca HunterLab, modelo MiniScan XE Plus, previamente calibrado utilizando-se padrões de cor fornecidos pelo fabricante. O ângulo do observador utilizado foi de  $10^\circ$  e o iluminador D65 o qual simula a luz do dia. Foram calculadas três variáveis que caracterizam o espectro de refletância: luminosidade, saturação de cor e tonalidade (Endler 1990) baseadas na esfera de cor CIELAB (López Camelo & Gómez 2004). Foram registradas as coordenadas CIE  $L^*a^*b^*$ , que pertencem a um sistema tridimensional de representação numérica de cor (Lopes 2009). Para calcular a tonalidade da cor, hue (h) e croma ( $C^*$ ), relacionado à saturação da cor foram utilizadas as seguintes equações:  $h = \tan^{-1}(b^*/a^*)$  e  $C^* = [(a^*)^2 + (b^*)^2]^{0,5}$  (López Camelo & Gómez 2004). Valores de hue próximos a  $180^\circ$  representam frutos mais verdes, aqueles próximos a  $90^\circ$  são mais amarelos e quando tendem a  $0^\circ$  são vermelhos (Tiecher 2010). Além disto, os frutos maduros foram categorizados em nove cores (e.g. Wheelwright & Janson 1985, Galleti *et al.* 2011): preto (incluindo vermelho escuro), vermelho (incluindo rosa), amarelo, laranja, marrom, cinza, verde, branco e azul (incluindo roxo).

ANÁLISES QUÍMICAS.—Foi avaliado o conteúdo proteico, conteúdo lipídico e conteúdo de carboidratos de baixa massa, multiplicados pela produtividade (número de frutos ponderado pela abundância das plantas). Para tanto, amostras de polpa dos frutos ou arilo das sementes permaneceram congeladas até o momento das análises químicas. O material foi seco em um liofilizador. Devido à dificuldade em separar as sementes da polpa de *Miconia dodecandra* e *Leandra dasytricha* sem perda de material, foi utilizado o fruto inteiro com sementes. As análises químicas foram realizadas em triplicata. As proteínas foram determinadas de acordo com o método Kjeldahl, que quantifica o nitrogênio presente na amostra fornecendo o teor de proteínas mediante multiplicação pelo fator 6,25 (Jeffery *et al.* 1989). Para isto as amostras foram aquecidas com ácido sulfúrico e catalizador para a digestão até a oxidação do carbono e do hidrogênio. O nitrogênio da proteína foi reduzido e transformado em sulfato de amônia. Foi adicionado NaOH concentrado e aquecido para a liberação de amônia dentro de um volume conhecido de uma solução de ácido sulfúrico. Em sequência foi feita a titulação por meio de uma solução alcalina, de acordo com o método analítico n° 928.08 (AOAC 2000).

Para a extração dos lipídios, as amostras secas e previamente pesadas foram submetidas à extração com éter etílico utilizando um conjunto extrator de Soxhlet e o conteúdo de lipídios determinado por diferença. Para determinação do conteúdo de carboidratos de baixa massa (glucose, frutose e sacarose), denominado a partir de agora apenas carboidratos, as amostras foram extraídas com etanol 80 por cento, a 60°C, durante 1h, por duas vezes consecutivas. O material foi centrifugado por 20 minutos, a uma temperatura de 4°C e 12.000 rpm. Os extratos foram congelados e liofilizados, após estarem secos foram diluídos em água ultra pura e quantificados usando-se Cromatografia Líquida de Alta Performance (HPLC). Para as análises de HPLC foi utilizado um equipamento Shimadzu (Japão) equipado com unidade de controle

CBM-10A, forno CTO-10A, bomba LC-10AD e detector de índice de refração RID-10A. Foram utilizadas coluna SupelcogelPb (Supelco-USA), 30cm x 7,8mm e pré-coluna SupelcogelPb, 5cm x 4,6mm. A temperatura de análise foi de 80°C, fluxo de 0,5 mL/min e água como eluente. A quantificação foi baseada em curvas de calibração previamente construídas utilizando-se padrões de glucose, frutose e sacarose.

CONSTRUÇÃO DE MATRIZES DE TRAÇOS.—Os traços morfológicos, nutricionais e de cor dos frutos foram coletados das 15 espécies citadas, presentes em 45 das 48 parcelas (unidades amostrais - UAs) monitoradas de diferentes estádios sucessionais. Os traços relativos à morfologia, composição química e propriedades de cor foram analisados em subconjuntos que maximizavam alguma das correlações entre as matrizes de similaridades obtidas. A detecção dos padrões de organização por convergência de traços (TCAP – *Trait-convergence assembly patterns*) e por divergência de traços (TDAP – *Trait-divergence assembly patterns*) ao longo do gradiente ambiental foi realizada seguindo o método adotado por Pillar & Duarte (2010). Para avaliar os padrões de organização por convergência (TCAP) em relação ao gradiente ambiental, foram empregadas as seguintes matrizes: a matriz **E**, que consiste em idade da vegetação nas linhas e as UAs na coluna, a matriz **B'** que consiste nos traços funcionais nas linhas e as espécies nas colunas, a matriz de comunidade **W** com as UAs nas colunas e a abundância de espécies nas linhas. Para avaliar os padrões de divergência de traços (TDAP) em relação ao gradiente ambiental, foram empregadas as seguintes matrizes: a matriz **B** contendo os traços que maximizam TDAP, a matriz **U'** com o grau de pertinência nas linhas e as espécies nas colunas. Esta matriz foi ordenada pelo método *fuzzy weighting* que consiste no valor de 1 para ela mesma e 0 para espécies cujos estados de traços são distintos entre ambas, e a matriz **W** (Pillar *et al.* 2009, Fig.1).

Esse procedimento consiste basicamente em correlacionar as similaridades entre as comunidades calculadas com base em quatro informações: composição de espécies da comunidade ponderada pelas similaridades de seus traços (**X**), média dos traços ponderada pela comunidade (**T**), variáveis ambientais (**E**) e estrutura filogenética (**P**) (Fig.1). Foi calculado o sinal filogenético no conjunto das espécies ( $\rho(\mathbf{BF})$ ) com a correlação entre a matriz de similaridade das espécies com base nos seus traços (**S<sub>B</sub>**) e a matriz de similaridade filogenética dessas espécies (**S<sub>F</sub>**). Foi considerado como padrão de convergência ( $\rho(\mathbf{TE})$ ) a correlação entre **D<sub>T</sub>** e **D<sub>E</sub>** (matrizes de distância baseadas em **T** e **E**, respectivamente) e como padrão de divergência ( $\rho(\mathbf{XE.T})$ ) a correlação parcial entre **D<sub>X</sub>** (matriz de distância baseada em **X**) e **D<sub>E</sub>** removendo **D<sub>T</sub>**. Portanto, se  $\rho(\mathbf{TE})$  é significativa, então a média ponderada dos traços varia consistentemente ao longo do gradiente ambiental. Se  $\rho(\mathbf{XE.T})$  é significativa, então a dispersão dos traços varia consistentemente ao longo do gradiente. Para avaliar o efeito do sinal filogenético nos padrões de convergência foi calculada a correlação parcial  $\rho(\mathbf{TE.P})$ , que é a correlação entre **D<sub>T</sub>** e **D<sub>E</sub>** removendo os efeitos de **D<sub>P</sub>** (matriz de distância baseada em **P**). Para avaliar o efeito do sinal filogenético nos padrões de divergência calculamos a correlação parcial entre **D<sub>X</sub>** e **D<sub>E</sub>** removendo os efeitos de **D<sub>T</sub>** e **D<sub>P</sub>** ( $\rho(\mathbf{XE.TP})$ ).

ANÁLISE DOS DADOS.—As diferenças entre as características morfológicas e químicas dos frutos entre os estádios sucessionais foram testadas por análise de variância, sendo que os dados de composição química e morfológicos foram logaritmizados. Para avaliar a relação entre as características morfológicas, cor e químicas foram realizadas correlações simples. Para analisar quais traços maximizaram os padrões de convergência e divergência na montagem de comunidade, e analisar quais destes padrões estão atuando, foi utilizado algoritmo SYNCOSA 2.6.9 (Pillar 2010). A variação dos traços que maximizaram a expressão TCAP, TDAP ao longo

do gradiente sucessional foi testada por ANOVA, com dados da matriz T. Sobre esses traços dos frutos foi aplicado o teste de Mantel, para correlacionar as matrizes de distância filogenética com a de distância dos traços em relação às espécies de plantas. Foram realizados tanto o teste de Mantel quanto o Procrustes, mas por não apresentarem diferença nos resultados, foi apresentada apenas a correlação de Mantel.

## RESULTADOS

Foram encontrados frutos e sementes maiores em estágio sucessional maduro, e maior quantidade de teor lipídico e de carboidratos quando comparados à proteínas nos frutos ornitocóricos. O comprimento médio do fruto variou com o gradiente sucessional ( $F = 3,85$ ,  $P = 0,05$ ; Fig. 2a), assim como o comprimento médio da semente ( $F = 4,08$ ,  $P = 0,04$ ; Fig. 2b), sendo que para esta última apenas o estágio maduro apresentou diferença na média em relação aos estádios jovem e imaturo. O volume médio do fruto não variou ( $F = 3,11$ ,  $P = 0,08$ ; Fig. 2c), enquanto que, o volume da semente ( $F = 3,97$ ,  $P = 0,05$ ; Fig. 2d) variou ao longo do gradiente sucessional. O número de sementes por fruto foi semelhante entre os estádios sucessionais, devido à grande variação entre as espécies em um mesmo estágio ( $H = 2,218$ ,  $P = 0,33$ ; Fig 2e). Foi possível observar uma tendência de ocorrência de frutos e sementes de menores tamanhos nos estádios jovem e imaturo, aumentando e apresentando uma maior variação no estágio maduro.

Frutos de cor preta predominaram em todos os estádios sucessionais, co-ocorrendo na mesma proporção que a cor vermelha apenas no estágio avançado (Fig. 4). Outras cores como azul, laranja, cinza, amarelo e branco também foram encontradas ao longo do gradiente sucessional (Fig. 4). Apesar de apresentar uma maior frequência de cor preta dentro de um



mesmo estágio, não foi encontrada diferença significativa entre frequências de cor ao longo do gradiente sucessional ( $\chi^2 = 15$ ,  $gl = 12$ ,  $P = 0,24$ ). Os traços de luminosidade ( $H = 0,28$ ,  $P = 0,87$ , Fig. 5a) e a saturação ( $H = 1,731$ ,  $P = 0,42$ , Fig. 5b) da cor dos frutos não variaram entre os estágios sucessionais. A luminosidade apresentou uma relação positiva com a quantidade de proteína ( $r = 0,5335$ ,  $P = 0,02$ ), sendo a única variável de cor que apresentou relação com conteúdo nutricional.

Em relação à composição química dos frutos, o conteúdo lipídico foi maior nos estágios jovem e maduro em relação ao imaturo ( $F = 8,96$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 3a). O conteúdo médio de proteína ( $F = 3,09$ ,  $P = 0,06$ ; Fig. 3c) e de carboidratos ( $F = 0,82$ ,  $P = 0,43$ ; Fig. 3e) foi semelhante entre os estágios, com ampla variação entre as espécies no mesmo estágio. As espécies que foram analisadas com sementes apresentaram teor de proteína dentro da média da maior parte das espécies ( $\bar{X} = 5,6\% \pm 1,8$ ): *Miconia dodecandra* (4,6%) e *Leandra dasytricha* (6,8%). Para esta avaliação ser mais conservadora, quatro espécies que apresentaram teor de proteína acima de 10 por cento não foram inclusas. Quando inclusas as outras 11 espécies (Apêndice S1) retiradas do estudo da Cazetta *et al.* (2011), totalizando 25 espécies nas análises, o conteúdo nutricional dos frutos foi semelhantes entre os estágios (lipídios,  $F = 1,73$ ,  $P = 0,19$ , Fig. 3b; proteínas,  $F = 0,41$ ,  $P = 0,67$ , Fig. 3d; e carboidratos,  $F = 0,23$ ,  $P = 0,79$ , Fig. 3f).

Os traços de volume da semente, lipídios, tonalidade e luminosidade foram os que maximizaram a expressão TCAP nos estágios sucessionais ( $\rho(\text{TE})$ , Tabela 1). Os traços que maximizaram TCAP apresentaram sinal filogenético em nível de espécies ( $\rho(\text{BF})$ ), que mesmo removendo o efeito da filogenia permaneceu significativo ( $\rho(\text{TE.P})$ , Tabela 1). Os traços proteínas e carboidratos foram os únicos que maximizaram a expressão TDAP ao longo do tempo, apresentando valor significativo ( $\rho(\text{XE.T})$ , Tabela 1). Estes mesmos traços também

apresentaram valores significativos removendo a filogenia ( $\rho(\text{XE.TP})$ , Tabela 1). Os padrões TCAP e TDAP não apresentaram sinal filogenético em nível de comunidade ( $\rho(\text{PT})$ ) e não exibiram correlação entre as distâncias filogenética e ambiental entre as comunidades ( $\rho(\text{PE})$ ). Os traços de volume da semente (Fig. 6a), lipídios (Fig. 6b), luminosidade (Fig. 6c) e tonalidade (Fig. 6d) que maximizaram TCAP apresentaram tendências de ocorrer em todos os estádios sucessionais. Os traços de proteínas (Fig. 7a) e carboidratos (Fig. 7b) que maximizaram TDAP apresentaram tendências de ocorrer no estágio imaturo.

## DISCUSSÃO

CARACTERÍSTICAS DOS FRUTOS NO GRADIENTE SUCESSIONAL.—O aumento do comprimento do fruto e da semente, como também o número de sementes por fruto ao longo do gradiente sucessional pode ser visto como resultado de diferentes estratégias das plantas frente à variação ambiental. Espécies que se encontram no estágio jovem e imaturo têm apresentado frutos menores com pequenas sementes em maior quantidade, investindo possivelmente em sua dispersão (Finegan 1996). No estágio maduro, a presença de plantas com frutos maiores e normalmente poucas ou apenas uma semente grande pode estar associada ao aumento de reserva para obter sucesso na germinação em ambiente sombreado (Westoby *et al.* 2002, Whitmore 1989). Além disto, o tamanho dos frutos apresentam uma relação direta com seu agente dispersor (Galetti *et al.* 2011, Jordano 1995, Wheelwright 1985), e o tamanho do bico das aves deve ser um fator limitante para consumo de frutos maiores (Santos *et al.* 2008, Wheelwright 1985). Assim, é esperado que nos estádios maduros, frugívoros maiores estejam presentes, pois existe uma correlação entre o diâmetro do fruto e o tamanho do corpo de seu dispersor (Herrera 1985).

As cores dos frutos são vistas como uma adaptação para a detectabilidade de seus dispersores de sementes (Schaefer *et al.* 2003). A predominância de frutos de cor preta deve estar associada à grande preferência desta cor pelas aves (*e.g.* Janson 1983, Wheelwright & Janson 1985), justificando sua ampla distribuição nos três estádios sucessionais. Apesar de não ter sido avaliado o contraste das cores dos frutos com seu fundo, frutos vermelhos e pretos apresentam uma maior visibilidade. Porém, apesar da complementariedade que tem a cor vermelha com o verde das folhas, frutos pretos são mais comuns no Novo Mundo (Wheelwright & Janson 1985). Isto justificaria a tendência do maior número de interações com espécies que apresentam estas cores de frutos. A cor dos frutos não se restringe apenas a sua visualização, mas também podem estar indicando a presença de recompensa nutricional, como lipídio, proteína e carboidrato (Schaefer & Schmidt 2004). Apesar disto, as cores vermelha e preta não serviram como indicadores de qualidade nutricional dos frutos, como também pode ser observado no estudo de Schaefer & Schmidt (2004). Assim, a preferência das aves por determinadas cores devem ser influenciadas por outras propriedades de cor, como a luminosidade que serve como potencial indicador de qualidade nutricional dos frutos ornitocóricos, explicando a presença de proteína na amostra. De fato, o brilho pode explicar cerca de 24 por cento da variação de proteína no fruto Cazzetta *et al.* (2011). A baixa média na luminosidade dos frutos deve estar relacionada diretamente com a maior frequência de frutos pretos, sendo possível inferir que frutos desta cor apresentam um baixo teor proteico. A frequência de cor preta dos frutos pode estar influenciando a baixa média de saturação no estágio jovem, pois no estágio imaturo com maior variação nas tonalidades de cor encontra-se também maior variação na saturação. Embora não tenha sido encontrada nenhuma relação nutricional com outras tonalidades de cores, como branco, laranja, amarelo, azul e cinza, estas poderiam ser menos detectáveis e mesmo assim indicar uma maior qualidade de recursos (Schaefer & Schmidt 2004). Compostos fenólicos não foram analisados no

estudo, porém, podem apresentar uma influência na qualidade nutricional destes frutos, pois lhes conferem traços como a cor, textura e adstringência (Rocha *et al.* 2011), apresentando uma relação direta com as aves.

As espécies selecionadas com maior força de interação apresentaram uma grande quantidade de carboidratos e lipídios em relação à quantidade de proteínas. Apesar de duas espécies terem sido analisadas com sementes, não apresentaram aumento significativo na quantidade de proteínas, se enquadrando na baixa média de teor proteico presente nos frutos ornitocóricos. A deficiência em proteína nos frutos é bem comum (Snow 1971) comparado com insetos, que é o outro item alimentar importante na dieta de aves frugívoras (Jordano 2000). Houve um maior investimento na produção de lipídios dos frutos de estágio jovem e maduro, assim espécies ornitocóricas de mais interações com as aves apresentariam maior semelhança em suas propriedades nutricionais, frutos com alto teor de lipídios. De fato, as aves selecionam primeiro os frutos que contenham uma maior quantidade de lipídios (Stiles 1993), sendo uma fonte de energia para estes animais. A falta de variação nos conteúdos de proteínas e carboidratos de baixa massa pode estar refletindo a escolha dos recursos pelas aves. Apesar de alguns nutrientes terem sido encontrados em maiores quantidades que outros nos frutos, há uma semelhança no conteúdo nutricional entre os estádios sucessionais. Mesmo com a inclusão de outras espécies de menor força de interação na análise, aumentando o  $n$  amostral do estudo, observou-se uma similaridade de conteúdo nutricional entre os estádios sucessionais. Os frutos das espécies de plantas consumidos pelos frugívoros apresentam composição química semelhante, independente do estágio sucessional. O estágio imaturo é o que mais apresentou variação nos conteúdos nutricionais. Não foi encontrado um padrão de grupos de aves com um grau de frugivoria particular que se alimentam especificamente neste estágio (*e.g.* Souza 2013), o que pode resultar em uma maior diversificação em recursos por parte das espécies.

PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DOS TRAÇOS DOS FRUTOS.—Tanto fatores ambientais, estágio sucessional, quanto interações bióticas entre aves-plantas devem ser importantes para a montagem de comunidade. A convergência de alguns traços funcionais ao longo do gradiente sucessional pode indicar que a idade da vegetação esteja funcionando como um filtro ambiental conduzindo à convergência desses traços (Cornwell *et al.* 2006, Grime 2006, Pillar & Duarte 2010). Porém, a idade da vegetação também poderia estar filtrando os frugívoros, que devido a sua relação direta com as plantas, selecionam os traços dos frutos. A convergência foi expressa em diferentes traços morfológicos (volume da semente), químicos (lipídio) e de cor (luminosidade e tonalidade). Estes traços devem influenciar frugívoros obrigatórios, pois o padrão de convergência está diretamente correlacionado com o grau de frugivoria das aves (*e.g.* Souza 2013). A divergência dos traços funcionais está indicando que os resultados das interações bióticas estão levando a divergência dos traços (Grime 2006, Pillar & Duarte 2010) associada apenas por traços químicos (proteína e carboidrato), o que refletiu em quantidades médias de proteína e carboidrato semelhantes nos diferentes estádios. Esses traços exibem tendência a maiores variações em relação aos recursos de proteína e carboidrato no estágio sucessional imaturo. As aves dispersoras poderiam levar à divergência destes traços, caso ocorra competição das plantas pelas aves procurando este tipo de recurso. De fato, a competição interespecífica das plantas pode ser responsável pela variação em traços dos frutos mediada pela seleção das aves (Herrera 1981). As aves também poderiam estar atuando como filtro biótico gerando o padrão de divergência, escolhendo frutos distintos em relação a esses traços ao longo dos estádios sucessionais, especialmente, como citado acima, porque há grupos de aves de hábitos alimentares distintos ocorrendo no estágio imaturo (Souza 2013). De fato, as aves são responsáveis por mudanças fenotípicas devido à pressão seletiva em características importantes dos frutos, mesmo em curto prazo (Galetti *et al.* 2013). Outra possibilidade que estaria levando a

divergência dos traços, seria que, no estágio imaturo existe uma coexistência de espécies pioneiras e secundárias tardias. As características regenerativas poderiam estar correlacionadas aos atributos químicos e morfológicos dos frutos, apresentando uma maior divergência funcional no estágio imaturo. Assim, a sucessão vegetal é que estaria influenciando a composição de aves frugívoras, sendo considerada a escala de tempo ecológica.

É possível observar tendências de onde os filtros estariam atuando no gradiente: nos três estádios, os filtros ambientais e/ou a competição por dispersores podem levar à convergência do volume da semente, tonalidade, luminosidade e lipídios; no estágio imaturo, filtros bióticos da relação aves-plantas ou a sucessão vegetal podem levar a divergência da composição química dos frutos. A ocorrência de padrões de convergência em estádios iniciais e padrões de divergência em estádios mais maduros foram relatados para traços funcionais vegetativos e reprodutivos de plantas em gradiente sucessional de Floresta Ombrófila Mista (Silva 2010). Os traços que expressaram convergência, i.e., volume da semente, lipídios, tonalidade e luminosidade apresentaram sinal filogenético entre as espécies ( $\rho(\text{BF}) = 0,19$ ), indicando que a composição dos traços está associada com a filogenia (Blomberg *et al.* 2003, Pillar & Duarte 2010). Este sinal filogenético não afeta a distribuição dos traços na comunidade, pois há ausência de sinal filogenético em nível de comunidade. Isto indica que o padrão de convergência na montagem desta comunidade independe das afinidades filogenéticas entre as espécies (Pillar & Duarte 2010), sendo determinada por outras variáveis ambientais, como a idade da vegetação. O mesmo ocorre para o padrão de divergência, não sendo influenciado pela filogenia, indicando que as interações bióticas são importantes nas regras de montagem de comunidade (Wilson 2007). Uma implicação a considerar, é que se tivéssemos assumido que a estrutura filogenética representa bem a estrutura funcional, e fossem realizadas análises apenas com a filogenia, a conclusão deste trabalho seria diferente, indicando que não há estruturação da comunidade ao

longo do gradiente sucessional. Desta forma, compreende-se a importância em considerar tanto a história evolutiva das espécies como também as respostas ao ambiente em que se encontram.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho indicamos que houve variação de traços morfológicos onde, em estádios sucessionais maduros ocorrem espécies com sementes maiores, o que provavelmente está associado com maior alocação de recursos para conseguirem obter sucesso germinativo durante a regeneração. Por outro lado, a quantidade de conteúdo nutricional ao longo do gradiente foi semelhante. A luminosidade foi relacionada à quantidade de proteínas nos frutos provavelmente desempenhando a função de indicar à qualidade nutricional. A comunidade mostrou ser estruturada tanto por filtros abióticos (idade da vegetação) quanto bióticos (interação plantas-aves), sem uma influência filogenética nos padrões de convergência e divergência. Os estádios sucessionais apresentam padrões distintos, com similaridade entre os traços dos frutos em todos os estádios, onde a idade da vegetação influencia diretamente os traços dos frutos, ou então influencia os frugívoros que selecionam estes traços. A limitação por similaridade em estágio imaturo, onde há divergência dos traços, indica a diversificação em recursos por parte das plantas associado à presença de grupos de aves com diversificados hábitos alimentares. É possível que os traços dos frutos sejam filtrados abioticamente, devido sua capacidade regenerativa, influenciando as aves frugívoras.



**LITERATURA CITADA**

- AOAC. 2000. Official Methods of Analysis of AOAC International. 17th ed. Gaithersburg.
- BASCOMPTE, J. AND P. JORDANO. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks - The Architecture of Biodiversity. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C.J. MELIÁN, AND J.M. OLESEN. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- BLOMBERG, S.P., T. JR. GARLAND, AND A. R. IVESS. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- BORGO, M., G. TIEPOLO, M. REGINATO, Y. S. KUNIYOSHI, F. GALVÃO, R.L. CAPRETZ, AND V.P. ZWIENER. 2011. Espécies arbóreas de um trecho de Floresta Atlântica do município de Antonina, Paraná, Brasil. *Floresta* 41: 819-832.
- CASAS, G. 2011. A influência da heterogeneidade de habitats em assembleias de aves de remanescentes da Mata Atlântica: Parâmetros estruturais, traços funcionais e padrões de organização. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- CAZETTA, E., M. GALETTI, E. L. REZENDE, AND H. M. SCHAEFER. 2011. On the reliability of visual communication in vertebrate-dispersed fruits. *Journal of Ecology* 100: 277–286.
- CORNWELL, W.K., D. W. SCHWILK, AND D. D. ACKERLY. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- ENDLER, J.A. 1990. On the measurement and classification of color in studies of animal color patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 315-352.
- FBPN. 2011: orientações para pesquisa na Reserva Natural Salto Morato. Disponível em: <<http://www.fundacaogrupoboticario.org.br/PT->

- BR/Documents/Static%20Files/Reservas/RNSM\_manual\_de\_pesquisa.pdf>. Acesso em: 01 jun. 2012.
- FINEGAN, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 119-124.
- GALETTI, M., M. A. PIZO, AND L. P. C. MORELLATO. 2011. Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropica* 11: 181-193.
- GALETTI, M., R. GUEVARA, M. C. CÔRTEZ, R. FADINI, S. VON MATTER, A. B. LEITE, F. LABECCA, T. RIBEIRO, C. S. CARVALHO, R. G. COLLEVATTI, M. M. PIRES, P. R. GUIMARÃES JR., P. M. BRANCALION, M. C. RIBEIRO, AND P. JORDANO. 2013. Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science* 340: 1086-1090.
- GAUTIER-HION, A., J. M. DUPLANTIER, R. QURIS, F. FEER, C. SOURD, J. P. DECOUX, G. DUBOSTE AND J. M. THIOLLAY. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- GRIME, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- GUAPYASSÚ, M. S. 1994. Caracterização fitossociológica de três fases sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa Submontana, Morretes – Paraná. Dissertação (Mestrado) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- HERRERA, C. M. 1981. Are Tropical Fruits More Rewarding to Dispersers Than Temperature Ones?. *The American Naturalist* 118: 896-907.
- HERRERA, C. M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. *In*: M. L. Cody (Ed.). *Habitat Selection in Birds*, pp. 341-65. New York, Academic.
- HERRERA, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305-331.

- INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECÔNOMICO E SOCIAL (IPARDES). 2001. Zoneamento da Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba. Curitiba: IPARDES, pp.150.
- IZHAKI, I. 2002. The role of fruit traits indetermining fruit removal in East Mediterranean ecosystems. *In: D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti (Eds.). Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, pp. 161-175. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- JANSON, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in aneotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- JEFFERY, J., J. BASSET, J. MENDAHAM, AND R. DENNEY. 1989. Titrimetric analysis. *In: Vogel's test book of quantitative chemical analyzes*, pp. 372-373. Longman Group, Essex, UK.
- JOHNSON, R. A., M. F. WILLSON, J. N. THOMPSON, AND R. I. BERTIN. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology* 66: 819-827.
- JORDANO, P. 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* 129: 175-189.
- JORDANO, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's Cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. *In: M. Fenner (Ed.). Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities*, pp.125-166. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- KEDDY, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- KITAMURA, S., T. YUMOTO, P. POONSWAD, P. CHUAILUA, K. PLONGMAI, T. MARUHASHI, AND N. NOMA. 2002. Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559-572.

- LIEBSCH, D., M. C. M. MARQUES, AND R. GOLDENBERG. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141: 1717–1725.
- LOPES, L. C., R. 2009. Controle metrológico da cor aplicado à estamperia digital de materiais têxteis. Dissertação (Mestrado em Metrologia)-Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- LÓPEZ CAMELO, A.F., AND P. A. GÓMEZ. 2004. Comparison of color indexes for tomato ripening. *Horticultura Brasileira* 22: 534-537.
- MACARTHUR, R., AND R. LEVINS. 1967. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377-385.
- PETCHEY, O.L., AND K. J. GASTON. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- PILLAR, V.D. 2010. SYNCSA Character-Based Community Analysis, Version 2.6.9. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>>. Acesso em: 11 set. 2013.
- PILLAR, V. D., AND L. D.S. DUARTE. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13: 587-596.
- PILLAR, V.D., L. D. S. DUARTE, E. E. SOSINSKI, AND F. JONER. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- RASBAND, W.S. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, (1997-2012). <http://imagej.nih.gov/ij/>.
- ROCHA, W. S., R. LOPES, D.B. DA SILVA, R.F. VIEIRA, J.P. DA SILVA, AND T.D.S. AGOSTINI-COSTA. 2011. Compostos fenólicos totais e taninos condensados em frutas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33: 1215-1221.

- SANTOS, B.A., C. A. PERES, M. A. OLIVEIRA, A. GRILLO, C. P. A. COSTA, AND M. TABARELLI. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141: 249-260.
- SCHAEFER, H. M., AND V. SCHMIDT. 2004. Detectability and content as opposing signal characteristics in fruits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 370-373.
- SCHAEFER, H. M., V. SCHMIDT, AND H. WINKLER. 2003. Testing the defence trade-off hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal. *Oikos* 102: 318-328.
- SILVA, J.V. 2010. Padrões de organização e traços funcionais de plantas em comunidades em estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com Araucária. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SOUZA, T. M. 2013. Padrões de organização da comunidade de aves frugívoras da Floresta Atlântica do Sul do Brasil: efeito da estrutura do habitat e das interações mutualísticas com plantas ornitocóricas. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- SPVS. 2009. Reserva Natural Serra do Itaqui. Disponível em: <[http://www.spvs.org.br/projetos/rnt\\_itaqui.php](http://www.spvs.org.br/projetos/rnt_itaqui.php)>. Acesso em: 01 jun. 2012.
- STILES, E. W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *American Naturalist* 116: 670-688.
- STILES, E. W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio* 108: 227-

235.

- TIECHER, A. 2010. Efeito da radiação UV-C na expressão gênica e nas respostas bioquímico-fisiológicas em frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* Mill.). Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pelotas. Pelotas.
- VALIDO, A., H. M. SCHAEFER, AND P. JORDANO. 2011. Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 751-760.
- WEIHER, E., G. D. CLARKE, AND P. A. KEDDY. 1998 Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309–322.
- WESTOBY, M., D. S. FALSTER, A. T. MOLES, P. A. VESK, AND I. J. WRIGHT. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics* 33: 125-159.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- WHEELWRIGHT, N. T., AND C. H. JANSON. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist* 126: 777-799.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- WILSON, J.B. 2007. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science* 18: 451–452.

## TABELAS

Tabela 1. Subconjunto de traços funcionais que maximizaram a expressão de TCAP e TDAP ao longo do tempo (idade vegetação) e seus respectivos valores de correlação. Legenda dos traços: sv – volume da semente; lip – lipídio; tom – tonalidade; lum – luminosidade; prot – proteína; carb – carboidrato. Legenda das correlações:  $\rho(\text{TE})$  – Padrão de convergência do traço;  $\rho(\text{XE.T})$  – Padrão de divergência do traço;  $\rho(\text{PE})$  – Distâncias filogenéticas e ambiental entre as comunidades;  $\rho(\text{BF})$  – Sinal filogenético a nível de espécie;  $\rho(\text{TE.P})$  – Padrão de convergência do traço removendo a filogenia;  $\rho(\text{PT})$  – Sinal filogenético a nível de comunidade;  $\rho(\text{XE.TP})$  – Padrão de divergência do traço removendo a filogenia. Em negrito, relações significativas para  $P < 0,05$

	TCAP	TDAP
Subconjunto de traços	sv, lip, tom, lum	prot, carb
$\rho(\text{TE})$	<b>0,3256</b>	0,0317
	<b><math>P = 0,015</math></b>	$P = 0,855$
$\rho(\text{XE.T})$	0,0048	<b>0,3330</b>
	$P = 0,847$	<b><math>P = 0,026</math></b>
$\rho(\text{PE})$	0,1069	0,1610
	$P = 0,863$	$P = 0,473$

$\rho(\mathbf{BF})$	<b>0,1941</b>	0,1071
	<b><math>P = 0,028</math></b>	$P = 0,292$
$\rho(\mathbf{PT})$	-0,0105	0,4005
	$P = 0,206$	$P = 0,139$
$\rho(\mathbf{TE.P})$	<b>0,2982</b>	-0,0362
	<b><math>P = 0,013</math></b>	$P = 0,945$
$\rho(\mathbf{XE.TP})$	0,1580	<b>0,2959</b>
	$P = 0,1$	<b><math>P = 0,017</math></b>

---



Figura 1 - Método para avaliação do papel da filogenia e da distribuição dos traços no sinal filogenético e convergência e divergência de traços nos padrões de montagem relacionados a um filtro ecológico. Foram utilizadas matrizes de similaridade filogenética entre as espécies ( $S_F$ ), e similaridade das espécies com base nos seus traços ( $S_B$ ), que multiplicadas resultam na correlação  $\rho(BF)$  que indica o sinal filogenético em nível de espécie; a multiplicação das matrizes de distância  $D_P$  (filogenética) e  $D_T$  (traços) resulta na correlação  $\rho(PT)$  que indica o sinal filogenético em nível de comunidade. Posteriormente, foi realizada uma correlação da matriz de distancia  $D_X$  (comunidade ponderada pelas similaridades de seus traços), pela matriz de distância  $D_E$  (gradiente ambiental), cujo resultado  $\rho(XE)$  revela tanto TCAP quanto TDAP. Para obter TDAP, é necessário remover o componente de convergência (TCAP) da correlação matricial  $\rho(XE)$  através de uma correlação parcial de matrizes, resultando em  $\rho(XE.T)$  que finalmente revela TDAP (Fonte: Pillar & Duarte 2010).

Figura 2 - Variação do comprimento médio do fruto (A) e da semente (B) e do volume médio do fruto (C) e da semente (D) e o número de sementes por fruto (E) ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica no Sul do Brasil. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.

Figura 3 - Quantidade de lipídios, proteínas e carboidratos de baixa massa com 14 das 15 espécies que apresentaram mais interações com os frugívoros (A,C,E), e das 25 espécies (após a inclusão de outras 11 espécies) representado a comunidade (B,D,F). Os valores estão em g/100g polpa seca de frutos ornitocóricos ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.

Figura 4 - Frequência de cores de frutos ornitocóricos maduros de acordo ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil.

Figura 5 - Variação de luminosidade (A) e saturação (B) de frutos ornitocóricos ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica no Sul do Brasil. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.

Figura 6. Tendências do padrão de convergência expressa pelos traços de volume da semente (A), lipídios (B), tonalidade (C) e luminosidade (D) ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil. Traços provenientes da Matriz T. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.

Figura 7. Tendências do padrão de divergência expressa pelos traços de carboidratos (A) e de proteínas (B) ao longo do gradiente sucessional em Floresta Atlântica do Sul do Brasil. Traços provenientes da Matriz T. As barras dos gráficos são referentes ao desvio padrão.

## FIGURAS

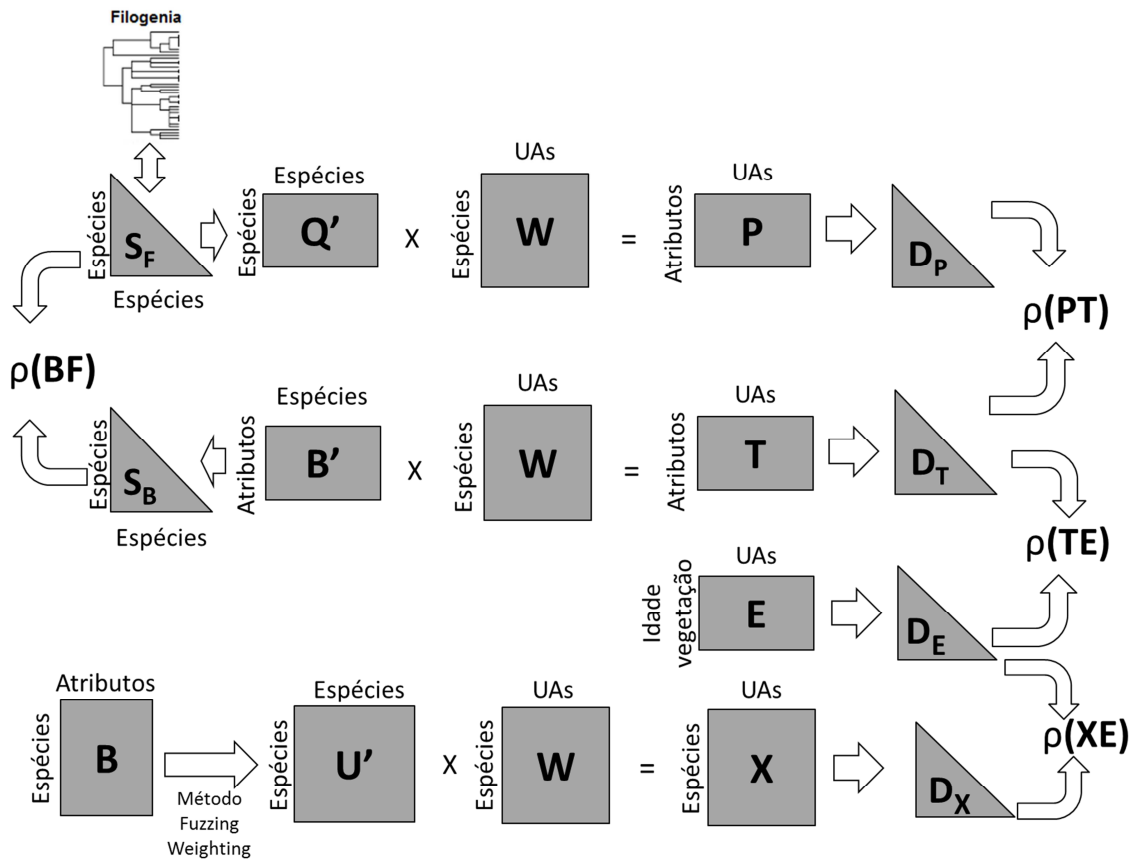


Figura 1

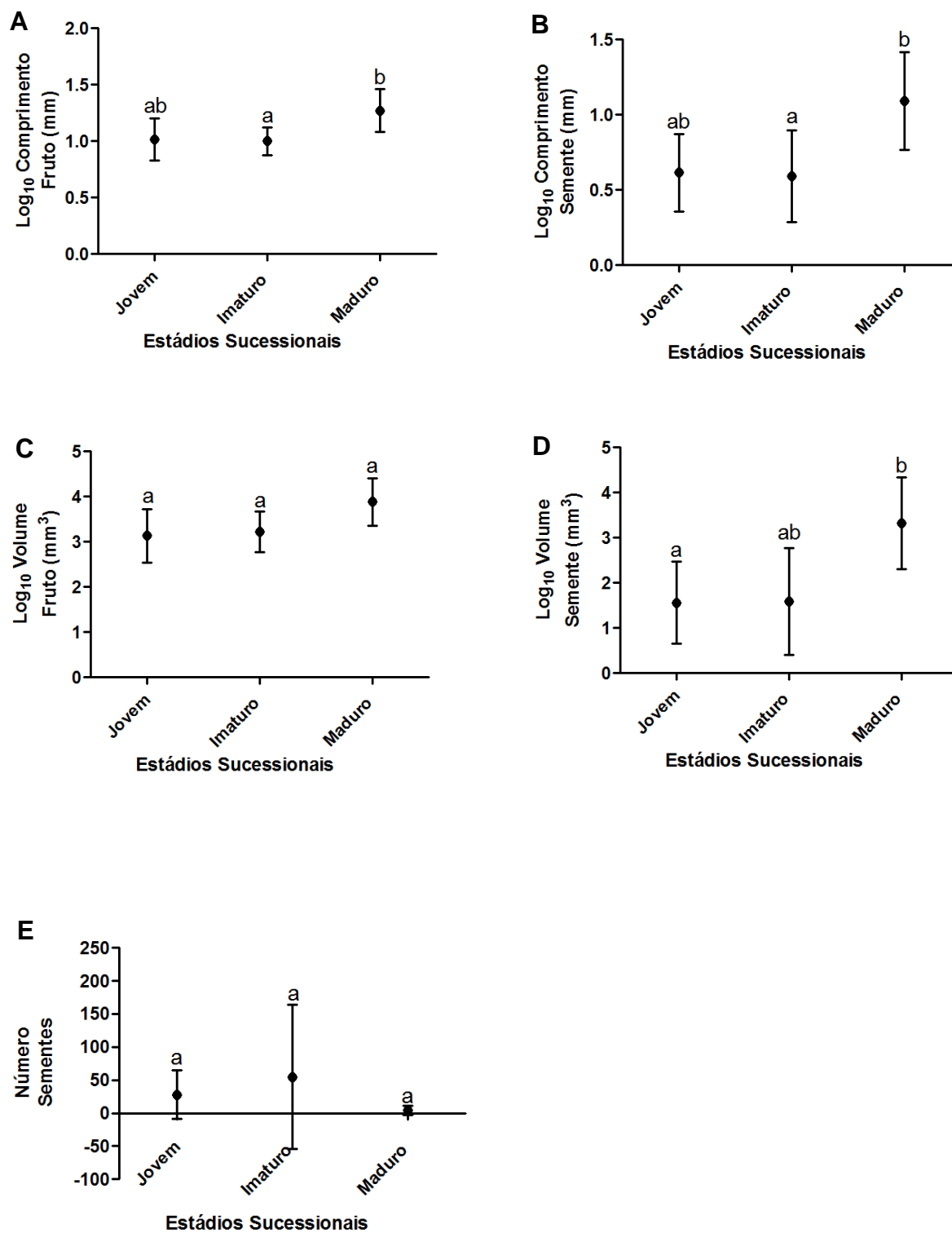


Figura 2

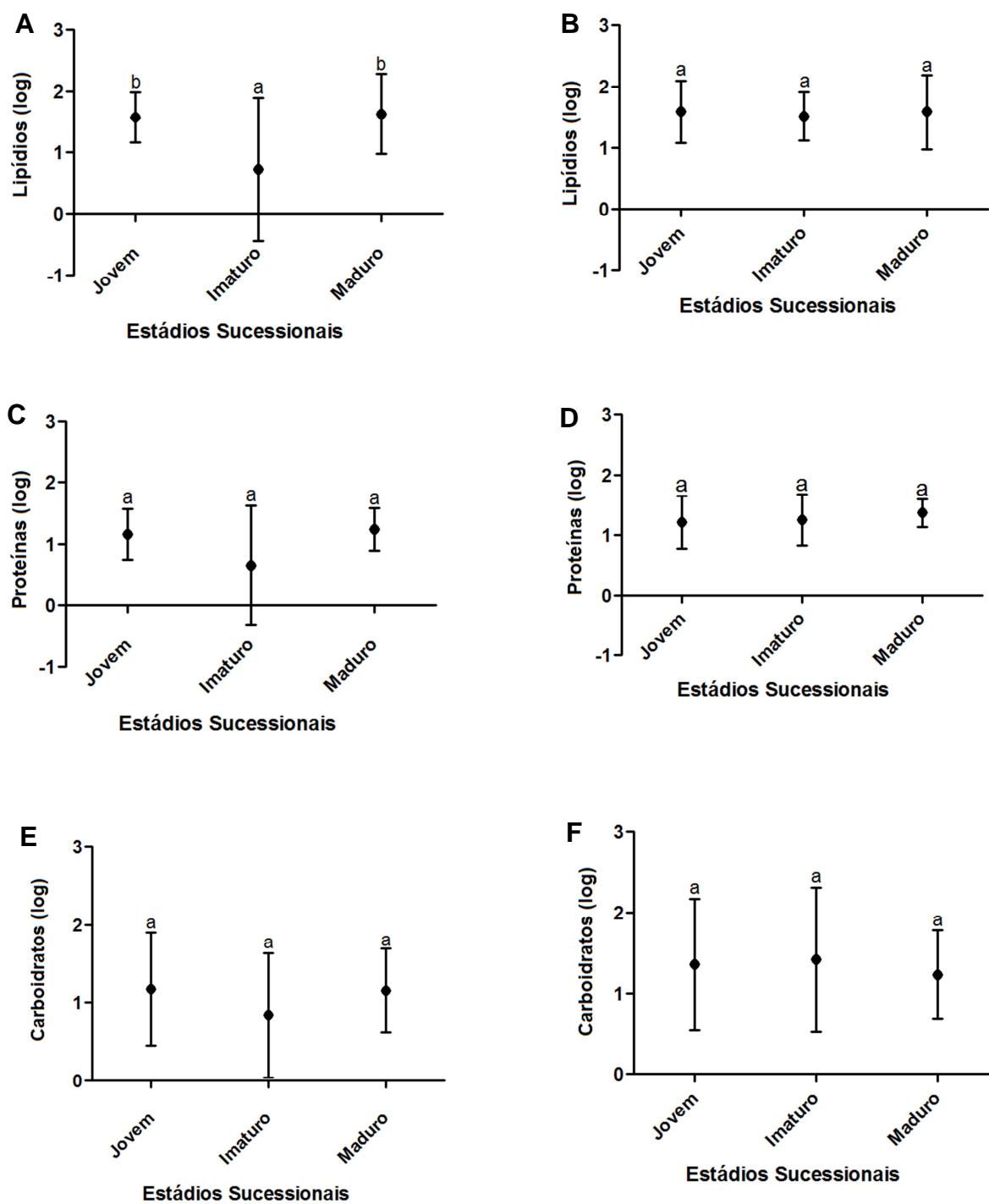


Figura 3

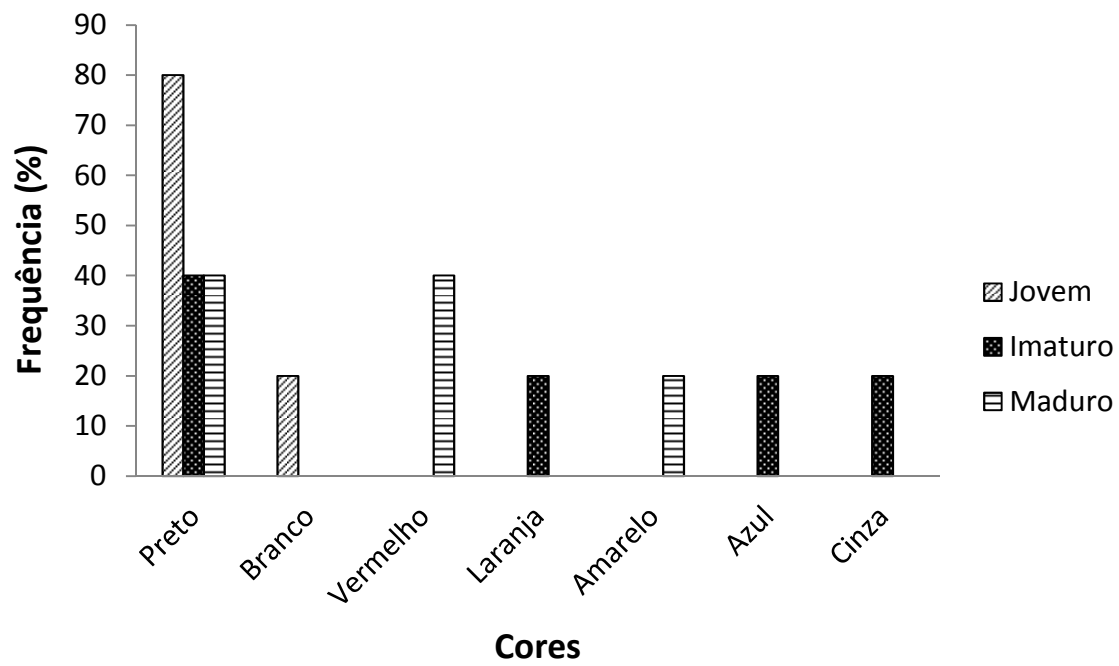


Figura 4

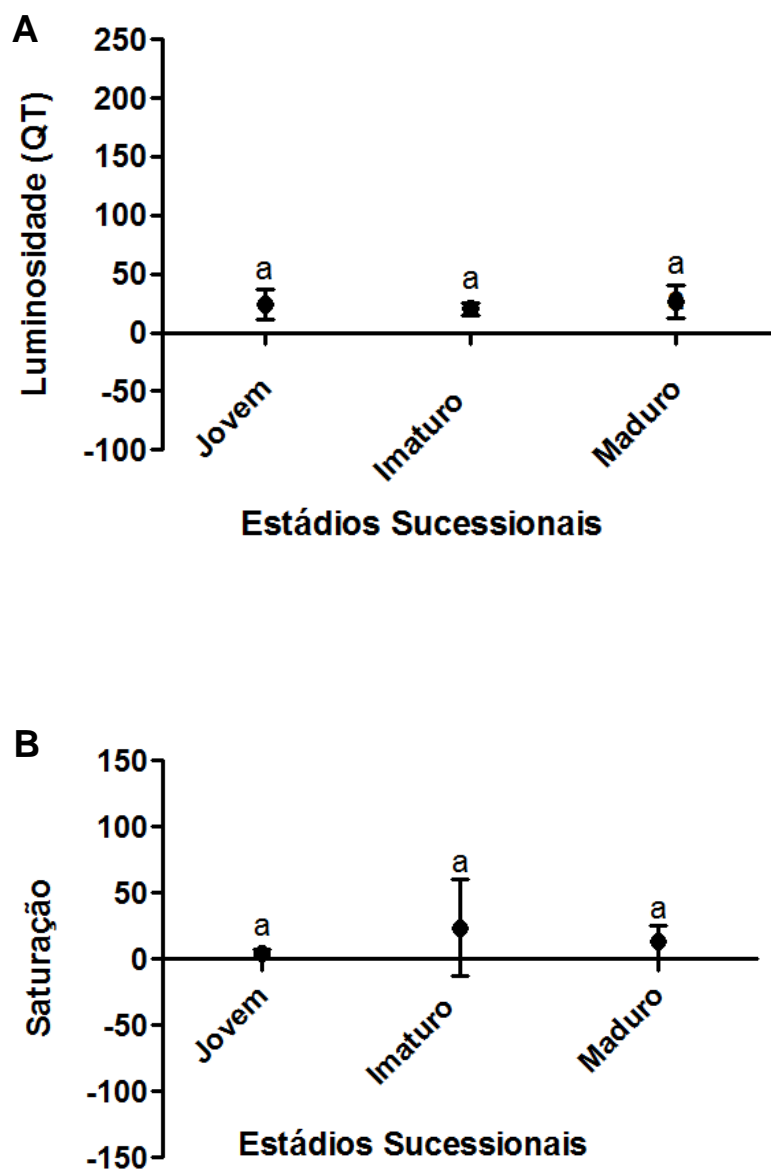


Figura 5

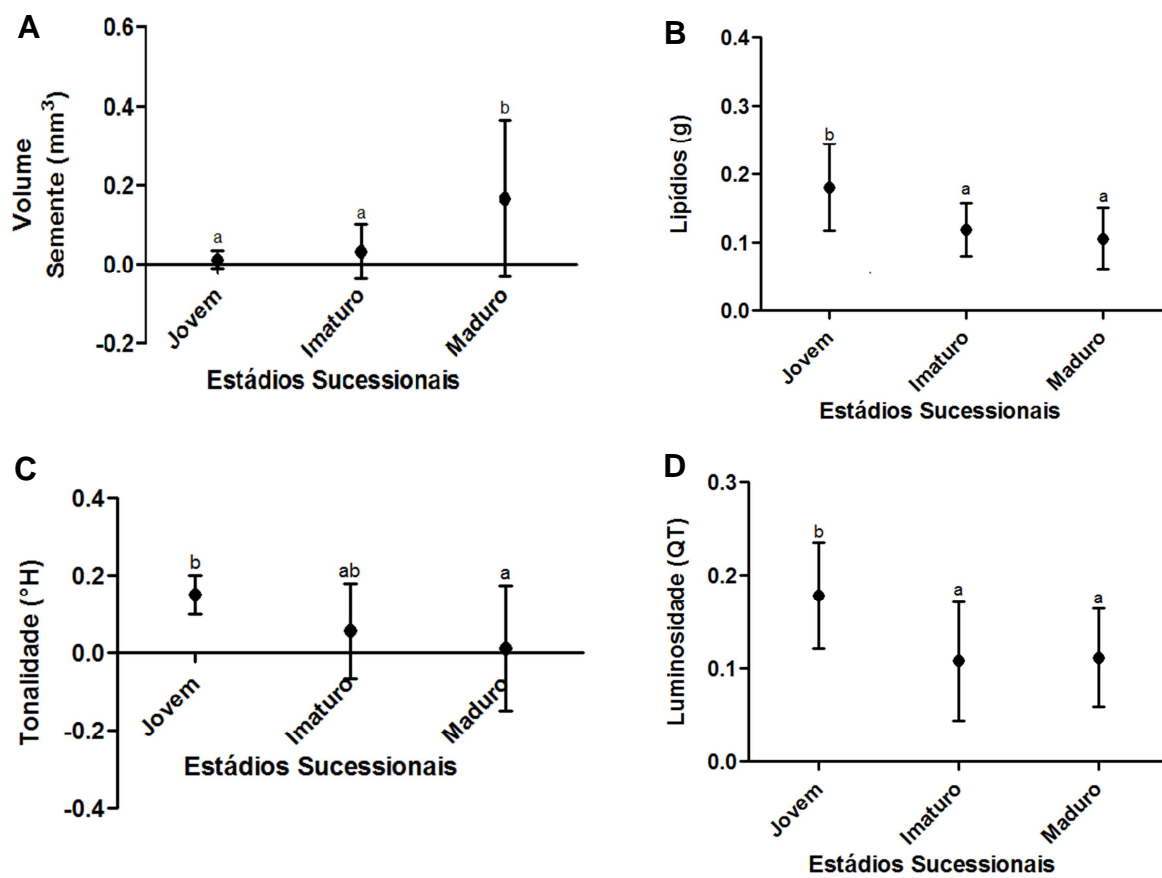


Figura 6



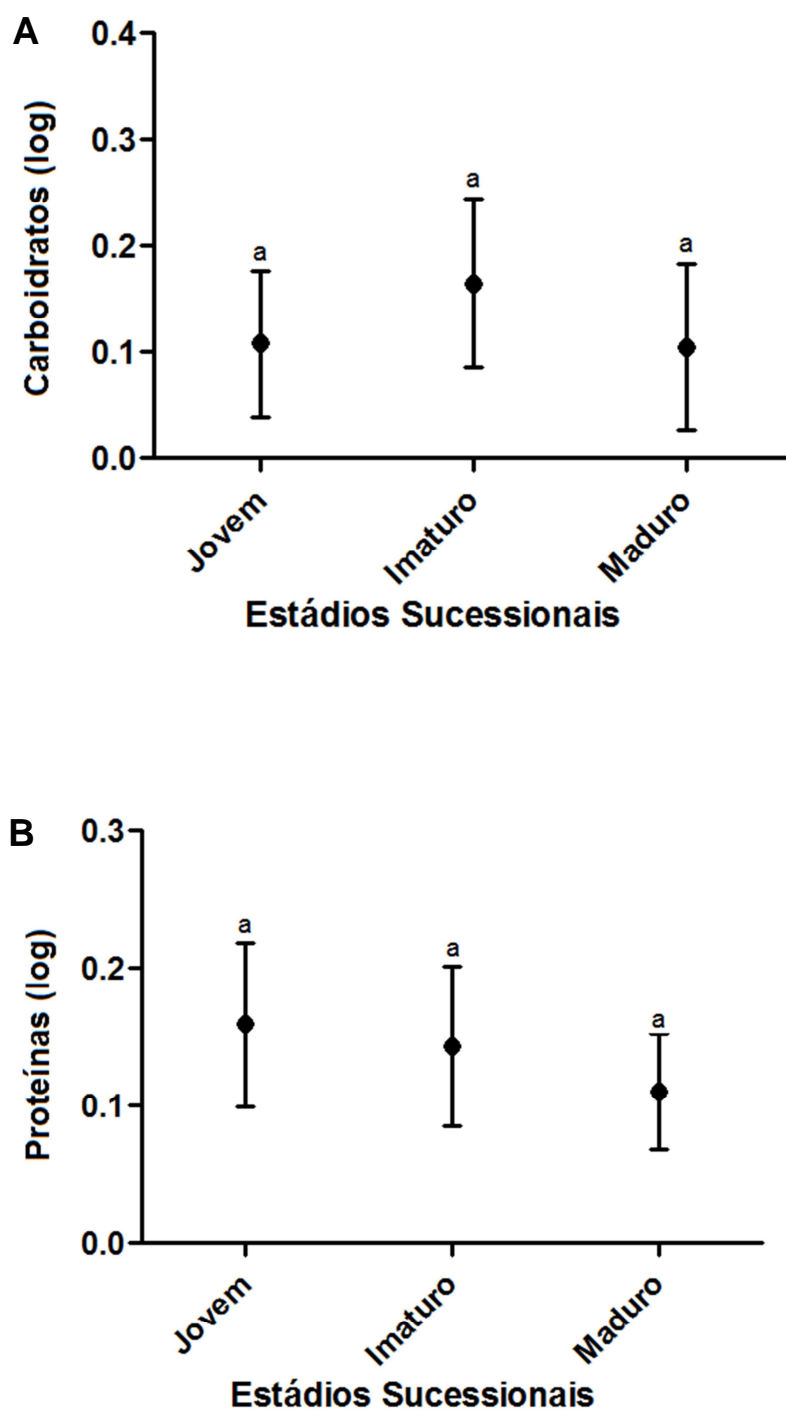


Figura 7

## APÊNDICES

APÊNDICE S1. Abundância de espécies amostradas no estudo e suas respectivas forças de interação. \* indica 11 espécies para as quais as análises de composição química foram retiradas de Cazetta *et al.* (2011).<sup>†</sup> Não foi realizada análise de composição química.

Família	Espécie	Estádios Sucessionais			Força
		Jovem	Imaturo	Maduro	
Rubiaceae	<i>Amaioua guianensis</i>	0	5	9	0.6547
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> *	0	1	1	0.1270
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> *	0	5	2	0.1825
Costaceae	<i>Costus spicatus</i>	45	14	0	0.9089
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i>	2	4	1	1.2553
Lauraceae	<i>Cryptocarya moschata</i>	0	0	3	0.0613
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus schottianus</i> *	1	3	2	0.0139
Myrtaceae	<i>Eugenia sulcata</i> *	0	0	3	0.1606
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	4	0	9	1.5759
Moraceae	<i>Ficus organensis</i> *	1	6	0	0.2531
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> *	0	11	4	0.4020
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> *	1	2	0	0.0869

Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> *	0	1	2	0.4730
Melastomataceae	<i>Leandra dasytricha</i>	4	16	3	1.3284
Melastomataceae	<i>Miconia cinerascens</i>	47	4	0	8.0048
Melastomataceae	<i>Miconia cubatanensis</i> <sup>†</sup>	0	10	18	1.315
Melastomataceae	<i>Miconia dodecandra</i>	9	0	0	2.3380
Melastomataceae	<i>Miconia rigidiuscula</i> *	4	5	2	0.3981
Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	1	3	2	1.0341
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i>	6	4	0	2.1565
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	21	1	0	3.0182
Urticaceae	<i>Pourouma guianensis</i> *	0	2	2	0.6257
Rubiaceae	<i>Psychotria carthagenensis</i>	4	2	1	1.1374
Rubiaceae	<i>Psychotria nuda</i> *	7	11	15	0.0678
Rubiaceae	<i>Psychotria leiocarpa</i>	1	3	2	0.1648
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	0	3	4	0.5800

---