

ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE
MESTRADO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

FRANCISCO ALCIÓN VÁSQUEZ ARÉVALO

**REDES DE FRUGIVORÍA AVE-PLANTA EN DOS ETAPAS SUCESIONALES
DE BOSQUE SECUNDARIO DE ARAUCARIA**

Porto Alegre
2021

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul

ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE
MESTRADO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

FRANCISCO ALCIÓN VÁSQUEZ ARÉVALO

**REDES DE FRUGIVORÍA AVE-PLANTA EN DOS ETAPAS SUCESIONALES
DE BOSQUE SECUNDARIO DE ARAUCARIA**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429

Fone: (051) 3320-3500

CEP 90619-900 Porto Alegre – RS

Brasil

2021

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

REDES DE FRUGIVORÍA AVE-PLANTA EN DOS ETAPAS SUCESIONALES DE
BOSQUE SECUNDARIO DE ARAUCARIA

Dissertação apresentada
como requisito para a
obtenção do grau de Mestre
pelo Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e
Evolução da Biodiversidade
da Escola de Ciências da
Saúde e da Vida da Pontifícia
Universidade Católica do Rio
Grande do Sul.

Francisco Alción Vásquez Arévalo

Orientador, Dr. Pedro Maria de Abreu Ferreira

Coorientadora, Dra. Carla Suertegaray Fontana

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL – 2021

FRANCISCO ALCIÓN VÁSQUEZ ARÉVALO

**REDES DE FRUGIVORÍA AVE-PLANTA EN DOS ETAPAS SUCESIONALES DE
BOSQUE SECUNDARIO DE ARAUCARIA**

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do grau de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Escola de Ciências da Saúde e da Vida da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

Aprovada em, 19 de agosto de 2021.

BANCA EXAMINADORA,

Dr. Milton de Souza Mendonça Júnior

Dr. Vinicius Augusto Galvão Bastazini

Dra. Cristiane Follmann Jurinitz

Porto Alegre 2021

"Lembre se de olhar para as estrelas, não para os próprios pés. Tente compreender o que vê e questione que faz o universo existir. Seja curioso. E por mais que a vida pareça difícil, sempre há algo que você pode e consegue fazer. Nunca desista. Deixe sua imaginação correr solta. Molde o futuro."

Stephen Hawking

AGRADECIMIENTOS

A Pedro, agradecerle enorme por toda la ayuda, confianza, tiempo y paciencia invertida en mi persona y la maestría.

A Carla, por todo su apoyo, una científica con admirable fortaleza.

A Pamecita, mi gran amiga/hermana, un pilar de mi vida en Brasil, no tengo como agradecerle tanto.

A los grandes amigos, por todos los momentos vividos: Omi, Lulú, Giuseppe, Marquitos, Moico y Sara (+ Salito y Mateito), Edú, Sebas, Barby, Victor y Kassi.

A mis colegas del laboratorio de ornitología de la PUCRS por todo su apoyo: Christian, Iván, Tatá, Sara, Cassi e Ismael; especialmente, a Christian e Iván por ser piezas fundamentales del trabajo de campo.

A mis colegas del laboratorio de ecología de interacciones de la PUCRS por todo su compañerismo y apoyo; especialmente, a Kassi y Mari.

A Rodrigo Bergamín y Leandro Dal Ri por el apoyo en la parte botánica de la investigación.

A Glauco y los trabajadores de Promata por toda su ayuda durante el desarrollo de la investigación.

A mamá Nancy, por su amor infinito, por las recetas de cocina, por la amistad, por ser el tesoro más grande que tengo, por estar aún conmigo, por ser la persona más importante de mi existencia.

A Carito, por hacer increíbles cosas en mi vida, por acurrucarme en su cálido ser y dejarme vivir ahí por siempre; no existe límite para agradecerle por tanto amor.

A mi familia y amigos de siempre, por todo el apoyo incondicional.

A los miembros de la banca examinadora por los comentarios y sugerencias.

A todos los que me apoyaron en el momento más difícil de mi vida durante la época más crítica del covid-19 en mi país.

REDES DE FRUGIVORÍA AVE-PLANT EM DOIS ETÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA SECUNDÁRIA DE ARAUCARIA

RESUMO

Redes mutualísticas podem apresentar variações em sua estrutura dependendo dos estágios sucessionais da floresta. Nesta pesquisa avaliamos duas redes frugívoras na floresta secundária de araucária, e testamos como o estágio de sucessão pode influenciar na configuração das redes mutualísticas planta-ave, para isso categorizamos duas áreas de floresta secundária (inicial e avançada) de araucária na Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata, Rio Grande do Sul, Brasil. Nessas áreas, coletamos fezes de pássaros por meio de redes de neblina para determinar os eventos de interação entre espécies de aves e plantas. Geramos redes bipartidas a partir de matrizes quantitativas e usamos descritores de nível de rede e espécies para comparações entre estágios de sucessão. Identificamos 23 espécies de aves (19 na rede inicial e 13 na rede avançada) interagindo com 14 espécies de plantas (11 na rede inicial e 10 na rede avançada). Destacou que a planta *Myrsine lorentziana* manteve sua representatividade estrutural, concentrando o maior número de interações com aves em ambos os estágios. As redes registradas eram mais especializadas e modulares do que o esperado ao acaso. A rede avançada apresentou maior grau de especialização ($H_2' = 0,43$) em relação à rede inicial ($H_2' = 0,30$); em relação à modularidade, a rede inicial apresentou maior grau (Q escore z: 6,55) em relação à rede avançada (Q escore z: 4,47). A especialização média em nível de espécie mostrou que as plantas tinham maior grau de especialização (d' inicial = 0,36 e avançado $d' = 0,45$) do que as aves em ambas as redes (inicial $d' = 0,24$ e avançado $d' = 0,38$). A abundância local das aves não mostrou relação com o grau de especialização, mas sim com o grau de interação na rede inicial. Duas espécies permaneceram no núcleo das espécies centrais entre as duas redes: *M. lorentziana* e *Turdus albicollis* planta e ave, respectivamente. Também detectamos que as aves migratórias faziam parte do núcleo das espécies principais em ambas as redes. Nossos resultados indicam que as florestas secundárias de araucárias avançadas abrigam redes de frugivoria menores, um pouco mais especializadas e menos modulares em comparação com a floresta em estágio inicial, que apresentou uma maior concentração de interações por uma espécie de planta.

PALAVRAS-CHAVE: Floresta ombrófila mista, planalto, comunidade de aves, redes de interação, Rio Grande do Sul.

BIRD-PLANT FRUGIVORY NETWORKS IN TWO SUCCESSIONAL STAGES OF THE SECONDARY ARAUCARIA FOREST

ABSTRACT

Mutualist networks can present variations in their structure related to different degrees of specialization and organization of interactions. In the present investigation we evaluate two frugivorous networks in the secondary Araucaria forest, and we test how the succession stage influences the network size, level of specialization, modularity and species centrality. We categorized two areas of secondary forest (in initial and advanced successional stages) of Araucaria forest in at *Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata*, Rio Grande do Sul, Brazil. In these areas we collected feces from birds captured in mist nets, to determine the interaction events between species of birds and plants. We generate bipartite networks from quantitative matrices and use species and network level descriptors for comparisons between succession stages. We identified 23 species of birds (19 in the initial network and 13 in the advanced network) interacting with 14 species of plants (11 in the initial network and 10 in the advanced network). It was remarkable that the *Myrsine lorentziana* plant maintained its structural representativeness in both stages. Observed networks were more specialized and modular than expected by chance. The advanced network presented a higher degree of specialization (H_2' : 0.43) compared to the initial network (H_2' : 0.30); with respect to modularity, the initial network presented a higher degree (Z-score: 6.55) compared to the advanced network (Z-score: 4.47). The average specialization at the species level showed that plants had a higher degree of specialization (d' initial: 0.36 and d' advance: 0.45) than birds in both networks (d' initial: 0.24 and d' advanced: 0.38). The local abundance of birds did not show a relationship with their degree of specialization, but with their degree of interaction in the initial network. Two species remained in the core of central species: *M. lorentziana* and *Turdus albicollis*, plant and bird, respectively. We also detected that migratory birds were part of the core species in both networks. We found that the secondary araucaria forests in advanced stage harbor smaller, slightly more specialized, and less modular frugivory networks compared to the forest in the initial stage, which present a higher concentration of interactions by a plant species.

KEY WORDS: Mixed ombrophilous forest, planalto, bird community, interaction networks, Rio Grande do Sul.

LISTA DE ILUSTRACIONES

- Figura 1. Mapa de ubicación de las unidades de muestreo en la RPPN Pro-Mata municipio de São Francisco de Paula, Río Grande del Sur, Brasil. En la figura se muestran las unidades de muestreo en la etapa de sucesión inicial (puntos rojos) y avanzada (puntos morados) del bosque secundario de araucaria. 4
- Figura 2. Fotografías de las etapas de sucesión inicial (a) y avanzada (b) evaluadas del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. En ambas fotografías se observan las redes de neblina, de 2.5m de altura, instaladas para la captura de aves..... 6
- Figura 3. Curva de acumulación especies del total de capturas de aves en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Se muestra la riqueza observada en la etapa inicial (triángulo azul) y avanzada (círculo rojo); además de, la interpolación (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza. Las franjas a los lados de cada línea representan el 95% del intervalo de confianza. 11
- Figura 4. Distribución de los valores del ancho del gap (mm) mostrando los valores medios (líneas punteadas) del conjunto total de aves capturadas en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Los valores de etapa inicial están representados por el color azul, mientras que el rojo representa los valores de la etapa avanzada. 12
- Figura 5. Curva de acumulación de especies y número de interacciones dentro de las redes frugívoras en el bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Se muestran los valores observados en la red inicial (triángulo azul) y avanzada (círculo rojo). La línea sólida y punteada representan la interpolación y extrapolación de la riqueza, respectivamente. La sombra bordeando las líneas muestran el intervalo de confianza al 95%..... 13
- Figura 6. Gráfico bipartito de las redes de frugivoría inicial (a) y avanzada (b) en el bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Cada eje está compuesto por nodos rectangulares que representan a las especies de plantas (verde) y aves (negro); los nodos varían en tamaño en función del número de eventos de interacción por especie. Los enlaces entre nodos representan la frecuencia de eventos registrados entre pares de especies. 16
- Figura 7. Agrupación de especies de plantas y aves en módulos (marcos rojos) de interacción en una red inicial (a) y avanzada (b) de un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Los cuadrados representan el vínculo

entre especies, siendo la intensidad del color azul la representación de la frecuencia de interacción entre pares de especies.	18
Figura 8. Distribución de los valores del ancho de gap por módulos en la red frugívora inicial y avanzada en un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.	19
Figura 9. Valores de especialización (d') de las plantas y aves en las redes de interacción inicial y avanzada en un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Las líneas punteadas indican los valores medios de d' al nivel de plantas (línea punteada verde) y aves (línea punteada negra) en ambas redes.	20

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Lista de especies de plantas registradas en las redes frugívoras inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.	13
Tabla 2. Lista de especies de aves y número de eventos de interacción, en las redes frugívoras inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Dieta de ave según Wilman et al. (2014).	15
Tabla 3. Valores del índice de especialización H_2' , modularidad (Q) y valores medios de los modelos nulos generados para las redes frugívoras inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. $P < 0.05$ indica diferencia significativa entre los valores observados con los valores obtenidos a partir de los modelos nulos.	17
Tabla 4. Valores promedio, mínimos y máximos del ancho de pico (mm) de las aves por módulo. Se indican los módulos con los cuales se encontraron diferencias significativas.	19
Tabla 6. Valores del análisis de especies centrales y periféricas en las redes frugívoras encontradas en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Grupo: Planta (P) y ave (A).	21

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de aves capturadas durante toda la temporada de muestreo en la RPPN Pro-Mata, Río Grande del Sur, Brasil.....	43
Anexo 2. Fotografías de las aves registradas en la red inicial (IN) y avanzada (AV) de un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.....	46
Anexo 3. Medidas del ancho de gap (mm) de las especies de aves en la red inicial (azul) y avanzada (rojo) de un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.	47

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT	vii
LISTA DE TABLAS.....	x
LISTA DE ANEXOS	xi
SUMÁRIO	xii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. MATERIAL Y MÉTODOS.....	4
2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	4
2.2. DELINEAMIENTO MUESTREAL	5
2.3. REGISTRO DE INTERACCIONES	6
2.3.1. Capturas de aves.....	6
2.3.2. Colecta de semillas.....	7
2.3.3. Eventos de interacción.....	7
2.4. ANÁLISIS DE DATOS	8
2.4.1. Diversidad de especies y número de interacciones	8
2.4.2. Estructura y métricas de las redes	9
2.4.2.1. Métricas a nivel de red	9
2.4.2.2. Métricas a nivel de especie	9
III. RESULTADOS	11
3.1. Diversidad y composición de aves y plantas en las redes de frugivoría	11
3.1.1. Diversidad de la comunidad de aves	11
3.1.2. Diversidad de plantas y número de interacciones	12
3.1.3. Rarefacción de los componentes de la red.....	12
3.2. Redes de frugivoría ave-planta	13
3.2.1. Topología de las redes	13
3.2.2. Métricas a nivel de red	17

3.2.3. Métricas a nivel de especie	20
IV. DISCUSIÓN	22
V. CONCLUSIONES	28
VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
VII. ANEXO	43

I. INTRODUCCIÓN

Las sucesiones de bosque secundario presentan una estructuración gradual de la comunidad de especies a lo largo de su gradiente de regeneración (Chazdon, 2014; Dunn, 2004; Guariguata & Ostertag, 2001; Siminski et al., 2011; Whitworth et al., 2018). En Mata Atlántica, donde los bosques secundarios son un mosaico de hábitats (IBGE, 1986; Joly et al., 2014; Ribeiro et al., 2011), es observado el ensamblaje gradual en grupos como plantas (Andrade et al., 2019; Bergamin, 2010; Mello, 2006; Siminski et al., 2011; Vicente-Silva et al., 2016) y aves (Casas et al., 2016; Gonçalves da Silva et al., 2020; Kaminski et al., 2016). Estos patrones comunitarios han sido descritos separadamente a distintos niveles tróficos; sin embargo, se conoce que las relaciones mutualistas entre plantas y animales pueden también variar de una etapa sucesional a otra (Donoso et al., 2016; Machado-de-Souza, 2018; Menke et al., 2012; Montoya-Arango et al., 2019; Peña et al., 2020; Redmond et al., 2019; Saavedra et al., 2014).

Las redes mutualistas se organizan en un sistema trófico conectado a través de interacciones (eventos de polinización, frugivoría o dispersión de semillas) que se distribuyen asimétricamente (Bascompte et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2007a; Jordano et al., 2002a). Esta asimetría se expresa en una distribución heterogénea de la frecuencia de enlaces que se concentran en un núcleo de especies centrales que, de manera simultánea, interactúan con el resto de socios menos conectados (especies periféricas) (Bascompte et al., 2003; Dáttilo et al., 2013; Jordano et al., 2002b; Solé & Montoya, 2001). La distribución de los enlaces entre especies generan grados de especialización que están relacionados a la disponibilidad de socios (Blüthgen et al., 2006). Esta especialización puede medirse a nivel individual de las especie (índice d') para comparaciones internas o al a nivel de toda la comunidad (índice H_2') para comparaciones entre redes (Blüthgen et al., 2006). Del mismo modo, la estrecha relación entre especies genera subagrupamientos en módulos o compartimentos que pueden variar de una red a otra (grado de modularidad) (de Almeida & Mikich, 2018; Krause et al., 2003; Olesen et al., 2007; Vázquez et al., 2009), que en muchos casos están relacionados a la congruencia de atributos funcionales y relaciones filogenéticas entre especies (Dehling et al., 2016; Jordano, 1995; Levey et al., 2002; Menke et al., 2012; Olesen et al., 2007; Stoner et al., 2007; Wheelwright, 1985).

En los bosques secundarios la diversidad de especies va en aumento a lo largo de la sucesión espacial y temporal (Dunn, 2004; Gonzales et al., 2017; Redmond et al., 2019). Análogamente, se esperaría una creciente estructuración de las redes con características derivadas del aumento de participantes y sus conexiones (Bascompte & Jordano, 2007a), además de un intercambio de roles producto del recambio de especies. Sin embargo, muchas veces los bosques perturbados pueden ser afectados de manera heterogénea y las redes presentar configuraciones particulares (Tylianakis et al., 2010). Por ejemplo, una red puede presentar intercambio de la especialización de grupos durante la sucesión de bosque (Redmond et al., 2019); mientras que, otras no presentan variación de la especialización entre etapas (Schleuning et al., 2011; Villa-Galaviz et al., 2012) o la especialización se inclina negativamente con más pérdida del bosque (Emer et al., 2020). En el caso de la modularidad, esta puede ser menor en etapas de regeneración recientes, pero no diferenciarse entre áreas avanzadas y primarias (Villa-Galaviz et al., 2012), o puede aumentar gradualmente hacia etapas más tardías (Redmond et al., 2019). De la misma forma, en algunos casos el núcleo de especies centrales se mantiene a pesar de las grandes distancias de separación entre redes (Dáttilo et al., 2013), mientras que en otras, cambian de una etapa a otra (Montoya-Arango et al., 2019). Estos cambios son explicados en gran medida por las abundancias locales de las especies (procesos neutrales) y atributos funcionales individuales (procesos de separación de nichos) (Krishna et al., 2008; Machado-de-Souza, 2018; Montoya-Arango et al., 2019; Vázquez et al., 2009).

Presentamos aquí una evaluación de redes frugívoras aves-plantas en dos estadios sucesionales de bosque secundario de araucaria al sur de Brasil. Categorizamos dos áreas de bosque de estadio sucesional en etapa inicial y avanzada para comparaciones topológicas de las redes mutualistas a partir de descriptores de red: tamaño de red, especialización, modularidad y centralidad de especies. Adicionalmente, evaluamos la contribución de la abundancia local de aves sobre el número de interacciones y especialización de aves en la red. Basado en la premisa que la diferencia entre estadios de bosque es determinante para la estructura de las comunidades de plantas (Bergamin, 2010; Gomes et al., 2020; Longhi et al., 2006; Mello, 2006; Siminski et al., 2011; Vicente-Silva et al., 2016) y aves (Casas et al., 2016; Gonçalves da Silva et al., 2020; Kaminski et al., 2016; Robinson & Terborgh, 1997), hipotetizamos que los estadios de sucesión van a influenciar la estructura de las redes mutualistas. Para esta hipótesis tenemos las siguientes predicciones: (1) una red mutualista con mayor número de interacciones en la

etapa avanzada debido al mayor número de especies a comparación de áreas sucesionales iniciales (Casas et al., 2016; Vicente-Silva et al., 2016) (2) una mayor generalización en la red inicial debido a la presencia de mayor producción de recursos alimenticios por parte de plantas de crecimiento rápido (Chazdon, 2014), (3) mayor modularidad en la red mutualista del área avanzada relacionada al aumento del número de especies e interacciones (Jordano, 2007; Krause et al., 2003; Olesen et al., 2007; Vázquez et al., 2009), (4) intercambio de especies del núcleo de especies centrales entre etapas de sucesión (Bascompte et al., 2003; Dáttilo et al., 2013; Jordano et al., 2002b; Solé & Montoya, 2001). Además, basados en la premisa que las interacciones mutualistas pueden ser productos tanto de procesos neutrales como de nicho (Krishna et al., 2008; Machado-de-Souza, 2018; Montoya-Arango et al., 2019; Vázquez et al., 2009), hipotetizamos que la abundancia local de las especies explicarían las interacciones y especialización; para esta hipótesis elaboramos las siguientes predicciones: (1) especies más abundantes poseen mayor grado de interacción y (2) especies más abundantes son menos especializadas.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se desarrolló del 18 de octubre del 2019 al 20 de marzo del 2020, en la Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata (RPPN Pró-Mata) ubicada en las coordenadas 29°26'17"S - 29°34'42"S y 50°08'14"W - 50°14'18"W (Pinheiro et al., 2005), en el municipio de São Francisco de Paula, Río Grande del Sur, Brasil (Figura 1).

Pró-Mata se sitúa dentro de la unidad geomorfológica llamada *Planalto das Araucárias* que forma parte de la formación rocosa *Serra Geral* (Almeida, 1956). Esta zona posee un relieve fluctuante y accidentado, con pendientes pronunciadas y una variación altitudinal de 200 m.s.n.m. en los valles y altitudes superiores a 900 m.s.n.m. (Pinheiro et al., 2005). El clima es húmedo con temperatura promedio anual de 14.5 °C, llegando a 0°C en invierno, y con precipitaciones que van desde 1750 a 2500 mm anuales (Frank et al., 2009; Mello, 2006; PUCRS, 2011).

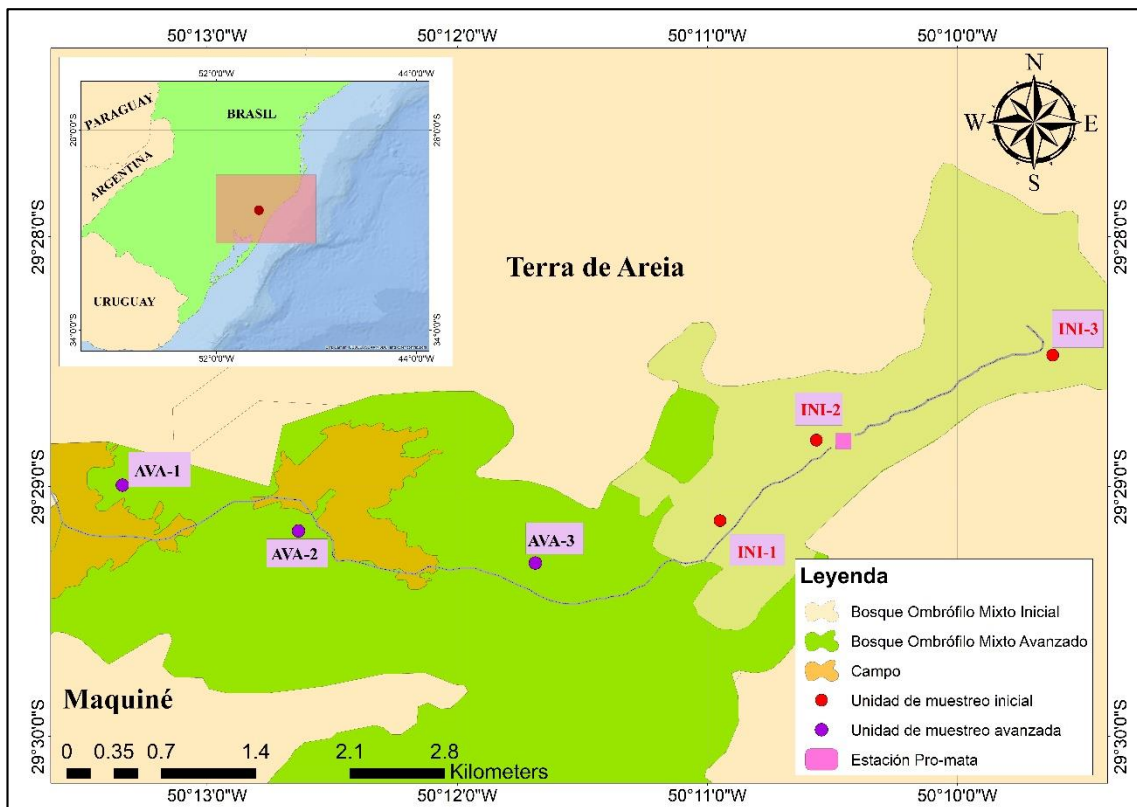


Figura 1. Mapa de ubicación de las unidades de muestreo en la RPPN Pro-Mata municipio de São Francisco de Paula, Río Grande del Sur, Brasil. En la figura se muestran las unidades de muestreo en la etapa de sucesión inicial (puntos rojos) y avanzada (puntos morados) del bosque secundario de araucaria.

Pró-Mata abarca un área total de ca. 3.100 ha (Pinheiro et al., 2005) y ocupa un mosaico de formaciones vegetales característicos de la región nordeste de Río Grande del Sur, que incluye la *Floresta Ombrófila Mista*, *Floresta Ombrófila Densa* y *Campos de Altitude* (Hueck, 1953; IBGE, 1986; Pillar, 2003). Así como en toda la región de Mata Atlántica en Brasil (Joly et al., 2014; Ribeiro et al., 2011), en Pró-Mata existe un histórico de deforestación por actividades agrícolas y ganaderas (IBGE, 1986) y por tala selectiva de especies de importancia socioeconómica como *Araucaria angustifolia* (IBGE, 1986). En la actualidad, la cobertura forestal dominante en Pró-Mata corresponde a *floresta ombrófila mista*, también conocida como bosque de araucaria, en etapa de sucesión secundaria inicial (áreas de regeneración *post* actividades agrícolas y ganaderas) y avanzada (áreas que mantienen una cobertura boscosa consistente y que fueron afectadas por tala selectiva) (IBGE, 1986; Marques et al., 2011).

2.2. DELINEAMIENTO MUESTREAL

Visitamos Pró-Mata previo a la temporada de muestreo para ubicar tres unidades de muestreo en la etapa inicial y tres unidades en etapa avanzada del bosque secundario de araucaria (Figura 1). Seleccionamos nuestras unidades de muestreo usando las descripciones florísticas del área realizadas por Vicente (2010), Vicente-Silva et al. (2016) y Mello (2006):

Bosque en etapa inicial: En esta etapa predominan arbustos, hiervas y árboles de especies pioneras de pequeño a mediano porte (Figura 2a) producto de la antigua remoción total de la vegetación para el desarrollo agrícola y ganadero; este tipo de vegetación es localmente conocida como *capoeiras*. El dosel del bosque es discontinuo con altura variable en función del tamaño de los arbustos, aquí se observan pocos árboles a comparación de etapas avanzadas y presencia de individuos jóvenes de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). En esta etapa priman especies pioneras como *Tibouchina sellowiana* (Melastomataceae), *Drimys angustifolia* (Winteraceae), *Myrsine lorentziana* (Primulaceae), *Sapium glandulosum* (Euphorbiaceae) y *Daphnopsis fasciculata* (Thymelaeaceae).

Bosque en etapa avanzada: En esta etapa la cobertura boscosa se mantiene (Figura 2b) debido a la remoción parcial de la vegetación, principalmente por la tala selectiva de árboles grandes. Aquí el bosque presenta un dosel uniforme con altura promedio de 15 m, observándose una mayor densidad de árboles y presencia de individuos adultos de

Araucaria angustifolia. En esta etapa predominan las especies *Myrcia retorta* (Myrtaceae), *Myrceugenia myrcioides* (Myrtaceae), *Drimys angustifolia* (Winteraceae), *Ilex microdonta* (Aquifoliaceae), *A. angustifolia* (Araucariaceae), *Myrceugenia euosma* (Myrtaceae), entre otros.



Figura 2. Fotografías de las etapas de sucesión inicial (a) y avanzada (b) evaluadas del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. En ambas fotografías se observan las redes de neblina, de 2.5m de altura, instaladas para la captura de aves.

2.3.REGISTRO DE INTERACCIONES

2.3.1. Capturas de aves

La temporada de muestreo correspondió a la época de primavera y verano en el hemisferio sur, donde aves residentes y migratorias se encuentran más activas por la temporada reproductiva (Azpiroz et al., 2012; Hayes et al., 1994; Maurício et al., 2013). Instalamos

10 redes de neblina de 12 x 2.5 m (Figura 2) en cada unidad de muestreo. Las capturas de aves se realizaron una vez en todas las unidades de muestreo por mes, abriendo las redes entre 05:30 - 18:30 hrs con un periodo de revisión de cerca de 20 min.

Los individuos capturados fueron colocados en bolsas de tela, codificadas con el número de red y hora de revisión, para ser trasladadas a una estación de anillamiento temporal donde fueron retenidas por cerca de 15 min para su identificación y anillamiento utilizando el protocolo de anillamiento del Programa Observatorio de aves de la Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS). Todos los individuos fueron liberados posteriormente. Las aves, cuando fue necesario, fueron identificadas usando la guía de campo *Birds of Brazil* (van Perlo, 2009), y se siguió la nomenclatura del *Comité Brasileiro de Registros Ornitológicos* (de Piacentini et al., 2015).

2.3.2. Colecta de semillas

Colectamos muestras de heces de las aves capturadas, tanto en las bolsas de tela como durante la manipulación de los individuos. La defecación no fue inducida en ningún momento. Las heces colectadas se guardaron en sobres de papel con el respectivo código de anillamiento del ave, fecha de captura, especie del ave y nombre de la unidad de muestreo. Los sobres con heces fueron secados en una estufa a 37°C durante 20 min.; esto facilitó la separación de ítems y el reconocimiento de las semillas que fueron posteriormente agrupadas por morfotipos en microviales tipo Eppendorf (5 ml) que fueron codificados y almacenados en sobres de papel.

Las semillas colectadas fueron medidas (largo y ancho) y comparadas morfológicamente con semillas colectadas de plantas en fructificación en los alrededores; aquellas semillas que no pudimos identificar se mantuvieron a nivel de morfoespecie. Para la identificación de semillas nos apoyamos en las guías de *Sementes de Caratinga* (Boubli & Couto-Santos, 2005) y *Frutos e Sementes de Myrtaceae* (Kawasaki & Pizo, 2001). Las plantas en fructificación fueron colectadas y herborizadas para su posterior identificación usando la siguiente literatura: *A flora de Cambará* (Rambo, 1949), *Árvores do Sul* (Backes & Irgang, 2009) y *Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul* (Sobral et al., 2013).

2.3.3. Eventos de interacción

Consideramos un evento de interacción como el número promedio de semillas en un fruto por especie de planta. Para el caso de las especies de plantas identificadas utilizamos la información sobre atributos de plantas de Vicente-Silva et al. (2016) donde se muestra el

número promedio de semillas por cada especie en el área de Pró-Mata. Por ejemplo: si *Ilex paraguarensis* = 04 semillas por fruto (Vicente-Silva et al. 2016), el registro de 08 semillas de esta especie en las heces de *Stephanophorus diadematus* (Thraupidae) correspondió a 02 eventos de interacción.

En el caso de las semillas que no fueron identificadas, estas fueron clasificadas por morfoespecies y utilizamos el número promedio de semillas por individuo de ave. Por ejemplo: si Morfo7 = media de 08 semillas por ave, el registro de 08 semillas de esta morfoespecie en las heces de *Elaenia obscura* (Tyrannidae) correspondió a 01 evento de interacción.

2.4. ANÁLISIS DE DATOS

2.4.1. Diversidad de especies y número de interacciones

En primer lugar, contabilizamos la riqueza total de aves capturadas por etapa de bosque para identificar la proporción de especies que presentaron interacciones con plantas. Así mismo, contabilizamos la riqueza de aves y plantas que formaron redes de frugivoría, y el número de eventos de interacción por especie. Consecutivamente, hicimos un análisis de rarefacción de la riqueza de especies y del número de interacciones utilizando el orden $q = 0$ (número de Hill) que calcula la riqueza efectiva de especies con el número de observaciones de la muestra, mostrando un intervalo de confianza del 95% (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016). Hicimos un análisis independiente para el total de aves capturadas (por etapa de bosque) y aves en interacción con plantas (por red frugívora) utilizando el número de individuos de aves registradas. Para la estimativa de las plantas utilizamos el número de individuos de aves por red frugívora y, finalmente, para el número de interacciones usamos las combinaciones de enlaces únicos de pares de especies que tuvieron interacción observada (p. ej.: *Elaenia mesoleuca*~*Daphnopsis fasciculata*, *Elaenia obscura*~*Daphnopsis fasciculata*, etc.) por el número de eventos de interacción por red frugívora. El análisis se desarrolló utilizando el paquete “iNEXT” de R (R Core Team, 2020).

Adicionalmente, describimos la composición funcional de la comunidad a partir de las descripciones de gremios alimenticios y las medidas del ancho del pico que fueron tomadas durante las capturas con redes de neblina. Según la dieta categorizamos a las aves en gremios alimenticios utilizando la descripción de Wilman et al. (2014); las

categorías utilizadas fueron: aves frugívoras, omnívoras, consumidoras de invertebrados y depredadores de semillas.

2.4.2. Estructura y métricas de las redes

Creamos matrices cuantitativas con el número de eventos de interacción por red frugívora, del área en sucesión inicial (llamada como red inicial) y avanzada (llamada como red avanzada), para crear redes bipartitas (Bascompte & Jordano, 2007a). Para esto utilizamos el paquete “bipartite” de R (Dormann et al., 2008, 2009) que permite el análisis con métricas a nivel de red (función *networklevel*) y a nivel de especies (función *specieslevel*) (Dormann et al., 2008, 2009).

2.4.2.1. Métricas a nivel de red

Utilizamos métricas a nivel de red para comparar la red inicial y avanzada. Analizamos el tamaño de la red (resultado de la multiplicación de la riqueza de aves y plantas por red), número de links por especie (suma de links/riqueza de especies), especialización utilizando el índice H_2' (Blüthgen et al., 2006) que va desde 0 (especialización mínima) a 1 (especialización máxima) (Blüthgen et al., 2006; Dormann et al., 2009), y modularidad (Q) (Dormann et al., 2008; Newman & Girvan, 2004). Posterior al análisis de modularidad, probamos si los módulos obtenidos coincidieron con la variación del ancho del gap de las aves (considerada como el ancho del pico), un atributo estrechamente relacionado al tamaño del fruto que engullen (Debussche & Isenmann, 1989; Saavedra et al., 2014; Wheelwright, 1985).

Creamos modelos nulos usando el método de aleatorización r2d (Dormann, 2009; Dormann et al., 2009) generando 1000 redes aleatorias para probar si los valores observados de H_2' y Q fueron significativamente mayores a los valores generados al azar (Bascompte et al., 2003). Utilizamos los valores de Z-score de Q obtenidos a partir de los modelos nulos para la comparación entre redes, ya que son valores estandarizados al tamaño de las redes (Dormann, 2009; Dormann et al., 2009).

2.4.2.2. Métricas a nivel de especie

En este nivel obtuvimos valores individuales de especies como el grado de interacción (usando el grado normalizado) (Dormann et al., 2008, 2009) y especialización usando el índice d' (basado en la divergencia de Kullback-Leibler, entropía relativa) (Blüthgen et al., 2006; Dormann et al., 2008, 2009).

Después, probamos si la abundancia local de las especies fue un descriptor del grado de interacción y especialización de las aves; para esto realizamos una regresión lineal usando el número de individuos capturados durante toda la temporada de muestreo como variable explicativa (x) y los valores de grado normalizado y especialización (d') como variables respuesta (y).

Del mismo modo, analizamos la centralidad (G_c) de las especies para identificar especies centrales y periféricas por cada red, usando el método de Dáttilo et al. (2013) mediante la fórmula:

$$G_c = \frac{(k_i - k_{\text{mean}})}{\sigma_k}$$

Dónde:

k_i = número medio de enlaces para una especie de planta / ave determinada.

k_{mean} = número medio de enlaces para todas las especies de plantas / aves en la red.

σ_k = desviación estándar del número de enlaces para especies de plantas / aves.

Para nuestra investigación adecuamos los valores obtenidos por la fórmula para que especies con valores de $G_c > 0$ correspondan al conjunto de especies centrales y aquellas con valores $G_c \leq 0$ al conjunto de especies periféricas.

III. RESULTADOS

3.1. Diversidad y composición de aves y plantas en las redes de frugivoría

3.1.1. Diversidad de la comunidad de aves

Durante toda la temporada de muestreo capturamos 706 aves (4200 h/red), que correspondieron a 74 especies y 20 familias (Anexo 01). Mientras que en la etapa inicial (2040 h/red) capturamos 463 aves, distribuidas en 67 especies y 17 familias, en la etapa avanzada (2160 h/red) capturamos un menor número de individuos (243 aves, distribuidas en 39 especies y 15 familias) (Anexo 01). La riqueza de especies observada y esperada fue en todo momento mayor en la etapa inicial de bosque (Figura 3)

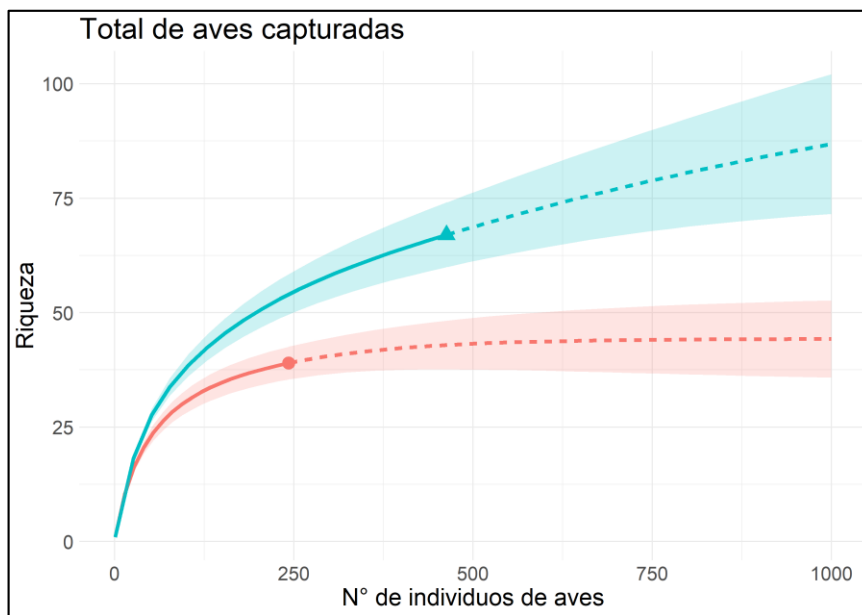


Figura 3. Curva de acumulación especies del total de capturas de aves en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Se muestra la riqueza observada en la etapa inicial (triángulo azul) y avanzada (círculo rojo); además de, la interpolación (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza. Las franjas a los lados de cada línea representan el 95% del intervalo de confianza.

Solamente en 17.7% de las aves capturadas fue detectado interacción con plantas a través de la presencia de semillas en las heces. De esta forma, en la red frugívora inicial participaron 19 especies con 95 individuos de aves (Tabla 1 y Anexo 2), y en la red frugívora avanzada participaron 13 especies con 30 individuos de aves (Tabla 1 y Anexo 2).

Comparando las medidas de ancho del gap (mm) del conjunto de especies identificamos diferencias significativas, pero de pequeña magnitud de interacción a otra ($p < 0.05$, R^2 :

0.01, F:7.24). Mientras que en la red inicial las medidas de ancho del pico se distribuyeron entre 2.80 – 11.00 mm ($\bar{x} = 5.31$ mm), en la red avanzada estas estuvieron en el rango de 2.90 – 7.40 mm ($\bar{x} = 4.99$ mm) (Figura 4). Visualizamos diferencias en el ancho de pico entre algunas de las especies repetidas por red de interacción (Anexo 3).

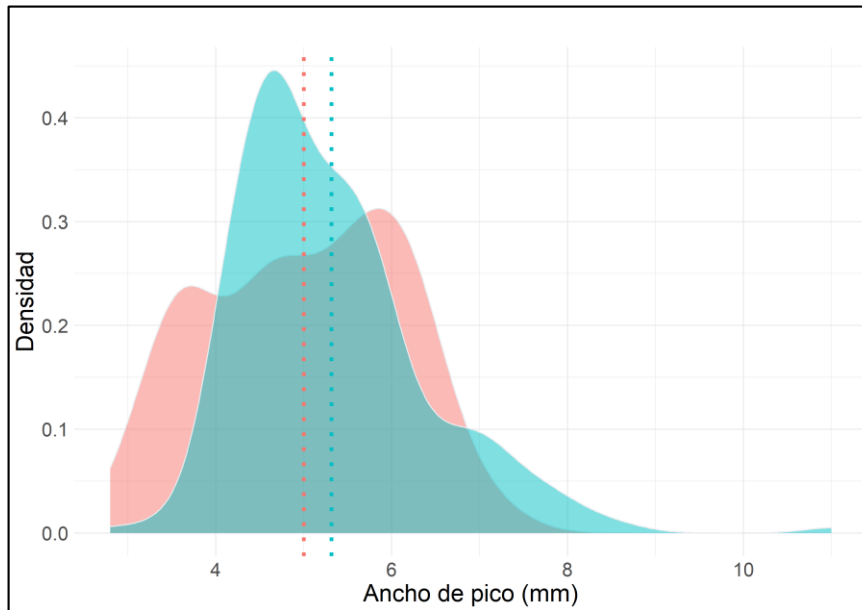


Figura 4. Distribución de los valores del ancho del gap (mm) mostrando los valores medios (líneas punteadas) del conjunto total de aves capturadas en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Los valores de etapa inicial están representados por el color azul, mientras que el rojo representa los valores de la etapa avanzada.

3.1.2. Diversidad de plantas y número de interacciones

Identificamos un total de 14 especies plantas (737 semillas) participando de las redes frugívoras. Mientras que, en la red inicial identificamos 11 especies de plantas (555 semillas) (Tabla 1), en la red avanzada identificamos 10 especies (182 semillas) (Tabla 1). Así mismo, contabilizamos un total de 67 enlaces únicos entre una especie de ave y planta. En la red inicial registramos un mayor número de enlaces únicos (45 enlaces con 406 eventos de interacción) a comparación de la red avanzada (27 enlaces con 65 eventos de interacción) (Figura 5).

3.1.3. Rarefacción de los componentes de la red

Si bien la riqueza de especies y número de interacciones observada fue mayor en la red inicial, el intervalo de confianza al 95% se superponen en las estimaciones indicando que ambas redes no difirieron en sus componentes (Figura 5).

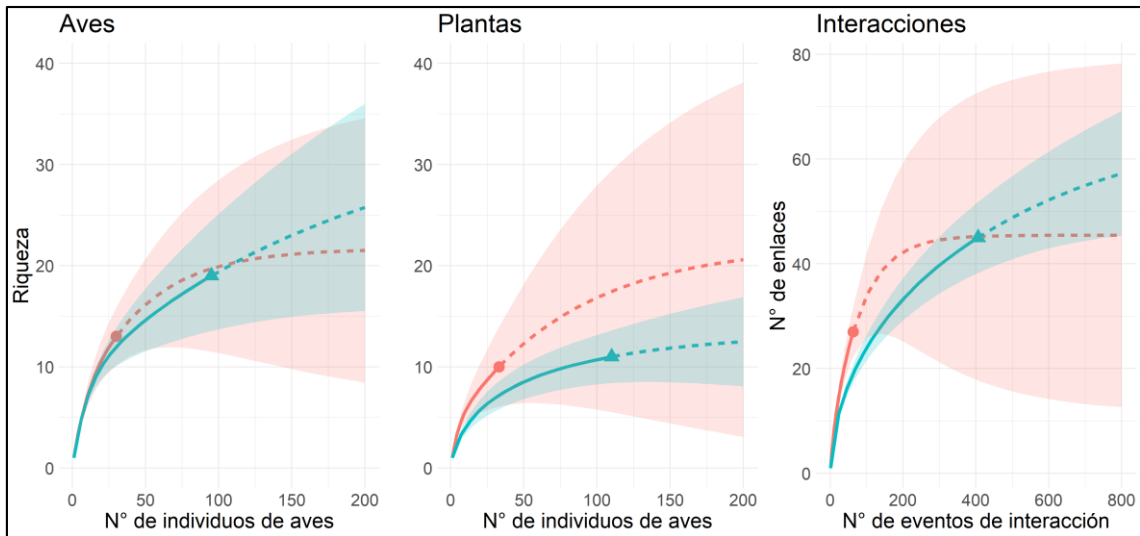


Figura 5. Curva de acumulación de especies y número de interacciones dentro de las redes frugívoras en el bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Se muestran los valores observados en la red inicial (triángulo azul) y avanzada (círculo rojo). La línea sólida y punteada representan la interpolación y extrapolación de la riqueza, respectivamente. La sombra bordeando las líneas muestran el intervalo de confianza al 95%.

3.2. Redes de frugivoría ave-planta

3.2.1. Topología de las redes

Con respecto a la estructura de las redes, identificamos una gran representatividad de la planta *Myrsine lorentziana* tanto en la red inicial como en la avanzada. Por un lado, en la red inicial *M. lorentziana* concentró una gran proporción de las interacciones con el 84.7% del total (344 eventos de interacción); mientras que, en la red avanzada concentró una menor proporción con 47.7% del total (31 eventos de interacción) pero mantuvo aún su representatividad estructural (Figura 6).

Tabla 1. Lista de especies de plantas registradas en las redes frugívoras inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.

N°	Especies	#Eventos	N°	Especies	#Eventos
Red Inicial			Red Avanzada		
1	<i>Myrsine lorentziana</i>	344	1	<i>Myrsine lorentziana</i>	31
2	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	21	2	<i>Miconia cinerascens</i>	11
3	<i>Drimys angustifolia</i>	16	3	<i>Leandra australis</i>	7
4	<i>Miconia cinerascens</i>	6	4	<i>Ilex paraguariensis</i>	7
5	Morfo 7	6	5	Morfo 10	3
6	<i>Ilex paraguariensis</i>	5	6	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	2

N°	Especies	#Eventos	N°	Especies	#Eventos
Red Inicial			Red Avanzada		
7	<i>Mollinedia elegans</i>	3	7	Morfo 7	1
8	<i>Leandra australis</i>	2	8	<i>Myrcia guianensis</i>	1
9	Morfo 11	1	9	Solanaceae sp.	1
10	Morfo 13	1	10	Morfo 6	1
11	<i>Myrcia guianensis</i>	1			
Total		406	Total		65

Por parte de las aves, en la red inicial la especie *Turdus rufiventris* fue la especie más representativa con 100 eventos de interacción (24.6 % de total de interacciones), seguida por *Elaenia obscura*, *E. mesoleuca*, *T. amaurochalinus*, *T. albicollis* y *Stephanophorus diadematus* (Tabla 2). Mientras que, en la red avanzada la especie *T. flavipes* fue la más representativa con 21 eventos de interacción (32.3% del total de interacciones), seguida por *T. albicollis* (Tabla 2). En ambas redes se notó una mayor participación de la familia Turdidae con más del 50% del total de interacciones (51.2% en la red inicial y 63.1% en la avanzada).

Con respecto a la dieta de aves en nuestra red inicial encontramos una mayor participación de omnívoros (54 individuos y 6 especies) con 253 eventos de interacción, seguido por los consumidores de invertebrados (26 individuos y 8 especies) con 89 eventos, frugívoros (8 individuos y 4 especies) con 62 eventos y consumidores de semillas (2 individuos y 1 especie) con 2 eventos. Por otro lado, en la red avanzada encontramos una mayor participación de los frugívoros (10 individuos y 3 especies) con 25 eventos de interacción y consumidores de invertebrados (8 individuos y 4 especies) con 22 eventos de interacciones, seguido en secuencia por los omnívoros (10 individuos y 5 especies) con 15 eventos de interacción y una especie de consumidor de semillas (2 individuos y 1 especie) con 3 eventos de interacción.

Tabla 2. Lista de especies de aves y número de eventos de interacción, en las redes frugívoras inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Dieta de ave según Wilman et al. (2014).

N°	Especies	Dieta	#Eventos	N°	Especies	Dieta	#Eventos
Red Inicial				Red Avanzada			
1	<i>Turdus rufiventris</i>	Omnívoro	100	1	<i>Turdus flavipes</i>	Frugívoro	21
2	<i>Elaenia obscura</i>	Omnívoro	63	2	<i>Turdus albicollis</i>	Invertebrados	14
3	<i>Elaenia mesoleuca</i>	Omnívoro	44	3	<i>Elaenia parvirostris</i>	Invertebrados	6
4	<i>Turdus amaurochalinus</i>	Frugívoro	44	4	<i>Elaenia mesoleuca</i>	Omnívoro	5
5	<i>Turdus albicollis</i>	Invertebrados	43	5	<i>Turdus rufiventris</i>	Omnívoro	3
6	<i>Stephanophorus diadematus</i>	Omnívoro	37	6	<i>Haplospiza unicolor</i>	Semillas	3
7	<i>Turdus flavipes</i>	Frugívoro	17	7	<i>Turdus subalaris</i>	Frugívoro	3
8	<i>Elaenia parvirostris</i>	Invertebrados	13	8	<i>Chiroxiphia caudata</i>	Omnívoro	3
9	<i>Piculus aurulentus</i>	Invertebrados	13	9	<i>Schiffornis virescens</i>	Omnívoro	2
10	<i>Myiarchus swainsoni</i>	Invertebrados	8	10	<i>Stephanophorus diadematus</i>	Omnívoro	2
11	<i>Mionectes rufiventris</i>	Omnívoro	8	11	<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Invertebrados	1
12	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	Invertebrados	6	12	<i>Tangara peruviana</i>	Frugívoro	1
13	<i>Vireo chivi</i>	Invertebrados	4	13	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	Invertebrados	1
14	<i>Haplospiza unicolor</i>	Semillas	1				
15	<i>Picumnus nebulosus</i>	Invertebrados	1				
16	<i>Pipraeidea melanonota</i>	Omnívoro	1				
17	<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Invertebrados	1				
18	<i>Turdus subalaris</i>	Frugívoro	1				
19	<i>Zonotrichia capensis</i>	Semillas	1				
Total			406	Total			65

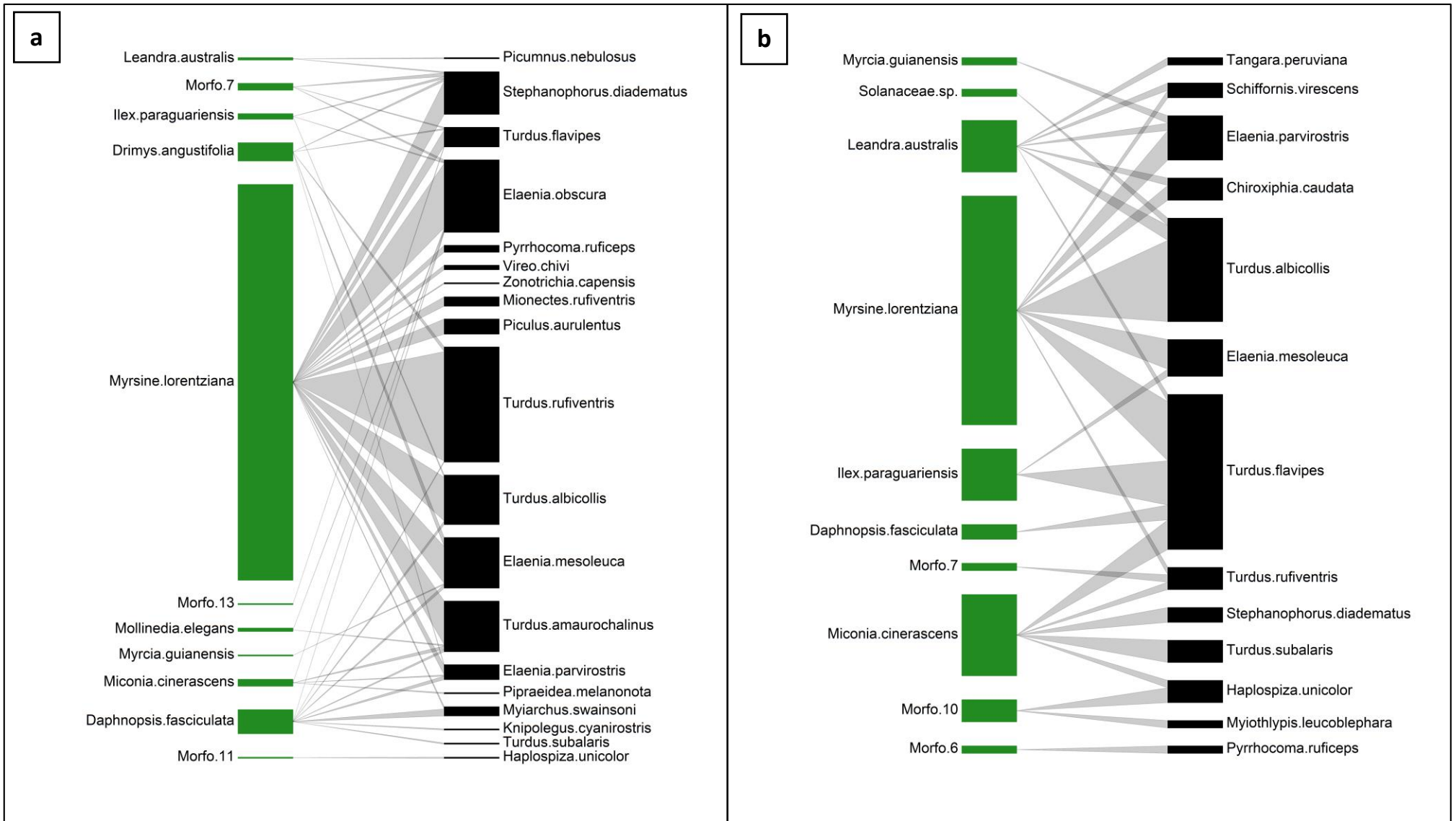


Figura 6. Gráfico bipartito de las redes de frugivoría inicial (a) y avanzada (b) en el bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Cada eje está compuesto por nodos rectangulares que representan a las especies de plantas (verde) y aves (negro); los nodos varían en tamaño en función del número de eventos de interacción por especie. Los enlaces entre nodos representan la frecuencia de eventos registrados entre pares de especies.

3.2.2. Métricas a nivel de red

La red inicial tuvo un mayor tamaño (209) y número de enlaces por especie (1.50) a comparación de la red avanzada (tamaño: 130, y enlaces por especie: 1.17). Con respecto al grado de especialización de las redes (H_2'), encontramos que ambas fueron especializadas a comparación de los valores medios del modelo nulo (Tabla 3); además de eso, encontramos que la red avanzada fue más especializada (Tabla 3). También, identificamos que nuestras redes fueron significativamente modulares; siendo la red inicial más modular (Z-score:6.55) que la red avanzada (Z-score: 4.47) (Tabla 3).

Tabla 3. Valores del índice de especialización H_2' , modularidad (Q) y valores medios de los modelos nulos generados para las redes frugívoras inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. $P < 0.05$ indica diferencia significativa entre los valores observados con los valores obtenidos a partir de los modelos nulos.

Métricas	Valores observados		Modelo nulo	P valor
	Obs.	Z-score	\bar{X}	
Especialización (H_2')				
Inicial	0.30	-	0.10 ± 0.02	0.0001
Avanzado	0.43	-	0.21 ± 0.05	0.0001
Modularidad (Q)				
Inicial	0.12	6.55	0.07 ± 0.01	0.0001
Avanzado	0.39	4.47	0.27 ± 0.03	0.0001

Con respecto a la modularidad, encontramos que la red inicial estuvo compuesta por un total de 6 módulos (Figura 7a), donde se agruparon en promedio 3.2 especies de aves y 1.8 especies de plantas. En cambio, la red avanzada estuvo compuesta por 4 módulos (Figura 7b), donde encontramos agrupaciones promedio de 3.3 especies de aves y 2.5 especies de plantas. El agrupamiento en módulos pareció estar relacionado al ancho del pico de aves, ya que encontramos diferencias significativas en la medida promedio de este atributo entre módulos (Tabla 4 y Figura 8).

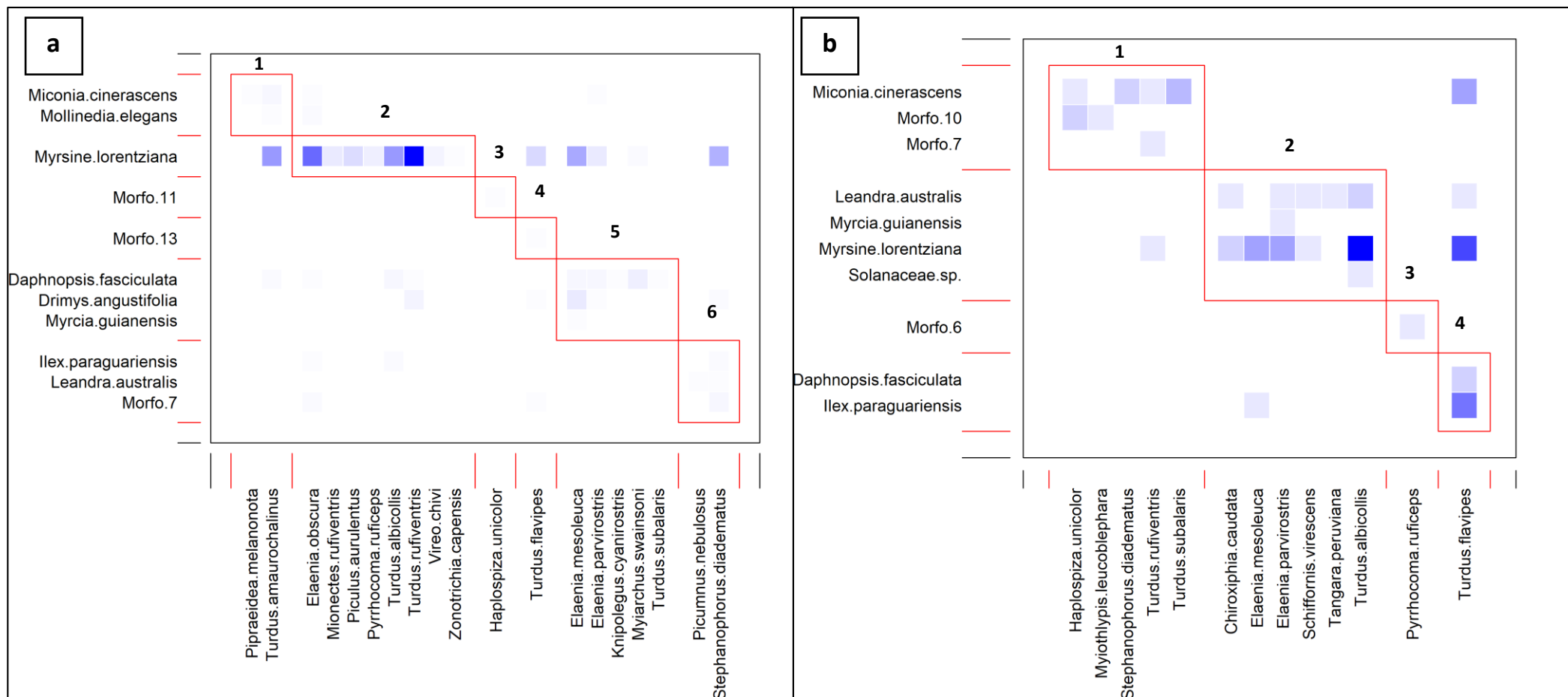


Figura 7. Agrupación de especies de plantas y aves en módulos (marcos rojos) de interacción en una red inicial (a) y avanzada (b) de un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Los cuadrados representan el vínculo entre especies, siendo la intensidad del color azul la representación de la frecuencia de interacción entre pares de especies.

Tabla 4. Valores promedio, mínimos y máximos del ancho de pico (mm) de las aves por módulo. Se indican los módulos con los cuales se encontraron diferencias significativas.

N° de Módulo	Medida promedio de ancho de pico (min.-max.)	Módulos con diferencia significativa P<0.05
Red inicial		
Módulo 1	\bar{X} =5.4 mm (4.7-6.2 mm)	3, 4 y 6
Módulo 2	\bar{X} =2.1 mm (2.8-11.0 mm)	4 y 6
Módulo 3	\bar{X} =4.8 mm (4.5-5.2 mm)	1, 4, 5 y 6
Módulo 4	\bar{X} =5.8 mm (4.5-6.3 mm)	1, 2 y 3
Módulo 5	\bar{X} =5.3 mm (3.9-8.0 mm)	3 y 6
Módulo 6	\bar{X} =6.2 mm (3.8-8.3 mm)	1, 2, 3 y 5
Red avanzada		
Módulo 1	\bar{X} =4.6 (2.9-7.4 mm)	4
Módulo 2	\bar{X} =4.9 (3.7-5.9 mm)	4
Módulo 3	\bar{X} =4.9 (4.6-5.2 mm)	4
Módulo 4	\bar{X} =6.0 (5.1-7.0 mm)	1, 2 y 3

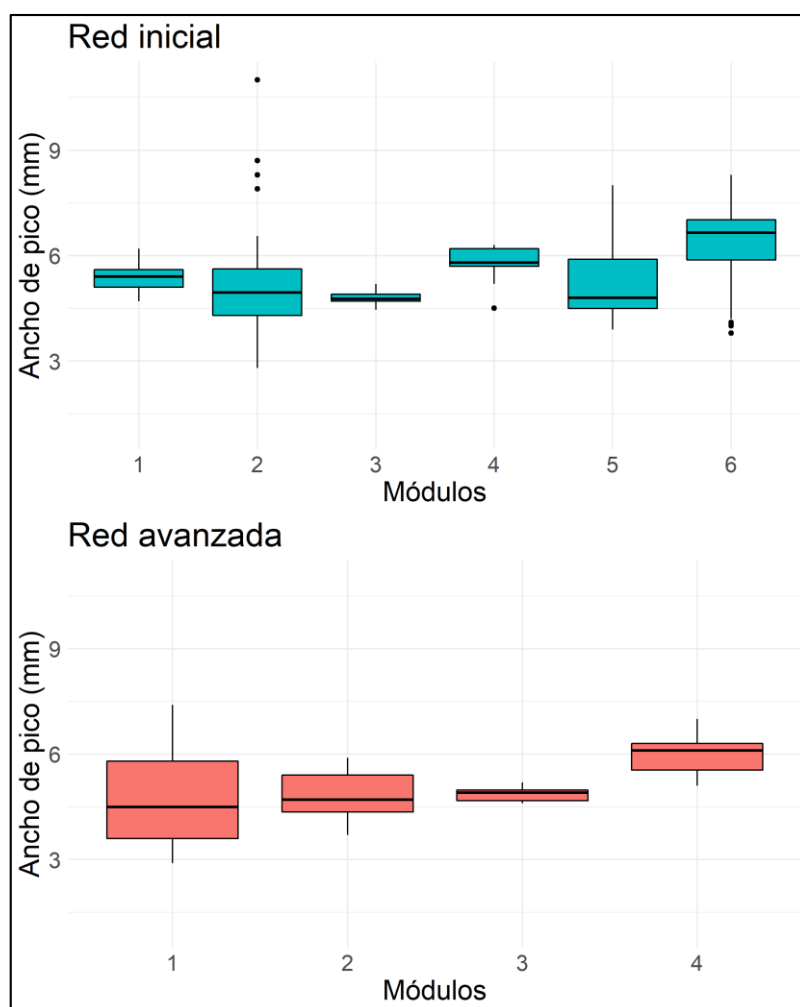


Figura 8. Distribución de los valores del ancho de gap por módulos en la red frugívora inicial y avanzada en un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.

3.2.3. Métricas a nivel de especie

Las métricas a nivel de especies mostraron que en ambas redes la planta *Myrsine lorentziana* fue la especie con mayor grado, seguida por *Elaenia obscura* en la red inicial y *Turdus flavipes* en la red avanzada (Anexo 4). Usando el índice de especialización d' encontramos que dentro de las redes frugívoras existen diferentes grados de especialización entre los niveles tróficos que las componen; siendo así, que las plantas presentaron valores medios de especialización mayores (d' inicial $\bar{X}=0.36$ y d' avanzada $\bar{X}=0.45$) a las aves (d' inicial $\bar{X}=0.24$ y d' avanzada $\bar{X}=0.38$) (Figura 9).

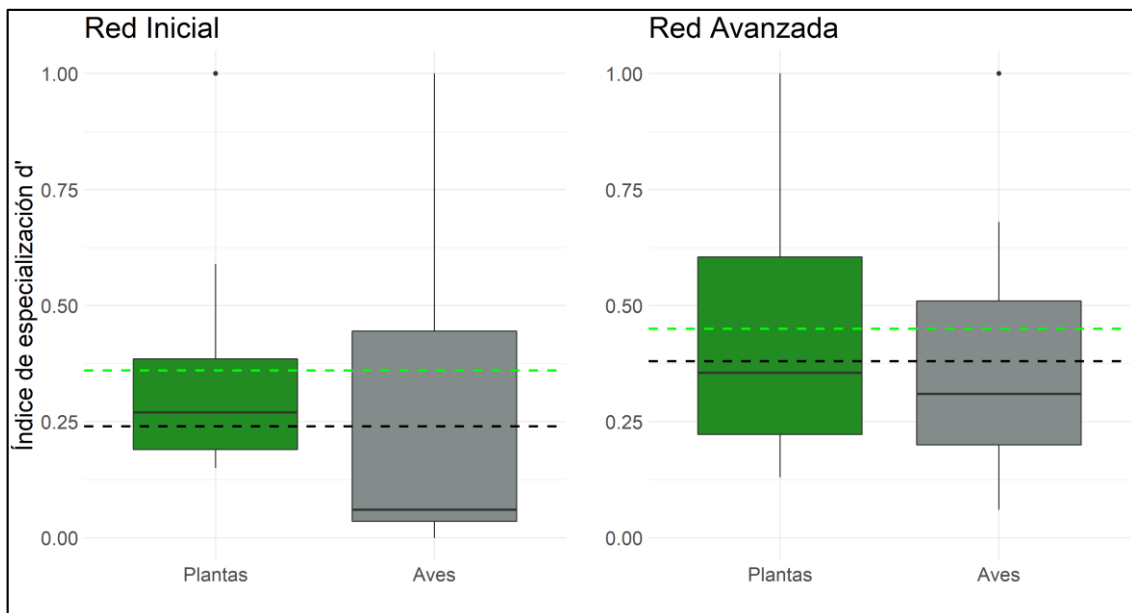


Figura 9. Valores de especialización (d') de las plantas y aves en las redes de interacción inicial y avanzada en un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Las líneas punteadas indican los valores medios de d' al nivel de plantas (línea punteada verde) y aves (línea punteada negra) en ambas redes.

Por otro lado, el grado de las especies de aves de la red inicial se relacionó positivamente a la abundancia local de sus miembros ($p < 0.05$, $R^2: 0.23$, $F: 5.01$), es decir, las especies más abundantes tuvieron mayor grado de interacción en esta red. En el caso de la red avanzada, este patrón no se repitió ($p > 0.05$, $R^2: 0.10$, $F: 1.17$) indicando que no necesariamente las especies más abundantes tuvieron mayor grado de interacción. Por otro lado, los valores de la especialización d' no tuvieron relación con la abundancia local de sus miembros, es decir, las especies más especializadas no fueron necesariamente las especies más raras o que las especies más generalistas no fueron necesariamente las

especies más abundantes ni en la red inicial ($p>0.05$, R^2 : 0.02, F :0.42) ni en la red avanzada ($p>0.05$, R^2 : 0.04, F :0.46).

Conforme nuestro análisis de centralidad (G_c) identificamos que cada red posee una composición particular de especies centrales y periféricas; sin embargo, fue notorio que la planta *Myrsine lorentziana* fue la especie central más importante en ambas (Tabla 6). El ave *Turdus albicollis* fue otra especie central en común entre las redes, pero con un mayor valor de centralidad en la red avanzada. Observamos también que, especies centrales en la red inicial pasaron a ser periféricas en la red avanzada y, viceversa, especies periféricas en la red inicial pasaron a ser centrales en la red avanzada (Tabla 6).

Tabla 5. Valores del análisis de especies centrales y periféricas en las redes frugívoras encontradas en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Grupo: Planta (P) y ave (A).

N°	Especies	Grupo	Gc	N°	Especies	Grupo	Gc
Red Inicial				Red Avanzada			
Centrales							
1	<i>Myrsine lorentziana</i>	P	1.79	1	<i>Myrsine lorentziana</i>	P	1.28
2	<i>Turdus rufiventris</i>	A	0.79	2	<i>Turdus flavipes</i>	A	1.09
3	<i>Elaenia obscura</i>	A	0.42	3	<i>Turdus albicollis</i>	A	0.61
4	<i>Turdus amaurochalinus</i>	A	0.23	4	<i>Miconia cinerascens</i>	P	0.23
5	<i>Elaenia mesoleuca</i>	A	0.23	5	<i>Elaenia parvirostris</i>	A	0.07
6	<i>Turdus albicollis</i>	A	0.22	6	<i>Ilex paraguariensis</i>	P	0.03
7	<i>Stephanophorus diadematus</i>	A	0.16	7	<i>Leandra australis</i>	P	0.03
Periféricas							
1	<i>Turdus flavipes</i>	A	-0.04	1	<i>Elaenia mesoleuca</i>	A	0.00
2	<i>Elaenia parvirostris</i>	A	-0.08	2	<i>Chiroxiphia caudata</i>	A	-0.14
3	<i>Picus aurulentus</i>	A	-0.08	3	<i>Haplospiza unicolor</i>	A	-0.14
4	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	P	-0.09	4	<i>Turdus rufiventris</i>	A	-0.14
5	<i>Drimys angustifolia</i>	P	-0.12	5	<i>Turdus subalaris</i>	A	-0.14
6	<i>Mionectes rufiventris</i>	A	-0.13	6	Morfo 10	P	-0.18
7	<i>Myiarchus swainsoni</i>	A	-0.13	7	<i>Schiffornis virescens</i>	A	-0.20
8	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	A	-0.16	8	<i>Stephanophorus diadematus</i>	A	-0.20
9	<i>Vireo chivi</i>	A	-0.18	9	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	P	-0.23
10	<i>Miconia cinerascens</i>	P	-0.18	10	<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	A	-0.27
11	Morfo 7	P	-0.18	11	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	A	-0.27
12	<i>Ilex paraguariensis</i>	P	-0.19	12	<i>Tangara peruviana</i>	A	-0.27
13	<i>Mollinedia elegans</i>	P	-0.20	13	Solanaceae sp.	P	-0.29
14	<i>Leandra australis</i>	P	-0.20	14	Morfo 6	P	-0.29
15	<i>Haplospiza unicolor</i>	A	-0.21	15	Morfo 7	P	-0.29
16	<i>Knipolegus cyanirostris</i>	A	-0.21	16	<i>Myrcia guianensis</i>	P	-0.29
17	<i>Picumnus nebulosus</i>	A	-0.21				

N°	Especies	Grupo	Gc	N°	Especies	Grupo	Gc
Red Inicial				Red Avanzada			
18	<i>Pipraeidea melanonota</i>	A	-0.21				
19	<i>Turdus subalaris</i>	A	-0.21				
20	<i>Zonotrichia capensis</i>	A	-0.21				
21	Morfo 11	P	-0.21				
22	Morfo 13	P	-0.21				
23	<i>Myrcia guianensis</i>	P	-0.21				

IV. DISCUSIÓN

La presente investigación tuvo como objetivo evaluar las diferencias de dos redes de frugivoría en una etapa inicial y avanzada del bosque secundario de araucaria, con el fin de probar si la etapa de sucesión influencia sobre la estructura de redes mutualistas; adicionalmente, testamos si un factor como la abundancia configura el grado de interacción y especialización de las especies. Nuestros principales hallazgos muestran que la configuración de las redes varió entre las etapas de sucesión, siendo significativamente más especializadas y modulares que lo esperado al azar. Asimismo, encontramos un intercambio de especies centrales de una etapa de sucesión a otra. Resaltamos la presencia de una especie de planta importante para la estructura de redes y, adicionalmente, detectamos un mecanismo de neutralidad como explicación parcial del grado de interacción en una de las redes.

Diversidad de aves

Nuestros registros de aves mostraron diferencias en la composición de especies de aves entre las etapas de sucesión, con una mayor riqueza y abundancia de especies en el área inicial de bosque secundario superando por 28 especies y 220 individuos al área avanzada. El resultado de diversidad fue peculiar teniendo en cuenta que el patrón común menciona que el aumento de la complejidad estructural del bosque influye positivamente en los patrones de diversidad de aves (Casas et al., 2016; Robinson & Terborgh, 1997; Tews et al., 2004). Sin embargo, algunos autores como Estades (1997) y Ralph (1985) atribuyen este resultado a la posible influencia de características particulares de las plantas más que la heterogeneidad del hábitat. Asimismo, Blake & Loisille (2001) encuentran este patrón en una localidad de Suramérica cuando compararon la diversidad de aves entre vegetación secundaria joven, bosque secundario tardío y bosque primario; ellos atribuyeron la alta riqueza de aves detectada en el área joven (sea por observación o captura con redes) a tres

factores principales: su proximidad a matriz de bosque primaria, la alta producción de frutos y a la frecuente visita de especies migrantes.

Con respecto a nuestro estudio pensamos que, un factor clave para la alta diversidad de aves detectada en la etapa inicial fue la alta producción de frutos de especies muy abundantes en estas áreas, tales como: *Myrsine lorentziana*, *Daphnopsis fasciculata* y *Drimys angustifolia* (Vicente-Silva et al., 2016). Especies como *M. lorentziana* pueden presentar frutos durante todo el año, pero los picos de fructificación se presentan durante los meses más calientes del año entre verano e inicios de otoño (Bauer et al., 2012), particularmente durante la temporada reproductiva de aves y de la llegada de especies migratorias al sur de Brasil (Alves, 2013; Azpiroz et al., 2012; Hayes et al., 1994; Maurício et al., 2013). Es posible que la disponibilidad de frutos haya contribuido de la mayor frecuencia de aves en nuestra área inicial, porque se sabe que la presencia de ciertos grupos de aves pueden verse afectadas por la disponibilidad de recursos alimenticios, como lo determinó Gonçalves da Silva et al. (2020) en el gradiente de bosque secundario y primario de Mata Atlántica, donde la disponibilidad de frutos explicó el aumento de frugívoros hacia los bosques maduros, o como en el estudio realizado por Kaminski et al. (2016) en el gradiente de sucesión de bosque de araucaria en el estado de Santa Catarina, donde la fructificación de *taquarais* (agrupación de bambú de la especie *Merostachys aff. multiramea*) generó un aumento de la riqueza de granívoros en toda el área.

Topología de las redes

Nuestras estimativas de rarefacción indican que nuestros registros representan una fracción de las interacciones posibles entre aves y plantas en nuestra localidad de estudio: este es un patrón común del alcance de los distintos métodos de muestreo para la detección de interacciones (Jordano, 2007; Quintero et al., 2021).

Fue notable la representatividad topológica de *Myrsine lorentziana* en la red inicial y cómo mantuvo importancia estructural en la red frugívora avanzada. *M. lorentziana* es una especie con alta densidad en áreas iniciales al sur de Brasil (Duarte et al., 2006; Mochiutti et al., 2008; Vicente-Silva et al., 2016), son exigentes de luz, poseen alta fructificación y dispersión zoocórica por aves (Bauer et al., 2012; Duarte et al., 2006; Mochiutti et al., 2008). Nuestra red frugívora inicial estuvo mayormente representada por omnívoros con el 62% de las interacciones; mientras que la red frugívora avanzada estuvo representada mayormente por frugívoros (38% de las interacciones) e insectívoros (34%

de las interacciones). La familia Turdidae representó un importante grupo de aves debido a la gran proporción de interacciones acumuladas en ambos bosques; miembros de este grupo fueron determinados como buenos dispersores de semillas del conjunto de 17 especies que interactuaron con una Myrtaceae al sur de Brasil (Côrtes et al., 2009). Dos especies principales del género *Turdus* ocuparon el primer lugar en concentrar interacciones en nuestras redes: *T. rufiventris* en la red inicial y *T. flavipes* en la red avanzada. *T. rufiventris* es un zorzal con dieta omnívora (Wilman et al., 2014) encontrado en una amplia variedad de hábitats que van desde interior de bosque hasta áreas abiertas, e incluso ciudades (Gasperin & Pizo, 2009; Kaminski et al., 2016; Lomáscolo et al., 2010); mientras que, *T. flavipes* es un ave frugívora (Wilman et al., 2014) que migra altitudinalmente visitando regiones altas durante primavera y verano en el sureste de Brasil (Alves, 2013).

Especialización

El índice de especialización de las redes (H_2') indica el grado de superposición sobre los recursos que la comunidad de especies aprovecha (Blüthgen et al., 2006, 2007), de manera que, una red con elevada especialización corresponde a una baja superposición de nichos y una baja especialización indica convergencia de los nichos (Blüthgen et al., 2006, 2007). En nuestro estudio observamos que ambas redes fueron más especializadas que lo esperado al azar. Observamos una alta superposición de recursos en la red inicial, principalmente por parte de las aves hacia la especie *Myrsine lorentziana*, generando un menor valor de especialización a comparación de la red avanzada. Detectamos que nuestras redes se encontraron muy cerca de los valores medio de especialización en redes de dispersión (H_2' : 0.29 ± 0.10) analizadas por Blüthgen et al. (2007). Frecuentemente las redes mutualistas de frugivoría muestran especialización baja en comparación de los valores medios de especialización de redes que implican un mayor grado de especificidad recíproca de socios como en redes de polinización (H_2' : 0.55 ± 0.17) u hormigas-plantas (H_2' : 0.68 ± 0.26) (Blüthgen et al., 2007).

Ciertos estudios de redes frugívoras en gradientes de bosque mostraron similitudes y/o variaciones de un hábitat a otro; por ejemplo, en una localidad de Kenia, Schleuning et al. (2011) encuentran redes frugívoras con valores similares de especialización entre el bosque secundario y primario. Mientras que, Menke et al. (2012) también registran que en el interior de bosque la especialización fue mayor a comparación de una etapa más intervenida de bosque. A una escala regional, el estudio de Emer et al. (2020) encuentran

que la especialización de las redes de dispersión de semillas no se ven alteradas por el gradiente sucesional secundario de bosque atlántico, a pesar que otras medidas de red como número de especies y sus enlaces son influenciados negativamente.

Si bien tanto procesos neutros y de nicho influyen sobre el establecimiento de relaciones mutualistas (Krishna et al., 2008; Vázquez et al., 2007, 2009), nuestro análisis a nivel de especie mostró que la especialización de las aves no se vio afectada por su abundancia local, es decir, las especies más especializadas no fueron especies menos abundantes en la localidad y especies muy abundantes no fueron las más generalistas. En este caso los niveles de especialización estarían influenciadas por factores como la cohesión de rasgos funcionales entre especies (Dehling et al., 2016), como congruencia morfológica de la boca de frugívoros y el tamaño de fruta que consumen (Howe & Smallwood, 1982; Jordano, 1995; Pizo, 2002; Stoner et al., 2007; Wheelwright, 1985), además de otros factores relacionados con el nicho, como la competencia y las interacciones de facilitación. Para mejorar la visualización de estas relaciones, estudios de redes de plantas-frugívoros son complementados con enfoques de ecología funcional y filogenética, consiguiendo un mejor entendimiento de la complejidad de las relaciones (Bascompte & Jordano, 2007b; Dehling et al., 2014; Lord et al., 2002; Moretti & Legg, 2009) concluyendo que los rasgos fenotípicos y fenológicos dirigen enlaces generalizados y especializados en las redes comunitarias (Jordano et al., 2002a).

Modularidad

El subagrupamiento de las redes en módulos representan una estrecha relación entre los socios; el grado de agrupación interna de una red puede ser variado y medido mediante la métrica de modularidad (A. de Almeida & Mikich, 2018; Krause et al., 2003; Olesen et al., 2007; Vázquez et al., 2009). La modularidad puede ser muy variada entre distintas redes de frugivoría en el neotrópico (Almeida & Mikich, 2018). En nuestra investigación detectamos ambas redes fueron significativamente más modulares que lo esperado al azar, presentando la red inicial un mayor grado y número de módulos según los valores de Z-score obtenidos a partir de modelos nulos. Una mayor modularidad representa un incremento de la persistencia de la red a extinciones graduales de los miembros participantes de la comunidad (Stouffer & Bascompte, 2011; Thébault & Fontaine, 2010). En áreas perturbadas las redes frugívoras también son modulares y presentan capacidad para mantenerse frente a alteraciones (Ramos-Robles, Andresen, et al., 2018).

La modularidad de las redes puede generarse a partir de factores del nicho de las especies como la dieta, tamaño corporal, relaciones filogenéticas o estructura del hábitat (Donatti et al., 2011; Guimerà et al., 2010; Palacio et al., 2016; Rezende et al., 2009; Schleuning et al., 2014). En nuestro estudio encontramos diferencias en los valores medios del ancho del gap de las aves (Tabla 4 y Figura 8), una variable relacionada al tamaño del fruto que engullen (Debussche & Isenmann, 1989; Saavedra et al., 2014; Wheelwright, 1985), indicando que las compartimentaciones de nuestras redes de estudio también estarían dirigidas por propiedades del nicho. Esto podría ser reforzado analizando otras variables que no fueron probadas en este estudio, como el tamaño del fruto o relaciones filogenéticas que muestren combinaciones estrechas entre especies en un mismo compartimento (Ramos-Robles, Andresen, et al., 2018; Ramos-Robles, Dáttilo, et al., 2018; Schleuning et al., 2014).

Las especies centrales identificadas en ambas redes fueron parte de la mayoría de módulos detectados. En el caso de la red inicial 04 de los 06 módulos se conformaron al menos por una especie central, los 02 módulos menores (01 especie de planta y 01 de ave) fueron netamente periféricos. En el caso de la red avanzada 03 de los 04 módulos presentaron al menos una especie central, siendo netamente periférica el módulo de menor tamaño. Nuestros resultados reiteran que las redes mutualistas se organizan internamente en módulos alrededor de especies centrales que mantienen la estabilidad de las conexiones (Bascompte et al., 2003; Dáttilo et al., 2013; Jordano et al., 2002b; Solé & Montoya, 2001).

Centralidad de especies

El núcleo de especies generalistas de la red inicial se compuso por 01 especie de planta y 06 de aves (Tabla 6); mientras que el núcleo de la red avanzada fue conformado por más plantas, 04 especies de plantas y 03 de aves (Tabla 6). Cabe resaltar que detectamos dos especies que se mantuvieron dentro del núcleo de generalistas, la planta *Myrsine lorentziana* y el ave *Turdus albicollis*, cumpliendo un rol estructural común entre ambas redes. Este resultado sugiere que, a pesar de los cambios estructurales de la comunidad de especies influenciados por el hábitat (Brum et al., 2012; Casas et al., 2016; Dröse et al., 2019; Gomes et al., 2020; Zappi et al., 2017; Zenni & Simberloff, 2013), parte de las especies centrales son mantenidas en el espacio, tal como lo ha determinado Dáttilo et al. (2013) en su estudio de redes mutualistas homíoga-plantas en una escala espacial en

Amazonía brasilera, o como lo demostrado por Ramos-Robles et al. (2016) en su estudio redes frugívoras ave-planta en una escala temporal en el Golfo de México.

Dáttilo et al. (2013) mencionan que la permanencia de especies centrales en el espacio podría estar relacionado a la abundancia o competición de recursos entre las especies. En nuestro caso, encontramos que la abundancia local determinó en un 23% el grado de interacción de las especies de aves en la red inicial; sin embargo, no encontramos este mismo patrón en la red avanzada, sugiriendo que conjuntamente con mecanismos de neutralidad otros procesos como los de nicho intervendrían en la configuración de las nuestras redes mutualistas (Krishna et al., 2008; Vázquez et al., 2007, 2009) y que la contribución relativa de estos procesos parece variar de acuerdo con el estadio sucesional.

Las especies migrantes australes (Alves, 2013; Chesser, 1994) conformaron también parte del núcleo de especies centrales en ambas redes. De las 06 especies centrales de aves en la red inicial, 02 fueron migrantes: *Turdus amaurochalinus* y *Elaenia mesoleuca*; en cambio, en la red avanzada, de las 03 especies de aves 02 fueron migrantes: *T. flavipes* y *E. parvirostris*. Este hallazgo nos indica que nuestras redes de frugivoría pueden verse afectadas por la estacionalidad y migración de especies hacia el sur de Brasil; sin embargo, especies locales tanto de aves como de plantas son también núcleo importante de interacción y también se encuentran brindando estabilidad a las redes mutualistas (Bascompte et al., 2003; Tylianakis et al., 2010; Vázquez et al., 2009). A pesar que nuestro trabajo no representa una escala temporal amplia, nuestros resultados sugieren que un evento importante para la estructuración de las redes de frugivoría en el bosque secundario de araucaria estaría ligado a la fenología y movimientos migratorios de los posibles socios.

Implicancias para la conservación

Nuestra investigación puede ayudar a entender el efecto de las aves en la expansión del bosque de araucaria al sur de Brasil, debido a que la planta más importante de ambas redes de frugivoría estudiadas, *Myrsine lorentziana*, inicia núcleos que facilitan el establecimiento de árboles jóvenes del bosque en áreas abiertas (Carlucci et al., 2011; Carlucci et al., 2011). Nuestros resultados, indican que las aves se encuentran conectando una variedad de hábitats a través del uso de recursos frugívoros, teniendo implicancia directa como moderadores (1) de la dinámica sucesional y (2) de la expansión forestal del bosque de araucaria.

Observamos que las etapas iniciales de bosque proporcionan recursos alimenticios a frugívoros que también habitan etapas más tardías, resaltando la importancia de áreas de sucesión inicial para la coexistencia de aves; dicho esto, reiteramos la idea de conservar mosaicos de hábitats como estrategia para la manutención de la diversidad de especies (Luza et al., 2014) y de un sistema mutualistas fundamental para los bosques tropicales (Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011; Howe & Smallwood, 1982; Levey et al., 2002; Terborgh et al., 2002, 2019) en una región altamente degradada como el Atlántico sur (Marcos Bergmann Carlucci et al., 2021; Joly et al., 2014; Marchioro et al., 2021; Ribeiro et al., 2011).

V. CONCLUSIONES

Con nuestros resultados concluimos que, los patrones comunes de redes mutualistas también están presentes en las redes de frugivoría ave-planta en las dos etapas de estudio del bosque secundario de araucaria. Asimismo, concluimos que etapa de sucesión de hábitat filtró de algún modo la presencia de ciertas especies, haciendo que las redes se configuren de distinta forma. Finalmente, concluimos que las redes de frugivoría en el bosque de araucaria comparten un gran número de especies de aves y plantas entre la sucesión, indicando que la dispersión de especies a lo largo de la sucesión de bosque dependería de las interacciones mutualistas.

VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, A. de, & Mikich, S. B. (2018). Combining plant–frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. *Oikos*, *127*(2), 184–197. <https://doi.org/10.1111/oik.04774>
- Almeida, F. F. M. (1956). O planalto basáltico da Bacia Do Paraná. *Boletim Paulista de Geografia*, *24*. <https://www.agb.org.br/publicacoes/index.php/boletim-paulista/article/view/1293>
- Alvarez-Loayza, P., & Terborgh, J. (2011). Fates of seedling carpets in an Amazonian floodplain forest: intra-cohort competition or attack by enemies? *Journal of Ecology*, *99*(4), 1045–1054. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01835.x>
- Alves, M. A. S. (2013). Sistemas de migrações de aves em ambientes terrestres no Brasil: exemplos, lacunas e propostas para o avanço do conhecimento. In *Revista Brasileira de Ornitologia - Brazilian Journal of Ornithology* (Vol. 15, Issue 29). <http://www.zoo.ufl.edu/>
- Andrade, B. O., Bonilha, C. L., Overbeck, G. E., Vélez-Martin, E., Rolim, R. G., Bordignon, S. A. L., Schneider, A. A., Vogel Ely, C., Lucas, D. B., Garcia, É. N., dos Santos, E. D., Torchelsen, F. P., Vieira, M. S., Silva Filho, P. J. S., Ferreira, P. M. A., Trevisan, R., Hollas, R., Campestrini, S., Pillar, V. D., & Boldrini, I. I. (2019). Classification of South Brazilian grasslands: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*, *22*(1), 168–184. <https://doi.org/10.1111/avsc.12413>
- Azpiroz, A. B., Isacch, J. P., Dias, R. A., Di Giacomo, A. S., Fontana, C. S., & Palarea, C. M. (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, *83*(3), 217–246. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00372.x>
- Backes, P., & Irgang, B. E. (2009). *Árvores do Sul: guia de identificação & interesse ecológico*. Paisagem do Sul.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007a). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *38*(1), 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007b). Plant-Animal Mutualistic Networks: The

- Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 567–593.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9383–9387.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bauer, D., Goetz, M. N. B., Müller, A., & Schmitt, J. L. (2012). Fenologia de Três Espécies de Myrsine L. em Floresta Secundária Semidecídua no sul do Brasil. *Revista Arvore*, 36(5), 859–868. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000500008>
- Bergamin, R. S. (2010). *Especificidade de Espécies Arbóreas no Sudeste da Mata Atlântica e Padrões de Diversidade em Florestas com Araucária*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Blake, J. G., & Loisille, B. A. (2001). Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, costa rica: Perspectives from mist nets and point counts. *Auk*, 118(2), 304–326. <https://doi.org/10.2307/4089793>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17(4), 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Boubli, J. P., & Couto-Santos, F. (2005). *Sementes de Caratinga. Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais, Brasil*. www.fmnh.org/plantguides
- Brum, F. T., Kindel, A., Hartz, S. M., & Duarte, L. D. S. (2012). Spatial and phylogenetic structure drive frugivory in Tyrannidae birds across the range of Brazilian Araucaria forests. *Oikos*, 121(6), 899–906.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19978.x>
- Carlucci, M. B., Teixeira, F. Z., Brum, F. T., & Duarte, L. D. S. (2011). Edge expansion

- of Araucaria forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. *Community Ecology* 2019 12:2, 12(2), 196–201.
<https://doi.org/10.1556/COMEC.12.2011.2.7>
- Carlucci, Marcos B., Duarte, L. da S., & Pillar, V. D. (2011). Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 111–119. <https://doi.org/10.1111/J.1654-1103.2010.01229.X>
- Carlucci, Marcos Bergmann, Marcilio-Silva, V., & Torezan, J. M. (2021). The Southern Atlantic Forest: Use, Degradation, and Perspectives for Conservation. *The Atlantic Forest*, 91–111. https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_5
- Casas, G., Darski, B., Ferreira, P. M. A., Kindel, A., & Müller, S. C. (2016). La structure de l’habitat influe sur la diversité, la richesse et la composition des assemblages d’oiseaux dans la succession des forêts tropicales de l’Atlantiques. *Tropical Conservation Science*, 9(1), 503–524.
<https://doi.org/10.1177/194008291600900126>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chazdon, R. L. (2014). Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation-University Of Chicago Press. In *Hyperfine Interactions* (Vol. 32, Issues 1–4).
- Chesser, R. T. (1994). Migration in South America: An overview of the austral system. *Bird Conservation International*, 4(2–3), 91–107.
<https://doi.org/10.1017/S0959270900002690>
- Côrtes, M. C., Cazetta, E., Staggemeier, V. G., & Galetti, M. (2009). Linking frugivore activity to early recruitment of a bird dispersed tree, *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in the Atlantic rainforest. *Austral Ecology*, 34(3), 249–258.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01926.x>
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>

- de Piacentini, V. Q., Aleixo, A., Agne, C. E., Maurício, G. N., Pacheco, J. F., Bravo, G. A., Brito, G. R. R., Naka, L. N., Olmos, F., Posso, S., Silveira, L. F., Betini, G. S., Carrano, E., Franz, I., Lees, A. C., Lima, L. M., Pioli, D., Schunck, F., do Amaral, F. R., ... Cesari, E. (2015). Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee / Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 23(2), 91–298. <https://doi.org/10.1007/bf03544294>
- Debussche, M., & Isenmann, P. (1989). Fleshy Fruit Characters and the Choices of Bird and Mammal Seed Dispersers in a Mediterranean Region. *Oikos*, 56(3), 327. <https://doi.org/10.2307/3565617>
- Dehling, D. M., Fritz, S. A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, 37(11), no-no. <https://doi.org/10.1111/ecog.00623>
- Dehling, D. M., Jordano, P., Schaefer, H. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2016). Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152444. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2444>
- Donatti, C. I., Guimarães, P. R., Galetti, M., Pizo, M. A., Marquitti, F. M. D., & Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: Modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 14(8), 773–781. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01639.x>
- Donoso, I., García, D., Rodríguez-Pérez, J., & Martínez, D. (2016). Incorporating seed fate into plant-frugivore networks increases interaction diversity across plant regeneration stages. *Oikos*, 125(12), 1762–1771. <https://doi.org/10.1111/oik.02509>
- Dormann, C. F. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24.
- Dormann, C. F., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package:

- Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8–11.
<http://erzuli.ss.uci.edu/R.stuff>.
- Dröse, W., Podgaiski, L. R., Dias, C. F., & De Souza Mendonça, M. (2019). Local and regional drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: A taxonomic and phylogenetic approach. *PLoS ONE*, 14(4), e0215310.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215310>
- Duarte, L. D. S., Dos-Santos, M. M. G., Hartz, S. M., & Pillar, V. D. (2006). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, 31(4), 520–528. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01602.x>
- Dunn, R. R. (2004). Recovery of Faunal Communities During Tropical Forest Regeneration. *Conservation Biology*, 18(2), 302–309.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00151.x>
- Emer, C., Jordano, P., Pizo, M. A., Ribeiro, M. C., da Silva, F. R., & Galetti, M. (2020). Seed dispersal networks in tropical forest fragments: Area effects, remnant species, and interaction diversity. *Biotropica*, 52(1), 81–89.
<https://doi.org/10.1111/btp.12738>
- Estades, C. F. (1997). Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in the andes of central Chile. *Condor*, 99(3), 719–727. <https://doi.org/10.2307/1370483>
- Frank, H. T., Gomes, M. E. B., & Formoso, M. L. L. (2009). Review of the areal extent and the volume of the Serra Geral Formation, Paraná Basin, South America. *Pesquisas Em Geociências*, 36(1), 49–57.
<https://www.academia.edu/download/38686056/05-3601.pdf>
- Gasperin, G., & Pizo, M. A. (2009). Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. *Urban Ecosystems*, 12(4), 425–436.
<https://doi.org/10.1007/s11252-009-0090-2>
- Gomes, J. P., Stedille, L. I. B., Milani, J. E. de F., Montibeller-Silva, K., da Costa, N. C. F., Gatiboni, L. C., Mantovani, A., & Bortoluzzi, R. L. da C. (2020). Edaphic filters as abiotic drivers of Myrtaceae assemblages in subtropical Araucaria Forest. *Plant and Soil*, 454(1–2), 187–206. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04645-7>
- Gonçalves da Silva, B., Koch, I., & Piratelli, A. J. (2020). Fruit and flower availability

- affect bird assemblages across two successional stages in the Atlantic Forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 55(3), 203–215.
<https://doi.org/10.1080/01650521.2020.1743550>
- Gonzales, F. N., Merma, A. A., & Zeballos, H. (2017). Range extension of the rare Peruvian fish-eating rat *Neusticomys peruviansis* (Rodentia: Cricetidae) in Perú. *Revista Peruana de Biología*, 24(4), 413–416.
<https://doi.org/10.15381/rpb.v24i4.14068>
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1–3), 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Guimerà, R., Stouffer, D. B., Sales-Pardo, M., Leicht, E. A., Newman, M. E. J., & Amaral, L. A. N. (2010). Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology*, 91(10), 2941–2951. <https://doi.org/10.1890/09-1175.1>
- Hayes, F. E., Scharf, P. A., & Ridgely, R. S. (1994). Austral Bird Migrants in Paraguay. *The Condor*, 96(1), 83–97. <https://doi.org/10.2307/1369066>
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201–228.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hueck, K. (1953). Distribuição e habitat natural do Pinheiro do Paraná (*Araucaria angustifolia*). *Boletim Da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica*, 1953(10), 5–24.
https://www.jstor.org/stable/43754921?casa_token=hgE_4DYbrnoAAAAA%3AdANi_wFvORzkMC6VgzhJgE_MWvDGkM8ZKikn5AOE5PtLDECADz24e62yK5HPiMYFD31EzEpjV1_kU-S1tNLC5SATF05-R627R0QavM0p3BlyXPzToWg9&seq=19#metadata_info_tab_contents
- IBGE, I. B. de G. e E. (1986). *Folha SH.22 Porto Alegre e parte da folha SH 21 Uruguiana e SI 22 Lagoa Mirim* (Projeto Ra).

- Joly, C. A., Metzger, J. P., & Tabarelli, M. (2014). Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, 204(3), 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>
- 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. <https://doi.org/10.1086/285735>
- Jordano, P. (2007). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2002a). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2002b). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Kaminski, N., Angelo, A. C., & Nicola, P. A. (2016). A influência do gradiente sucessional e da frutificação de *Merostachys* aff. *Multiramea* em uma comunidade de aves da Floresta com Araucária. *Iheringia - Serie Zoologia*, 106. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016002>
- Kawasaki, M. L., & Pizo, M. A. (2001). *Frutos e Sementes de Myrtaceae. Base Saibadela, Parque Estadual Intervales, Sete Barras. Estado de São Paulo, Brasil*. https://fieldguides.fieldmuseum.org/sites/default/files/rapid-color-guides-pdfs/090_Myrtaceae_fruit_v1.1_1.pdf
- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- Krishna, A., Guimarães, P. R., Jordano, P., & Bascompte, J. (2008). A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, 117(11), 1609–1618. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16540.x>
- Levey, D. J., Silva, W. R., & Galetti, M. (2002). *Seed dispersal and frugivory : ecology, evolution, and conservation*. CABI Pub.

[https://books.google.com.br/books?hl=es&lr=&id=nmqBCwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=Maintenance+of+tree+diversity+in+tropical+forests.+Seed+dispersal+and+frugivory&ots=nMuwpKA5Jl&sig=DcGlzinESkKyT3rSRs1q7d5AMfQ&redir_esc=y#v=onepage&q=Maintenance of tree d](https://books.google.com.br/books?hl=es&lr=&id=nmqBCwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=Maintenance+of+tree+diversity+in+tropical+forests.+Seed+dispersal+and+frugivory&ots=nMuwpKA5Jl&sig=DcGlzinESkKyT3rSRs1q7d5AMfQ&redir_esc=y#v=onepage&q=Maintenance+of+tree+d)

- Lomáscolo, S. B., Monmany, A. C., Malizia, A., & Martin, T. E. (2010). Flexibility in nest-site choice and nesting success of *Turdus rufiventris* (Turdidae) in a montane forest in northwestern argentina. *Wilson Journal of Ornithology*, 122(4), 674–680. <https://doi.org/10.1676/09-167.1>
- Longhi, S. J., Brena, D. A., Gomes, J. F., Narvaes, I. D. S., Berger, G., & Soligo, A. J. (2006). Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de Floresta Ombrófila Mista na Flona de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, 16(2), 113. <https://doi.org/10.5902/198050981893>
- Lord, J. M., Markey, A. S., & Marshall, J. (2002). Have frugivores influenced the evolution of fruit traits in New Zealand. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, Oxon, UK, CABI Publishing (pp. 55–68).
- Luza, A. L., Carlucci, M. B., Hartz, S. M., & Duarte, L. D. S. (2014). Moving from forest vs. grassland perspectives to an integrated view towards the conservation of forest–grassland mosaics. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 12(2), 166–169. <https://doi.org/10.1016/J.NCON.2014.09.005>
- Machado-de-Souza, T. (2018). *Determinantes das interações e a diversidade funcional de parceiros de espécies centrais em uma rede de dispersão de sementes por aves da mata atlântica* [Universidade Federal do Paraná]. <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/67757>
- Marchioro, C. A., Santos, K. L., & Siminski, A. (2021). Present and future of the critically endangered *Araucaria angustifolia* due to climate change and habitat loss. *Forestry*, 93(3), 401–410. <https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPZ066>
- Marques, R. V., Cademartori, C. V., & Pacheco, S. M. (2011). Mastofauna no Planalto das Araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 9(3), 278–288. <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1414>
- Maurício, G. N., Bencke, G. A., Repenning, M., Machado, D. B., Dias, R. A., &

- Bugoni, L. (2013). Review of the breeding status of birds in Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 103(2), 163–184. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212013000200012>
- Mello, R. S. P. (2006). *Detecção de padrões de coexistência arbórea e processos ecológicos em zona de contato de Florestas Ombrófilas Montanas no Sul do Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Menke, S., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2012). Plant-frugivore networks are less specialized and more robust at forest-farmland edges than in the interior of a tropical forest. *Oikos*, 121(10), 1553–1566. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20210.x>
- Mochiutti, S., Higa, A. R., & Simon, A. A. (2008). Fitossociologia dos estratos arbóreo e de regeneração natural em um povoamento de acácia-negra (*Acacia mearnsii* , De Wild.) na região da Floresta Estacional Semidecidual do Rio Grande do Sul. *Ciencia Florestal*, 18(2), 207–222. <https://doi.org/10.5902/19805098458>
- Montoya-Arango, S., Acevedo-Quintero, J. F., & Parra, J. L. (2019). Abundance and size of birds determine the position of the species in plant-frugivore interaction networks in fragmented forests. *Community Ecology*, 20(1), 75–82. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.1.8>
- Moretti, M., & Legg, C. (2009). Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography*, 32(2), 299–309. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05524.x>
- Newman, M. E. J., & Girvan, M. (2004). Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 69(2 2). <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.69.026113>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Palacio, R. D., Valderrama-Ardila, C., & Kattan, G. H. (2016). Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant-Frugivore Network. *Biotropica*, 48(3), 349–355. <https://doi.org/10.1111/btp.12290>

- Peña, R., Schleuning, M., Donoso, I., Rodríguez-Pérez, J., Dalerum, F., & García, D. (2020). Biodiversity components mediate the response to forest loss and the effect on ecological processes of plant–frugivore assemblages. *Functional Ecology*, 34(6), 1257–1267. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13566>
- Pillar, V. D. P. (2003). Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In V. Claudinho-Sales (Ed.), *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (pp. 209–216).
- Pinheiro, E. D. S., Kux, H. J. H., & Villwock, J. A. (2005). O potencial de imagens quickbird para análise do relevo de mm setor do planalto das Araucárias, RS: Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata. *Revista Brasileira de Geomorfologia*, 6(2), 65–73. <https://doi.org/10.20502/rbg.v6i2.52>
- Pizo, M. A. (2002). The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic forest. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (pp. 129–143). CABI Publishing Wallingford, UK.
- PUCRS. (2011). *Plano de manejo Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata*. 259.
- Quintero, E., Isla, J., & Jordano, P. (2021). Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant–frugivore interactions. *Oikos*, 1–18. <https://doi.org/10.1111/OIK.08379>
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Ralph, C. J. (1985). Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *The Condor*, 87, 47–483. <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/31151>
- Rambo, B. (1949). A flora de Cambará. *Anais Botânicos Do Herbário Barbosa Rodrigues*, 1(1), 111–135.
- Ramos-Robles, M., Andresen, E., & Díaz-Castelazo, C. (2016). Temporal changes in the structure of a plant-frugivore network are influenced by bird migration and fruit

- availability. *PeerJ*, 2016(6), e2048. <https://doi.org/10.7717/peerj.2048>
- Ramos-Robles, M., Andresen, E., & Díaz-Castelazo, C. (2018). Modularity and Robustness of a Plant-Frugivore Interaction Network in a Disturbed Tropical Forest. *Ecoscience*, 25(3), 209–222. <https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1446284>
- Ramos-Robles, M., Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., & Andresen, E. (2018). Fruit traits and temporal abundance shape plant-frugivore interaction networks in a seasonal tropical forest. *Science of Nature*, 105(3–4), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1556-y>
- Redmond, C. M., Auga, J., Gewa, B., Segar, S. T., Miller, S. E., Molem, K., Weiblen, G. D., Butterill, P. T., Maiyah, G., Hood, A. S. C., Volf, M., Jorge, L. R., Basset, Y., & Novotný, V. (2019). High specialization and limited structural change in plant-herbivore networks along a successional chronosequence in tropical montane forest. *Ecography*, 42(1), 162–172. <https://doi.org/10.1111/ecog.03849>
- Rezende, E. L., Albert, E. M., Fortuna, M. A., & Bascompte, J. (2009). Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12(8), 779–788. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01327.x>
- Ribeiro, M. C., Martensen, A. C., Metzger, J. P., Tabarelli, M., Scarano, F., & Fortin, M.-J. (2011). The Brazilian Atlantic Forest: A Shrinking Biodiversity Hotspot. In *Biodiversity Hotspots* (pp. 405–434). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_21
- Robinson, S. K., & Terborgh, J. (1997). Bird Community Dynamics along Primary Successional Gradients of an Amazonian Whitewater River. *Ornithological Monographs*, 48, 641–672. <https://doi.org/10.2307/40157559>
- Saavedra, F., Hensen, I., Beck, S. G., Böhning-Gaese, K., Lippok, D., Töpfer, T., & Schleuning, M. (2014). Functional importance of avian seed dispersers changes in response to human-induced forest edges in tropical seed-dispersal networks. *Oecologia*, 176(3), 837–848. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3056-x>
- Schleuning, M., Blüthgen, N., Flörchinger, M., Braun, J., Schaefer, H. M., & Böhning-Gaese, K. (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant–

- frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, *92*(1), 26–36.
<https://doi.org/10.1890/09-1842.1>
- Schleuning, M., Ingmann, L., Strauß, R., Fritz, S. A., Dalsgaard, B., Matthias Dehling, D., Plein, M., Saavedra, F., Sandel, B., Svenning, J. C., Böhning-Gaese, K., & Dormann, C. F. (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters*, *17*(4), 454–463.
<https://doi.org/10.1111/ele.12245>
- Siminski, A., Fantini, A. C., Guries, R. P., Ruschel, A. R., & dos Reis, M. S. (2011). Secondary Forest Succession in the Mata Atlantica, Brazil: Floristic and Phytosociological Trends. *ISRN Ecology*, *2011*, 1–19.
<https://doi.org/10.5402/2011/759893>
- Sobral, M. G., Jarenkow, J. A., Brack, P., Irgang, B., Larocca, J., & Rodrigues, R. S. (2013). *Flora Arbórea e Arborescente do Rio grande do Sul, Brasil* (2nd ed.). Rima.
- Solé, R. V., & Montoya, J. M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*(1480), 2039–2045.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1767>
- Stoner, K. E., Vulinec, K., Wright, S. J., & Peres, C. A. (2007). Hunting and Plant Community Dynamics in Tropical Forests: A Synthesis and Future Directions. *Biotropica*, *39*(3), 385–392. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00291.x>
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(9), 3648–3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>
- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M., Schichter, H., & Núñez, P. (2002). Maintenance of tree diversity in tropical forests. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (pp. 1–17). CABI Publishing.
- Terborgh, J., Zhu, K., Alvarez Loayza, P., & Cornejo Valverde, F. (2019). Seed limitation in an Amazonian floodplain forest. *Ecology*, *100*(5), e02642.
<https://doi.org/10.1002/ecy.2642>

- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, *31*(1), 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, *329*(5993), 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, *143*(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- van Perlo, B. (2009). *A field guide to the birds of Brazil*.
- Vázquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. In *Annals of Botany* (Vol. 103, Issue 9, pp. 1445–1457). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, *116*(7), 1120–1127. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15828.x>
- Vicente-Silva, J., Bergamin, R. S., Zanini, K. J., Pillar, V. D., & Müller, S. C. (2016). Assembly patterns and functional diversity of tree species in a successional gradient of Araucaria forest in Southern Brazil. *Natureza e Conservacao*, *14*(2), 67–73. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2016.09.006>
- Vicente, J. da S. (2010). *Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em comunidades em estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com Araucária*. Universidad Federal do Rio Grande do Sul.
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., & del-Val, E. (2012). Resilience in Plant-Herbivore Networks during Secondary Succession. *PLoS ONE*, *7*(12), 53009. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>
- Wheelwright, N. T. (1985). Fruit-Size, Gape Width, and the Diets of Fruit-Eating Birds.

Ecology, 66(3), 808–818. <https://doi.org/10.2307/1940542>

Whitworth, A., Pillco-Huarcaya, R., Downie, R., Villacampa, J., Braunholtz, L. D., & MacLeod, R. (2018). Long lasting impressions: After decades of regeneration rainforest biodiversity remains differentially affected following selective logging and clearance for agriculture. *Global Ecology and Conservation*, 13, e00375. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00375>

Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7), 2027–2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>

Zappi, D. C., Moro, M. F., Meagher, T. R., & Lughadha, E. N. (2017). Plant biodiversity drivers in brazilian campos rupestres: Insights from phylogenetic structure. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2141. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02141>

Zenni, R. D., & Simberloff, D. (2013). Number of source populations as a potential driver of pine invasions in Brazil. *Biological Invasions*, 15(7), 1623–1639. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0397-4>

VII. ANEXO

Anexo 1. Lista de especies de aves capturadas durante toda la temporada de muestreo en la RPPN Pro-Mata, Río Grande del Sur, Brasil.

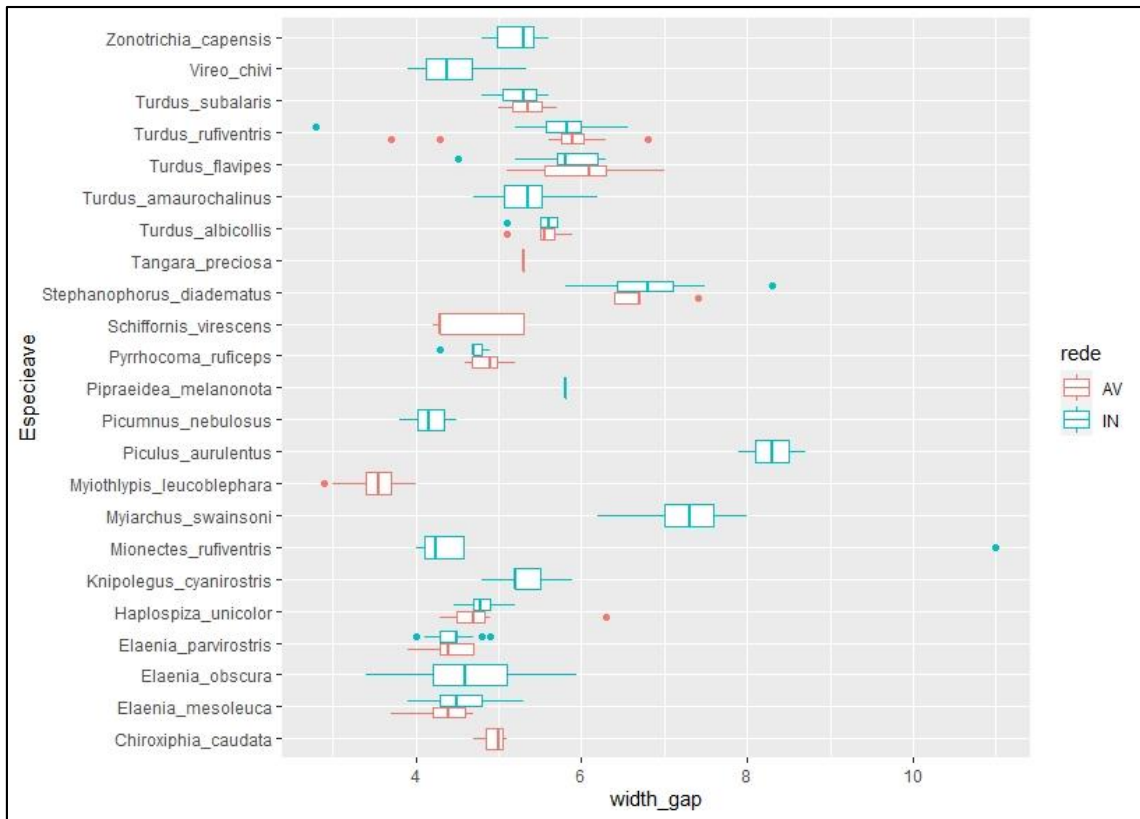
Nombre científico	Dieta (Wilman et al., 2014)	N° individuos por etapa	
		Inicial	Avanzada
Columbiformes (2)			
Columbidae (2)			
<i>Leptotila verreauxi</i>	Semillas	2	1
<i>Leptotila rufaxilla</i>	Semillas	3	1
Piciformes (3)			
Picidae (3)			
<i>Picumnus nebulosus</i>	Invertebrados	6	-
<i>Veniliornis spilogaster</i>	Invertebrados	2	-
<i>Piculus aurulentus</i>	Invertebrados	3	-
Passeriformes (69)			
Thamnophilidae (4)			
<i>Thamnophilus ruficapillus</i>	Invertebrados	1	-
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Invertebrados	5	-
<i>Mackenziaena leachii</i>	Invertebrados	1	-
<i>Pyriglena leucoptera</i>	Invertebrados	1	-
Conopophagidae (1)			
<i>Conopophaga lineata</i>	Invertebrados	1	6
Grallaridae (1)			
<i>Hylopezus nathereri</i>	Invertebrados	1	-
Scleruridae (1)			
<i>Sclerurus scansor</i>	Invertebrados	-	3
Dendrocolaptidae (6)			
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Invertebrados	1	4
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	Invertebrados	-	2
<i>Campylorhamphus falcularius</i>	Invertebrados	-	1
<i>Lepidocolaptes falcinellus</i>	Invertebrados	1	2
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	Invertebrados	1	2
<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	Invertebrados	-	2
Furnariidae (8)			
<i>Philydor rufum</i>	Invertebrados	1	1
<i>Heliobletus contaminatus</i>	Invertebrados	3	6
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Invertebrados	7	12
<i>Leptasthenura striolata</i>	Invertebrados	4	-
<i>Cranioleuca obsoleta</i>	Invertebrados	1	-
<i>Synallaxis ruficapilla</i>	Invertebrados	-	2
<i>Synallaxis cinerascens</i>	Invertebrados	3	8
<i>Synallaxis spixi</i>	Invertebrados	4	-
Pipridae (1)			

Nombre científico	Dieta (Wilman et al., 2014)	N° individuos por etapa	
		Inicial	Avanzada
<i>Chiroxiphia caudata</i>	Omnívoro	1	3
Tityridae (1)			
<i>Schiffornis virescens</i>	Omnívoro	-	5
Cotingidae (1)			
<i>Carpornis cucullata</i>	Frugívoro	6	-
Platyrrinchidae (1)			
<i>Platyrrinchus mystaceus</i>	Invertebrados	3	17
Rhynchocyclidae (3)			
<i>Mionectes rufiventris</i>	Omnívoro	10	-
<i>Phylloscartes ventralis</i>	Invertebrados	17	-
<i>Hemitriccus obsoletus</i>	Invertebrados	1	9
Tyrannidae (15)			
<i>Tyranniscus burmeisteri</i>	Omnívoro	1	-
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Invertebrados	1	-
<i>Elaenia parvirostris</i>	Invertebrados	15	5
<i>Elaenia mesoleuca</i>	Omnívoro	26	6
<i>Elaenia obscura</i>	Omnívoro	19	-
<i>Phyllomyias virescens</i>	Invertebrados	7	1
<i>Serpophaga subcristata</i>	Invertebrados	3	-
<i>Attila phoenicurus</i>	Invertebrados	1	-
<i>Attila rufus</i>	Invertebrados	1	-
<i>Myiarchus swainsoni</i>	Invertebrados	19	3
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Invertebrados	14	-
<i>Lathrotriccus euleroi</i>	Invertebrados	5	7
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Invertebrados	15	9
<i>Knipolegus nigerrimus</i>	Invertebrados	1	-
<i>Muscipipra vetula</i>	Invertebrados	3	-
Vireonidae (3)			
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Omnívoro	2	3
<i>Hylophilus poicilotis</i>	Invertebrados	3	-
<i>Vireo chivi</i>	Invertebrados	23	-
Turdidae (5)			
<i>Turdus flavipes</i>	Frugívoro	13	27
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnívoro	38	15
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Frugívoro	29	-
<i>Turdus subalaris</i>	Frugívoro	3	2
<i>Turdus albicollis</i>	Invertebrados	8	6
Passerellidae (1)			
<i>Zonotrichia capensis</i>	Semillas	10	-
Parulidae (4)			
<i>Setophaga pitiayumi</i>	Invertebrados	1	-
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Invertebrados	11	-

Nombre científico	Dieta (Wilman et al., 2014)	N° individuos por etapa	
		Inicial	Avanzada
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Invertebrados	3	5
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Invertebrados	13	36
Thraupidae (12)			
<i>Pipraeidea melanonota</i>	Omnívoro	1	-
<i>Stephanophorus diadematus</i>	Omnívoro	23	5
<i>Tangara preciosa</i>	Frugívoro	1	1
<i>Haplospiza unicolor</i>	Semillas	26	12
<i>Hemithraupis guira</i>	Invertebrados	1	-
<i>Tachyphonus coronatus</i>	Invertebrados	2	-
<i>Dacnis cayana</i>	Omnívoro	1	-
<i>Saltator similis</i>	Invertebrados	5	1
<i>Saltator maxillosus</i>	Invertebrados	2	-
<i>Poospiza thoracica</i>	Omnívoro	3	-
<i>Microspingus cabanisi</i>	Omnívoro	15	4
<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	Invertebrados	5	7
Cardinalidae (1)			
<i>Amaurospiza moesta</i>	Semillas	-	1



Anexo 2. Fotografías de las aves registradas en la red inicial (IN) y avanzada (AV) de un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.



Anexo 3. Medidas del ancho de gap (mm) de las especies de aves en la red inicial (azul) y avanzada (rojo) de un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil.

Anexo 4. Valores de grado normalizado (G.N.) y especialización (d') en las redes frugívoras inicial y avanzada en un bosque secundario de araucaria en la RPPN Pro-Mata, Rio Grande del Sur, Brasil. Las especies de este listado están ordenadas decrecientemente según el G.N. Grupo: Planta (P) y ave (A).

N°	Especies	Grupo	G.N.	d'	N°	Especies	Grupo	G.N.	d'
Red Inicial					Red Avanzada				
1	<i>Myrsine lorentziana</i>	P	0.74	0.15	1	<i>Myrsine lorentziana</i>	P	0.54	0.29
2	<i>Elaenia obscura</i>	A	0.55	0.04	2	<i>Turdus flavipes</i>	A	0.50	0.20
3	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	P	0.47	0.39	3	<i>Leandra australis</i>	P	0.46	0.20
4	<i>Stephanophorus diadematus</i>	A	0.45	0.08	4	<i>Miconia cinerascens</i>	P	0.38	0.50
5	<i>Elaenia mesoleuca</i>	A	0.36	0.10	5	<i>Elaenia parvirostris</i>	A	0.30	0.24
6	<i>Elaenia parvirostris</i>	A	0.36	0.07	6	<i>Turdus albicollis</i>	A	0.30	0.31
7	<i>Turdus flavipes</i>	A	0.36	0.06	7	<i>Turdus rufiventris</i>	A	0.30	0.26
8	<i>Turdus amaurochalinus</i>	A	0.36	0.05	8	<i>Chiroxiphia caudata</i>	A	0.20	0.06
9	<i>Turdus rufiventris</i>	A	0.27	0.06	9	<i>Elaenia mesoleuca</i>	A	0.20	0.14
10	<i>Turdus albicollis</i>	A	0.27	0.04	10	<i>Haplospiza unicolor</i>	A	0.20	0.59
11	<i>Drimys angustifolia</i>	P	0.26	0.24	11	<i>Schiffornis virescens</i>	A	0.20	0.08
12	<i>Miconia cinerascens</i>	P	0.21	0.38	12	<i>Ilex paraguariensis</i>	P	0.15	0.30
13	<i>Myiarchus swainsoni</i>	A	0.18	0.41	13	Morfo 10	P	0.15	0.89
14	Morfo 7	P	0.16	0.27	14	<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	A	0.10	0.68
15	<i>Ilex paraguariensis</i>	P	0.16	0.20	15	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	A	0.10	1.00
16	<i>Leandra australis</i>	P	0.11	0.59	16	<i>Stephanophorus diadematus</i>	A	0.10	0.42
17	<i>Mollinedia elegans</i>	P	0.11	0.15	17	<i>Tangara peruviana</i>	A	0.10	0.43
18	<i>Haplospiza unicolor</i>	A	0.09	1.00	18	<i>Turdus subalaris</i>	A	0.10	0.51
19	<i>Picumnus nebulosus</i>	A	0.09	0.88	19	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	P	0.08	0.17
20	<i>Pipraeidea melanonota</i>	A	0.09	0.69	20	Solanaceae sp.	P	0.08	0.13
21	<i>Knipolegus cyanirostris</i>	A	0.09	0.48	21	Morfo 6	P	0.08	1.00
22	<i>Turdus subalaris</i>	A	0.09	0.48	22	Morfo 7	P	0.08	0.64
23	<i>Piculus aurulentus</i>	A	0.09	0.03	23	<i>Myrcia guianensis</i>	P	0.08	0.41
24	<i>Mionectes rufiventris</i>	A	0.09	0.01					
25	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	A	0.09	0.00					
26	<i>Vireo chivi</i>	A	0.09	0.00					
27	<i>Zonotrichia capensis</i>	A	0.09	0.00					
28	Morfo 11	P	0.05	1.00					
29	Morfo 13	P	0.05	0.38					
30	<i>Myrcia guianensis</i>	P	0.05	0.18					



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
Pró-Reitoria de Graduação
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar
Porto Alegre - RS - Brasil
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564
E-mail: prograd@pucrs.br
Site: www.pucrs.br