

Universidade Federal de Uberlândia  
Instituto de Biologia  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

**SOBREPOSIÇÃO EM ASSEMBLEIAS DE  
AVES FRUGÍVORAS E DISPERSÃO DE  
SEMENTES NO CERRADO *SENSU STRICTO***

ADRIANO MARCOS DA SILVA

2013

Adriano Marcos da Silva

# **SOBREPOSIÇÃO EM ASSEMBLEIAS DE AVES FRUGÍVORAS E DISPERSÃO DE SEMENTES NO CERRADO *SENSU STRICTO***

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

**Orientadora**

**Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Celine de Melo**

**UBERLÂNDIA  
2013**

**Adriano Marcos da Silva**

**SOBREPOSIÇÃO EM ASSEMBLEIAS DE AVES  
FRUGÍVORAS E DISPERSÃO DE SEMENTES NO  
CERRADO *SENSU STRICTO***

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

**APROVADA em 01 de março de 2013**

**Prof. Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello - UFMG**

**Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira - UFU**

**Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Celine de Melo - UFU  
(Orientadora)**

**UBERLÂNDIA  
Março - 2013**

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

Johann Goethe

# A g r a d e c i m e n t o s

Gostaria de agradecer a *Universidade Federal de Uberlândia*, a *CAPES* pela bolsa de mestrado, a *FAPEMIG* pelo apoio financeiro ao laboratório e ao Programa de *Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais* pelo auxílio a eventos de divulgação.

A *prof. Celine de Melo*, pelos seis anos de orientação e trabalho em conjunto, por todas as lições e sugestões, não apenas profissionais, mas que servirão para toda a vida.

A banca examinadora composta pelo *prof. Dr. Marco de Mello* e *prof. Dr. Paulo Eugênio de Oliveira* pela disponibilidade em participar da defesa.

A direção do *Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia / MG* pela permissão de utilização das áreas da reserva.

A todos os professores do curso de *Ciências Biológicas* e da *Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais* que contribuíram muito durante toda minha formação.

A todos os funcionários do Instituto de Biologia, especialmente a *Maria Angélica*.

Ao pessoal do *Grupo de Estudo em Ecologia e Conservação de Aves (GEECA)*: *Gian, Vanessinha, Dani, Thais, Camilla Montes, Camilla Baesse, Pedrinho, Bruna, Isabela, Ana Beatriz* e todos os outros.

Aos alunos da 14ª turma de Ecologia pelas discussões e sugestões ao longo das disciplinas.

Aos amigos de graduação, pelas longas jornadas e passamos e ainda passaremos, pelos bons momentos de diversão e colaboração.

Ao meu irmão *Douglas*, meus avós e tios.

Aos meus pais, *Pedro e Maria das Graças*, por tudo que fizeram por mim durante toda minha vida, por terem me dado muito mais do que a vida, mas também pelo apoio, incentivo e educação.

A minha esposa *Mayara*, que me mostrou tudo que a vida pode ser, por todos os anos de companhia, por todo amor e dedicação, por sempre me dar forças nos momentos de desânimo e por cuidar tão bem de mim.

# S u m á r i o

Resumo .....	1
Abstract .....	2
Introdução .....	3
Objetivos .....	6
Materiais e Métodos .....	8
Área de estudo .....	8
Registros e caracterização da avifauna .....	8
Avaliação da efetividade como dispersores de sementes .....	11
Sobreposição das assembleias .....	12
Resultados .....	14
Registros e caracterização da avifauna .....	14
Avaliação da efetividade como dispersores de sementes .....	21
Sobreposição das assembleias .....	23
Discussão .....	25
Registros e caracterização da avifauna .....	25
Avaliação da efetividade como dispersores de sementes .....	26
Sobreposição das assembleias .....	27
Conclusão .....	31
Referências Bibliográficas .....	32

# Lista de figuras e tabelas

## FIGURAS

<b>FIGURA 1.</b> Hipóteses geradas a partir da comparação da sobreposição entre as assembleias de aves consumidoras de frutos observadas com as geradas pelo modelo nulo .....	7
<b>FIGURA 2.</b> Mapa da reserva do Clube Caça e Pesca Itororó, com destaque para a área onde se concentrou o estudo .....	9
<b>FIGURA 3.</b> Grafo da rede de interação entre as espécies de aves consumidoras de frutos e as espécies zoocóricas selecionadas para o estudo .....	18
<b>FIGURA 4.</b> Distribuição percentual de espécies pertencentes a cada guilda alimentar .....	19
<b>FIGURA 5.</b> Proporção relativa de modo de consumo (smash, bite e swallow) em cada espécie vegetal .....	19
<b>FIGURA 6.</b> Boxplot da especialização ( $d'$ ) das três categorias de consumidores de frutos .....	21
<b>FIGURA 7.</b> Gráfico dos componentes quantitativos de 12 espécies de aves consumidoras nas cinco espécies de frutos inclusas no estudo .....	22
<b>FIGURA 8.</b> Distribuição do valor de Similaridade Percentual ( $PS = 0.1826$ ) em relação à frequência de randomizações geradas a partir do modelo nulo. Valor observado de similaridade significativamente maior do que os valores gerados pelo modelo ( $p = 0.032$ ) .....	24



## **TABELAS**

<b>TABELA 1.</b> Características morfológicas das espécies de frutos selecionadas para o estudo .....	10
<b>TABELA 2.</b> Características das espécies de aves que consumiram algum das cinco espécies de plantas .....	15
<b>TABELA 3.</b> Caracterização das visitas em relação a número de registros e frutos retirados .....	20
<b>TABELA 4.</b> Similaridade percentual calculada através do Índice de Renkonen entre a quantidade relativa de frutos retirados por espécie de ave em cada assembleia .....	23

## RESUMO

Silva, A. M. 2013. ***Sobreposição em assembleias de aves frugívoras e dispersão de sementes no cerrado sensu stricto***. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia/ Minas Gerais 43 p.

A variedade de espécies ingerindo a mesma espécie de frutos sugere que ocorra sobreposição de nicho e uma potencial competição interespecífica. Para testar se a sobreposição nas assembleias de aves consumidoras de frutos do cerrado *sensu stricto* no Brasil Central é maior do que seria esperado ao acaso, foi realizada uma comparação com assembleias geradas a partir do uso de modelo nulo. Foram selecionadas cinco espécies produtoras de frutos zoocóricos, sendo que em cada uma foi realizada 60h de observação focal. Foram registradas as espécies de aves que consumiam frutos e a quantidade de frutos retirada. Foi testada se a especialização (d') varia entre as classes de consumidores de frutos. Foi utilizado um índice de similaridade percentual (PS) entre cada par de espécies vegetais, usando-se a proporção relativa de frutos retirados por espécie de ave em cada espécie de fruto. Frugívoros predominantes e parciais foram mais especialistas ( $F_{2,33} = 3.935$ ;  $p = 0.029$ ) do que frugívoros oportunistas. A média dos valores de PS observados foi comparada com a média dos PS gerados a partir das aleatorizações. O PS médio observado foi 0.1233. O PS médio gerado a partir das aleatorizações foi 0.1826. A sobreposição observada foi significativamente maior do que a esperada pelo modelo ( $p = 0.032$ ). Esse padrão sugere que a competição não é um fator importante na formação das assembleias, ocorrendo o compartilhamento dos recursos pelas aves consumidoras de frutos. A abundância de frutos oferecidos, principalmente na estação chuvosa, e o baixo número de espécies exclusivamente frugívoras existentes no cerrado *sensu stricto* podem ser fatores que expliquem a baixa influência de interações e, portanto a alta sobreposição entre as assembleias.

**Palavras - chave:** cerrado *sensu stricto*; competição; sobreposição de nicho.

## ABSTRACT

Silva, A. M. 2013. **Overlap Assemblages of Fruit-eating Birds and seed dispersal in cerrado sensu stricto**. MSc. Thesis. Universidade Federal de Uberlândia / Minas Gerais. 43 p.

A range of species eating the same fruit suggests that niche overlap can occur, along with potential competition among them. To test if the overlap in the assemblages of fruit-eating birds in cerrado sensu stricto is larger than would be expected by chance, we performed a comparison with assemblages generated from the use of null models. Five zoochorous plant species were selected and 60 h of focal observation was performed in each one. We recorded species of birds that consumed fruits and the quantity of fruit removed. It was tested if the specialization ( $d'$ ) varies among the classes of fruit-eating birds. We used an index of Percentage Similarity (PS) between each pair of plant species, using the relative proportion of fruit withdrawn by each bird species according to each fruit species. The mean value of observed PS was compared with the mean PS generated from randomizations. Obligate and partial frugivores were more specialized than opportunistic frugivores ( $F_{2,33} = 3.935$ ;  $p = 0.029$ ). The mean PS observed was 0.1233; the mean PS generated from randomizations was 0.1826. The overlap observed was significantly greater than that expected by the model. This pattern suggests that competition is not an important factor in the formation of the assemblages, occurring the resources share. The abundance of fruits offered, especially in the rainy season, and the small number of frugivorous species exclusively existing in the cerrado may be factors explaining the low influence of interactions and therefore the high overlap between assemblages.

**Key words:** cerrado *sensu stricto*; competition; niche overlap.

## INTRODUÇÃO

A dispersão de sementes constitui um passo fundamental no ciclo reprodutivo das plantas (Van der Pijl 1972, Wang & Smith 2002). As sementes são retiradas do ambiente ao entorno da planta-mãe, visando aumentar as chances de sobrevivência dos novos indivíduos através da redução da competição e predação e do encontro de sítios viáveis para germinação (Howe & Smallwood 1982, Howe & Miriti 2004). Esse processo influencia na distribuição espacial, dinâmica de populações (Jordano & Godoy 2002), colonização de novos habitats e manutenção da diversidade, com grandes implicações para sucessão, regeneração e conservação (Rondon-Neto *et al.* 2001, Wang & Smith 2002).

As sementes podem ser adaptadas para serem dispersas passivamente por meios abióticos, através do vento (anemocoria), da água (hidrocória), da gravidade (barocoria) ou pela abertura espontânea dos frutos (autocoria); ou por meios bióticos, mediante retirada por alguma espécie animal, evento conhecido como zoocoria (Howe & Smallwood 1982, Van der Pijl 1972). A dispersão zoocórica é um processo mutualístico planta-animal em que o animal usa recursos oferecidos ao redor das estruturas reprodutivas da planta (Jordano 1987), como carboidratos, minerais, lipídios e proteínas (Herrera 1982) em troca do transporte das sementes (Ricklefs 2003). É um processo pouco específico (Janzen 1980, Jordano 1995), resultante da coevolução da exploração recíproca entre as duas partes envolvidas (Herrera & Jordano 1981). Essa síndrome de dispersão é importante porque permite as sementes atingirem distâncias e locais não alcançáveis por meios abióticos (Bolmgren & Eriksson 2010).

O consumo de frutos por aves ocorre em praticamente todos ambientes terrestres, sendo predominante nas regiões tropicais (Moermond & Deslow 1985, Fleming *et al.* 1987, Kissling *et al.* 2009), onde a maioria das espécies de angiospermas desenvolve frutos zoocóricos (Howe & Smallwood 1982, Herrera 1985, Fleming & Kress 2011). As aves são os vetores mais importantes na dispersão de sementes, devido à sua diversidade de espécies, abundância, variedades morfológicas (Fleming & Kress 2011) e por potencialmente eliminarem as sementes em condições viáveis para germinação (Snow 1971, Howe & Estabrook 1977, Traveset 1998, Traveset *et al.* 2007).

Diversos fatores determinam a eficiência de uma espécie de ave como dispersora, como tempo gasto no forrageamento (Pratt & Stiles 1983), abertura do bico (Wheelwright 1985), modo de mandibulação do fruto (Levey 1987), tempo de passagem do alimento pelo trato digestivo (Herrera 1984) e padrão de movimentação (Westcott & Graham 2000, Jordano *et al.* 2007). Devido a essas variações, diferentes espécies de frugívoros contribuem de maneiras diferentes para o processo de dispersão de sementes (Schupp 1993, Schupp *et al.* 2010).

Apesar de serem facilmente digeridos, os frutos são irregularmente distribuídos temporalmente e espacialmente, além de serem nutricionalmente inferiores a outros recursos alimentares (Fleming *et al.* 1987). Devido a isso, normalmente aves frugívoras exploram várias espécies de frutos (Muller-Landau & Hardesty 2005, Pizo & Galetti 2010), não se especializando em espécies ou famílias específicas (Githiru *et al.* 2002), e consumindo outros recursos, como insetos, para complementar a dieta (Izhaki & Safriel 1989, Corlett 2011). No Cerrado brasileiro, por exemplo, a maioria das aves consumidoras de frutos é onívora, tendo apenas parte da sua dieta composta por frutos (Macedo 2002, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

O Cerrado brasileiro apresenta diferentes fitofisionomias (Silva & Bates 2002, Ribeiro & Walter 2008), sendo que o cerrado *sensu stricto* ocupa 70% do bioma (Eiten 1994). Apesar da oferta de frutos zoocóricos no Cerrado ser sazonal, ocorrendo principalmente na estação chuvosa (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983, Oliveira & Gibbs 2002), a zoocoria é a síndrome de dispersão utilizada pelo maior número de espécies no bioma (Ishara & Maimoni-Rodella 2011).

Além de grande biodiversidade vegetal (Oliveira-Filho & Ratter 2002), o Cerrado abriga 856 espécies de aves, sendo que mais de 90% delas se reproduzem na região (Silva & Santos 2002). Essas constituem a maior proporção de vertebrados frugívoros, havendo cerca de 75 espécies que podem ser consideradas ao menos parcialmente frugívoras (Bagno 1998). Estudos apontam que as espécies das famílias Tyrannidae e Thraupidae (CBRO 2011) são os principais representantes nas assembleias consumidores de frutos em espécies ambientes abertos do Cerrado (Motta-Junior & Lombardi 1990, Francisco & Galetti 2001, 2002a, 2002b, Francisco *et al.* 2007, Oliveira 2009).

De maneira geral, as assembleias de consumidores de uma espécie de fruto são constituídas por uma ampla diversidade taxonômica, trófica e morfológica (Foster 1987, Pizo 1997, Melo *et al.* 2003, Melo & Oliveira 2009). Essa variedade de espécies consumindo um mesmo recurso sugere que possa ocorrer sobreposição de nicho e uma potencial competição entre elas (Terborgh & Diamond 1970). A competição entre consumidores pelo recurso nutricional (Fleming 1979, Guix *et al.* 2001) e entre as espécies vegetais por agentes dispersores (Howe & Estabrook 1977, Herrera 1981) podem influenciar na seleção das espécies de frutos e na proporção que elas são consumidas por diferentes espécies de frugívoros.

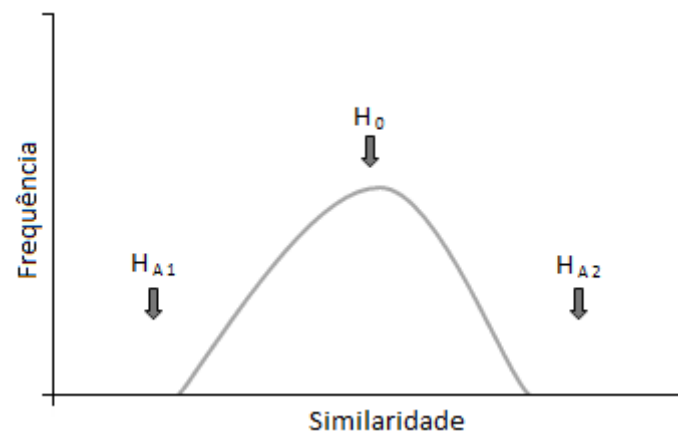
Foi testado se a sobreposição nas assembleias de aves consumidoras de frutos do cerrado *sensu stricto*, através da proporção de frutos retirados por espécie, é maior do que seria o esperado ao acaso. Para isso, foi realizada uma comparação com assembleias geradas a partir do uso de modelo nulo. Esse método permite testar se um padrão observado é semelhante ao existente na ausência de certo mecanismo (Gotelli & Graves 1996), gerando um “tratamento controle” para dados observacionais (Conner & Simberloff 1986).

Através do modelo nulo, foram formuladas três hipóteses sobre ocorrência de sobreposição entre as assembleias de consumidores de frutos (Fig. 1). A hipótese nula ( $H_0$ ) é que a sobreposição entre as assembleias não difere do esperado pelo modelo. A primeira hipótese alternativa ( $H_{A1}$ ) ocorre em um cenário onde competição interespecífica influencia na composição das assembleias, gerando partição de nicho e uma sobreposição entre as assembleias de frugívoros menor que o gerado pelo modelo. A segunda hipótese alternativa ( $H_{A2}$ ) expressa um cenário sem a influência da competição na formação das assembleias, ocorrendo o compartilhamento dos recursos, gerando um índice de sobreposição maior do que o previsto pelo modelo nulo.

#### **OBJETIVOS**

- Determinar o efeito das interações na sobreposição nas assembleias de consumidores de frutos do cerrado *sensu stricto*;
- Mensurar a efetividade de algumas espécies de aves do Cerrado como dispersoras de sementes;

- Relacionar o grau de especialização das espécies de aves estudadas com seu hábito de consumo de frutos.



**FIGURA 1.** Hipóteses geradas a partir da comparação da sobreposição entre as assembleias de aves consumidoras de frutos observadas com as geradas pelo modelo nulo.  $H_0$ : a sobreposição entre as assembleias não difere do esperado pelo modelo nulo.  $H_{A1}$ : sobreposição entre as assembleias menor que o gerado pelo modelo.  $H_{A2}$ : sobreposição entre as assembleias maior que o gerado pelo modelo.



## MATERIAIS E MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em uma reserva de 127 ha (18°55' S, 48°17' W) no Clube Caça e Pesca Itororó, no município de Uberlândia, Minas Gerais (Fig. 2). O cerrado *sensu stricto* é a fitofisionomia dominante na área onde ocorreram as coletas de dados. Além do cerrado, a reserva é representada por áreas de vereda e campo sujo. Foram registradas 198 espécies de aves na reserva (Malacco *et al.* in. prep.).

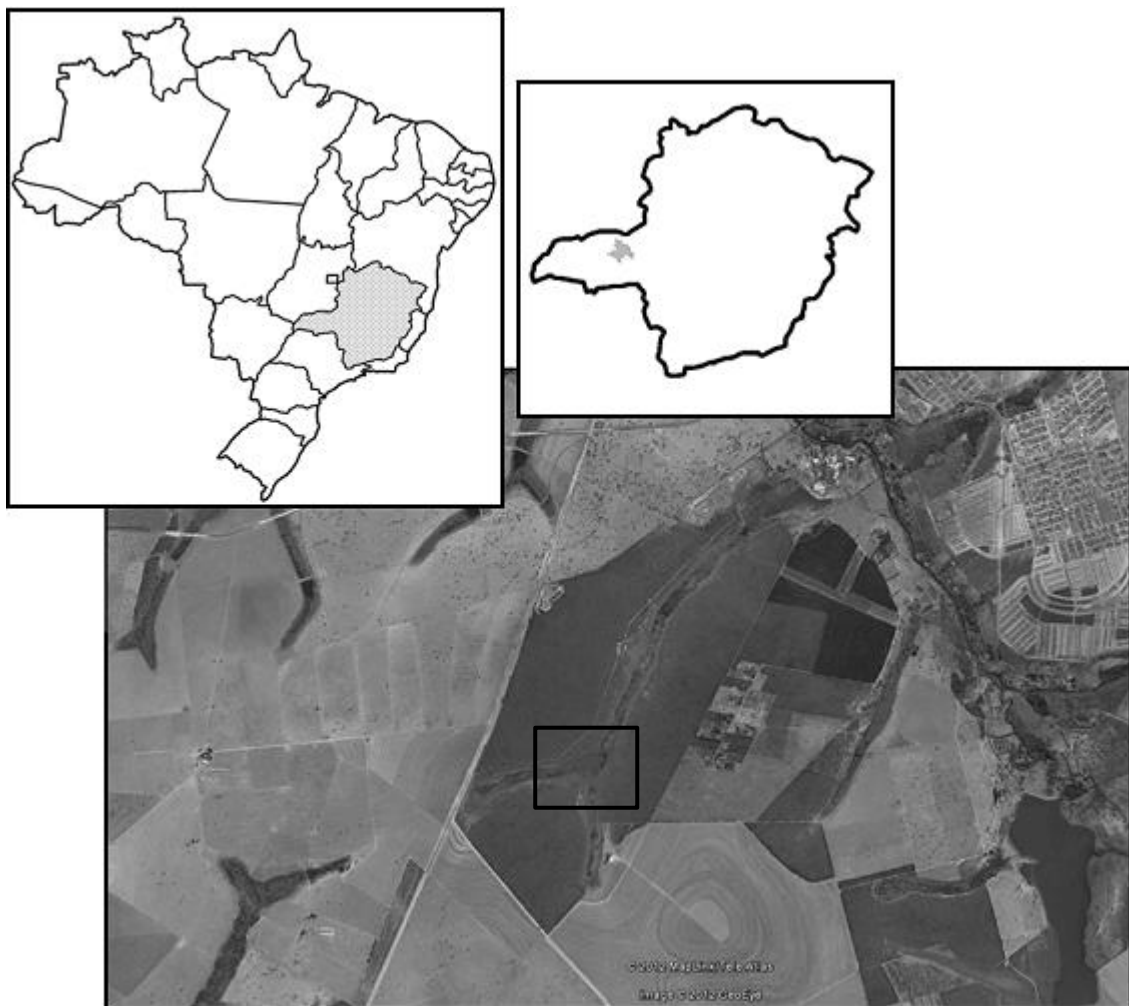
O município de Uberlândia-MG se encontra na região nordeste do Triângulo Mineiro a uma altitude de 863m acima do nível do mar. A região está sob o domínio do Cerrado, porém altamente impactada, com mais de 70% da área ocupada pela agricultura e pecuária e apenas 11,4% é ocupada por cerrado e mata/cerradão (Brito; Prudente, 2005). O clima na região, segundo a classificação climática de Köppen, é caracterizado como sendo do tipo Aw, com chuvas de verão que se iniciam em outubro-novembro e seca de inverno que inicia em maio e se estende até setembro (Rosa *et al.* 1991).

### REGISTROS E CARACTERIZAÇÃO DA AVIFAUNA

Entre junho 2011 e julho 2012 foram selecionados quatro indivíduos de cinco espécies de plantas produtoras de frutos ornitocóricos: *Cecropia pachystachya* Trécul; *Ouratea hexasperma* (A. St.-Hil.) Baill.; *Eugenia puniceifolia* (H. B. & K.) DC.; *Schefflera macrocarpa* (Seem.) D. C. e *Byrsonima intermedia* A. Juss. Essas espécies foram selecionadas por apresentarem frutificação abundante e frutos potencialmente consumíveis pela maioria das aves (Tab. 1). Isso com a finalidade de que as diferenças

nas assembleias de consumidores não fossem influenciadas pelas limitações morfológicas de ingestão dos frutos. Para garantir a independência amostral dos registros, cada planta inclusa nas observações estava no mínimo 50 m de distância do outro, independente da espécie.

Apesar de haverem mais espécies vegetais zoocóricas frutificando no momento da coleta de dados, essas foram as espécies que se mostraram quantitativamente mais relevantes na produção de frutos. Desta forma, acreditamos que a amostragem baseada nas espécies selecionadas reflita o padrão geral da comunidade.



**FIGURA 2.** Mapa da reserva do Clube Caça e Pesca Itororó no município de Uberlândia / MG, com destaque para a área onde se concentrou o estudo. Fonte: *Google Earth*

Foram realizadas sessões de observação planta-focal ocorrendo entre as 06:30h e 11:30h (GMT-3). Foi totalizado cerca de 300h de observação focal, sendo 60h em cada espécie vegetal. Em cada visita por aves seguida de consumo de frutos foram registradas:

- Espécie de ave que realizou a visita seguida de consumo;
- Tempo decorrido desde a chegada da ave a planta até a sua saída;
- Número de frutos consumidos durante a visita. Em caso de infrutescências grandes, como *C. pachystachya*, foi contabilizado cada pedaço arrancado por bicada como um fruto;
- Modo de consumo dos frutos. Foram diferenciadas em: “swallow”, que ingere o fruto inteiro, sem mandibulação; “bite”, que remove partículas do fruto, podendo ou não ingerir a semente e “smash”, que mandíbula o fruto, danificando a semente (adaptado de Schupp 1993);

**TABELA 1.** Características morfológicas das espécies de frutos selecionadas para o estudo.

Espécie	Família	Tamanho (mm)			Frutificação
		Compr.	Larg.	Massa (g)	
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	112.6	12.8	6.5	Jun-mar
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill.	Ochnaceae	13.2	7.9	0.55	Out-Jan
<i>Eugenia punicifolia</i> (H. B. & K.) DC.	Myrtaceae	7.8	6.7	0.25	Jan-fev
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Seem.) D. C.	Araliaceae	12.9	8.4	0.5	Jan-mar
<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	Malpighiaceae	9.1	7.8	0.3	Jan-mar

Quando houve mais de um indivíduo da mesma espécie visitando a planta simultaneamente, apenas um foi escolhido aleatoriamente. A avifauna visitante foi

identificada e classificada taxonomicamente de acordo com CBRO (2011) e em relação a sua guilda alimentar (Motta-Júnior 1990, Sick 1997), para constatar quais são mais representativas como consumidores de frutos das espécies vegetais do cerrado *sensu stricto*. Os consumidores de frutos foram classificados (com base em Sick 1997 e Kissling et al. 2009) como: “predominantemente frugívoros”, espécie em que os frutos representam maior parte da dieta; “parcialmente frugívoros”, normalmente espécies onívoras nas com apenas parte da dieta composta por frutos; ou “frugívoros oportunistas”, aves insetívoras ou granívoras que realizam eventuais consumos de frutos (Kissling et al. 2009, Schleuning et al. 2011).

As interações serão expressas graficamente através de uma rede de interação quantitativa (função: *plotweb*). A especialização complementar em nível de espécie foi obtida para cada espécie de ave a partir do índice  $d'$  (derivado da Distância de Kullback-Leibler; função: *dfun*). Esse índice calcula o desvio de uma espécie em relação às amostras aleatórias de parceiros disponíveis (Blüthgen et al. 2006), ou seja, o desvio da neutralidade (Vázquez et al. 2009), variando de 0 (nenhuma especialização) a 1 (máximo de especialização). Foi utilizado um teste ANOVA de um fator para testar se o  $d'$  varia entre as diferentes categorias de frugívoros (oportunistas, parciais ou predominantes). As análises da rede foram geradas pelo pacote bipartite (Dormann et al. 2009) do software R 2.15.1. (R Development Core Team).

#### **AValiação da Efetividade como Dispersores de Sementes**

A efetividade de um frugívoro como dispersor de sementes (SDE) é resultado do produto de fatores quantitativos (número de visitas e sementes dispersas) e qualitativos (probabilidade da semente gerar um novo adulto reprodutivo) (Schupp

1993, Schupp *et al.* 2010). Nessa etapa, foi avaliado o componente quantitativo da efetividade das espécies de aves consumidoras de frutos do cerrado *sensu stricto* como dispersoras de sementes.

Foram utilizadas nessa avaliação as 11 espécies de aves com maior número de registros de consumo, além da espécie *Forpus xanthopterygius*, para demonstrar o efeito de diferentes combinações dos componentes quantitativos. Foram usados como parâmetros a somatória do número de frutos retirados e de visitas por uma determinada espécie de ave todas as espécies de frutos (para *Cecropia pachystachya* cada pedaço retirado foi considerado um fruto).

Para avaliação da SDE, foram utilizados fatores quantitativos, através do produto do número de visitas / hora pelo número médio de frutos retirados por visita. Os valores obtidos para os parâmetros quantitativos foram plotados graficamente. No eixo X, o valor obtido pelo número de visitas por hora e no eixo Y os valores obtidos pelo número médio de frutos retirados por visita. Foram traçadas linhas isóclinas conectando todas as possíveis combinações que resultaram no mesmo SDE, visto que diferentes combinações de taxa de visita e frutos retirados podem resultar na mesma efetividade de dispersão (Schupp *et al.* 2010).

#### **SOBREPOSIÇÃO NAS ASSEMBLEIAS**

Para obtenção da sobreposição entre as assembleias de consumidores de frutos de cada espécie vegetal, foi utilizado um índice de similaridade percentual (PS) entre cada um dos pares de assembleias de consumidores de frutos das espécies alvo (Jordano 1994, Fuentes 1995, Githiru 2002):

$$PS = \sum_{i=1}^n \min(p_{ai}, p_{bi})$$

Sendo  $n$  o número de espécies de aves na maior assembleia;  $p_{ai}$  e  $p_{bi}$  a proporção relativa de frutos retirados pela espécie de ave  $i$  nas espécies vegetais  $a$  e  $b$ , respectivamente. Dessa forma, o PS é calculado pela soma da menor abundância relativa de consumo de cada ave em cada par de plantas ( $p_{ai}$ ,  $p_{bi}$ ), variando de 0 (nenhuma sobreposição entre as assembleias) até 1 (total sobreposição). Esse índice de similaridade tem vantagens sob aqueles que utilizam apenas dados binários, pois leva em conta a abundância relativa (Balmer 2002) na proporção de frutos retirados por componente da assembleia.

Foi gerada uma matriz com os valores de frequência relativa de frutos retirados para todas as espécies de aves em cada espécie vegetal, a partir da qual, foram geradas 10,000 matrizes aleatorizadas. Em cada uma dessas matrizes foi aplicado o índice de similaridade percentual. A média de todos os valores de PS observados foi comparada com a distribuição de valores da média dos PS gerados a partir das aleatorizações para constatar a diferença entre o observado e o esperado ao acaso.

Foi utilizado Algoritmo de Aleatorização 3 (RA3; Winemiller & Pianka 1990), que é o mais indicado para detecção de padrões não aleatórios de sobreposição. Esse algoritmo promove a aleatorização da frequência relativa de retiradas de frutos de cada espécie de ave dentro da mesma espécie vegetal (mantendo a proporção de consumo de cada espécie), não mantendo os valores iguais a 0 na posição original. Para geração desse modelo foi utilizado o software EcoSim 7 (Gotelli & Entsminger 2004).

## RESULTADOS

### REGISTROS E CARACTERIZAÇÃO DA AVIFAUNA

Foram registradas 36 espécies de aves (distribuídas em quatro ordens e 13 famílias; Tab. 2) consumindo frutos das plantas selecionadas durante os períodos de observação (Fig. 3), sendo 11 frugívoros oportunistas, 16 parcialmente frugívoros e 9 predominantemente frugívoros. Thraupidae foi a família com o maior número de espécies representantes ( $n = 10$ ), seguida por Tyrannidae ( $n = 8$ ), sendo essas duas famílias responsáveis por metade das espécies consumidoras. Mais de 80% ( $n = 29$ ) das espécies registradas são da ordem Passeriformes.

Cerca de 56 % ( $n = 20$ ) das espécies de aves registradas são onívoras, tendo apenas parte de sua dieta composta por frutos. Cerca de 25 % ( $n = 9$ ) possuem dieta predominantemente frugívora, 8 % ( $n = 3$ ) são granívoros e 8 % ( $n = 3$ ) insetívoros (Fig.4).

Os frugívoros da família Psittacidae ( $n = 4$ ) realizaram consumo predominantemente predatório, danificando ou derrubando as sementes durante o consumo. Para *Cecropia pachystachya*, com exceção de *Ramphastos toco*, que consumiu os frutos inteiros, todos os consumos foram parciais (92%) ou predatórios (6%). Consumo do fruto inteiro foi predominante em todas as outras espécies de frutos (79 - 100%; Fig. 5).

**TABELA 2.** Características das espécies de aves que consumiram alguma das cinco espécies de plantas utilizadas no estudo. **Legenda:** *Espécies*: C - *Cecropia pachystachya*, O - *Ouratea hexasperma*, E - *Eugenia punicifolia*, S - *Schefflera macrocarpa* e B - *Byrsonima intermedia*. Ordenado de acordo com CBRO (2011). *Guilda trófica*: Fru - frugívoro, Oni - onívoro, Ins - insetívoro, Nec - nectarívoro, Gra - granívoro. *Classificação*: Pred - “predominantemente frugívoros”, Parc - “parcialmente frugívoros”, Opor - “frugívoros oportunistas”. *Especialização (d’)*: 0 (nenhuma especialização) a 1 (máximo de especialização).

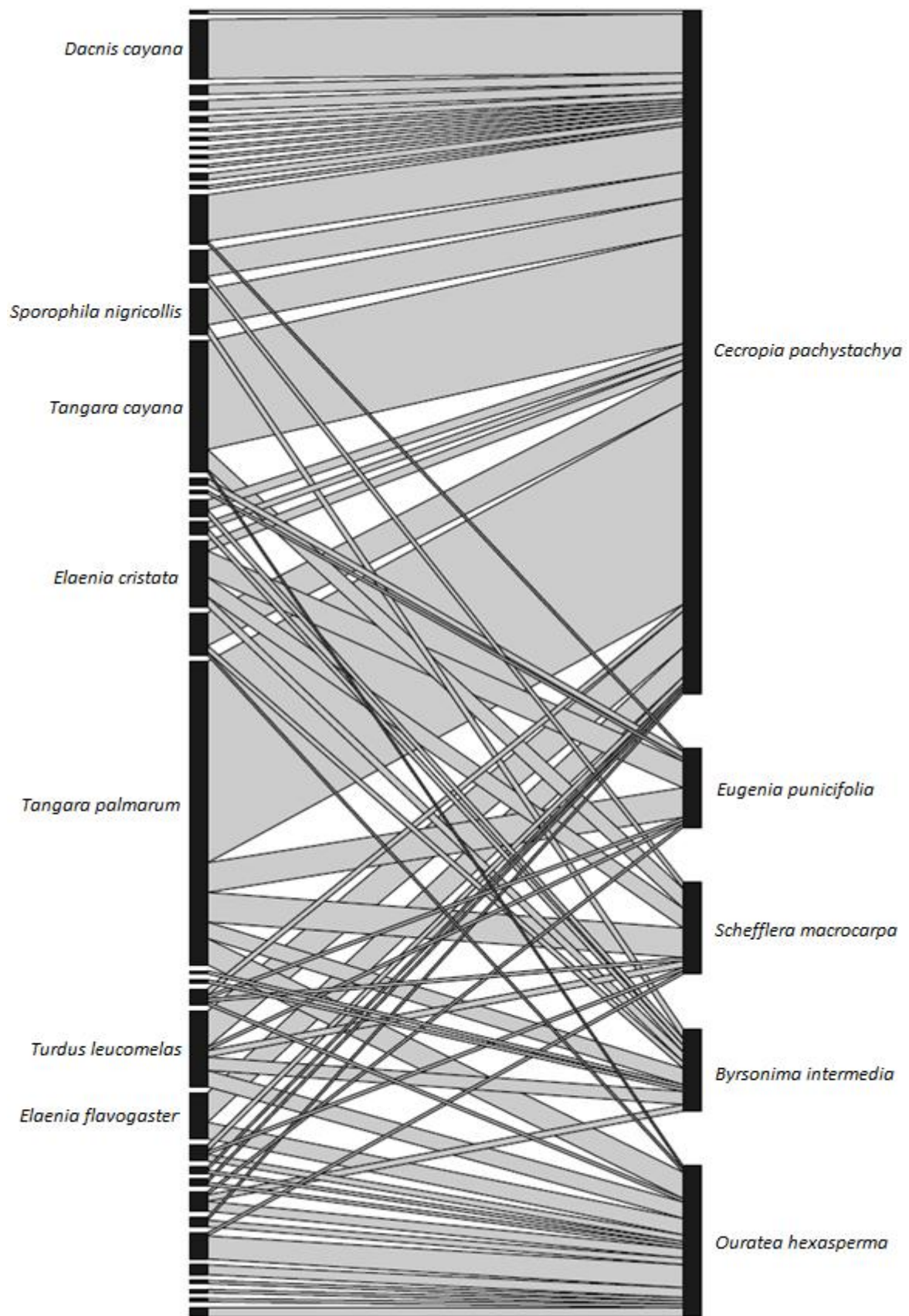
Táxon			Número de registros					Guilda trófica	Classificação	Especialização d’
Ordem	Família	Espécie	C	O	E	S	B			
Columbiformes	Columbidae	<i>Patagioenas picazuro</i> (Temminck, 1813)	1				1	Fru	Pred	0.2405
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Diopsittaca nobilis</i> (Linnaeus, 1758)			2			Fru	Pred	0.4644
		<i>Aratinga aurea</i> (Gmelin, 1788)		3				Fru	Pred	0.3752
		<i>Forpus xanthopterygius</i> (Spix, 1824)	2					Fru	Pred	0.0000
		<i>Brotogeris chiriri</i> (Vieillot, 1818)	1					Fru	Pred	0.0000
Piciformes	Ramphastidae	<i>Ramphastos toco</i> Statius Muller, 1776	3					Oni	Parc	0.0309
	Picidae	<i>Colaptes melanochloros</i> (Gmelin, 1788)	1					Ins	Opor	0.0000
Passeriformes	Thamnophilidae	<i>Thamnophilus doliatus</i> (Linnaeus, 1764)	1					Ins	Opor	0.0000
	Tyrannidae	<i>Elaenia flavogaster</i> (Thunberg, 1822)	9	5				Fru	Pred	0.1109
		<i>Elaenia cristata</i> Pelzeln, 1868	3		8	6	3	Fru	Pred	0.3361
		<i>Elaenia chiriquensis</i> Lawrence, 1865		8		1		Fru	Pred	0.4306
		<i>Myiarchus tyrannulus</i> (Statius Muller, 1776)	1	1				Oni	Opor	0.0127
		<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus, 1766)	3				2	Oni	Parc	0.1062



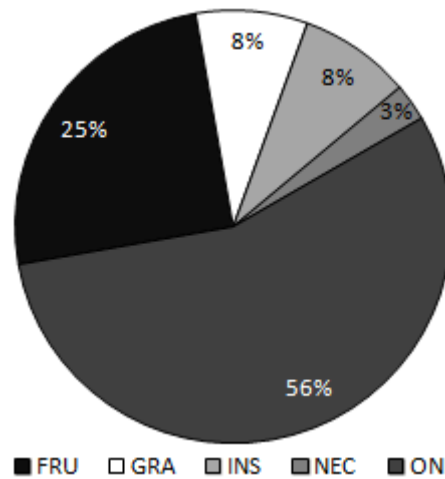
	<i>Tyrannus albogularis</i> Burmeister, 1856	1	1				Oni	Opor	0.0127
	<i>Tyrannus melancholicus</i> Vieillot, 1819	2	1	1	1		Oni	Opor	0.0123
	<i>Xolmis cinereus</i> (Vieillot, 1816)		1				Ins	Opor	0.2820
Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i> Vieillot, 1818	1					Oni	Parc	0.0000
	<i>Turdus leucomelas</i> Vieillot, 1818	11	7	1	2	4	Oni	Parc	0.0333
	<i>Turdus amaurochalinus</i> Cabanis, 1850	1	2				Oni	Parc	0.1147
Mimidae	<i>Mimus saturninus</i> (Lichtenstein, 1823)	2	2				Oni	Parc	0.0494
Coerebidae	<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus, 1758)	1					Nec	Opor	0.0000
Thraupidae	<i>Saltator maximus</i> (Statius Muller, 1776)			1			Oni	Parc	0.4040
	<i>Saltator similis</i> d'Orbigny & Lafresnaye, 1837		3	1		2	Oni	Parc	0.2886
	<i>Nemosia pileata</i> (Boddaert, 1783)		3				Oni	Parc	0.3752
	<i>Tangara sayaca</i> (Linnaeus, 1766)	14		1			Oni	Parc	0.1169
	<i>Tangara palmarum</i> (Wied, 1823)	61	8	9	9	5	Oni	Parc	0.0160
	<i>Tangara cayana</i> (Linnaeus, 1766)	18	1		6		Oni	Parc	0.1268
	<i>Neothraupis fasciata</i> (Lichtenstein, 1823)					1	Oni	Parc	0.3964
	<i>Schistochlamys ruficapillus</i> (Vieillot, 1817)		1				Oni	Parc	0.2820
	<i>Tersina viridis</i> (Illiger, 1811)	1					Oni	Parc	0.0000
	<i>Dacnis cayana</i> (Linnaeus, 1766)	18					Oni	Parc	0.1570
Emberizidae	<i>Sporophila nigricollis</i> (Vieillot, 1823)	11					Gra	Opor	0.1261

	<i>Sporophila caerulea</i> (Vieillot, 1823)	1		Gra	Opor	0.0000
	<i>Sporophila leucoptera</i> (Vieillot, 1817)	1		Gra	Opor	0.0000
Icteridae	<i>Icterus pyrrhopterus</i> (Vieillot, 1819)	1	2	Oni	Opor	0.1331
Fringillidae	<i>Euphonia chlorotica</i> (Linnaeus, 1766)	8	2	Fru	Pred	0.1005

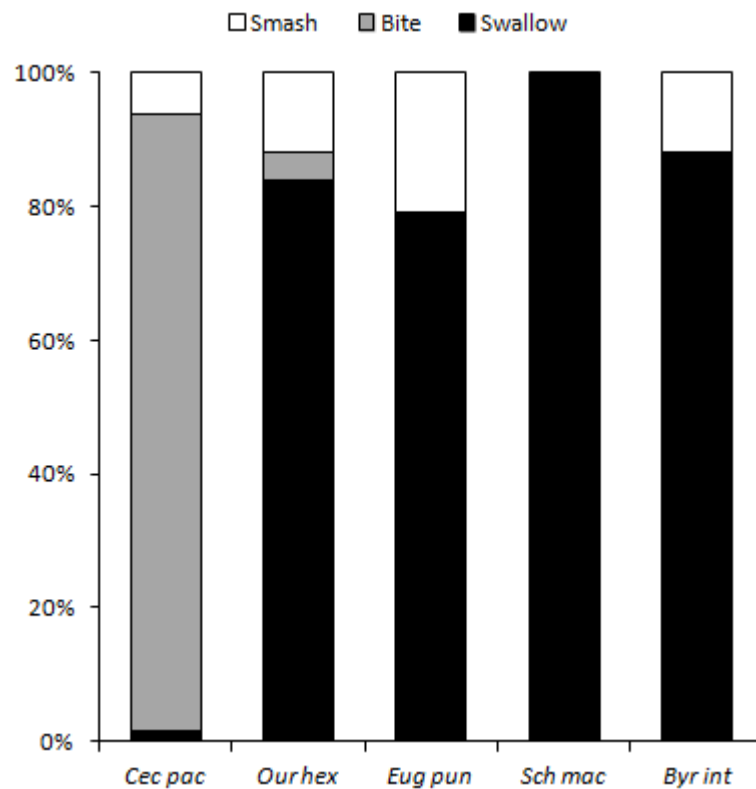
---



**Figura 3.** Grafo da rede de interação entre as espécies de aves consumidoras de frutos e as espécies zoocóricas selecionadas para o estudo.



**FIGURA 4.** Distribuição percentual de espécies pertencentes a cada guilda alimentar (Motta-Júnior 1990, Sick 1997). A categorização de uma espécie em uma guilda não implica que ela não realize consumos esporádicos ou oportunistas de outros itens alimentares.



**FIGURA 5.** Proporção relativa de modo de consumo (smash, bite e swallow) em cada espécie vegetal.

Legenda: *Cec pac* - *Cecropia pachystachya*, *Our hex* - *Ouratea hexasperma*, *Eug pun* - *Eugenia punicifolia*, *Sch mac* - *Schefflera macrocarpa*, *Byr int* - *Byrsonima intermedia*.

A taxa de visitação seguida de consumo de frutos variou de 0.33 visitas/hora em *Byrsonima intermedia* a 2.95 visitas/hora em *C. pachystachya*, tendo uma média de  $1.06 \pm 1.07$  visitas/hora. O número médio de frutos consumidos durante cada visita variou de 8.77 frutos/visita em *C. pachystachya* a 2.2 frutos/visita em *Eugenia punicifolia*, tendo uma média de  $3.85 \pm 2.79$  frutos/visita (Tab. 3).

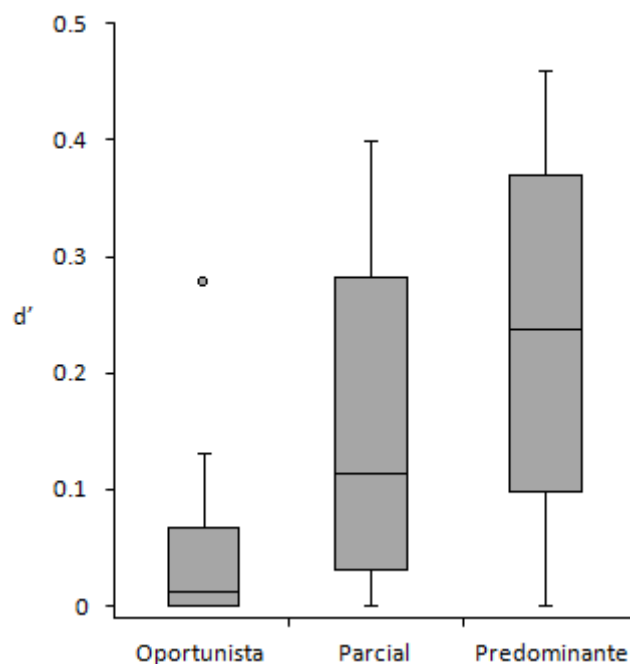
*Tangara palmarum* e *Turdus leucomelas* foram as únicas espécies de aves a consumirem as cinco espécies de frutos inclusas no estudo. Mais de 80% das aves consumiu uma (n = 19) ou duas (n = 11) espécies de frutos. Em média cada espécie consumiu  $1.86 \pm 1.15$  espécies de frutos.

*Tangara palmarum* foi responsável pela maior retirada de frutos em quatro das cinco espécies: *C. pachystachya* (n = 547; 33% do total), *Ouratea hexasperma* (n = 25; 20%), *E. punicifolia* (n = 29; 38%) e *Schefflera macrocarpa* (n = 25; 29%). *Turdus leucomelas* foi a responsável pela maior retirada de frutos em *B. intermedia* (n = 16; 20%).

**TABELA 3.** Caracterização das visitas em relação a número de registros e frutos retirados. Número de espécies de aves que consumiram a espécie de fruto. Número total de registros onde houve consumo de fruto e média por hora. Número total de frutos retirados da espécie de frutos e a média de frutos retirados em cada registro.

Espécie vegetal	Nº espécies consumidoras	Registros		Frutos retirados	
		Total	Por hora	Total	Média / visita
<i>Cecropia pachystachya</i>	26	177	2.95	1552	8.77
<i>Ouratea hexasperma</i>	16	48	0.8	121	2.52
<i>Eugenia punicifolia</i>	8	36	0.6	79	2.2
<i>Schefflera macrocarpa</i>	8	37	0.62	87	2.35
<i>Byrsonima intermedia</i>	9	20	0.33	68	3.4

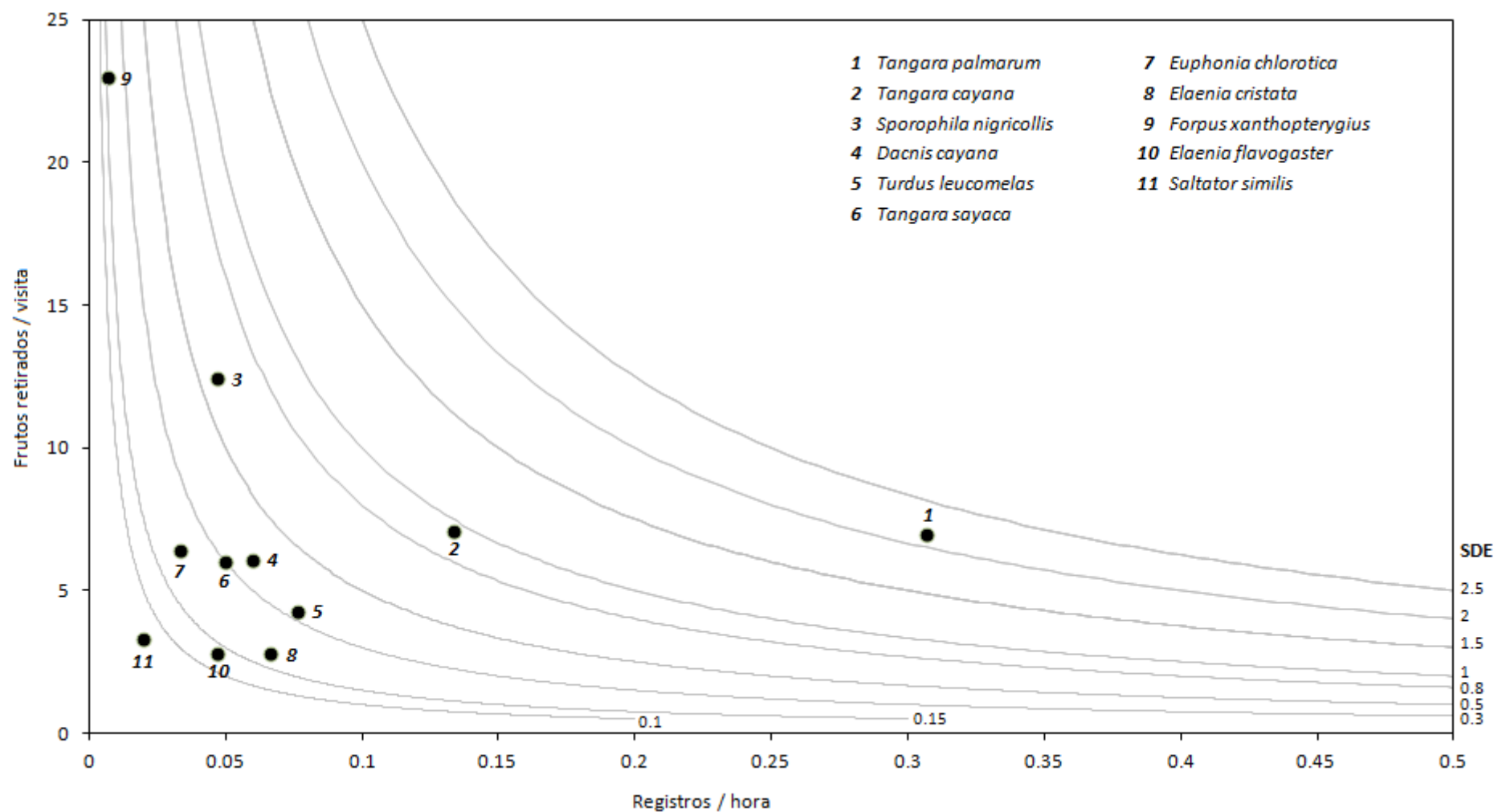
A especialização média em nível de espécie ( $d'$ ) de cada categoria foi: frugívoros oportunistas ( $x = 0.0526 \pm 0.0912$ ), parcialmente frugívoros ( $x = 0.1561 \pm 0.1455$ ) e predominantemente frugívoros ( $x = 0.2287 \pm 0.1818$ ). A especialização foi significativamente menor nos frugívoros oportunistas do que nos ( $F_{2,33} = 3.935$ ;  $p = 0.029$ ) frugívoros parciais ou predominantes (Fig. 6).



**FIGURA 6.** Boxplot da especialização ( $d'$ ) das três categorias de consumidores de frutos.

#### **AVALIAÇÃO DA EFETIVIDADE COMO DISPERSORES DE SEMENTES**

Das seis espécies com maior SDE (Seed Disperser Effectiveness), quatro são da família Thraupidae (Fig. 7). *Tangara palmarum* foi a espécie com o maior SDE quantitativo (2.13), tendo retirado 639 frutos durante as 300h de observação. *Tangara cayana* apresentou o segundo maior SDE (0.94), com 283 frutos retirados. *Forpus xanthopterygius* apresentou uma elevada taxa de frutos retirados por visitas, mas um baixo número de visitas, o que faz essa espécie retirar um maior número de sementes do que espécie com maior taxa de visitação.



**FIGURA 7.** Gráfico dos componentes quantitativos de 12 espécies de aves consumidoras nas cinco espécies de frutos incluídas no estudo. Isóclinas representam todas as combinações de número de visitas e número de frutos consumidos por visitas que resultam no mesmo SDE (Seed Disperser Effectiveness).

## SOBREPOSIÇÃO NAS ASSEMBLEIAS

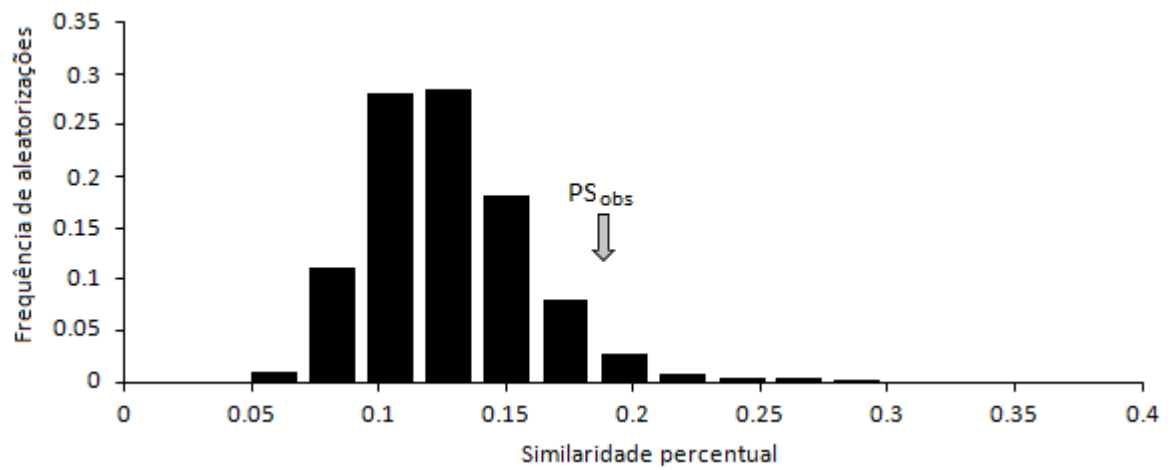
As assembleias de consumidores de frutos de *S. macrocarpa* e *E. puniceifolia* (Tab. 4) apresentaram a maior similaridade (PS = 0.3659) e *E. puniceifolia* e *C. pachystachya* a menor (PS = 0.0581). A similaridade média entre as assembleias foi de  $0.1826 \pm 0.1012$ .

**TABELA 4.** Similaridade percentual calculada através do Índice de Renkonen entre a quantidade relativa de frutos retirados por espécie de ave em cada assembleia. *Cecropia pachystachya*, *Ouratea hexasperma*, *Eugenia puniceifolia*, *Schefflera macrocarpa* e *Byrsonima intermedia*.

Espécie vegetal	Similaridade				
	<i>Cec pac</i>	<i>Our hex</i>	<i>Eug pun</i>	<i>Sch mac</i>	<i>Byr int</i>
<i>Cec pac</i>	–	0.1121	0.0581	0.3294	0.2156
<i>Our hex</i>		–	0.0975	0.1263	0.1781
<i>Eug pun</i>			–	<b>0.3659</b>	0.2199
<i>Sch mac</i>				–	0.1224
<i>Byr int</i>					–

A sobreposição gerada pelo modelo variou de 0.0695 e 0.3059, tendo uma média de 0.1233. Esse valor é significativamente maior ( $p = 0.032$ ) que a sobreposição média observada entre as assembleias de consumidores de frutos (PS = 0.1826), corroborando com a segunda hipótese alternativa (Fig. 8). A variância média observada (0.0102) não diferiu ( $p = 0.585$ ) da esperada pelo modelo (0.0101).





**FIGURA 8.** Distribuição do valor de Similaridade Percentual ( $PS = 0.1826$ ) em relação à frequência de randomizações geradas a partir do modelo nulo. Valor observado de similaridade significativamente maior do que os valores gerados pelo modelo ( $p = 0.032$ ).

## Discussão

### OBSERVAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA AVIFAUNA

*Tangara palmarum* foi a espécie de ave mais importante na retirada de frutos das plantas zoocóricas do cerrado *sensu stricto* estudadas. Junto com *Turdus leucomelas*, foram as únicas espécies de aves a consumir todas as espécies inclusas no estudo, sendo responsáveis pelo maior número de sementes retiradas em 80% das espécies vegetais. *Tangara palmarum* é uma espécie comum em diversos tipos de ambientes naturais e antropizados (Ridgley & Tudor 1989, Sick 1997) e tem o hábito de forragear em pequenos bandos (Gwynne 2010). Possui dieta onívora, tendo mais da metade de sua dieta composta por insetos (Snow & Snow 1971, Collins & Watson 1983).

Em *Cecropia pachystachya* o número de registros e de espécies consumidoras foi superior ao das outras espécies inclusas no estudo. É uma espécie pioneira, sendo uma das espécies arbóreas mais abundantes na região do Cerrado (Bocchese 2008). Sementes deste gênero são dispersas por uma variedade de vetores animais, como morcegos (Silveira *et al.* 2011), quatis (Alves-Costa & Eterovick 2007), marsupiais (Casella 2011), primatas (Lapenta *et al.* 2003) e aves (Leck 1972). Por ter um porte mais elevado que as outras espécies do cerrado *sensu stricto*, se destaca dentro da paisagem, o que pode facilitar o encontro e o acesso de um maior número de espécies (Toh *et al.* 1999). Por apresentar infrutescências grandes, mas que não possuem revestimento espesso, as aves menores são capazes de retirar pedaços. Como a grande maioria das aves registradas apresentaram reduzido tamanho corporal (menos de 70g), os frutos de *C. pachystachya* foram consumidos parcialmente. Mas isso não impossibilita que as sementes possam ser efetivamente dispersas, pois devido a seu

tamanho reduzido, estas podem ser ingeridas intactas por aves de diversos tamanhos (Snow 1981).

O método de mensuração da especialização a nível de espécie utilizado enfatiza não apenas a proporção utilizada do recurso, mas também na proporção disponível (Blüthgen *et al.* 2006). Espécies predominantes e parcialmente frugívoros possuem frutos como itens importantes na composição da sua dieta (Kissling *et al.* 2009), portanto tendem a apresentar uma maior especialização, consumindo espécies vegetais mais especializadas e que ofereçam uma maior recompensa energética (Howe 1993) e que não são normalmente consumidas por espécies pouco especializadas.

Consumidores oportunistas tendem a consumir frutos de maneira esporádica, consumindo apenas frutos de maneira aleatória e pouco seletiva (Moermond & Denslow 1985). Uma espécie que consome poucos frutos e em apenas nas espécies de fruto mais abundantes, tende a ser menos especializados do que os que consomem espécies vegetais com menos interações (Dormann 2012). A menor especialização das espécies oportunistas pode ser devido a interagirem com a planta mais abundante (*Cecropia pachystachya*), visto que das 11 espécies oportunistas, 10 consumiram a espécie vegetal mais interativa, sendo que sete consumiram apenas essa espécie.

#### **EFETIVIDADE COMO DISPERSORES DE SEMENTE**

Animais mutualistas mais frequentes normalmente contribuem mais para a reprodução vegetal, independente da sua efetividade e comportamento (Vázquez *et al.* 2005). É improvável que variações no número de sementes retiradas por visita compense totalmente a variação na taxa de visitação, ou seja, dispersores eficazes tendem a ser visitantes frequentes (Schupp *et al.* 2010).

Quatro das seis espécies que mais retiram frutos são da família Thraupidae (*Tangara palmarum*, *T. cayana*, *T. sayaca* e *Dacnis cayana*). De maneira geral as aves desta família são onívoras, tendo frutos como um dos importantes componentes da sua dieta (Naoki 2003). Espécies desta família são bastante comuns em áreas de cerrado *sensu stricto* e apresenta uma preferência por pequenos frutos carnosos, ricos em carboidratos, mas relativamente pobres em lipídeos (Moermond & Denslow 1985).

Como a quantidade de frutos retirados por uma espécie é produto do número de visitas efetivas pelo número de frutos retirados por visitas (Schupp 1993, Schupp *et al.* 2010). Devido à sua abundância, *T. palmarum* compensa a proporção de frutos na dieta, realizando grande número de visitas, resultando em uma grande quantidade de sementes retiradas da planta-mãe.

*Forpus xanthopterygius* realizou um baixo numero de visitas e em apenas uma espécie vegetal (*Cecropia pachystachya*), no entanto consumiu um grande número de frutos durante visitas prolongadas (> 10 min por visita), desta maneira, esteve entre as 10 espécies de aves com o maior componente quantitativo da SDE. Visitas prolongadas podem ser prejudiciais para dispersão de sementes, pois aumentam a chance de a semente ser defecada ou regurgitada na base da planta-mãe (Pratt & Stiles 1983). Apesar de psitacídeos serem primariamente predadores de sementes (Coates-Estrada *et al.* 1993), devido a seu modo de consumo, esse pode não ser um fator limitante para a dispersão efetiva das sementes de *C. pachystachya*.

### **SOBREPOSIÇÃO NAS ASSEMBLEIAS**

Como a competição influencia na utilização de recursos, a sobreposição de nicho em comunidades com presença de competição dever ser menor do que em comunidades com ausência de competição (Schoener 1974, Pleasants 1990). Estudos que encontraram sobreposição de nicho maior do que esperado ao acaso, concluíram que a competição naquele momento não seria importante na estruturação dessas comunidades (Tokeshi 1986, Griffiths 1987).

A elevada sobreposição entre as assembleias das espécies de plantas incluídas no estudo sugere que ocorra um compartilhamento de recursos. Desta forma, os resultados nos levam a direcionar que a competição entre os consumidores de frutos não é um fator determinante nas interações aves frugívoras - frutos no cerrado *stricto sensu*. A baixa influência da competição no estabelecimento dessa interação pode ser decorrente da associação de fatores como: (1) maior disponibilidade de frutos em relação à demanda de consumidores; (2) baixa especificidade da interação frugívoro-frutos; e (3) baixo grau de dependência das aves pelos frutos.

A intensidade da competição está relacionada à disponibilidade de recurso (Tilman 1982), sendo que de maneira geral, a oferta de frutos supera a demanda de consumidores (Carlo *et al.* 2007). Esse investimento excedente na produção de sementes é característico de plantas produtoras de frutos generalistas (Howe & Estabrook 1977, Fleming *et al.* 1993), que produzem uma grande quantidade de sementes, mas com reduzida chance individual de sucesso reprodutivo (Howe 1993). O investimento excedente é uma estratégia que pode reduzir a competição entre os consumidores, gerando assembleias de dispersores mais diversas (Howe & Smallwood 1982). As assembleias mais ricas contribuem para que as sementes possam ser

dispersas para uma maior variedade de habitats e para que as plantas não dependam de uma pequena variedade de agentes dispersores (Howe & Estabrook 1977).

A taxa de retirada de frutos foi baixa (cerca de uma visita por hora), com exceção em *Cecropia pachystachya*. Isso aponta que a quantidade de frutos não foi um fator limitante, evidenciado pelo grande número de frutos que não foram retirados (Foster 1977), sendo que não ocorreram interações agonísticas motivadas pelo consumo de frutos, sinal de ausência de competição por interferência (Gherardi & Cioni 2004).

O Cerrado é um bioma com acentuada sazonalidade, sendo que na estação chuvosa há uma maior concentração de espécies zoocóricas frutificando (Batalha & Mantovani 2000, Oliveira & Gibbs 2002). No entanto, nos meses de auge da seca, como junho e julho, há uma escassez de espécies zoocóricas ofertando frutos (Batalha & Martins 2004). Nesses períodos, a baixa oferta de frutos pode não ser superior à demanda dos consumidores, mas maioria das espécies adota dietas alternativas. Essa oferta irregular pode ser um dos fatores que inviabilizem a ocorrência de frugívoros exclusivos em áreas abertas do Cerrado, sendo que foi constatado o domínio de onívoros na composição das assembleias de consumidores de frutos.

Cerca de 14 % das espécies de aves terrestres consomem frutos, mas apenas 4 % tem uma dieta predominantemente frugívora (Kissling *et al.* 2009). A importância dos onívoros no consumo e dispersão de sementes é relevante em muitos sistemas (Howe 1993). Em estudos de frugivoria por aves em espécies vegetais de áreas abertas da região de cerrado, as espécies de aves onívoras foram as mais importantes, ao menos quantitativamente, na retirada de frutos (Motta-Junior & Lombardi 1990, Francisco & Galetti 2001, 2002a, b; Francisco *et al.* 2007, Oliveira 2009). Mesmo os

frugívoros não especialistas podem proporcionar uma dispersão efetiva das sementes (Moermond & Denslow 1985, Carlo *et al.* 2007).

Cerca de metade das espécies de aves registradas ( $n = 18$ ) consumiram apenas uma espécie vegetal e 12 espécies realizaram apenas uma visita durante as amostragens. Isso demonstra que o número de espécies que realizam consumo regular é pequeno, sendo que 12 espécies foram responsáveis pela retirada de mais de 75% dos frutos. Espécies importantes na retirada de frutos, como *Tangara palmarum*, *T. cayana* e *Turdus leucomelas* não dependem exclusivamente de frutos, fazendo consumo também de invertebrados (Lopes *et al.* 2005).

A sobreposição entre as assembleias de frugívoros e o compartilhamento de recursos é relacionada com a baixa especificidade entre as interações frugívoro-fruto no cerrado *sensu stricto*. A maioria das interações frugívoros-fruto envolve o compartilhamento de múltiplos frugívoros e frugívoros consumindo múltiplos frutos (Carlo *et al.* 2007). Isso gera uma redundância funcional, diminuindo o peso individual de uma espécie na retirada de sementes, incrementando o peso do grupo dentro das interações (Loiselle *et al.* 2007). Dessa maneira, mesmo havendo espécies que são mais importantes que outras, a ausência de alguma delas, tanto de ave como de planta, pode ser suprida por outra espécie que exerça função equivalente, o que aumenta a resiliência da comunidade (Rosenfeld 2002, García *et al.* 2012).

## CONCLUSÃO

Foi concluído que as relações frugívoros-plantas no cerrado *sensu stricto*, ao menos para as espécies vegetais incluídas no estudo, aparentemente não são reguladas pela interação entre os consumidores. A alta sobreposição entre as assembleias pode ser um sinal de que não houve pressão seletiva para gerar partição de nicho entre os consumidores, sendo demonstrado o compartilhamento dos recursos. Acreditamos que isso ocorra devido a baixa especificidade das interações e baixo grau de dependência de frutos pelas aves do Cerrado, que tornam os frutos recursos não limitantes nessa interação.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Formatação de acordo com Biotropica

- ALVES-COSTA, C. P., ETEROVICK, P. C. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica*, 32: 77–92.
- BAGNO, M. A. 1998. As aves da Estação Ecológica de Águas Emendadas. In: J. Marinho-Filho, F. Rodrigues, M. Guimarães (Eds.). *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas*, pp. 22–33. Governo do Distrito Federal, Brasília, Brazil.
- BATALHA, M. A., MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil: a comparison between the herbaceous and the Woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, 60: 129–145.
- BATALHA, M. A., MARTINS, F. R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany*, 52: 149–161.
- BALMER, O. 2002. Species lists in ecology and conservation. Abundances matter. *Conservation Biology*, 16: 1160–1161.
- BLÜTHGEN, N., MENZEL, F., BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. Montecarlo statistics on R3C matrices. *BMC Ecology*, 6 (9).
- BOCCHESI, R. A., OLIVEIRA, A. K. M., LAURA, V. A. 2008. Germinação de sementes de *Cecropia pachystachya* Trécul (Cecropiaceae) em padrões anteriores e posteriores à passagem pelo trato digestório de aves dispersoras de sementes. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, 8: 19–26.

- BOLMGREN, K., ERIKSSON, O. 2010. Seed mass and the evolution of fleshy fruits in angiosperms. *Oikos*, 119: 707–718.
- BRITO, J. L. S., PRUDENTE, T. D. 2005. Análise temporal do uso do solo e cobertura vegetal do município de Uberlândia-MG, utilizando imagens ETM+ / LANDSAT 7. *Sociedade & Natureza*, 17 (32): 37–46.
- CASELLA, J. 2011. Diet of *Didelphis aurita* and *Micoureus paraguayanus* and the fruit availability in a semideciduous Atlantic forest in Southern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 6: 85–93.
- CARLO, T. A., AUKEMAN, J. E., MORALES, J. M. 2007. Plant–frugivore interactions as spatially explicit networks: Integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. In: A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, & D. A. Westcott (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp. 369–390. CABI, Wallingford, UK.
- COATES-ESTRADA, R., ESTRADA, A., MERIT JR, D. 1993. Foraging by parrots (*Amazona autumnalis*) on fruits of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocinaceae) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 121–124.
- COLLINS, C. T., WATSON, A. 1983. Field observations of bird predation on neotropical moths. *Biotropica*, 15 (1): 53–60.
- COMITÊ BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS (CBRO). 2011. Listas das aves do Brasil. 10ª edição. Downloaded from <<http://www.cbro.org.br>> on 09/2012
- CONNOR, E. F., SIMBERLOFF, D. 1986. Competition, scientific methods, and null model in ecology. *American Scientist*, 74: 155–162.
- CORLETT, R. T. 2011. How to be a frugivore (in a changing world). *Acta Oecologica*, 37: 674–681.

- DORMANN, C. F. 2012. *Package 'bipartite'*. Downloaded from < <http://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf> >
- DORMANN, C. F., FRÜND, J., BLÜTHGEN, N., GRUBER, B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7–24.
- EITEN, G. 1994. Vegetação do Cerrado. In: M. N. Pinto (Ed.). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*, pp. 17-73. Ed. UnB/SEMATEC, Brasília, Brazil.
- FLEMING, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *American Zoologist*, 19: 1157–1172.
- FLEMING, T. H. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 18: 91–109.
- FLEMING, T. H., VENABLE, D. L., HERRERA, L. G. M. 1993. Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Plant Ecology*, 107/108: 107–120.
- FLEMING, T. H., KRESS, W. J. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica*, 37: 521–530.
- FOSTER, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, 58: 73–85.
- FOSTER, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor*, 89: 566–580.
- FRANCISCO, M. R., GALETTI, M. 2001. Frugivoria e dispersão de sementes de *Rapanea lacifolia* (Myrsinaceae) por aves numa área de cerrado do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Ararajuba*, 9: 13–19.

- FRANCISCO, M. R., GALETTI, M. 2002a. Consumo dos frutos de *Davilla rugosa* (Dilleniaceae) por aves numa área de Cerrado em São Carlos, Estado de São Paulo. *Ararajuba*, 10: 193–198.
- FRANCISCO, M. R., GALETTI, M. 2002b. Aves como potenciais dispersoras de sementes de *Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae) numa área de vegetação de cerrado do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 25: 11–17.
- FRANCISCO, M. R., LUNARDI, V. O., GALETTI, M. 2007. Bird attributes, plant characteristics, and seed dispersal of *Pera glabrata* (Schott, 1858), (Euphorbiaceae) in a disturbed cerrado area. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 627–634.
- FUENTES, M. 1995. How specialized are fruit-bird interactions? Overlap of frugivore assemblages within and between plant species. *Oikos*, 74: 324–330.
- GARCÍA, D., MARTÍNEZ, D., HERRERA, J. M., MORALES, J. M. 2012. Functional heterogeneity in a plant–frugivore assemblage enhances seed dispersal resilience to habitat loss. *Ecography*, 35: 1–12.
- GHERARDI, F., CIONI, A. 2004. Agonism and interference competition in freshwater decapods. *Behavior*, 141: 1297–1324.
- GITHIRU, M., LENS, L., BENNUR, L. A., OGOL, C. P. K. O. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos*, 96: 320–330.
- GOTELLI, N. J., GRAVES, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- GOTELLI, N. J., ENTSMINGER, G. L. 2004. *EcoSim: null model software for ecology*. Version 7 [computer program]. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear, Jericho, VT 05465.

- GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbänd des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 7: 315–352.
- GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 2006. *Life in the Cerrado: Pollination and seed dispersal*. NHBS, Totnes, UK.
- GRIFFITHS, R. A. 1987. Microhabitat and seasonal niche dynamics of smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in mid-Wales. *Journal of Animal Ecology*, 56: 441–451.
- GUIX, J. C., RUIZ, X., JOVER, L. 2001. Resource partitioning and interspecific competition among coexisting species of guans and toucans in SE Brazil. *Netherlands Journal of Zoology*, 51: 285–297.
- GWYNNE, J. A., RIDGELY, R. S., ARGEL, M., TUDOR, G. 2010. *Guia Aves do Brasil: Pantanal & Cerrado*. Editora Horizonte, São Paulo, Brazil.
- HERRERA, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos*, 36: 51–58.
- HERRERA, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63 (3): 773–785.
- HERRERA, C. M. 1984. Adaptation to Frugivory of Mediterranean Avian Seed Dispersers. *Ecology*, 65 (2): 609–617.
- HERRERA, C. M. 1985. Consumer interactions in frugivorous birds. *In*: M. L. Cody (Ed.). *Habitat Selection in Birds*, pp. 341–365. Academic press, Waltham, USA.
- HERRERA, C. M., JORDANO, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51: 203–218.

- HOWE, H. F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? *Vegetatio*, 107/108: 3–13.
- HOWE, H. F., ESTABROOK, G. F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical tree. *The American Zoologist*, 111: 817–832.
- HOWE, H. F., SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 13: 201–28.
- HOWE, H. F., MIRITI, M. N. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience*, 54 (7): 651–660.
- ISHARA, K. L., MAIMONI-RODELLA, R. C. S. 2011. Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 54: 629–642.
- IZHAKI, I, SAFRIEL, U. N. 1989. Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos*, 54: 23–32.
- JANZEN, D. H. 1980. When is it coevolution. *Evolution*, 34 (3): 611–612.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129 (5): 657–677.
- JORDANO, P. 1994. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos*, 71: 479–491.
- JORDANO, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist*, 145 (2): 163–191.
- JORDANO, P., GODOY, J. A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. In: D. J. Levey, W. Silva, M. Galetti, (Eds.).

- Frugivores and seed dispersal: ecological, evolutionary, and conservation*, pp. 305–321. CAB International, UK.
- JORDANO, P., GARCIA, C., GODOY, J. A., GARCÍA-CASTAÑO, J. L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *PNAS*, 104 (9): 3278–3282.
- KISSLING, W. D., BÖHNING-GAESE, K., Jetz, W. 2009. The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 150–162.
- LAPENTA, M. J., OLIVEIRA, P. P., KIERLUFF, M. C. M., Motta-Júnior, J. C. 2003. Fruit exploitation by Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*) in the União Biológica Reserve, Rio das Ostras, RJ-Brazil. *Mammalia*, 67: 41–46.
- LECK, C. F. 1972. Observations of birds at *Cecropia* trees in Puerto Rico. *The Wilson Bulletin*, 84: 498–500.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist*, 129 (4): 471–485.
- LOISELLE, B. A., BLENDINGER, P. G., BLAKE, J. G., RYDER, T. B. 2007. Ecological redundancy in seed dispersal systems: a comparison between manakins (Aves: Pipridae) in two tropical forests. In: A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, D. A. Westcott (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp.178–362. CABI, Wallingford.
- LOPES, L. E., FERNANDES, A. M., MARINI, M. A. 2005. Diet of some Atlantic Forest birds. *Ararajuba*, 13 (1): 95–103.
- MACEDO, R. H. F. 2002. The Avifauna: ecology, biogeography, and behavior. In: P. S. Oliveira, R. J. Marquis (Eds.). *The Cerrados of Brazil - Ecology and natural history of a neotropical savanna*, pp. 242–265. Columbia University Press, New York, USA.

- MELO, C., BENTO, E. C., OLIVEIRA, P. E. 2003. Frugivory and dispersal of *Faramea cyanea* (Rubiaceae) in Cerrado woody plant formations. *Brazilian Journal of Biology*, 63: 75–82.
- MELO, C., OLIVEIRA, P. E. 2009. Frugivory in *Lacistema hasslerianum* Chodat (Lacistemaceae), a gallery forest understory treelet in Central Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 201–207.
- MOERMOND, T. C., DENSLOW, J. S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs*, 36: 865–897.
- MOTTA-JUNIOR, J. C. 1990. Estrutura trófica e composição das avifaunas de três habitats terrestres na região central do estado de São Paulo. *Ararajuba*, 1 (1): 65–71.
- MOTTA-JUNIOR, J. C., LOMBARDI, J. A. 1990. Aves como agentes dispersores da copaíba (*Copaifera langsdorffii*, Caesalpiniaceae) em São Carlos, estado de São Paulo. *Ararajuba*, 1 (1): 105–106.
- MULLER-LANDAU, H. C., HARDEST, B. D. 2005. Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples and future directions. In: D. Burslem, M. Pinard, S. Hartley. (Eds). *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*, pp. 267–309. University Press, Cambridge, UK.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., RATTER, J. A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: P. S. Oliveira, R. J. Marquis (Eds.). *The Cerrados of Brazil - Ecology and natural history of a neotropical savanna*, pp. 91–120. Columbia University Press, New York, USA.



- NAOKI, K. 2003. *Evolution of ecological diversity in the neotropical Tanagers of the genus Tangara (Aves: Thraupidae)*. PhD dissertation, Faculty of the Louisiana State University, Louisiana, USA.
- OLIVEIRA, P. E. A. M., GIBBS, P. E. 2002. Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, pp. 329–347. Columbia University Press, Washington, USA.
- OLIVEIRA, A. P. 2009. *Frutificação e frugivoria por aves em remanescente de cerrado Mato Grosso do Sul, Brasil*. MSc dissertation, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Brazil.
- PIZO, M. A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 559–577.
- PIZO, M. A., GALETTI, M. 2010. Métodos e perspectivas da frugivoria e dispersão de sementes por aves. In: S. Von Matter, F. C. Straube, I. Accordi, V. Piacentini & J. F. Cândido-Jr. *Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento*, pp. 493–506. Technnical Books, Rio de Janeiro, Brazil.
- PLEASANTS, J. M. 1990. Null-model tests for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. *Ecology*, 71: 1078–1084.
- PRATT, T. K., STILES, E. W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed. *The American Naturalist*, 122 (6): 797–805.
- RIBEIRO, J. F., WALTER, B. M. T. 2008. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: S.M. Sano, S.P. Almeida, J.F. Ribeiro (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*, pp. 151–212. Embrapa Cerrados, Brasília, Brazil.

- RICKLEFS, R. E. 2003. A economia da natureza. 5ª edição. Editora Guanabara Koogan, Brazil.
- RIDGELY, R. S., TUDOR, G. 1989. *The birds of South America: the oscine passerines, Vol 1: The oscine passerines*. Texas University Press, Austin, USA.
- RONDON-NETO, R. M., WATZLAWICK, L. F., CALDEIRA, M. V. W. 2001. Diversidade florística e síndromes de dispersão de diásporos das espécies arbóreas de um fragmento de floresta ombrófila mista. *Revista Ciências Exatas e Naturais*, 3 (2): 209–216.
- ROSA, R., LIMA, S. C., ASSUNÇÃO, W. L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza*, 3 (5-6): 91–108.
- ROSENFELD, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98: 156–162.
- SCHLEUNING, M., BLÜTHGEN, N., FLÖRCHINGER, M., BRAUN, J., SCHAEFER, H. M., BÖHNING-GAESE, K. 2011. Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugívoro network differ among forest strata. *Ecology*, 92 (1): 26–36.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27–39.
- SCHUPP, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 15–29.
- SCHUPP, E. W., JORDANO, P., GÓMEZ, J. M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188: 333–353.
- SILVA, J. M. C., BATES, J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52: 225–233.
- SILVA, J. M. C., SANTOS, M. P. D. 2002. A importância relativa dos processos biogeográficos na formação da avifauna do Cerrado e de outros biomas

- brasileiros. In: A. Scariot, J. C. Sousa Filho, J. M. Felfili (Eds.). *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*, p. 224–233. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brazil.
- SILVA, J. M. C., BATES, J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52: 225–233.
- SILVEIRA, M., TREVELIN, L., PORT-CARVALHO, M., GODOI, S. 2011. Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) in a restored area in Southeast Brazil. *Acta Oecologica*, 37: 31–36.
- SNOW, B. K., SNOW, D. W. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. *Auk*, 88: 291–322.
- SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194–202.
- SNOW, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13: 1–14.
- TERBORGH, J. W., DIAMOND, J. M. 1970. Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. *Wilson Bulletin*, 82: 29–52.
- TILMAN, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- TOH, I., GILLESPIE, M., LAMB, D. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology*, 7: 288–297.
- TOKESHI, M. 1986. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology*, 55: 491–506.

- TRAVERSE, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1/2: 151–190.
- TRAVERSE, A., ROBERTSON, A. W., RODRÍGUEZ-PÉREZ, J. 2007. A review on the role of endozoochory in seed germination. In: A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, D. A. Westcott (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp. 78–103. CABI, Wallingford, UK.
- VAN DER PIJL, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- VÁZQUEZ, D., MORRIS, W. F., JORDANO, P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8: 1088–1094.
- VÁZQUEZ, D., BLÜTHGEN, N., CAGNOLO, L., CHACOFF, N. P. 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103: 1445–1457.
- WANG, B. C., SMITH, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17 (8): 379–385.
- WESTCOTT, D. A., GRAHAM, D. L. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia*, 122: 249–257.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985. Fruit-Size, Gape Width, and the Diets of Fruit-Eating Birds. *Ecology*, 66 (3): 808–818.
- WINEMILLER, K. O., PIANKA, E. R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60 (1): 27–55.