

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

GRASIELA CASAS

A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE DE HABITATS EM ASSEMBLÉIAS
DE AVES DE REMANESCENTES DA MATA ATLÂNTICA: PARÂMETROS
ESTRUTURAIS, ATRIBUTOS FUNCIONAIS E PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO

PORTO ALEGRE, MARÇO DE 2011

A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE DE HABITATS EM ASSEMBLÉIAS
DE AVES DE REMANESCENTES DA MATA ATLÂNTICA: PARÂMETROS
ESTRUTURAIS, ATRIBUTOS FUNCIONAIS E PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO

GRASIELA CASAS

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO APRESENTADA AO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA,
DO INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO
SUL, COMO PARTE DOS REQUISITOS PARA
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM
ECOLOGIA.

Orientadora: Profa. Dra. Sandra C. Müller

Co-orientador: Prof. Dr. Andreas Kindel

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Valério de Patta Pillar

Profa. Dra. Sandra M. Hartz

Prof. Dr. Alexandre L. P. Aleixo

PORTO ALEGRE, MARÇO DE 2011

Caminhei na floresta em busca de registros. Cada som, uma expectativa e em cada espécie, a euforia. No vôo, a liberdade. No movimento, a leveza e nas notas o fascínio.

E de canto em canto se fez uma assembléia. Das madrugadas e caminhadas, as amostragens. E das discussões, a aprendizagem.

Entre as cachoeiras, cobras, trovões, risadas e preocupações... as lembranças dos momentos inesquecíveis e a realização de um sonho.

E de tanta aleatorização, meus pensamentos me levaram a uma conclusão: que com fogueira, amigos e inspiração, se faz uma bela dissertação.

GRASIELA CASAS

Agradecimientos



AGRADECIMENTOS

Assim como “uma andorinha só não faz verão”, esta dissertação não seria possível sem a participação fundamental de vários amigos, professores, família e entidades. Gostaria de agradecer então a todos que comigo construíram este trabalho.

Primeiramente, gostaria de agradecer à minha orientadora Sandra C. Müller pela confiança em me aceitar orientar com aves, pela dedicação e contribuições essenciais. Gostaria de dizer que além de orientadora, és um exemplo de profissional para mim! E também, claro, ao Luiz Filipe, por me acalmar com seu lindo sorriso nestes últimos tempos de correria e dividir comigo o tempo da mamãe.

Ao meu co-orientador Andreas Kindel por ser o primeiro a me receber de braços abertos, pela contribuição e visão ornitológica do trabalho, e também por sempre me instigar com suas idéias andreísticas!

À Bianca Darski pela ajuda e aventuras em campo, pela ajuda na coleta de dados, prosas e pela inesquecível amizade. Realmente não tenho palavras...

À Kátia Zanini, por gentilmente disponibilizar seus dados, a aconchegante casa do Forqueta e a Tubiana! E que além de parceira de mestrado, tornou-se uma grande amiga. Ao Roger Gasser pela também casa do Forqueta, ajuda no transporte e pelas maravilhosas cervejas artesanais!

A todos os colegas do Ecoqua pelo constante aprendizado e momentos maravilhosos. Em especial à Luthiana C. dos Santos pela ajuda na coleta de dados e amizade; ao Rodrigo Bergamin e Rafael Machado, pela ajuda com análises, discussões e palhaçadas; ao Iporã S. Haeser e Adriane E. Mulbert pelo carinho e alegria.

Aos grandes ornitólogos André M. Lima, Jan K.F. Mähler e Glayson A. Bencke pelas identificações dos “piados” e grandes contribuições ao trabalho.

Ao Pedro M. A. Ferreira pela paciência, incentivo, carinho, companheirismo, tradução do artigo, revisão do trabalho, “fru-frus” das figuras e da dissertação. Foste muito importante nesta reta final!

A todos os ajudantes de campo, com destaque para Matthias Saurer e Milton Engel Menezes pelo auxílio e ótima companhia. À Dona Leonira e seu Matias pela imensa hospitalidade em Maquiné. Aos motoristas do Instituto de Biociências, Osvaldo e Braga, pelo bom humor mesmo às 4h da madrugada.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao PPG Ecologia, por terem me acolhido de forma tão especial, principalmente à Omara, Silvana e professores.

Ao CNPQ pela concessão da bolsa e financiamento do projeto PLDSisPP (pesquisas ecológicas de longa duração no sistema de parcelas permanentes do corredor Mata Atlântica Sul).

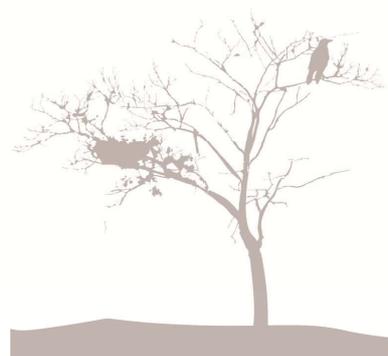
Aos professores da banca examinadora, pelo aceite.

Ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica e ao Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, pela manutenção da Coleção Ornitológica e pelo acesso à mesma para a realização do trabalho, especialmente ao Glayson Bencke e Carla Fontana. Também agradeço ao Museu de História Natural Capão da Imbuia, em especial à Lígia M. Abe, que gentilmente realizou as medições das espécies faltantes.

À todos meus amigos, em especial à Alexandra pela eterna amizade e ao pessoal da ornito Barra Grande. Bons tempos...

À minha família e amigos de Joinville pelo incentivo e compreensão da minha ausência, em especial aos meus amados pais e queridos sobrinhos.

Sumário



Lista de figuras	2
Lista de tabelas	4
Resumo Geral.....	5
Introdução geral	6
Referências bibliográficas	12
CAPÍTULO 1	
Relações entre estrutura de habitat e assembléias de aves em remanescentes da mata atlântica no sul do Brasil	15
Resumo	17
1. Introdução	19
2. Materiais e métodos	22
2.1 Área de estudo	22
2.2 Delineamento Amostral e Coleta dos Dados	23
2.3 Análise de dados	27
3. Resultados.....	29
4. Discussão	37
5. Conclusões.....	43
6. Referências bibliográficas.....	45
CAPÍTULO 2	
Padrões de convergência e divergência de atributos na organização de assembléias de aves em distintos habitats da Mata Atlântica.....	50
Resumo	52
1. Introdução	54
2. Materiais e métodos	57
2.1 Área de estudo	57
2.2 Base de Dados	58
2.3 Análise de dados	62
3. Resultados	65
4. Discussão	69
5. Conclusões.....	74
6. Referências bibliográficas.....	75
Considerações finais.....	80
Apêndices.....	83

Lista de figuras



Capítulo 1:

Figura 1 – Localização do município de Maquiné indicando (círculos) de cima para baixo Vale do Rio Forqueta (F), do Rio Ligeiro (L) e Vale do Rio da Encantada (E). Mapa Castro et al., 2007.....23

Figura 2: Diagrama de dispersão das unidades amostrais descritas pelas variáveis estruturais de habitat, representada pelos dois primeiros eixos da ordenação (PCA). Para identificação das variáveis ambientais, veja Tabela 1. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial).....30

Figura 3: Dendrograma das unidades amostrais classificadas pelas variáveis estruturais do habitat através da análise de agrupamento. Os três grupos nítidos determinados pela análise de bootstrap estão denominados como Estágio 1, 2 e 3. Os rótulos das unidades amostrais permaneceram de acordo com a amostragem pela idade sucessional. Ver em métodos.....31

Figura 4: Diagrama de ordenação referente à análise de correspondência canônica (CCA) relacionando a avifauna com as variáveis estruturais de habitat nas unidades amostrais. As espécies apresentadas no diagrama são as mais correlacionadas com os dois primeiros eixos. Para identificação das variáveis ambientais, veja Tabela 1. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). Rótulo das espécies de avifauna: Anam *Anabacerthia amaurotis*; Atph *Attila phoenicurus*; Cacr *Cacicus crysopterus*; Chca *Chamaeza campanisona*; Ccau *Chiroxiphia caudata*; Chcy *Chlorophonia cyanea*; Crob *Crypturellus obsoletus*; Cyca *Cyanocorax caeruleus*; Cygu *Cyclarhis ujanensis*; Depl *Dendrocolaptes platirostris*; Drma *Drymophila malura*; Dyme *Dysithamnus mentalis*; Elin *Eleoscytalopus indigoticus*; Euch *Euphonia chalybea*; Eupe *Euphonia pectoralis*; Haru *Habia rubica*; Lamel *Lanio melanops*; Leam *Leptopogon amaurocephalus*; Mase *Mackenziaena severa*; Miru *Mionectes rufiventris*; Mysw *Myiarchus swainsoni*; Myiophobus *fasciatus*; Mysq *Myrmeciza squamosa*; Pheu *Phaetornis eurynome*; Phgr *Phyllomyias griseocapilla*; Pima *Pionus maximilianus*; Pime *Pipraeidea melanonota*; Popl *Poecilatriccus plumbeiceps*; Pyru *Pyrrhocomma ruficeps*; Pyfr *Pyrrhura frontalis*; Sasi *Saltator similis*; Stla *Stephanoxis lalandi*; Syci *Synallaxis cinerascens*; Tacy *Tangara cyanoptera*; Tase *Tangara seledon*; Thrau *Thraupideus*; Trru *Trogon rufus*; Tuam *Turdus amaurochalinus*; Tyme *Tyrannus melancholicus*; Tyca *Tytira cayana*.....32

Figura 5: Curvas de rarefação da riqueza de espécies de aves nos três estágios de sucessão, definidos pela análise de agrupamento.....34

Figura 6: Perfis de diversidade para os três estágios definidos pela análise de agrupamento, usando a Série de Hill.....35

Figura 7: Representação dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma análise de coordenadas principais, com base nas guildas das espécies de aves e as unidades amostrais em diferentes estágios de sucessão secundária. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). Rótulos das guildas: IT insetívoro terrícola; IM insetívoro de estrato médio; IS insetívoro de sub-bosque; ID insetívoro de dossel; OT onívoro terrícola; OS onívoro de sub-bosque; OM onívoro de estrato médio; OD onívoro de dossel; FD frugívoro de dossel; NS nectarívoro de sub-bosque; NM nectarívoro de estrato médio.....36

Capítulo 2:

Figura 1: Diagrama de dispersão das unidades amostrais descritas pelas variáveis estruturais de habitat, representada pelos dois primeiros eixos da ordenação (PCA). Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). Rótulos das variáveis: a primeira letra corresponde aos estratos superior (S) e médio (M) da floresta. Variáveis estruturais da vegetação: **ni** número de indivíduos/m²; **S** número de espécies/m²; **ab** soma da área basal (cm²/m²); **abV** Variância da área basal; **ame** altura média (m); **ama** altura máxima (m); **aV** variância da altura; **moN** número de indivíduos mortos em pé/m²; **moA** área basal de indivíduos mortos em pé (cm²/m²); **zoA** abundância de espécies zoocóricas/m²; **zoS** riqueza de espécies zoocóricas/m².....59

Figura 2: Representação dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de análise de coordenadas principais (PCoA), com base nas unidades amostrais descritas pelas espécies ponderadas pelos atributos que maximizaram TDAP. Para rótulos dos atributos, veja Tabela 1. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). A correlação das espécies com os eixos 1 e 2 pode ser vista no Apêndice 1.....67

Figura 3: Modelo de regressão linear da diversidade funcional (entropia quadrática de Rao), calculada a partir dos atributos que maximizaram a expressão de TDAP, em relação à variação na estrutura do habitat (eixo 1 da PCA das variáveis estruturais da vegetação) em remanescentes florestais da Mata Atlântica. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial).....68

Lista de tabelas



Capítulo 1:

Tabela 1: Variáveis estruturais utilizadas para caracterizar o habitat (áreas) utilizadas pela assembléia de aves.....25

Capítulo 2:

Tabela 1: Atributos das espécies de aves com seus respectivos códigos.....61

Tabela 2: Padrões de organização da assembléia de aves (correlações matriciais e respectivos valores de P) em relação à variação da complexidade do habitat em remanescentes florestais da Mata Atlântica associados com divergência (TDAP) e convergência (TCAP) de atributos. Para os rótulos dos atributos, veja tabela 1.....66

Tabela 3: Coeficientes de determinação (R^2) e equações dos modelos das regressões lineares calculadas para os atributos que maximizaram a expressão de TCAP em relação ao primeiro eixo da PCA da vegetação (variável da matriz E que apresentou resultados significativos).....69

Resumo geral



Alterações na estrutura da vegetação exercem uma forte influência nas distribuições, interações e adaptações da avifauna. Este estudo avaliou se a diversidade, riqueza, composição de espécies e guildas da assembléia de aves respondem às diferenças estruturais de vegetação, assim como padrões de organização desta assembléia, com base na convergência (TCAP) e divergência (TDAP) de atributos em remanescentes da Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais. Pontos de escuta foram realizados para amostragem da avifauna em 12 unidades amostrais no período de Janeiro a Abril de 2011, caracterizados de acordo com 11 variáveis estruturais de vegetação. Atributos das espécies, como morfometria, hábito alimentar, estrato de forrageamento e do ninho foram compilados para avaliação dos padrões das assembléias. Vários parâmetros avaliados responderam às diferenças na estrutura da vegetação, com habitats mais heterogêneos abrigando maior diversidade e riqueza de aves, e algumas espécies e guildas restritas a determinados estágios de sucessão, causando diferença na composição de espécies e de guildas. Os resultados também indicaram que a assembléia de aves é estruturada por padrões simultaneamente relacionados com convergência e divergência de atributos funcionais. Ou seja, tanto fatores abióticos (filtros ambientais) quanto bióticos (limitação de similaridade) exercem efeitos distintos em assembléia de aves ao longo de um gradiente estrutural. Nas áreas com maior complexidade ambiental ocorreu uma complementaridade no uso dos recursos devido à divergência de atributos e, dessa forma, a um acréscimo na diversidade funcional.

Palavras-chaves: estrutura da vegetação, avifauna, Floresta Ombrófila Densa Submontana, regras de montagem, convergência, divergência.

Introdução



INTRODUÇÃO GERAL

Há muito tempo ecólogos descrevem a importância da estrutura do habitat na organização de comunidades faunísticas. Esta relação assume que a composição de espécies animais e suas abundâncias dependem de componentes da estrutura da vegetação, pois com uma maior heterogeneidade de habitats, maiores serão as possibilidades de nichos e de diversidade de espécies (Magurran, 1988). Portanto, alterações na estrutura da vegetação exercem uma forte influência nas distribuições, interações e adaptações dos organismos (Wiens, 1976). Em relação à avifauna, modificações no habitat podem ter vários efeitos sobre recursos utilizados por espécies de assembléias de aves especialistas, chegando a alterar os padrões de distribuição de algumas espécies que não se adaptam a essas modificações (Aleixo, 1999). Em relação à sucessão vegetal, tem-se observado que parâmetros da assembléia de aves e grupos tróficos modificam-se rapidamente em remanescentes de florestas tropicais em estágios iniciais, tendo em vista a modificação na estrutura do habitat (Loiselle e Blake, 1994).

A Mata Atlântica, devido à intensa perda florestal, hoje possui predominantemente remanescentes em pequenos fragmentos (< 50 ha) (Ribeiro et al., 2009), onde muitos estão isolados uns dos outros e são compostos por florestas secundárias em estágios sucessionais iniciais a médios (Metzger et al., 2009). Este cenário preocupante também ocorre na maioria das regiões tropicais do mundo, onde 50% das áreas são de florestas secundárias ou pequenos fragmentos perturbados (Wright, 2005). Apesar disto, estas florestas secundárias são importantes para uma variedade de grupos animais por oferecerem locais para refúgio e recursos para nidificação e forrageamento, principalmente quando próximas a florestas primárias ou secundárias em estágio avançado de sucessão (Dent e Wright, 2009). Portanto, conhecer as respostas da fauna às modificações do habitat impostas pela intervenção humana torna-se fundamental para embasar iniciativas de conservação, sobretudo em grupos que

desempenham papéis chaves na sua recuperação e/ou manutenção, tais como as aves pela sua relação com a polinização e dispersão de espécies vegetais, por exemplo (Loiselle e Black, 1994). Nesta dissertação, as aves foram selecionadas devido à estreita relação destas com o tipo de ambiente e seu estado de conservação e por serem sensíveis à modificação dos habitats (Karr e Freemark, 1983), representando bons modelos em trabalhos relacionados às alterações funcionais dos ecossistemas.

Frente aos distúrbios antrópicos, a relação entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema é um tópico em constante debate, sobre o qual ainda não há consenso. Estudar o funcionamento dos ecossistemas é ainda um grande desafio, visto que, devido à grande complexidade de interações, torna-se quase impossível abranger a biodiversidade em toda sua extensão (Vandewalle et al., 2010). Neste sentido, apesar de serem imprescindíveis, os estudos clássicos sobre diversidade e riqueza de espécies podem ser insuficientes para avaliar as interações ocorrentes nos ecossistemas, por não fazerem distinções entre as espécies e suas influências nas relações ecológicas (Mouchet et al., 2010). Especificamente no caso das aves, índices de diversidade não evidenciam quais dos atributos das espécies estão ligados às condições do ambiente em que vivem, e quais destes atributos seriam sensíveis a mudanças hipotéticas de disponibilidade de recursos no habitat (Clearly et al., 2007).

Atributos funcionais são características dos organismos, e.g., morfológicas, fisiológicas ou ecológicas, relacionadas com a aptidão destes (Vandewalle et al., 2010), e que estão direta ou indiretamente relacionados ao processo ecossistêmico em questão. Neste trabalho, optou-se por uma descrição baseada em atributos das espécies de aves, em vez de simplesmente considerar a identidade específica por si só. Assim, procurou-se selecionar atributos em nível específico que melhor evidenciam a relação das espécies com a estrutura do habitat, tais como hábitos alimentares, estratos de forrageamento, localização (nos estratos da floresta) do ninho e medidas de morfometria das aves. Apesar de alguns estudos utilizarem atributos

funcionais das aves para caracterizar a comunidade (Barbaro e Halder, 2009; Hausner et al., 2003; Clearly et al., 2007; Batalha et al., 2010), nenhum destes utilizou atributos detalhados de morfometria, como comprimento da asa, do tarso e medidas de bico. Por isso, alguns atributos morfométricos foram utilizados para verificar se os mesmos são bons indicativos de organização da assembléia de aves em escala local.

As teorias do nicho e da neutralidade podem ser entendidas como extremos opostos de um contínuo, atuando em conjunto na estruturação das comunidades (Gravel et al., 2006). A teoria neutra (Hubbell, 2001) leva em consideração a capacidade de dispersão dos indivíduos, enquanto que a teoria do nicho (Grinnel, 1917; Gause, 1934) considera a diferenciação do nicho das espécies, onde cada indivíduo se estabelecerá somente em habitats onde as condições ambientais locais forem propícias à sua sobrevivência e reprodução. As condições bióticas que permeiam a organização de comunidades podem ser definidas como “regras de montagem” (*assembly rules*), termo proposto por Diamond (1975), na busca pelo entendimento de como comunidades tão distintas são formadas a partir de um mesmo *pool* de espécies.

A partir da perspectiva do nicho, a organização das comunidades envolve duas vias paradoxais: convergência e divergência de atributos das espécies (Pillar et al., 2009). O padrão de organização a partir da convergência de atributos (*trait-convergence assembly pattern* – TCAP) está relacionada à capacidade das espécies que colonizam determinado ambiente em transpor os filtros ambientais presentes. Isto é, as espécies tendem a apresentar similaridade na expressão de determinados atributos (Keddy, 1992; Weiher et al., 1998; Pillar e Duarte, 2010). Por outro lado, a similaridade ecológica limita a coexistência das espécies, considerando principalmente o *pool* local, onde espécies buscam reduzir as interações negativas como a competição. Essa limitação de similaridade leva a padrões de organização pela divergência de atributos (*trait-divergence assembly pattern*-TDAP) entre espécies

(MacArthur e Levins, 1967; Pillar e Duarte, 2010). Visto que TDAP e TCAP são relacionados a gradientes ecológicos, os mesmos podem revelar padrões de organização de comunidades, sendo úteis para predizer sua estrutura (Weiher e Keddy, 1995) e suas funções ecossistêmicas (Diaz et al., 2007).

Alguns estudos registraram influência significativa da mudança estrutural do hábitat na diversidade funcional de espécies animais (revisado por Vandewalle et al., 2010). A diversidade funcional pode ser definida como a multiplicidade funcional dentro das comunidades (Tesfaye et al., 2003) ou como o número, tipo e distribuição das funções desenvolvidas pelos organismos dentro de um ecossistema (Díaz e Cabido, 2001). Como é um índice que leva em consideração as diferenças funcionais entre as espécies de uma comunidade, a diversidade funcional pode ser utilizada para verificar em qual extremo do gradiente ocorre a divergência. Neste sentido, pode-se inferir que uma maior complexidade estrutural da vegetação ampliaria o leque de relações ecológicas no ecossistema, resultando em índices de diversidade funcional mais elevados.

Diante desses pressupostos, este trabalho busca respostas acerca das relações entre a estrutura do habitat em manchas florestais da Mata Atlântica e a assembléia de aves, dentre as quais:

A diversidade, riqueza, composição de espécies e de guildas da assembléia de aves responde às diferenças estruturais da vegetação existentes entre remanescentes florestais em diferentes estágios sucessionais? A assembléia de aves em escala local, considerando características estruturais do habitat determinadas pela vegetação florestal, é estruturada por padrões de organização de assembléia simultaneamente relacionados com convergência e divergência de atributos funcionais? Caso sejam evidenciados padrões de divergência, qual extremo do gradiente estrutural irá apresentar maior diversidade funcional?

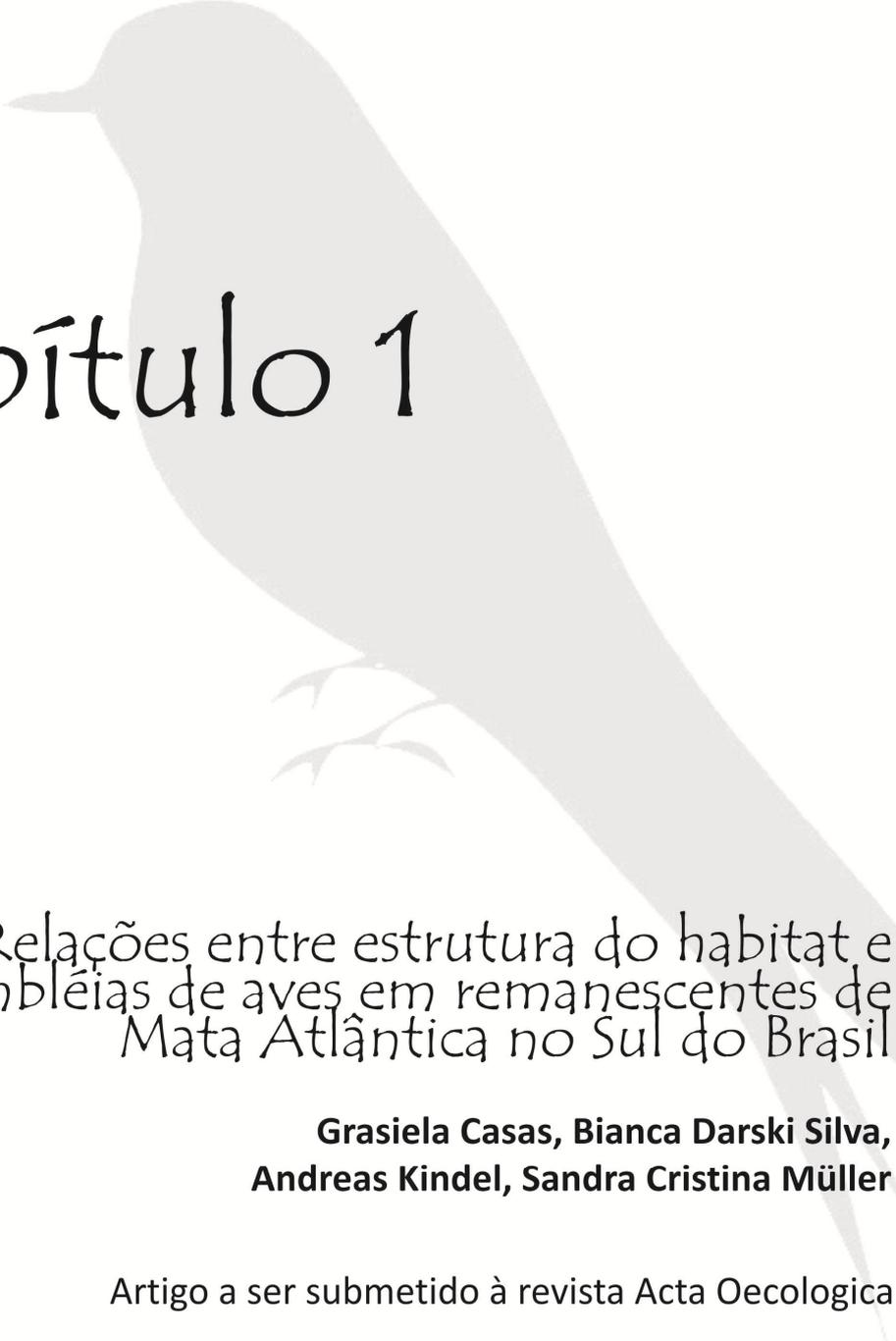
Com o intuito de responder a estes questionamentos, este trabalho foi embasado em amostragens da avifauna em remanescentes florestais no município de Maquiné, nordeste do Rio Grande do Sul. A área de estudo foi escolhida devido à sua paisagem, caracterizada por um mosaico de florestas secundárias em distintos estágios sucessionais, o que propiciou o estudo em escala local dos padrões de assembléias de aves. Como poucos estudos foram realizados na Mata Atlântica, optou-se em verificar a influência da estrutura do habitat na assembléia de aves em áreas localizadas na porção correspondente à Floresta Ombrófila Densa Submontana. Além disto, outros estudos estão sendo realizados nas mesmas áreas, como Machado (em preparação) e Zanini (2011), os quais forneceram os dados acerca da estrutura de hábitat.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleixo, A., 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor* 101: 527-548.
- Barbaro, L., van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32, 321–333.
- Batalha, M. A., Cianciaruso, M. V., Motta-Junior, J. C., 2010. Consequences of Simulated Loss of Open Cerrado Areas to Bird Functional Diversity. *Natureza & Conservação* 8, 34-40.
- Clearly, D.F.R., Boyle, T.J.B., Setyawaty, T., Anggraeni, C.D., Loon, E.E.V., Menken, S.B. J., 2007. Bird species and traits associated withlogged and unlogged forest in Borneo. *Ecological Applications* 17,1184-1197.
- Dent, D. H., Wright, S.J., 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. *Biol. Conserv.* 142, 2833–2843.
- Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds) *Ecology and evolution of communities*, pp. 343-444. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 646–655.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quertier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 20684-20689.
- Gause, I., 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, MD.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9, 399-409.
- Grinnell J., 1917. The niche-relationship of the California thrasher. *Auk* 34,427–33.
- Hausner, V.H., Yoccoz, N.G., Ims, R.A., 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in Northern Coastal birch forests. *Ecological Applications* 13(4), 999-1012.
- Hubbell, S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Karr, J. R., Freemark, K.E., 1983. Habitat Selection and Environmental Gradients: Dynamics in the "Stable" Tropics. *Ecology* 64, 1481-1494.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.

- Loiselle, B.A., Blake, J.G., 1994. Annual variation in birds and plants on a tropical second-growth woodland. *The Condor* 96, 368-380.
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101, 377-385.
- Machado, R.E. Modelo conceitual e numérico aplicado à restauração de Florestas Tropicais. Início: 2009. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton University, 179p.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, A.M.G., Pardini, R., 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biol. Conserv.* 142, 1166–1177.
- Mouchet, M. A., Villéger, S.V., Mason, N. W. H., Mouillot, D., 2010. Functional Diversity Measures: an Overview of their Redundancy and their Ability to Discriminate Community Assembly Rules. *Functional Ecology* 24, 867-876.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13(5), 587-596.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., Sosinski, E.E., Joner, F., 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20, 334-348.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141-1153.
- Tesfaye, M., Dufault, N.S., Dornbusch, M.R, Allan, D.L., Vance, C.P. & Samac, D.A., 2003. Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 1103-1113.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Nimiela, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19 (10), 2921-2947.
- Weiher, E., Paul Clarke, G.D., Keddy, P.A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81, 309-322.
- Weiher, W., Keddy, P.A., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74(1), 159-164.

- Wiens, J.A., 1976. Populations responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7, 81-120.
- Wright, S. J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol. Evol.* 20, 553–560.
- Zanini, K. J., 2011. Dinâmica de regeneração na Mata Atlântica: análise funcional da composição de espécies vegetais em diferentes estágios sucessionais. Dissertação (Mestrado em Ecologia) -Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 79p..



Capítulo 1

Relações entre estrutura do habitat e
assembléias de aves em remanescentes de
Mata Atlântica no Sul do Brasil

**Grasiela Casas, Bianca Darski Silva,
Andreas Kindel, Sandra Cristina Müller**

Artigo a ser submetido à revista Acta Oecologica

Relações entre estrutura de habitat e assembléias de aves em remanescentes da mata atlântica no sul do Brasil

Grasiela Casas^{a,*}, Bianca Darski Silva^a, Andreas Kindel^a, Sandra Cristina Müller^a

^a Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em Ecologia, Avenida Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

*Autora correspondente: biograntera@yahoo.com.br; Av. Bento Gonçalves, 9500, 43422 – Campus do Vale, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. Tel: +55 51 33086776/ Fax: +55 51 33087626.

Abstract: Bird diversity is related to habitat structure, and changes in vegetation structure influence interactions and adaptations of the avifauna. This study evaluated whether or not diversity, richness and composition of species and guilds of bird assemblages respond to vegetation structural differences between Brazilian Atlantic Forest remnants in different successional stages. Sampling of bird species was carried out through listening points counts at 12 sampling units in different successional ages, which were later grouped, according to 11 vegetation structure variables, in three structural/successional stages: initial, intermediate and advanced. Bird diversity and richness were higher in the advanced stage, but did not differ significantly between initial and intermediate stages. Bird and guild composition differed among the stages, except between the intermediate and advanced stages, which had similar composition of species and guild and diversity. The parameters we evaluated responded to differences in vegetation structure: more heterogeneous habitats encompassed higher bird richness and diversity. Some species and guilds were restricted to certain successional stages, and species that are more sensitive to habitat modification were associated with advanced stages. Based on our results, we infer that the time necessary for species composition post-disturbance recovery is apparently higher than for richness and diversity. These three parameters were similar between intermediate and advanced areas, emphasizing the importance of areas in intermediate successional stages for conservation efforts, chiefly when they are located near areas in advanced stages and conservation units.

Keywords: avifauna, vegetation structure, habitat modification, secondary forests, Brazilian Atlantic Rainforest.

Resumo: A diversidade de aves está relacionada com a estrutura do habitat, e alterações na estrutura da vegetação influenciam interações e adaptações da avifauna. Este estudo avaliou se a diversidade, riqueza e composição de espécies e guildas da assembléia de aves respondem às diferenças estruturais de vegetação em remanescentes da Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais. Pontos de escuta foram realizados para amostragem da avifauna em 12 unidades amostrais em diferentes idades sucessionais posteriormente agrupadas de acordo com 11 variáveis estruturais da vegetação, em três estágios estruturais/sucessionais: inicial, médio e avançado. Diversidade e riqueza de aves foram maiores no estágio avançado, mas não diferiram entre os estágios inicial e médio. A composição de aves e guildas diferiu entre os estágios, com exceção dos estágios médio e avançado, semelhantes na composição de espécies e guildas e na diversidade. Os parâmetros avaliados responderam às diferenças na estrutura da vegetação, com habitats mais heterogêneos abrigando maior diversidade e riqueza de aves. Algumas espécies e guildas foram restritas a determinados estágios de sucessão, com espécies mais sensíveis à modificação do habitat associadas a estágios avançados. Com base nos resultados, pode-se inferir que o tempo necessário para a recuperação pós-distúrbio da composição é aparentemente maior do que o da riqueza e da diversidade. Estes três parâmetros foram similares entre as áreas em estágio médio e avançado, enfatizando a importância que áreas em estágio intermediário de sucessão também têm para fins de conservação, principalmente quando próximas de áreas avançadas e de unidades de conservação.

Palavras-chave: avifauna, estrutura da vegetação, modificação do habitat, florestas secundárias, Mata Atlântica.

1. Introdução

Há muito tempo ecólogos descrevem a importância da estrutura do habitat na organização de comunidades faunísticas. Esta relação assume que a composição de espécies animais e suas abundâncias dependem de componentes da estrutura da vegetação, pois com uma maior heterogeneidade de habitats, maiores serão as possibilidades de nichos e de diversidade de espécies (Magurran, 1988). No entanto, a resposta da diversidade de espécies à heterogeneidade de habitats pode variar dependendo do grupo de espécies estudado e das variáveis estruturais selecionadas (Atauri e Lucio, 2001).

A diversidade de aves está relacionada com a estrutura de habitat (MacArthur e MacArthur, 1961; Blondel, 1976; James e Wamer, 1982), fazendo com que sua abundância e composição de espécies variem em resposta a diferentes graus de modificação da estrutura da vegetação (Karr e Freemark, 1983) e de estágios sucessionais (Johns, 1991), tanto em escalas geográficas grandes quanto pequenas (Blake, 2007). Alterações na estrutura da vegetação exercem uma forte influência nas distribuições, interações e adaptações dos organismos (Wiens, 1976). Além disso, podem ter vários efeitos sobre recursos utilizados por espécies de comunidades de aves especialistas, chegando a alterar os padrões de distribuição de algumas espécies que não se adaptam a essas modificações (Aleixo, 1999). Em relação à sucessão vegetal, tem-se observado que parâmetros da assembléia de aves e grupos tróficos modificam-se rapidamente em remanescentes de florestas tropicais em estágios iniciais, tendo em vista a modificação na estrutura do habitat (Loiselle e Blake, 1994).

As florestas tropicais, apesar da grande diversidade biológica, encontram-se entre os ecossistemas mais ameaçados do mundo, sendo o desflorestamento uma das principais causas da perda de área total das florestas tropicais naturais (FAO, 2005). Atualmente, uma grande extensão de florestas secundárias é encontrada em regiões Neotropicais, advindas do abandono de áreas agrícolas (Finegan, 1996; Vieira et al., 2003; Alves e Metzger, 2006).

Portanto, conhecer as respostas da fauna às modificações do habitat impostas pela intervenção humana torna-se fundamental para embasar iniciativas de conservação, sobretudo em grupos que desempenham papéis chaves na sua recuperação e/ou manutenção, tais como as aves pela sua relação com a polinização e dispersão de espécies vegetais, por exemplo (Loiselle e Blake, 1994).

Apesar de muitas espécies necessitarem de florestas primárias e grandes fragmentos para sobreviver (Barlow et al., 2007), as florestas secundárias são importantes para uma variedade de grupos animais por oferecerem locais para refúgio e recursos para nidificação e forrageamento, principalmente quando próximas a florestas primárias ou secundárias em estágio avançado de sucessão (Dent e Wright, 2009). Com relação a avifauna, florestas secundárias podem exercer um papel relevante, por serem capazes de recuperar rapidamente a riqueza de espécies de aves (Dunn, 2004). Assim, quando se compara estágios iniciais, médios e avançados de regeneração florestal, espera-se encontrar semelhança na riqueza e abundância de espécies de aves entre estágios (Borges, 2007), mas não na composição, que muda consideravelmente ao longo de um gradiente sucessional, apresentando muitas espécies restritas a estágios iniciais e outras a estágios avançados (Remsen e Parker, 1983; Terborgh et al., 1990). Tais diferenças podem ser observadas pelas guildas de forrageamento de aves, por exemplo, uma vez que estas respondem à variação da complexidade do habitat em função do local de forrageio, dieta e tamanho corporal (Thiollay, 1999). Desta forma, guildas podem servir como indicadores de espécies sensíveis à modificação do habitat (e.g. insetívoros terrestres, grandes frugívoros de dossel e insetívoros seguidores de correição; Johns et al., 1991), além de servirem como indicadores do estado de conservação de remanescentes florestais, pois algumas ocorrem somente em áreas mais avançadas de regeneração.

Apesar de estudos em diferentes continentes e latitudes verificarem a relação da estrutura do habitat com a assembléia de aves e suas guildas (Tews et al., 2004; Willson,

1974; Raman et al., 1998; Blake e Loiselle, 1991), ou o efeito de distúrbios do habitat e da sucessão vegetal em relação à avifauna (Jonhs, 1991; Dunn, 2004; Borges, 2007; Gray et al., 2007), poucos estudos foram realizados na Mata Atlântica (Aleixo, 1999). A Mata Atlântica, apesar de ter sido umas das maiores florestas tropicais da América, com cerca de 150 milhões de hectares, hoje está restrita a remanescentes em pequenos fragmentos (Ribeiro et al., 2009). Porém, mesmo inserida numa paisagem fragmentada, com remanescentes em diferentes estágios sucessionais em uma matriz predominantemente agrícola, a Mata Atlântica ainda abriga uma parte considerável de sua diversidade original (Metzger et al., 2009), sendo mundialmente reconhecida como área prioritária para a conservação (Myers et al., 2000).

Assim, este trabalho tem como objetivos verificar como a assembléia de aves presente em florestas de Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais difere quanto à diversidade, riqueza, composição de espécies e de guildas em resposta às diferenças estruturais da vegetação existentes entre esses estágios.

Com base nos resultados obtidos em outras formações florestais, três hipóteses são levantadas acerca da influência que a heterogeneidade do habitat exerce sobre assembléias de aves em remanescentes da Mata Atlântica *stricto sensu*: (1) áreas em estágio avançado de regeneração florestal, com habitats mais heterogêneos, abrigam maior diversidade de aves; (2) a composição de espécies da assembléia de aves difere entre estágios sucessionais em decorrência da distribuição de espécies generalistas e especialistas e (3) a composição das guildas de aves difere entre os estágios sucessionais em função da complexidade de habitats e conseqüente aos diferentes locais de forrageio e recursos alimentares nestes estágios.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

A área de estudo está localizada no município de Maquiné (29°35'S50°16'W), na bacia hidrográfica do rio Maquiné, nordeste do Rio Grande do Sul. A bacia corresponde ao limite sul de distribuição da Mata Atlântica *stricto sensu* (Floresta Ombrófila Densa) no Brasil e, dada a transição entre a planície costeira e as encostas da Serra Geral, cujas altitudes máximas atingem 900 m (Gerhardt et al., 2000), compreende áreas de Floresta Ombrófila Densa Submontana e Montana.

O clima é subtropical úmido, tipo Cfa segundo a classificação de Köppen (Moreno, 1961), com temperatura média anual de aproximadamente 18°C. Não há um período característico de seca, os índices pluviométricos anuais são elevados (1400-1800 mm) e há alta frequência de dias chuvosos em todos os meses (Hasenack e Ferraro, 1989; Nimer, 1990).

As áreas específicas de estudo se localizam na porção correspondente à Floresta Ombrófila Densa Submontana, compreendendo os vales do Rio da Encantada, inserido em uma unidade de conservação (Reserva Biológica da Serra Geral), do Rio Ligeiro e do Rio Forqueta (Figura 1), estes dois últimos localizados nas proximidades desta unidade de conservação. As parcelas localizadas no vale Encantada localizam-se entre 315 e 374 m de altitude, no Rio Ligeiro entre 127 e 281 e Rio Forqueta 355 e 455 m (dados obtidos de GPS Garmin 76CSX). Os vales distam aproximadamente 5 km entre si. A paisagem é composta por um mosaico de florestas secundárias em distintos estágios sucessionais, com amplas áreas ocupadas por vegetação em estágios de regeneração intermediários e avançados, advindos do abandono de áreas agrícolas. Isto é consequência do deslocamento de grande parte das atividades agrícolas realizadas até as décadas de 60 e 70 nas áreas de encosta para as terras mais planas, que hoje sofrem a maior pressão antrópica (Gerhardt et al., 2000). Cerca de 70%

da cobertura vegetal original da bacia hidrográfica do Rio Maquiné já foi removida pela agricultura (Becker et al., 2004), sendo que boa parte desta proporção se encontra hoje em regeneração.



Figura 1: Localização do município de Maquiné indicando (círculos) de cima para baixo Vale do Rio Forqueta (F), do Rio Ligeiro (L) e Vale do Rio da Encantada (E). Mapa Castro et al 2007.

2.2 Delineamento Amostral e Coleta de Dados

Foram realizadas amostragens estratificadas sendo que para cada vale foram selecionadas três áreas, cada uma sendo caracterizada por um tempo distinto de sucessão florestal. Para seleção das áreas foram realizadas entrevistas cruzadas com os moradores antigos da região, obtendo informações sobre o histórico de uso e o tempo de abandono, e saídas de campo para uma avaliação fisionômica (meramente visual) das mesmas. As áreas foram então selecionadas de acordo com o tempo de abandono, supostamente refletindo

diferentes estágios sucessionais: inicial (6 a 10 anos), médio (15 a 22 anos) e avançado (acima de 40 anos).

Nas áreas dos estágios inicial e médio, foi determinado um ponto de escuta para cada vale amostrado: EI, FI, LI, representando o estágio inicial dos vales da Encantada, Forqueta e Ligeiro, respectivamente, e EM, FM, LM, representando o estágio médio nos mesmos vales. Tendo em vista o maior tempo de abandono e aparentemente maior complexidade estrutural, optou-se por ampliar a amostragem nas áreas de estágio avançado, onde foram realizados dois pontos de escuta em cada vale (EA1, EA2, FA1, FA2, LA1, LA2), totalizando 12 unidades amostrais.

Embora as áreas tenham sido selecionadas conforme o tempo de sucessão vegetal pós-abandono de uso, cada uma apresenta peculiaridades locais que fazem com que sejam observadas diferenças estruturais entre parcelas de idades próximas. Portanto, optou-se por caracterizar cada área de acordo com variáveis estruturais da vegetação, e não simplesmente pelo tempo de sucessão (ver em análise dos dados).

Os dados da vegetação arbórea utilizados para a caracterização da complexidade estrutural do habitat foram fornecidos por outro trabalho desenvolvido nas mesmas áreas de estudo (Zanini, 2011), dentro do projeto de parcelas permanentes da Mata Atlântica da região nordeste do RS (PLDSisPP-RS; Mello et al., 2008). Como variáveis estruturais de habitat, foram considerados os dados do estrato superior da floresta (indivíduos lenhosos com mais de 10 cm de DAP - diâmetro a altura do peito, 1,30 cm do solo) e do estrato médio (indivíduos lenhosos com DAP entre 1 e 10 cm). Para cada estrato foram utilizadas onze variáveis estruturais (Tabela 1).

Tabela 1: Variáveis estruturais utilizadas para caracterizar o habitat (áreas) utilizadas pela assembléia de aves.

Variáveis estruturais	Rótulos	
	<i>Estrato superior</i>	<i>Estrato médio (sub-bosque)</i>
Número indivíduos/m ²	Sni	Mni
Número espécies/m ²	SS	MS
Soma da área basal (cm ² /m ²)	Sab	Mab
Variância da área basal	SabV	MabV
Altura média (m)	Same	Mame
Altura máxima (m)	Sama	Mama
Variância da altura	SaV	MaV
Número de indivíduos mortos em pé/m ²	SmoN	MmoA
Área basal de indivíduos mortos em pé (cm ² /m ²)	SmoA	MmoN
Abundância de espécies zoocóricas/m ²	SzoA	MzoA
Riqueza de espécies zoocóricas/m ²	SzoS	MzoS

O registro quantitativo da avifauna foi realizado pelo método áudio-visual em pontos de escuta com raio fixo de 20 m (Bibby et al., 1993), onde todos os indivíduos vistos e/ou ouvidos foram contabilizados, exceto aqueles que apenas sobrevoaram a área. A distância mínima entre os pontos foi de 150 m, com exceção do estágio avançado do vale do Rio da Encantada, onde a distância mínima foi de 100 m em função de limitações físicas (rios e paredão rochoso). As amostragens iniciavam 15 minutos depois de amanhecer e se estendiam por até 3 horas. A permanência em cada ponto de escuta foi de 10 minutos, sendo que cada vale era amostrado num dia e a seqüência dos estágios dentro do mesmo vale foi alternada, de modo que cada área fosse amostrada em todos os horários devido às mudanças nas atividades das aves no decorrer do período matutino. Apesar da época favorável para a amostragem da avifauna ser a temporada reprodutiva, entre os meses de setembro e janeiro (Sick, 1997), as amostragens do presente trabalho foram realizadas somente entre os meses de janeiro e abril, devido às condições climáticas do período associadas às limitações físicas da região. Em cada área foram realizadas oito amostragens no período de janeiro a abril de 2010, totalizando 960

horas. A abundância das espécies de aves foi estimada utilizando a maior contagem de indivíduos obtida nas oito amostragens.

A distância entre os pontos de escuta indicada para evitar contagens duplas de indivíduos é de 200 m (Bibby et al., 1993; Ralph et al., 1993). Assim, para verificar se a distância utilizada foi suficiente para garantir uma independência estatística entre as detecções nas áreas investigadas, foi avaliada a correlação espacial entre as unidades amostrais através da análise de correlação de Mantel (Mantel, 1967). O teste de Mantel indicou que as áreas amostradas podem ser consideradas estatisticamente independentes, ou seja, não há auto-correlação espacial significativa ($P= 0,14$) considerando a composição da avifauna descrita pela abundância.

As aves apresentam uma zonação altitudinal, ou seja, algumas espécies são restritas a uma determinada altitude e/ou substituídas por outras ecologicamente similares. Para verificar se a diferença na altitude entre os vales influenciou a composição da avifauna, uma análise de variância multivariada (MANOVA) foi realizada utilizando como grupos os vales. A Manova não indicou diferença na composição da avifauna entre os três vales ($P=0.3$), não ocorrendo uma zonação altitudinal na assembléia de aves na faixa de altitude entre 127 e 455 metros.

As espécies de aves registradas nos pontos de escuta foram classificadas em guildas com base na preferência alimentar e estrato de forrageamento. Os hábitos alimentares seguiram Willis (1979), Motta Junior (1990), Sick (1997), Aleixo (1999) e Anjos (2001). Os estratos de forrageamento das aves seguiram Stotz et al. (1996), Sick (1997), Aleixo (1999) e Willis (1979). A nomenclatura científica das espécies de aves está de acordo com o estabelecido pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO, 2010).

2.3 Análise dos dados

Primeiramente foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) para visualizar a distribuição das unidades amostrais em relação às variáveis estruturais do habitat, num diagrama de dispersão dos dois primeiros eixos de ordenação (Podani, 2000). Através das informações compreendidas nestes dois eixos, foi possível verificar boa parte da variação na complexidade estrutural do habitat nas distintas áreas que se encontram em diferentes estágios de sucessão vegetal. Em seguida, considerando as peculiaridades locais de cada área que resultam em aparentes diferenças estruturais entre parcelas de idades semelhantes, fez-se uma análise de agrupamento (Legendre e Legendre, 1998) para reclassificar as unidades amostrais de acordo com suas semelhanças estruturais do habitat. Os grupos resultantes desta análise foram utilizados nas análises subsequentes de riqueza e diversidade, e nas análises de variância multivariada (MANOVAs) de composição de espécies e guildas. A nomenclatura das unidades amostrais utilizada na amostragem pela idade sucessional foi mantida na classificação pós-análise.

Para verificar como a avifauna (nível específico) responde a diferentes parâmetros estruturais do habitat nas áreas em diferentes estágios sucessionais, foi realizada uma análise de correspondência canônica (CCA) (Braak, 1986). A CCA é uma análise exploratória que demonstra os principais eixos que explicam simultaneamente a máxima variação entre duas matrizes, relacionando as espécies com as variáveis ambientais. As variáveis ambientais (neste estudo, as variáveis estruturais do habitat) foram selecionadas através do método “Stepwise”, que seleciona as que melhor explicam a variação, seguido do método de permutação Monte Carlo (utilizando 9999 permutações aleatórias) com tais variáveis selecionadas, para verificar a significância da CCA.

Para possibilitar a comparação da riqueza de espécies entre os grupos formados pela análise de agrupamento, foi realizada uma análise de rarefação baseada no número de

indivíduos amostrados (Gotelli e Cowell, 2001), para evitar o efeito das diferenças de esforço amostral.

A comparação entre a diversidade dos grupos foi realizada através de um perfil de diversidade conhecido como série de Hill. Desta forma é possível comparar tanto a riqueza quanto a equidade de cada conjunto de áreas (grupos do cluster), não sendo necessária a escolha arbitrária de um índice de diversidade. Os diferentes valores de entropia de Hill obtidos equivalem a diferentes índices de diversidade (de acordo com a variação na ordem do parâmetro a), sendo, por exemplo, $a=0$ equivalente à riqueza, $a=1$ equivalente ao índice de Shannon e $a=2$ equivalente ao índice de Simpson (Melo, 2008). A medida que aumenta o valor de a , mais peso é dado às espécies dominantes em detrimento às raras. A série de Rényi (1961), uma das primeiras generalizações de perfil de diversidade, também poderia ser utilizada, visto que estes diferem entre si apenas na parametrização dos dados.

A comparação da composição de espécies e das guildas de aves entre os grupos gerados pela análise de agrupamento foi realizada através de análise de variância multivariada com aleatorização (MANOVA). Para tanto foram geradas duas matrizes: a de composição das aves e outra baseada na composição das guildas, ambas descritas por suas abundâncias nas 12 unidades amostrais. Para a análise de ambas as matrizes, utilizou-se a distância de corda (equivalente à distância euclidiada com os dados normalizados dentro das unidades amostrais) como medida de similaridade entre unidades amostrais, utilizando os grupos gerados na análise de agrupamento como fator para verificar a variância. As MANOVAs foram baseadas em 1000 permutações, conforme o método proposto por Pillar e Orlóci (1996). A representação gráfica do padrão das guildas das espécies de aves ao longo das unidades amostrais foi realizada através de uma análise de coordenadas principais (PCoA), com a mesma matriz das guildas utilizada para a MANOVA. A significância dos grupos da

análise de agrupamento e dos eixos nas ordenações foi testada pelo método de *bootstrap* (Pillar, 1999a,b).

As mesmas análises utilizadas para analisar os padrões de composição, riqueza, diversidade e guildas foram também realizadas utilizando-se apenas as espécies de aves mais frequentes (frequência mínima de ocorrência igual a três). O objetivo foi verificar possíveis modificações nos padrões observados retirando as espécies raras da amostragem, tendo em vista que no período de janeiro a abril as aves estão menos ativas (fora do período reprodutivo) e algumas espécies iniciam sua migração do sul para o norte do Brasil.

A PCA, MANOVA, análise de agrupamento e a PCoA foram realizadas no programa Multiv versão 2.63b (Pillar, 2009). O cálculo da rarefação foi realizado no *software* PAST 1.84 (Hammer et al., 2008) e a CCA e Série de Hill no *software* R (Team, 2010). A probabilidade limiar considerada para todos os testes foi de $\alpha = 0,05$.

3. Resultados

3.1 Complexidade estrutural do habitat

A PCA para variáveis de estrutura do habitat revelou, com 62% de explicação nos dois primeiros eixos e um padrão significativo pelo método *bootstrap*, uma variação na complexidade estrutural do ambiente, distinguindo áreas em estágio mais inicial de áreas em estágio avançado de sucessão (Figura 2). As unidades amostrais à esquerda do diagrama de dispersão representam as áreas com maior complexidade estrutural do habitat: estratos superior e médio com indivíduos mais altos, maior área basal, maiores variâncias entre as alturas e entre as áreas basais, e ainda no estrato superior, maior riqueza e abundância de árvores (tanto geral, quanto de espécies zoocóricas), maior quantidade de indivíduos mortos

em pé e com maior porte (Figura 2). Por outro lado, as unidades amostrais à direita do diagrama de dispersão apresentam valores menores de todas estas variáveis, além de maiores valores de abundância e riqueza de espécies arbóreas de sub-bosque, maior riqueza de espécies zoocóricas, maior abundância e área basal de indivíduos mortos em pé deste estrato (Figura 2).

No entanto, o segundo eixo da ordenação demonstra sutis variações de habitat entre as unidades amostrais com maior complexidade estrutural: as áreas LM e LA2 apresentam indivíduos de sub-bosque mais altos (maiores valores de altura máxima e sua variância) e há maior abundância de espécies zoocóricas também para o estrato médio. Nas áreas FA1, FA2 e LA1 encontram-se as árvores de maior porte (maior área basal e sua variância), tanto para o estrato superior quanto no estrato médio (Figura 2). Assim, as unidades amostrais concentradas no quadrante inferior esquerdo do diagrama de dispersão (Figura 2) apresentam maior heterogeneidade entre as variáveis estruturais, podendo ser um indicativo de áreas em estágio mais avançado de sucessão.

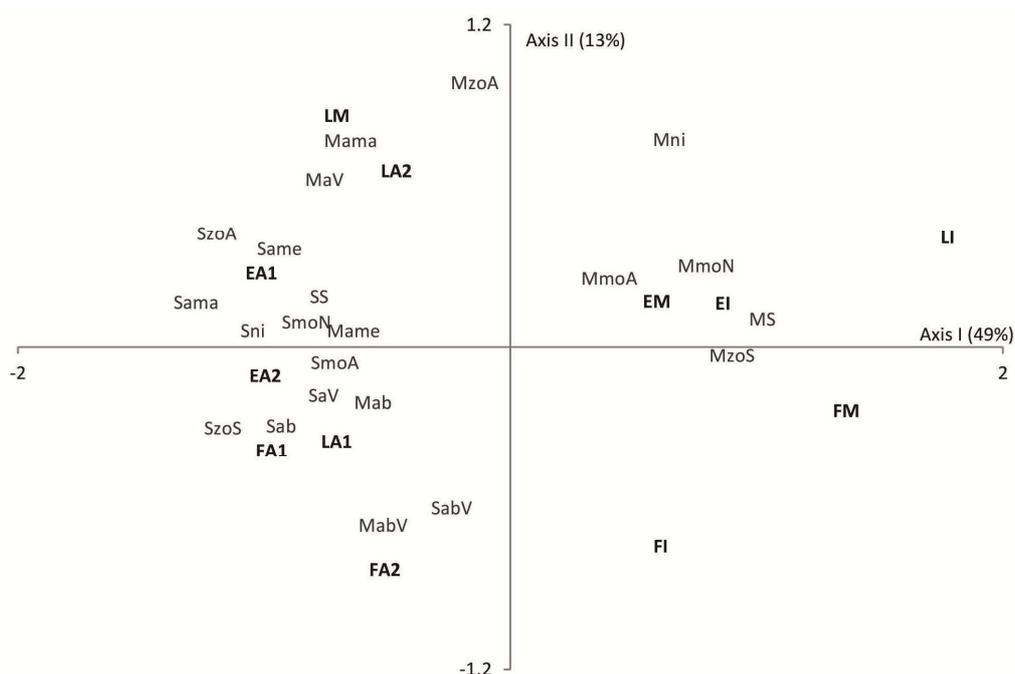


Figura 2: Diagrama de dispersão das unidades amostrais descritas pelas variáveis estruturais de habitat, representada pelos dois primeiros eixos da ordenação (PCA). Para identificação dos rótulos das variáveis estruturais, veja Tabela 1. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial).

A análise de agrupamento revelou três grupos nítidos e significativos (denominados estágios), classificados de acordo com as variáveis estruturais do habitat (Figura 3). Essa classificação difere um pouco daquela definida apenas pela idade das manchas, uma vez que o estágio 1 reúne duas áreas em estágio médio de regeneração com as iniciais e o estágio 2 contempla as áreas ditas avançadas do vale da Encantada, a área média do Ligeiro e uma das avançadas do Ligeiro. Segundo informações, as áreas avançadas da Encantada tem uma idade de abandono menor que as dos outros dois vales (K. J. Zanini, com. pessoal). Assim, os grupos revelados pela análise de agrupamentos estão efetivamente caracterizando peculiaridades estruturais da vegetação das áreas.

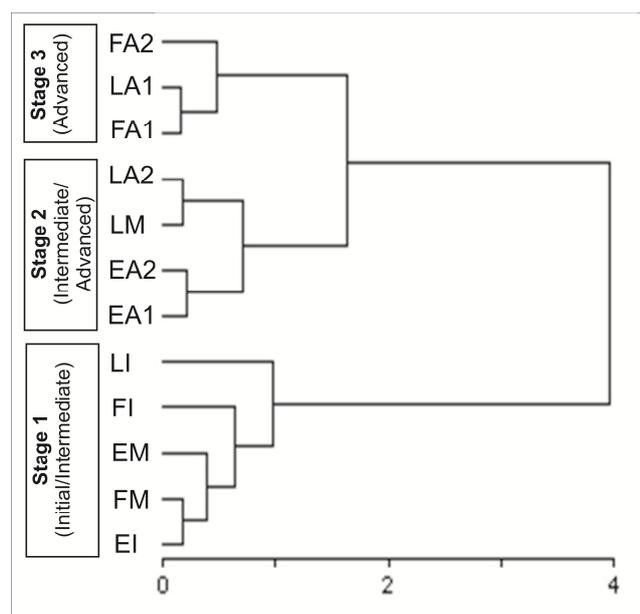


Figura 3: Dendrograma das unidades amostrais classificadas pelas variáveis estruturais do habitat através da análise de agrupamento. Os três grupos nítidos determinados pela análise

de *bootstrap* estão denominados como Estágio 1, 2 e 3. Os rótulos das unidades amostrais permaneceram de acordo com a amostragem pela idade sucessional. Ver em métodos.

Na análise de correspondência canônica (CCA), o método “Stepwise” selecionou seis variáveis que melhor explicaram a relação entre a assembléia de aves e a estrutura do habitat: altura média e as variâncias entre a altura e a área basal do estrato médio, área basal do estrato superior e dos indivíduos mortos em pé, e riqueza de espécies zoocórias deste estrato. A CCA demonstrou uma relação significativa ($P= 0.02$) entre a composição das espécies de aves e as seis variáveis ambientais selecionadas. Pelo diagrama (Figura 4), observa-se a segregação entre espécies mais restritas às áreas que apresentam maior complexidade estrutural, situadas mais a direita do diagrama (e.g. *Euphonia chalybea*, *Habia rubica*, *Mionectis rufiventris*, *Crypturelus obsoletus* e *Tytira cayana*) e espécies mais associadas às áreas em estágio mais inicial de sucessão (e.g. *Pyrrhocomma ruficeps*, *Cyclarhis gujanensis*, *Myiarchus swainsoni* e *Synallaxis cinerascens*).

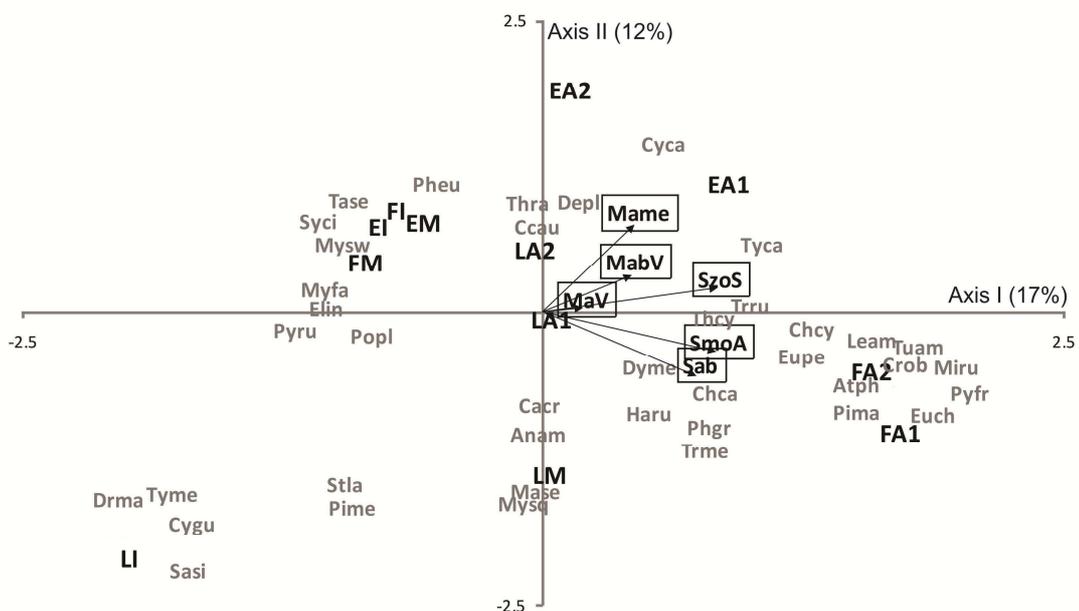


Figura 4: Diagrama de ordenação referente à análise de correspondência canônica (CCA) relacionando a avifauna com as variáveis estruturais de habitat nas unidades amostrais. As espécies apresentadas no diagrama são as mais correlacionadas com os dois primeiros eixos. Para identificação dos rótulos das variáveis ambientais, veja Tabela 1. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). Rótulo das espécies de avifauna: Anam *Anabacerthia amaurotis*, Atph *Attila phoenicurus*, Cacr *Cacicus crysopterus*, Chca *Chamaeza campanisona*, Ccau *Chiroxiphia caudata*, Chcy *Chlorophonia cyanea*, Crob *Crypturellus obsoletus*, Cyca *Cyanocorax caeruleus*, Cygu *Cyclarhis ujanensis*, Depl *Dendrocolaptes platirostris*, Drma *Drymophila malura*, Dyme *Dysithamnus mentalis*, Elin *Eleoscytalopus indigoticus*, Euch *Euphonia chalybea*, Eupe *Euphonia pectoralis*, Haru *Habia rubica*, Lame *Lanio melanops*, Leam *Leptopogon amaurocephalus*, Mase *Mackenziaena severa*, Miru *Mionectes rufiventris*, Mysw *Myiarchus swainsoni*, Myioph *Myiophobus fasciatus*, Mysq *Myrmeciza squamosa*, Pheu *Phaetornis eurynome*, Phgr *Phyllomyias griseocapilla*, Pima *Pionus maximilianus*, Pime *Pipraeidea melanonota*, Popl *Poecilatriccus plumbeiceps*, Pyru *Pyrrhocomma ruficeps*, Pyfr *Pyrrhura frontalis*, Sasi *Saltator similis*, Stla *Stephanoxis lalandi*, Syci *Synallaxis cinerascens*, Tacy *Tangara cyanoptera*, Tase *Tangara seledon*, Thrau *Thraupideo*, Trru *Trogon rufus*, Tuam *Turdus amaurochalinus*, Tyme *Tyrannus melancholicus*, Tyca *Tytira cayana*.

3.1 Riqueza, Diversidade e Composição da Avifauna

Através do método ponto de escuta, foram registradas 86 espécies de aves (duas não identificadas) distribuídas em 26 famílias, sendo Thraupidae (10 espécies) e Tyrannidae (09 espécies) as famílias mais representativas em número de espécies (Apêndice A).

Considerando os grupos de unidades amostrais revelados pela análise de agrupamento, a rarefação demonstrou que o estágio 3 abriga a maior riqueza de espécies (apesar de apresentar um número menor de indivíduos) em comparação aos estágios 1 e 2 (Figura 5). Apesar do estágio 2 ser aparentemente mais rico que o estágio 1, os intervalos de confiança das duas curvas estão sobrepostos, indicando que a riqueza não difere entre as áreas.

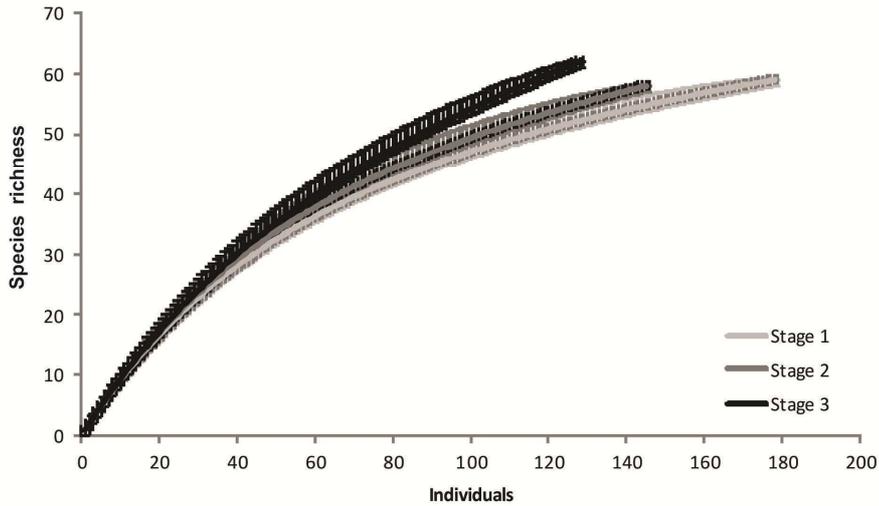


Figura 5: Curvas de rarefação da riqueza de espécies de aves nos três estágios de sucessão, definidos pela análise de agrupamento.

A diversidade também foi maior no estágio 3 quando comparado ao estágio 1, de acordo com a série de Hill (Figura 6), tendo em vista que ambas as curvas não se cruzam independente do índice de diversidade (parâmetro a). Já o estágio 2 não difere em diversidade dos estágios 1 e 3, pois sua curva de diversidade se sobrepõe com as curvas destes. Por outro lado, a análise de variância multivariada revelou diferenças significativas na composição das espécies descritas pelas abundâncias entre as áreas amostradas, tanto entre os estágios 1 e 3 ($P= 0,02$) quanto entre os estágios 1 e 2 ($P= 0,03$). As unidades amostrais do estágio 2 não diferiram do estágio 3 ($P= 0,13$).

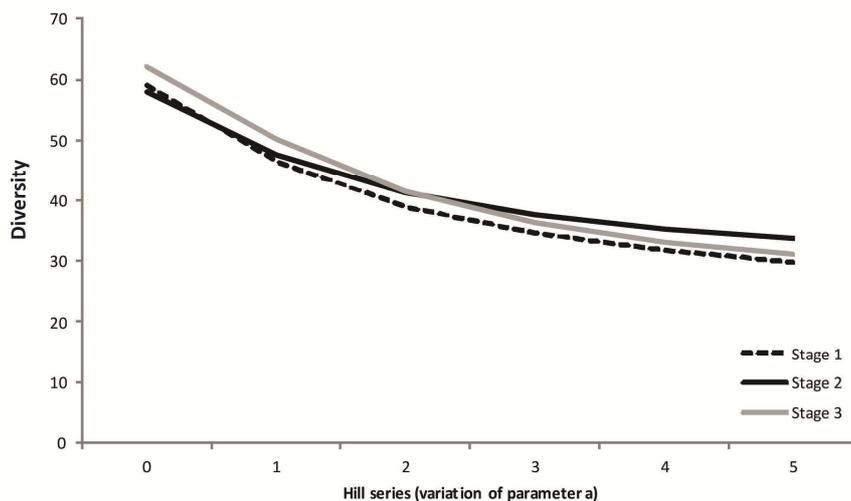


Figura 6: Perfis de diversidade para os três estágios definidos pela análise de agrupamento, usando a Série de Hill.

3.2 Guildas alimentares

As espécies foram divididas em onze guildas: insetívoro terrícola, insetívoro de estrato médio, insetívoro de sub-bosque, insetívoro de dossel, onívoro terrícola, onívoro de sub-bosque, onívoro de estrato médio, onívoro de dossel, frugívoro de dossel, nectarívoro de sub-bosque e nectarívoro de estrato médio (ver Apêndice A). A composição das guildas, descritas pela abundância de cada guilda nas unidades amostrais, diferiu entre os estágios. Assim como para as espécies da avifauna, a MANOVA revelou diferença significativa na composição das guildas entre os estágios 1 e 3 ($P= 0,05$) e 1 e 2 ($P= 0,01$), mas não entre os estágios 2 e 3 ($P= 0,5$).

Na avaliação do padrão geral, a análise de coordenadas principais com a composição de guildas demonstrou uma segregação das áreas especialmente ao longo do eixo 1, indicando as áreas mais semelhantes em relação às guildas de sub-bosque e estrato médio (à direita do diagrama), das áreas mais associadas com as guildas de dossel e terrícolas (à esquerda do diagrama) (Figura 7). As guildas mais associadas às áreas do estágio 1 (incluindo a unidade

LA1 pertencente ao estágio 3) foram insetívora de sub-bosque e onívora de estrato médio. Nectarívora e insetívora de estrato médio foram associadas tanto ao estágio 1 quanto 2. Os estágios 2 e 3 apresentaram maior associação com as guildas onívora, insetívora e frugívora de dossel, onívora e insetívora terrícolas e onívora de sub-bosque. Por outro lado, nectarívora de sub-bosque foi igualmente associada aos três estágios de sucessão, principalmente ao estágio 1 (Figura 7). Apesar dos dois primeiros eixos da ordenação não terem sido significativos pelo método *bootstrap* (valores próximos a $P=0,5$), o eixo 1 se manteve estável (independente do tamanho amostral), demonstrando suficiência amostral do presente conjunto de dados para o padrão não significativo da ordenação (Pillar, 1998).

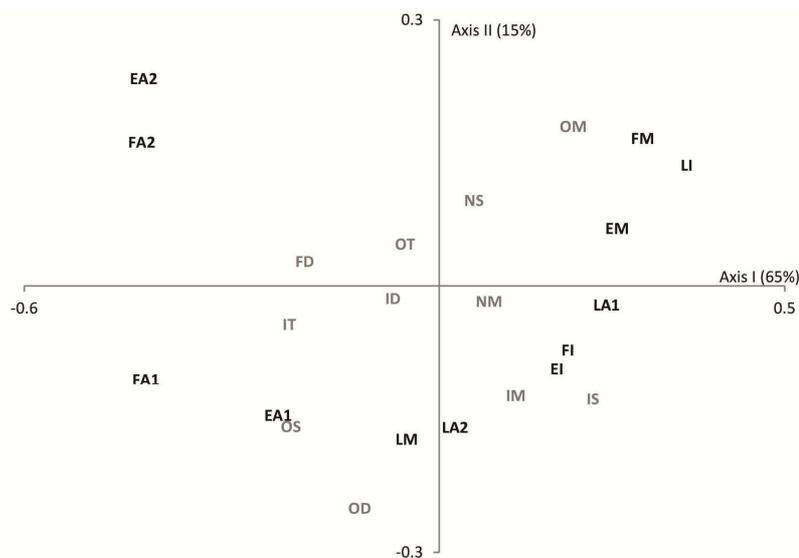


Figura 7: Representação dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma análise de coordenadas principais, com base nas guildas das espécies de aves e as unidades amostrais em diferentes estágios de sucessão secundária. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). Rótulos das guildas: IT insetívoro terrícola, IM insetívoro de estrato médio, IS insetívoro de sub-bosque, ID insetívoro de dossel, OT onívoro terrícola, OS onívoro de sub-bosque, OM onívoro de estrato médio, OD onívoro de dossel, FD frugívoro de dossel, NS nectarívoro de sub-bosque, NM nectarívoro de estrato médio.

3.3 Padrões com as espécies mais frequentes

Do total de espécies amostradas (86), 40 espécies alcançaram frequência mínima de ocorrência igual a três. Utilizando somente estas, os padrões de composição de espécies e de guildas revelaram-se idênticos ao encontrado com o conjunto total de espécies: os estágios 2 e 3 não diferiram em composição de espécies de aves e guildas, enquanto que ambos diferem do estágio 1 ($P=0.002$ e $P=0.05$ respectivamente). O padrão geral na ordenação das guildas (utilizando oito guildas das 40 espécies) também mostrou-se semelhante ao encontrado (Apêndice B). Os dois primeiros eixos da ordenação não foram significativos pelo método *bootstrap*, com o primeiro eixo foi estável. Por outro lado, diversidade e riqueza diferiram: o estágio 2 foi mais diverso que os estágios 1 e 3, e estes não diferiram entre si; em relação à riqueza, os três estágios não diferiram, pois os intervalos de confiança das curvas na rarefação se sobrepõem.

4. Discussão

As áreas florestais avaliadas, distintas entre si quanto ao tempo de regeneração pós-abandono, revelaram-se também distintas quanto à complexidade estrutural da vegetação. Entretanto, algumas áreas com idade de regeneração florestal semelhante, amostradas como iniciais (6 a 10 anos de abandono), médias (15 a 22) ou avançadas (mais de 40), não foram agrupadas num mesmo conjunto. Isto evidencia que, apesar de possuir a mesma idade, diferenças no histórico do uso e localização interferem na dinâmica de sucessão, diferenciando composição e estrutura da vegetação (Guariguata e Ostertag, 2001). As áreas com menor idade de abandono (iniciais e algumas médias) formaram um grupo estrutural, denominado estágio 1, enquanto que as áreas mais avançadas (mais de 40 anos) se dividiram em dois grupos: o estágio 2 (que contempla médias e avançadas) e o estágio 3 (só avançadas).

As diferenças estruturais entre os três grupos evidenciam um contínuo de maior complexidade de habitat e parecem indicar também o avanço sucessional das áreas, conforme observado pelos padrões da assembléia de aves, discutidos a seguir.

A variação na complexidade do habitat nos diferentes estágios de sucessão das áreas investigadas influencia padrões de composição, riqueza, diversidade e guildas da assembléia de aves. Correlações positivas semelhantes já foram observadas em diversos grupos animais (ver revisão em Tews et al., 2004), mas trabalhos semelhantes enfocando a avifauna da Mata Atlântica são escassos. Tanto riqueza quanto diversidade foram maiores no estágio avançado de sucessão (estágio 3). Isto é consequência da maior heterogeneidade ambiental observada nas áreas em estágios avançados de sucessão em relação aos estágios iniciais, o que permite a coexistência de um número maior de espécies nas primeiras, devido à maior variedade de recursos (Blake e Karr, 1987). Todavia, áreas secundárias de Mata Atlântica podem abrigar comunidades de aves ricas e com alta diversidade, embora mude a composição consideravelmente em relação às florestas não exploradas, mesmo sendo a alteração em pequena escala (Aleixo, 1999). A assembléia de aves florestais pode variar espacialmente em grandes e pequenas escalas devido à alteração na estrutura (Blake, 2007). Neste estudo, observou-se diferença na composição de aves entre os estágios avançados e iniciais, indicando uma substituição de espécies em função das características do habitat, com muitas espécies restritas a determinado estágio sucessional ou grupo estrutural. Apesar da proximidade espacial entre áreas iniciais e avançadas (especialmente entre as do mesmo vale), aves registradas no estágio 3 (avançado) não foram observadas no estágio 1 (inicial/médio), que provavelmente não possuem a heterogeneidade estrutural (i.e., maior área basal do estrato superior e médio, maior riqueza e abundância de árvores, incluindo zoocóricas, e indivíduos mortos em pé) necessária para atrair e manter táxons de aves mais especialistas. *Pionus maximiliani*, *Hypoedaleus guttatus*, *Attila phoenicurus*, *Scytalopus*

speluncae, *Mionectes rufiventris*, *Saltator fuliginosus* e *Euphonia pectoralis* são exemplos de espécies que ocorreram somente no estágio 3. Tal diferença na ocorrência das espécies em escala local pode ser explicada pela teoria clássica do nicho (Grinnell, 1917; Gause, 1934), onde as espécies não co-ocorrem meramente ao acaso, mas sim pela partição de nichos. De maneira semelhante, Raman et al. (1998) verificaram que áreas secundárias com 10 anos de abandono, mesmo distantes mais de 3 km e circundadas por uma matriz de floresta primária ou florestas secundárias avançadas, foram mais semelhantes entre si do que com a matriz, tanto floristicamente quanto em relação à avifauna, demonstrando que certas espécies são restritas a determinados estágios de sucessão.

O estágio médio/avançado (estágio 2) não diferiu do estágio avançado (3) em diversidade e composição de aves, ou do estágio inicial/médio (1) em riqueza e diversidade de aves. Já foi verificado que a similaridade entre estágios médios e avançados de sucessão aumenta quando ambos estão em áreas contíguas (Dent e Wright, 2009). Assim, as semelhanças em diversidade, composição e riqueza de aves do estágio médio/avançado com os outros dois estágios podem ser decorrentes da disposição das áreas na paisagem, que não se encontram como fragmentos isolados, mas sim como manchas de diferentes estágios em geral conectadas, possibilitando que espécies de aves mais sensíveis às mudanças de habitat freqüentemente igualmente o espaço. Portanto, a mesma diversidade e riqueza encontradas nos estágios 1 em relação ao 2 poderiam estar ligadas à proximidade das florestas avançadas, visto que estas estão próximas e/ou inclusas na zona de abrangência da unidade de conservação Reserva Biológica da Serra Geral. Em assembleias de aves tropicais presentes em vegetação secundária, há uma disjunção temporal em relação à recuperação de composição e riqueza: a composição tende a demorar mais para se recuperar do que a riqueza (Dunn, 2004). Estudos realizados na Amazônia demonstraram semelhança entre riqueza e abundância de espécies de aves quando se comparam estágios iniciais, médios e avançados de

sucessão (Andrade e Rubio-Torgler, 1994; Borges, 2007). Schemske e Brokaw (1981) verificaram que a dinâmica de clareiras em florestas primárias, a qual produz manchas em diferentes estágios sucessionais, também influencia a composição e riqueza, tanto de espécies de aves quanto de plantas, sendo a riqueza maior nas clareiras. Estes padrões seguem o que foi encontrado para os estágios 1 e 2, porém as áreas florestais consideradas mais complexas estruturalmente (estágio 3) se mostraram mais ricas e diversas em aves.

A proximidade entre áreas pode influenciar o acesso e uso por algumas aves com maior capacidade de deslocamento, principalmente no que diz respeito à dispersão de sementes por espécies onívoras e frugívoras. Por exemplo, *Chiroxiphia caudata*, *Schiffornis virescens*, *Tachyphonus coronatus* (espécies onívoras), *Heliobletus contaminatus* e *Hylopezus nattereri* (insetívoros) foram registradas em todos os estágios. Florestas em estágio inicial/médio de sucessão (florestas secundárias com menos de 20 anos de regeneração) podem atuar como locais de forrageio para algumas espécies de aves, pois já fornecem bons recursos alimentares para dietas baseadas em frutos e insetos (Blake e Loiselle, 2001; DeWalt et al., 2003). Em áreas próximas a florestas primárias e florestas secundárias avançadas, espécies que nidificam somente em florestas primárias podem ser registradas também nas áreas iniciais (Blake e Loiselle, 2001).

As guildas diferiram quanto à composição entre os estágios, refletindo diferenças na oferta de recursos e locais de forrageamento criadas por habitats propícios para determinadas guildas, de acordo com a estrutura do habitat de cada estágio. O diagrama de dispersão também evidencia uma segregação das unidades amostrais, com guildas mais associadas às áreas em estágio mais avançado e outras ao estágio inicial. Os insetívoros que forrageiam em solo, por exemplo, são mais abundantes em florestas com maior complexidade estrutural e com dossel desenvolvido (Volpato et al., 2006; Clearly et al., 2007), sendo que no presente estudo foram mais associados ao estágio 3. A unidade LA1 foi a única área pertencente ao

estágio 3 que apresentou semelhança com as guildas igualmente associadas ao estágio 1 no diagrama de dispersão. Tal unidade é caracterizada por solo rochoso, o que possivelmente ocasiona uma menor ocorrência de espécies, i.e., terrícolas, contribuindo para que tal unidade amostral em estágio avançado se mantivesse próxima às unidades em estágio inicial no diagrama de dispersão. Apesar de incluir espécies de comportamento e habitats especializados (como seguidores de correição e bandos mistos), com pouca capacidade de deslocamento e amplos territórios (Terborgh et al., 1990), a guilda insetívora de sub-bosque foi mais associada ao estágio 1. Raman et al. (1998) verificaram que insetívoros de sub-bosque e onívoros tendem a ocorrer em florestas de estágios médios, onde há mais locais de forrageamento e alimento para esta guilda, apesar de evitarem estágios iniciais de sucessão na Amazônia (Andrade e Rubio-Torgler, 1994; Borges, 2007). A guilda insetívora de sub-bosque também apresentou maior número de espécies em relação às demais, compreendendo desde espécies insetívoras especialistas como *Campylorhamphus falcularius* e *Philydor atricapillus*, generalistas como *Basileuterus leucoblepharus* (Stotz, 1996), até espécies mais abundantes como *Xiphorhynchus fuscus*.

Nectarívoros e onívoros (de estrato médio e sub-bosque) foram mais associados aos estágios 1 e 2. Visto que os nectarívoros possuem grande capacidade de locomoção e que os onívoros apresentam dieta mista, com menor grau de especialização alimentar, ambos são beneficiados em estágios iniciais, onde a oferta de recurso é abundante para estas guildas (Blake e Loiselle, 2001). Todavia, tendo em vista que a composição de espécies das guildas alimentares varia entre os continentes, suas respostas a modificações na estrutura do habitat são, da mesma forma, variáveis (Gray et al., 2007). Na Índia, por exemplo, o hábito alimentar nectarívoro foi encontrado com maior frequência em florestas primárias (Raman et al., 1998), contrastando com os nossos resultados.

Espécies frugívoras de dossel, apesar da maior capacidade de deslocamento e de adaptação a condições locais de suprimentos de frutos (Loiselle e Blake, 1994), além do tamanho corporal geralmente maior (Terborgh et al., 1990), foram associadas principalmente aos locais de maior complexidade estrutural. Este fato provavelmente decorre de um declínio na abundância de alguns tipos de frutos para estas espécies nas áreas estruturalmente menos complexas. Por serem de dossel, tais frugívoros (bem como os onívoros e insetívoros mais associados a este estrato) são influenciados pela estrutura do habitat, como por exemplo, os insetívoros de tronco, que são mais abundantes nos estágios avançados em consequência de maior densidade, diversidade e tamanho das árvores (Blake e Loiselle, 2001). Gray et al. (2007), analisando 57 artigos sobre a influência da modificação do habitat sobre guildas de aves (considerando somente hábito alimentar), também verificou que frugívoros e insetívoros respondem negativamente à alteração do habitat, tanto em estudos nas Américas do Sul e Central quanto na Ásia. Em relação às clareiras naturais em florestas primárias, as guildas também respondem à modificação na estrutura do habitat. Levey (1988) registrou uma maior ocorrência de frugívoros e nectarívoros, assim como maior densidade de plantas frutíferas de sub-bosque em clareiras comparando com locais na floresta sem clareira, enquanto que Schemske e Brokaw (1981) registraram uma maior abundância de espécies insetívoras em clareiras.

O período de amostragem do presente trabalho incluiu um período de transição (outono), em que as aves estão menos ativas (fora do período reprodutivo), algumas espécies migram para o norte do Brasil (Sick, 1997), e outras aparecem nestes meses devido à migração altitudinal (Bencke e Kindel, 1999). No entanto, mesmo retirando espécies raras da amostragem, os padrões de composição de espécies de aves e guildas se mantiveram. Isto indica que uma amostragem menor, em que somente espécies frequentes fossem registradas, seria suficiente para detectar tais padrões. Por outro lado, as análises de diversidade e riqueza

de espécies diferiram daquelas utilizando o conjunto total dos dados, ou seja, as espécies raras da amostragem modificam tais padrões. Considerando somente as espécies de aves mais freqüentes, o estágio 2 (médio/avançado) foi mais diverso. Isto pode ser atribuído ao fato de que estágios médios de sucessão podem ser utilizados por várias espécies de aves, sendo estes habitantes de áreas iniciais ou de áreas avançadas.

5. Conclusões

O presente estudo demonstrou que composição, riqueza, diversidade e guildas da assembléia de aves respondem à variação na complexidade do habitat em remanescentes florestais em diferentes estágios de sucessão na Mata Atlântica. Áreas em estágios avançados, conseqüentemente com habitats mais heterogêneos, abrigam maior diversidade e riqueza de aves. A composição da assembléia de aves difere entre estágios de sucessão e grupos estruturais em decorrência de espécies restritas a determinado estágio. Aparentemente, o tempo de recuperação da composição de espécies à curto prazo pós-abandono (entre os estágios inicial e médio) tende a ser maior do que o da riqueza e da diversidade, levando-se em conta o comportamento dos três parâmetros entre os estágios estruturais. Variações na complexidade estrutural do habitat favorecem determinadas guildas, levando a mudanças na composição entre áreas. Espécies mais sensíveis à modificação do habitat, por exemplo, são mais associadas a estágios avançados de sucessão. Florestas secundárias em estágios intermediários de sucessão, por abrigarem semelhante diversidade, composição de espécies e de guildas em relação às áreas avançadas, são também importantes para fins de conservação, principalmente quando próximas das áreas avançadas e de unidades de conservação.

Resultados similares verificados em outros continentes e latitudes, incluindo distúrbios naturais, como clareiras em florestas primárias, indicam que mecanismos semelhantes de

influência da modificação do habitat sobre a avifauna ocorrem em remanescentes da Mata Atlântica. Todavia, trabalhos futuros que relacionem atributos morfológicos e ecológicos das espécies à variação na complexidade do habitat devem ser realizados para verificar padrões de organização de assembléias de aves.

6. Referências bibliográficas

- Aleixo, A., 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor* 101, 527-548.
- Alves, L.F, Metzger, J.P., 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6, 1-26.
- Andrade, G., Rubio-Torgler, H., 1994. Sustainable use of tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology* 8,545–554.
- Anjos, L., 2001. Bird communities in five Atlantic Forest fragments in southern Brazil. *Ornitologia Neotropical* 12, 11-27.
- Atauri, J.A., Lucio, J.V., 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16, 147–159.
- Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., A'vila-Pires, T.C., Bonaldo, A. B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, R.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., da Silva, M.N.F., da Silva Motta, C., Peres, C.A., 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS* 104 (47), 18555-18560.
- Becker, F.G, Irgang, G. V., Hasenack, H., Vilella, F.S., Verani, N.F., 2004. Land cover and conservation state of a region in the southern limit of the Atlantic Forest (river Maquiné Basin, Rio Grande do Sul, Brazil). *Brazil. J. Biol* 64, 569-582.
- Bencke, G.A., Kindel, A., 1999. Bird count along an altitudinal gradient of Atlantic forest in northeastern Rio Grande do Sul, Brazil. *Ararajuba* 7, 91-107.
- Bibby, C., Burgess, N.D., Hil, D.A., 1993. *Birds census techniques*. Academic Press, London.
- Blake, J. G., Loiselle, B.A., 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108, 114-130.
- Blake, J. G., Loiselle, B. A, 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118, 304–326.
- Blake, J.G., 2007. Neotropical forest bird communities: a comparison of species richness and composition at local and regional scales. *The Condor* 109, 237-255.
- Blake, J.G., Karr, J.R., 1987. Breeding birds of isolated woodlots: area and habitat relationships. *Ecology* 68(6), 1724-1734.
- Blondel, J., 1976. L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux l'exemple du Mont Ventoux. *Ann. Sci. foresti* 33 (4), 221-245.

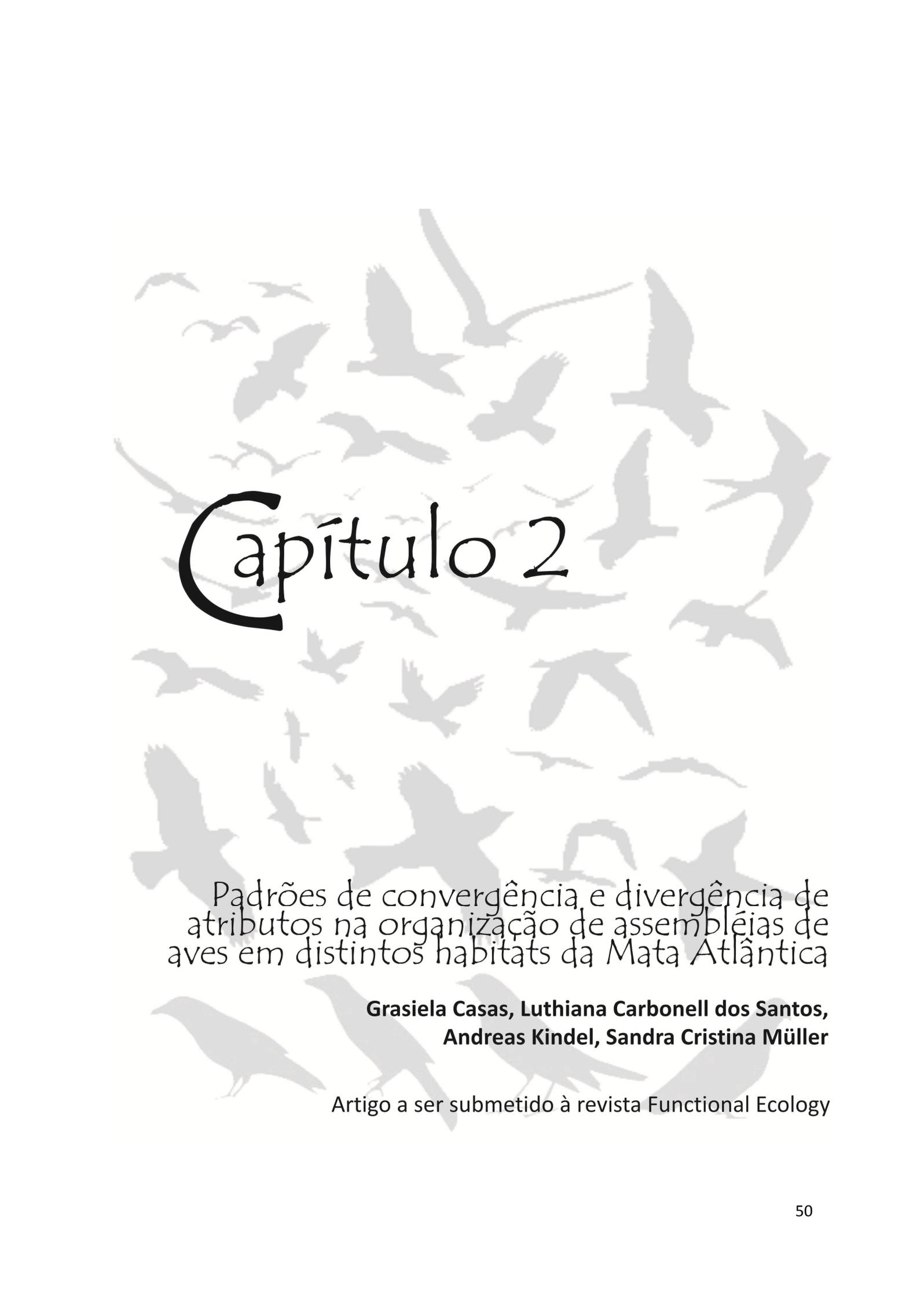
- Borges, S.H., 2007. Bird assemblages in secondary forests developing after slash and burn agriculture in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 23, 469-477.
- Braak, C. J. F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- Castro, D., Haas, M.B., Oliveira, M.P., 2007. Carta-imagem do município de Maquiné-RS. Edição própria. Maquiné-RS.
- Clearly, D. F. R., Boyle, T. J. B., Setyawaty, T., Anggraeni, C. D., Loon, E. E. V., Menken, S. B. J., 2007. Bird species and traits associated with logged and unlogged forest in Borneo. *Ecological Applications* 17 (4), 1184-1197.
- Crbo (Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos), 2010. Lista das aves do Brasil. 9ª edição. Disponível em <http://www.cbro.org.br>. Acesso em 20/11/2010.
- Dent, D. H., Wright, S.J., 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. *Biol. Conserv.* 142, 2833-2843.
- Dewalt, S.J., Maliakal, S.K., Denslow, J.S., 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182, 139-151.
- Dunn, R.R., 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18, 302-309.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2005. Global Forest Resources Assessment 2005: Progress Towards Sustainable Forest Management. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Finegan B., 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Tree* 11, 119-124.
- Gause, G.F., 1934. *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins. Baltimore, MD.
- Gerhardt, C.H., Troian, L.C., Guterrez, L.M., Magalhães, R.G., Guimarães, L.A., Ferreira, L.O., Miguel, L.A., 2000. Relatório de pesquisa: “Diagnóstico socioeconômico e ambiental do município de Maquiné, RS: Perspectivas para um desenvolvimento rural sustentável”. Ação Nascente Maquiné, Programa de Pós-Graduação em Desenvolvimento Rural Sustentável, Prefeitura Municipal de Maquiné.
- Gotelli, N. J., Colwell, R. K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4, 379-391.
- Gray, M.A., Baldauf, S.L., Mayhew, P.J., Hill, J.K., 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology* 21, 133-141.
- Grinnell J., 1917. The niche-relationship of the California thrasher. *Auk* 34, 427-33.
- Guariguata, M. R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management* 148, 185-206.

- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2008. PAST 1.84: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4 (1).
- Hasenack, H., Ferraro, L.W., 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí - RS. *Pesquisas* 22, 53-70.
- James, F.C., Wamer, N.O., 1982. Relationships between Temperate Forest Bird Communities and Vegetation Structure. *Ecology* 63, 159-171.
- Johns, A., 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* 7, 417-437.
- Karr, J. R., Freemark, K.E., 1983. Habitat Selection and Environmental Gradients: Dynamics in the "Stable" Tropics. *Ecology* 64, 1481-1494.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, N. York.
- Levey, D.J., 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69, 1076-1089.
- Loiselle, B.A., Blake, J.G., 1994. Annual variation in birds and plants on a tropical second-growth woodland. *The Condor* 96, 368-380.
- MacArthur, R.A., MacArthur, J.W., 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42, 594-598.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27, 209-220.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University, Princeton, 179p.
- Mello, R.S.P., Schussler, G., Bergamin, R.S., Pilla, T.P., Coelho de Souza, G., Lutkemeier, K., Ritter, M.R., Kubo, R., Santos, M.F.M., Baptista, L.R.M., 2008. Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no SisPP do corredor Mata Atlântica Sul na região nordeste do RS. In: IV Simpósio de Áreas Protegidas, Canela. *Anais do IV Simpósio de Áreas Protegidas*.
- Melo, A.S., 2008. O que ganhamos 'confundindo' riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica* 8 (3), 21-27.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, A.M.G., Pardini, R., 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biol. Conserv.* 142, 1166-1177.
- Moreno, J.A., 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 41 p.
- Motta-Junior, J. C., 1990. Estrutura trófica e composição das avifaunas de três habitats terrestres na região central do estado de São Paulo. *Ararajuba* 1, 65:71.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 854-858.

- Nimer, E., 1990. Clima. In: Geografia do Brasil: Região Sul (ed. IBGE). IBGE, Rio de Janeiro, pp. 151-187.
- Pillar, V.D., 1998. Sampling sufficiency in ecological surveys. *Abstracta Botanica* 22, 37-48.
- Pillar, V.D., 1999a. How sharp are the classifications? *Ecology* 80, 2508-2516.
- Pillar, V.D., 1999b. The bootstrapped ordination re-examined. *Journal of Vegetation Science* 10, 895-902.
- Pillar, V.D., 2009. MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis: Randomization Testing and Bootstrap Resampling 2.63 beta. Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. Disponível em <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>>.
- Pillar, V.D., Orłóci, L., 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7, 585-592.
- Podani, J., 2000. Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data. Backuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Ralph, C.F., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., Desante, D.F., 1993. Handbook of field methods for monitoring landbirds. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-144. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, CA.
- Raman, T. R. S., Rawat, G. S., Johnsingh, A. J. T., 1998. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *Journal of Applied Ecology* 35, 214-231.
- Remsen, J. V. Jr, Parker III, T. A., 1983. Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica* 15, 223-231.
- Rényi, A., 1961. On measures of entropy and information. In: Proceedings of the fourth Berkeley Symposium on Mathematics, Statistics and Probability. University California Press, California, pp. 547-561.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141-1153.
- Schemske, D.W., Brokaw, N., 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62, 938-945.
- Sick, H., 1997. Ornitologia brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 868p.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A., Moskovitz, D.K., 1996. Neotropical birds: Ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Team, C., 2010. R: A language and environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em <<http://www.R-project.org>>.
- Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker, T. A., Munn, C. A., PIERPONT, N., 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60,

213–238.

- 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, 79-92.
- Thiollay, J.M., 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 8, 513-534.
- Vieira, I.C.G., Almeida, A.S., Davidson, E.A., Stone, T.A., Carvalho, C.J.R., Guerrero, J.B., 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 87, 470-481.
- Volpato, G. H., Anjos, L., Poletto, F., Serafini, P. P., Lopes, E. V., Fávoro, F. L., 2006. Terrestrial Passerines in an Atlantic Forest Remnant of Southern Brazil. *Brazilian Journal Biology* 66, 473-478.
- Wiens, J.A., 1976. Populations responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7, 81-120.
- Wiens, J.A., Rotenberry, J.T., 1981. Habitat Associations and Community Structure of Birds in Shrubsteppe Environments. *Ecological Monographs* 51, 21-42.
- Willis, E. O., 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 33, 1-25.
- Willson, M., 1974. Avian Community Organization and Habitat Structure. *Ecology* 55, 1017-1029.
- Zanini, K. J., 2011. Dinâmica de regeneração na Mata Atlântica: análise funcional da composição de espécies vegetais em diferentes estágios sucessionais. Dissertação (Mestrado em Ecologia) -Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 79p..



Capítulo 2

Padrões de convergência e divergência de atributos na organização de assembleias de aves em distintos habitats da Mata Atlântica

**Grasiela Casas, Luthiana Carbonell dos Santos,
Andreas Kindel, Sandra Cristina Müller**

Artigo a ser submetido à revista Functional Ecology

Padrões de convergência e divergência de atributos na organização de assembléias de aves em distintos habitats da Mata Atlântica

Grasiela Casas^{a,*}, Luthiana Carbonell dos Santos^a, Andreas Kindel^a, Sandra Cristina Müller^a

^a Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em Ecologia, Avenida Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

* Autora correspondente: biograntera@yahoo.com.br; Av. Bento Gonçalves, 9500, 43422 – Campus do Vale, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. Tel: +55 51 33086776/ Fax: +55 51 33087626.

Abstract: The objective of knowing community assembly rules is to predict which subset of species, from the total species pool at a given region, will occur in a specific habitat, in consequence of biotic interactions or environmental filters. This study evaluated organization of birds assemblage patterns of trait convergence and divergence (TCAP – trait convergence assembly patterns and TDAP – trait divergence assembly patterns, respectively) in the related variations in habitat structure in remnants of Brazilian Atlantic Rainforest at different successional stages. To assess these patterns, we used vegetation structure and bird assemblage databases from two different studies. Bird assemblage was described from 24 species functional traits, such as morphometry, feeding habit and foraging and nidifying stratum. Data analyses were carried out through multiplications of matrices and partial correlations between matrices, which allowed discrimination and relevance evaluation of TCAP and TDAP. Nine traits maximized TCAP and four maximized TDAP in significant partial correlation levels. The results indicated the occurrence of structuration in the bird assemblage, explained by convergence and divergence patterns, i.e. by abiotic (environmental filters) and biotic (similarity limitation) factors, that have distinct influence over the bird assemblage along the structural gradient. In more heterogeneous habitats there is a complementarity in resource use due to trait divergence and, consequently, an increase in functional diversity.

Keywords: ecological gradient, habitat complexity, avifauna, Brazilian Atlantic Rainforest remnants, assembly rules.

Resumo: O objetivo em se conhecer as regras de montagem de uma assembléia é prever qual subconjunto do *pool* total de espécies de uma dada região ocorrerá em um habitat específico, seja em consequência das interações bióticas, seja em vista de filtros ambientais. Este estudo avaliou os padrões de organização de assembléia de aves a partir da convergência e divergência de atributos (TCAP – *trait convergence assembly patterns* e TDAP – *trait divergence assembly patterns*, respectivamente) em relação à variação da estrutura do habitat em remanescentes florestais de Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais. Para verificar estes padrões, foram utilizados bancos de dados da estrutura da vegetação e da assembléia de aves de dois estudos. A assembléia de aves foi descrita a partir de 24 atributos funcionais das espécies, dentre eles morfometria, hábito alimentar, estrago de forrageamento e localização do ninho. Os dados foram analisados a partir de multiplicações de matrizes e correlações parciais entre matrizes, que possibilitam discriminar a relevância de TCAP e TDAP. Nove atributos maximizaram o TCAP e quatro TDAP em um nível de correlação parcial significativo. Os resultados indicaram que está ocorrendo estruturação da assembléia de aves a partir dos padrões de organização de assembléias a partir da convergência e divergência. Ou seja, tanto fatores abióticos (filtros ambientais) quanto bióticos (limitação de similaridade) exercem efeitos distintos em assembléia de aves ao longo de um gradiente estrutural. Em habitats mais heterogêneos ocorre uma complementaridade no uso dos recursos devido à divergência de atributos e, dessa forma, a um acréscimo na diversidade funcional.

Palavras-chaves: gradiente ecológico, complexidade do habitat, avifauna, remanescentes de Mata Atlântica, regras de montagem.

1. Introdução

Como as comunidades se organizam no tempo e no espaço é um dos questionamentos que mais instigam pesquisadores em ecologia de comunidades. Abordagens teóricas acerca da compreensão destes padrões incluem regras de montagem ou padrões de organização de comunidades. O termo regras de montagem (*assembly rules*) foi proposto por Diamond (1975), que descreveu como interações bióticas podem restringir a organização de comunidades. Nas últimas décadas, o objetivo central em se conhecer as regras de montagem de uma comunidade é prever qual subconjunto do *pool* total de espécies de uma dada região ocorrerá em um habitat específico (Díaz *et al.* 1999), seja em consequência das interações bióticas (Diamond 1975) seja em vista de filtros ambientais (Keddy 1992).

De acordo com a teoria do nicho (Grinnel 1917, Gause 1934), cada indivíduo se estabelecerá somente em habitats onde as condições ambientais locais forem propícias à sua sobrevivência e reprodução. Condições ambientais agem como filtros, permitindo que somente espécies com determinadas características ecológicas e fisiológicas se estabeleçam nestes locais (Zobel 1997). Por outro lado, interações bióticas são também responsáveis pela limitação da composição de espécies em escala local, tanto por exclusão competitiva (Gause 1934) quanto por limitação de similaridade (MacArthur & Levins 1967): espécies com uso de recurso e atributos funcionais semelhantes competirão devido à sobreposição de nicho. Para que espécies coexistam, é preciso então haver dissimilaridade entre estas ou complementaridade.

Todavia, outros fatores considerados como estruturantes em comunidades emergiram, como a limitação espacial de dispersão dos indivíduos (Hubbell 2001). De acordo com a teoria neutra, as comunidades ecológicas são estruturadas por deriva (estocasticidade demográfica), com todos os indivíduos de uma assembléia possuindo igual probabilidade de reproduzir, morrer ou migrar (Hubbell 2005). Portanto, simplesmente considerando a

capacidade de dispersão dos indivíduos, assembléias mais próximas seriam mais similares do que assembléias mais distantes (Gaston & Chown 2005). Por outro lado, locais mais próximos em geral também se assemelham quanto às condições ambientais e, por isso, fica difícil distinguir até que ponto seria um efeito da limitação de dispersão ou do ambiente e, por conseguinte, das interações bióticas locais. Assim, as teorias do nicho e da neutralidade podem ser entendidas como extremos opostos de um contínuo, atuando em conjunto na estruturação das comunidades (Gravel *et al.* 2006).

A partir da perspectiva de nicho, a organização das comunidades envolve duas vias paradoxais: convergência e divergência de atributos das espécies (Pillar *et al.* 2009). O padrão de organização a partir da convergência de atributos (*trait-convergence assembly pattern* – TCAP) está relacionado à capacidade das espécies que colonizam determinado ambiente em transpor os filtros ambientais presentes. Isto é, as espécies tendem a apresentar similaridade na expressão de determinados atributos (Keddy 1992, Weiher *et al.* 1998, Pillar & Duarte 2010). Por outro lado, tal similaridade ecológica limita a coexistência das espécies, principalmente na escala local da comunidade, onde as espécies buscam reduzir as interações negativas, como a competição. Essa limitação de similaridade leva a padrões de organização pela divergência de atributos (*trait-divergence assembly pattern* - TDAP) entre espécies (MacArthur & Levins 1967, Pillar & Duarte 2010).

Visto que TDAP e TCAP são relacionados a gradientes ecológicos, a compreensão de padrões de organização de comunidades associados a convergência e divergência pode ser útil para predizer suas estruturas (Weiher & Keddy 1995) e as funções ecossistêmicas (Garnier 2004, Diaz *et al.* 2007). Diante da dificuldade aparente em se encontrar regras de montagem, a melhor forma de observar padrões de organização é avaliar como atributos e a dispersão desses variam através de gradientes (Weiher *et al.* 1998). Pillar *et al.* (2009) apresentam um método para discriminar TCAP e TDAP nas comunidades em relação a

gradientes ecológicos, baseado em correlações parciais de matrizes descritas por espécies, atributos e condições ambientais.

Avaliações de padrões de organização de comunidades podem ser feitas com base em espécies (e.g. Diamond 1975) ou na relação destas com seus atributos funcionais (e.g. Pillar *et al.* 2009). Complementarmente, comunidades têm sido descritas pela diversidade funcional, um conceito que busca a compreensão dos papéis que as espécies desempenham nos seus ecossistemas (Cianciaruso *et al.* 2009, Petchey & Gaston 2002, Petchey & Gaston 2006, Ricotta 2005). A diversidade funcional é um índice que leva em consideração as diferenças funcionais entre as espécies de uma comunidade, ou seja, considera a variação das características (atributos) funcionais das espécies e assume que estas influenciam o funcionamento das comunidades (Díaz & Cabido 2001).

Atributos funcionais são características dos organismos (e.g. morfológicas, fisiológicas ou ecológicas) relacionadas com a aptidão destes (Vandewalle *et al.* 2010) e que vêm sendo utilizadas em estudos ecológicos, especialmente no que diz respeito às plantas (Cornelissen *et al.* 2003). Em relação às aves, alguns trabalhos relacionaram a resposta funcional de assembléias de aves com a fragmentação do habitat (Barbaro & van Halder 2009), ao uso da terra (Hausner *et al.* 2003, Davies *et al.* 2010) e corte seletivo (Clearly *et al.* 2007). Assembléias de aves representam bons modelos em trabalhos relacionados a alterações funcionais dos ecossistemas, pela sua estreita relação com o tipo e o estado de conservação do ambiente, e por serem sensíveis à modificação dos habitats (Karr & Freemark 1983). Um exemplo da resposta das aves em relação às alterações na estrutura dos habitats é o que se observa no processo de sucessão ecológica, onde são esperadas mudanças na composição de espécies de aves, de acordo com seus atributos, em diferentes estágios sucessionais (Clearly *et al.* 2007). Florestas em estágios avançados, por exemplo, são caracterizadas pelo amplo

desenvolvimento dos estratos superiores de vegetação (Chazdon *et al.* 2007), o que tornaria o ambiente propício a espécies de aves que forrageiam e/ou nidificam nesse estrato.

Este trabalho tem como objetivos avaliar os padrões de convergência e divergência de atributos na organização de assembléias de aves em relação à variação da estrutura do habitat em remanescentes florestais de Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais. Para isto, as seguintes hipóteses foram testadas: (1) tanto padrões de divergência quanto convergência de atributos atuam na organização da assembléia de aves em relação ao gradiente estrutural do habitat em escala local, (2) áreas com maior complexidade de habitat, considerando a estrutura vertical e horizontal de espécies arbóreas, apresentam maior diversidade funcional (considerando a divergência de atributos) comparado às áreas menos complexas.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

A área de estudo está localizada no município de Maquiné (29°5'S, 50°16'W), na bacia hidrográfica do rio Maquiné, nordeste do Rio Grande do Sul. A temperatura média anual é de aproximadamente 18°C e não há um período característico de seca, com índices pluviométricos anuais elevados (1400-1800 mm) e alta frequência de dias chuvosos em todos os meses (Hasenack & Ferraro 1989, Nimer 1990).

As áreas específicas de estudo se localizam na porção correspondente à Floresta Ombrófila Densa Submontana, entre 127 e 455 m de altitude, compreendendo os vales do Rio da Encantada, inserido em uma unidade de conservação (Reserva Biológica Serra Geral), do Rio Ligeiro e do Rio Forqueta. Os vales distam aproximadamente 5 km entre si. A paisagem

é composta por um mosaico de florestas secundárias em distintos estágios sucessionais, com áreas ocupadas por vegetação em estágios de regeneração iniciais, intermediários e avançados, advindos do abandono de áreas agrícolas. Mais detalhes sobre a área de estudo podem ser encontrados em Casas *et al.* (ver capítulo 1 desta dissertação).

2.2 Bases de dados

Para caracterização dos padrões de convergência e divergência de atributos na assembléia de aves em áreas florestais com distintos estágios de sucessão vegetal, utilizou-se a base de dados de dois outros trabalhos desenvolvidos na área de estudo. Um deles forneceu informações acerca da vegetação para a caracterização da estrutura do habitat (Zanini, 2011), enquanto que outro disponibilizou informações acerca da assembléia de aves presentes nas mesmas áreas (Casas *et al.*, ver capítulo 1). Ambos os trabalhos fazem parte do projeto de parcelas permanentes da Mata Atlântica da região nordeste do Rio Grande do Sul (PLDSisPP-RS, Mello *et al.* 2008).

Em cada vale, foram estudadas três áreas, as quais compreendem remanescentes florestais em diferentes estágios sucessionais, classificadas como inicial, médio e avançado, de acordo com o tempo transcorrido após o abandono de uso.

O registro quantitativo da avifauna foi realizado pelo método pontos de escuta com raio fixo de 20 m (Bibby *et al.* 1993), repetidos oito vezes no tempo em cada unidade amostral (UA). Nas áreas dos estágios inicial e médio, um ponto de escuta (unidade amostral) foi utilizado para cada vale (EI, FI, LI, representando o estágio inicial dos vales da Encantada, Forqueta e Ligeiro, respectivamente, e EM, FM, LM, representando o estágio médio nos mesmos vales). Nas áreas de estágio avançado foram realizados dois pontos de escuta em cada vale (EA1, EA2, FA1, FA2, LA1, LA2). Assim, o total de unidades amostrais (UAs)

corresponde a 12. Para o presente estudo, foram utilizados os dados das 85 espécies de aves registradas nos pontos de escuta.

Embora as áreas tenham sido categorizadas conforme o tempo de sucessão vegetal pós-abandono, cada uma apresenta peculiaridades locais que acarretam diferenças estruturais entre parcelas de idades próximas. Portanto, dados de abundância e altura dos estratos superior e médio da floresta (Zanini, 2011) foram utilizados para caracterizar a estrutura vertical e horizontal das áreas, e não considerar simplesmente o tempo de sucessão. Para tanto, fez-se uma análise de componentes principais (PCA) com diversas variáveis estruturais, e observou-se, com 62% de explicação nos dois primeiros eixos, uma variação na complexidade estrutural dos habitats especialmente ao longo do eixo 1, o qual distinguiu áreas em estágio mais inicial de áreas em estágio avançado (Figura 1). Portanto, as diferenças estruturais entre as áreas evidenciam uma variação na complexidade de habitats e parecem indicar também o avanço sucessional das áreas. Tendo em vista a alta explicação presente nos dois primeiros eixos, estes foram considerados como a matriz das variáveis ambientais no presente estudo (ver análise dos dados).

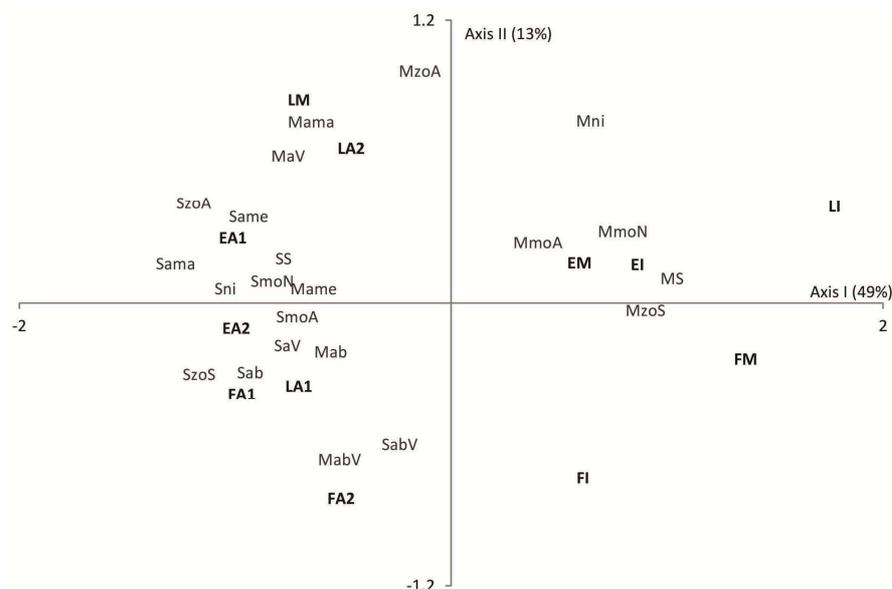


Figura 1: Diagrama de dispersão das unidades amostrais descritas pelas variáveis estruturais de habitat, representada pelos dois primeiros eixos da ordenação (PCA). Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=Inicial). Rótulos das variáveis ambientais: a primeira letra corresponde aos estratos superior (S) e médio (M) da floresta. Variáveis estruturais da vegetação: **ni** número de indivíduos/m², **S** número de espécies/m², **ab** soma da área basal (cm²/m²), **abV** Variância da área basal, **ame** altura média (m), **ama** altura máxima (m), **aV** variância da altura, **moN** número de indivíduos mortos em pé/m², **moA** área basal de indivíduos mortos em pé (cm²/m²), **zoA** abundância de espécies zoocóricas/m², **zoS** riqueza de espécies zoocóricas/m².

Como atributos funcionais, para as 85 espécies de aves, foram consideradas características de hábito alimentar e estrato de forrageamento, morfometria e localização do ninho (Tabela 1). Os atributos qualitativos foram expandidos para variáveis *dummy*, ou seja, cada estado do atributo passou a ser considerado uma variável binária para fins de análise (Pillar *et al.* 2009). Os atributos funcionais de uso do habitat (hábito alimentar, estrato de forrageamento e localização do ninho) foram selecionados para evidenciar os padrões de organização da assembléia de aves em relação à estrutura do habitat. E os atributos morfométricos foram utilizados, pois podem ser indicativos de funções das espécies dentro da comunidade. Apesar de alguns estudos utilizarem atributos funcionais das aves (Barbaro & Halder 2008, Hausner *et al.* 2003, Clearly *et al.* 2007), nenhum destes utilizou atributos detalhados de morfometria, como comprimento da asa, do tarso e medidas de bico.

Os hábitos alimentares seguiram Willis (1979), Motta Junior (1990), Sick (1997), Aleixo (1999) e Anjos (2001). Os estratos de forrageamento seguiram Stotz *et al.* (1996), Sick (1997), Aleixo (1999) e Willis (1979). A localização dos ninhos foi obtida através de revisão de literatura (Sick 1997, Kirwan 2009, Antunes 2005, Christian 2001, Narosky *et al.* 1983, Del Hoyo *et al.* 1992-2002, Del Hoyo *et al.* 2003-2006, Peña 1987, Isler & Isler 1987). Como as informações obtidas na literatura apresentam muita variabilidade e falta de padronização, optou-se por uma caracterização simplificada que conjugasse a localização (como em cavidade ou não) e o estrato da vegetação florestal onde são construídos. A definição dos

estratos quanto à altura da vegetação seguiu Klein (1964) e Brack (2002): sub-bosque (até 5 m de altura), estrato médio (de 5 a 15m) e dossel (acima de 15 metros). Ninhos em barrancos foram incluídos na categoria de sub-bosque, visto que estes não se encontram ao nível do solo. Somente os ninhos totalmente “escondidos” foram considerados em cavidade (e.g. buracos em árvore).

Os dados morfológicos foram coletados a partir de medições feitas em espécimes das coleções ornitológicas do Museu de História Natural Capão da Imbuia do Paraná, Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS e Museu da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. O número mínimo de indivíduos adultos de ambos os sexos mensurados por espécie foi variável, dependendo da disponibilidade de exemplares (mínimo= 1, máximo=12, média=4,1). Para as análises foram consideradas as médias dos indivíduos medidos. Portanto, todos os atributos se referem às espécies, não sendo consideradas variações intra-específicas.

Tabela 1: Atributos das espécies de aves com seus respectivos códigos.

Atributos	Categorias	Rótulos
Morfometria (quantitativos)		
Peso	média por espécie (g)	Pe
Comprimento total	média por espécie (mm)	Co
Comprimento da Asa	média por espécie (mm)	As
Tarso	média por espécie (mm)	Ta
Cúlmen (comprimento do bico)	média por espécie (mm)	Cu
Largura do bico	média por espécie (mm)	La
Profundidade do Bico	média por espécie (mm)	Pr
Localização do Ninho (qualitativo)		
	Solo	So
	Su-bosque	Su
	Estrato médio	Me
	Dossel	Do
	Cavidade no Su-bosque	Csu
	Cavidade no estrato médio	Cme
Hábito alimentar e estrato de forrageamento (qualitativo)		
	Frugívoro de Dossel	FD
	Insetívoro de Dossel	ID

Insetívoro de Estrato médio	IM
Insetívoro de Sub-bosque	IS
Insetívoro Terrícola	IT
Nectarívoro de Estrato médio	NM
Nectarívoro de Sub-bosque	NS
Onívoro de Dossel	OD
Onívoro de Estrato Médio	OM
Onívoro de Sub-bosque	OS
Onívoro Terrícola	OT

2.3 Análise dos dados

Para as análises dos padrões de convergência e divergência de atributos nas assembleias de aves, bem como de diversidade funcional, foi utilizado o método proposto por Pillar *et al.* (2009), implementado no *software* SYNCOSA 2.6.9 (Pillar 2010), o qual consiste basicamente em multiplicações de matrizes e correlações entre matrizes.

A partir dos dados coletados, foram geradas três matrizes: a primeira contém informações da abundância das espécies de aves pelas comunidades (cada UA é considerada uma comunidade), denominada matriz **W**. A segunda, denominada matriz **B**, contém as espécies descritas pelos atributos discriminados na Tabela 1. A terceira (matriz **E**) consiste numa matriz que descreve as comunidades de acordo com variáveis ambientais que, no presente trabalho, corresponderam aos escores de ordenação dos dois primeiros eixos da PCA gerada a partir de variáveis estruturais do habitat (ver Base de dados e Figura 1).

Para se obter uma análise comparativa de comunidades a partir de atributos, é necessário fazer inicialmente uma transferência da informação dos atributos do nível das espécies (matriz **B**) para o nível de comunidades (*scaling up*). Há duas formas de fazer esta transferência da informação: uma que permite a representação dos padrões de convergência

dos atributos e outra os padrões de divergência. Para a transferência associada aos padrões de convergência, realiza-se a multiplicação das matrizes \mathbf{B}' (matriz B inversa) e \mathbf{W} , e se obtém a matriz \mathbf{T} ($\mathbf{T} = \mathbf{B}'\mathbf{W}$), que passa a representar as comunidades descritas pelas médias ponderadas dos atributos. Essa matriz irá permitir a percepção dos padrões de convergência de atributos (TCAP). Para a percepção dos padrões de divergência de atributos (TDAP), inicialmente a matriz \mathbf{B} é utilizada para definir o “grau de pertinência” das espécies com base na caracterização das mesmas pelos atributos, num intervalo de 0 a 1, ou seja, cada espécie apresenta um valor de pertinência tendo em vista a semelhança nos estados dos atributos a outra espécie (método *fuzzy weighting*). Esta matriz com os graus de pertinência passa a ser denominada matriz \mathbf{U} . Em seguida, é realizada a multiplicação das matrizes \mathbf{U} e \mathbf{W} , resultando na matriz \mathbf{X} ($\mathbf{X} = \mathbf{U}'\mathbf{W}$), que representa a performance das espécies ponderadas (com o método *fuzzy*) pelas suas semelhanças quanto aos atributos nas comunidades avaliadas.

Posteriormente, a relação das matrizes \mathbf{T} e \mathbf{X} com a matriz das variáveis ambientais (\mathbf{E}) é avaliada através de correlação matricial, que demonstrará o quanto os padrões observados estão relacionados com o gradiente ambiental, que neste estudo foi considerado como a variação na estrutura do habitat nos remanescentes de Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais. Para tal, são calculadas matrizes de distância das comunidades a partir de \mathbf{T} (\mathbf{D}_T), \mathbf{X} (\mathbf{D}_X) e \mathbf{E} (\mathbf{D}_E), e então estimadas as correlações matriciais (ρ) entre os respectivos conjuntos de dados [$\rho(\mathbf{TE}) = \rho(\mathbf{D}_T, \mathbf{D}_E)$, $\rho(\mathbf{XE}) = \rho(\mathbf{D}_X, \mathbf{D}_E)$] para avaliar o nível de congruência entre as variações expressas nos mesmos.

Valores elevados de $\rho(\mathbf{TE})$ indicam que comunidades mais semelhantes quanto às médias dos atributos são também mais semelhantes para as variáveis ambientais. Sendo assim, $\rho(\mathbf{TE})$ mede a convergência dos atributos (TCAP) ao longo do gradiente ecológico considerado. Por outro lado, considerando a forma de transferência da informação dos

atributos expressa na matriz **X**, valores elevados de $\rho(\mathbf{XE})$ podem indicar que tanto TCAP quanto TDAP (ambos ou um deles) estão relacionados com **E**. Sendo assim, é necessário remover o componente de convergência (TCAP) da $\rho(\mathbf{XE})$, através da correlação parcial de matrizes (análogo ao teste de Mantel parcial), obtendo-se $\rho(\mathbf{XE.T})$, que finalmente representa a magnitude do efeito TDAP em $\rho(\mathbf{XE})$, ou seja, sua relação ao longo do gradiente ambiental ou em parte dele.

Neste processo de obtenção de $\rho(\mathbf{TE})$ e $\rho(\mathbf{XE.T})$, isto é, de TCAP e TDAP, é possível utilizar todos os atributos definidos na matriz **B** ou parte deles, i.e., aqueles que em conjunto maximizam os respectivos valores de correlação. O método iterativo de Pillar & Sosinski (2003) foi utilizado na análise, a fim de considerar apenas atributos que maximizem a função desejada (neste caso, $\rho(\mathbf{TE})$ e $\rho(\mathbf{XE.T})$) ao longo do gradiente considerado (Pillar et al. 2009). Assim, do total de atributos inicialmente considerados na matriz **B**, a análise aponta ainda os atributos ótimos em relação à estrutura do habitat florestal (a matriz **E**). A significância das correlações parciais foi testada por permutação (1000 interações) em comparação a um modelo nulo (Pillar *et al.* 2009). Posteriormente à identificação dos padrões de TCAP e TDAP, foram realizadas análises exploratórias e de regressão linear para facilitar a interpretação dos resultados.

Para verificar o padrão das espécies e seus atributos nas unidades amostrais, uma análise de coordenadas principais (PCoA) foi realizada a partir da matriz **X**, a qual representa as comunidades descritas pelas performances das espécies ponderadas pelos atributos que maximizaram a expressão do TDAP. Para a inclusão dos atributos no gráfico, foram realizadas correlações dos valores brutos dos mesmos (retirados da matriz **T**) com os eixos 1 e 2 e em seguida a escala foi corrigida para a amplitude destes eixos. A PCoA foi realizada no programa Multiv versão 2.63b (Pillar 2009) a partir de uma matriz de distâncias euclidianas.

Ainda considerando o TDAP, foi avaliada a diversidade funcional (entropia quadrática de Rao), gerada pelo *software* SYNCSA 2.6.9 (Pillar 2010). A diversidade funcional foi relacionada à variação estrutural do habitat (eixos 1 e 2 da PCA das variáveis estruturais – variáveis da matriz **E**), através de modelos de regressão linear. A entropia quadrática de Rao (Rao 1982) incorpora tanto a abundância relativa das espécies quanto a medida de diferenças funcionais entre pares de espécies, e pode ser empregada como uma medida de diversidade funcional (Botta-Dukát 2005), o que também indica a divergência dentro de comunidades ao longo do gradiente ambiental e onde ela é maior.

Para avaliar como são os padrões das assembléias de aves descritas pelos atributos que maximizaram a expressão de TCAP ao longo do gradiente ambiental, foram realizadas regressões lineares, utilizando-se os valores de cada atributo por unidade amostral (matriz **T**) e os escores dos eixos 1 e 2 da PCA das variáveis estruturais da vegetação (matriz **E**). Todos os modelos lineares foram avaliados quanto à significância estatística, utilizando-se o *software* Excel 2010.

3. Resultados

3.1 Padrões de Organização pela Divergência de Atributos

Do total de atributos, quatro maximizaram a expressão de TDAP em um nível de correlação parcial significativo ($\rho(\mathbf{X}\mathbf{E}\cdot\mathbf{T})= 0,80$): peso e comprimento médio das espécies, ninho no dossel e nectarívoros de estrato médio (Tabela 2).

Tabela 2: Padrões de organização da assembléia de aves (correlações matriciais e respectivos valores de P) em relação à variação da complexidade do habitat em remanescentes florestais da Mata Atlântica associados com divergência (TDAP) e convergência (TCAP) de atributos. Para os rótulos dos atributos, veja Tabela 1.

	TDAP	P	TCAP	P
Correlações matriciais/ Subconjunto de atributos	<i>Pe, Co, Do, Nm</i>		<i>So, Su, Me, Do, Cm, Is, It, Nm, Od</i>	
$\rho(\mathbf{TE})$	0,477	0,015	0,477	0,018
$\rho(\mathbf{XE.T})$	0,800	0,001	0,260	0,001
$\rho(\mathbf{XE})$	0,743	0,001	0,296	0,002
$\rho(\mathbf{XT})$	0,089		0,145	

$\rho(\mathbf{TE})$ expressão de TCAP a partir de correlação matricial entre $\mathbf{D_T}$ e $\mathbf{D_E}$,

$\rho(\mathbf{XE.T})$ expressão de TDAP a partir da correlação matricial entre $\mathbf{D_X}$ e $\mathbf{D_E}$ removendo o efeito de TCAP ($\mathbf{D_T}$).

$\rho(\mathbf{XE})$ expressão de TDAP e TCAP a partir da correlação matricial entre $\mathbf{D_X}$ e $\mathbf{D_E}$.

O diagrama de ordenação das UAs descritas pelas espécies ponderadas pelos atributos que maximizaram TDAP apresentou 96% de explicação nos dois primeiros eixos, e demonstrou segregação das UAs especialmente ao longo do eixo 1, onde é possível distinguir as áreas mais complexas estruturalmente (à direita) das menos complexas (à esquerda do gráfico) (Figura 2). Observa-se que UAs mais heterogêneas se distinguem das UAs com menor complexidade do habitat por apresentarem valores mais elevados e com maior amplitude (divergência) no comprimento e no peso das aves, além de possuírem uma proporção maior de espécies que fazem ninhos em dossel. Nas UAs com menor complexidade, por outro lado, a ocorrência de espécies nectarívoras de estrato médio foi maior. Os coeficientes de correlação entre espécies e os dois eixos de ordenação são apresentados no Apêndice 1. As espécies *Crypturellus obsoletus*, *Pionus maximiliani*, *Trichlaria malachitacea*, *Trogon rufus* são espécies de maior comprimento e massa corporal e mais associadas às áreas com maior complexidade estrutural, enquanto que *Phyllomyias griseocapilla*, *Chlorophonia cyanea*, *Euphonia chalybea*, *Cyanocorax caeruleus* são espécies

que constroem seus ninhos preferencialmente no dossel e também mais associadas às UAs mais heterogêneas (ver Apêndice 1).

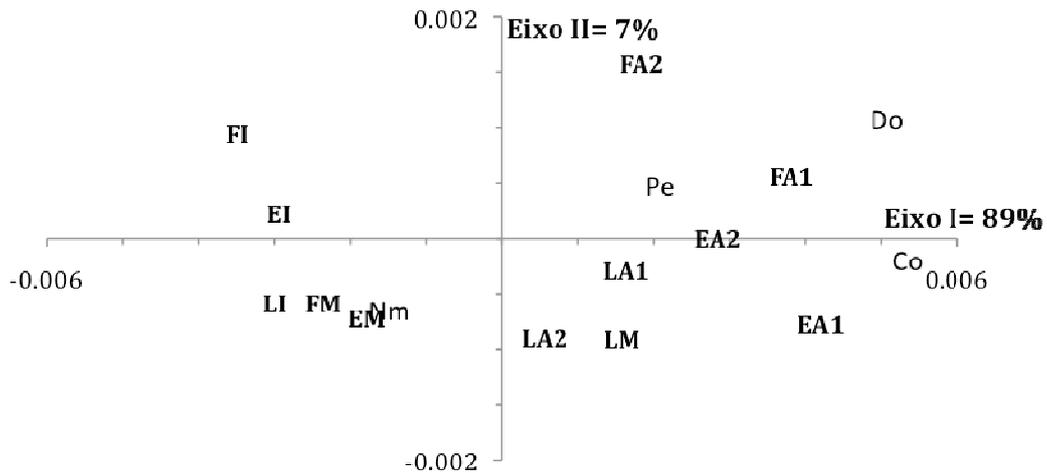


Figura 2: Representação dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de análise de coordenadas principais (PCoA), com base nas UAs descritas pelas espécies ponderadas pelos atributos que maximizaram TDAP. Para rótulos dos atributos, ver tabela 1. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). A correlação das espécies com os eixos 1 e 2 pode ser vista no Apêndice 1.

O índice de diversidade funcional (valores de entropia quadrática de Rao), o qual também expressa a divergência (i.e., a variabilidade) dos atributos nas unidades amostrais, mostrou-se significativamente correlacionado ao eixo 1 da PCA da vegetação ($R^2 = 0,62$, $P = 0,002$, Figura 3), mas não ao eixo 2 ($R^2 = 0,06$, $P = 0,43$). Observa-se que as UAs com maior complexidade do habitat apresentam também maior diversidade funcional.

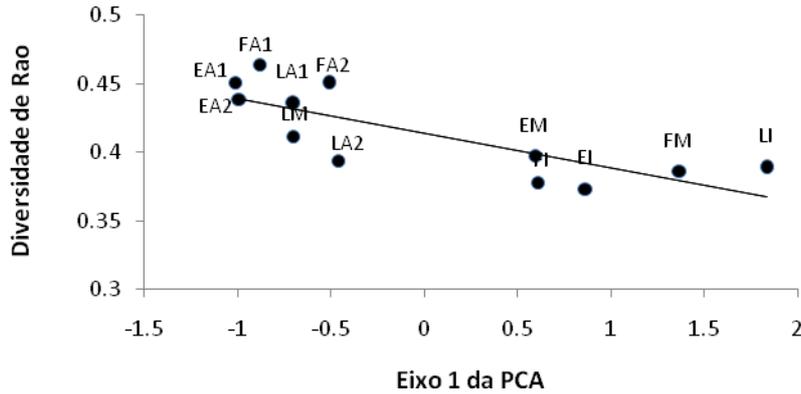


Figura 3: Modelo de regressão linear da diversidade funcional (entropia quadrática de Rao), calculada a partir dos atributos que maximizaram a expressão de TDAP, em relação à variação na estrutura do habitat (eixo 1 da PCA das variáveis estruturais da vegetação) em remanescentes florestais da Mata Atlântica. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial).

3.2 Padrões de Organização pela Convergência de atributos

O subconjunto que maximizou a expressão de TCAP ($\rho(\text{TE})= 0,47$) ao longo das áreas de estudo (Tabela 2) compreendeu nove atributos binários: cinco variáveis de localização do ninho (ninhos no solo, sub-bosque, estrato médio, dossel e cavidade no estrato médio) e quatro de hábito alimentar associado com o estrato de forrageamento (insetívoro terrícola e de sub-bosque, nectarívoro de estrato médio e onívoro de dossel). Os padrões da expressão destes atributos nas comunidades podem ser verificados a partir dos resultados das regressões lineares deles em relação ao gradiente estrutural, considerando o eixo 1 da PCA da vegetação (Tabela 3). Como nenhum destes atributos se mostrou significativamente correlacionado ao eixo 2 da PCA, as regressões para este eixo não foram apresentadas.

Tabela 3: Coeficientes de determinação (R^2) e equações dos modelos das regressões lineares calculadas para os atributos que maximizaram a expressão de TCAP em relação ao primeiro eixo da PCA da vegetação (variável da matriz **E** que apresentou resultados significativos).

Atributos	Modelo da regressão linear	R^2	<i>P</i>
Ninho no Solo (So)	$y = 0,318x + 0.1057$	0,35	0,04
Ninho no sub-bosque (Su)	$y = 0,0803x + 0,5966$	0,56	0,004
Ninho no estrato médio (Me)	$y = -0,0228x + 0,2248$	0,11	0,27
Ninho no dossel (Do)	$y = -0,043x + 0,13$	0,61	0,001
Ninho cavidade no estrato médio (Cm)	$y = -0,0273x + 0,1021$	0,44	0,017
Insetívoros de sub-bosque (Is)	$y = 0,0823x + 0,3425$	0,51	0,009
Insetívoro terrícola (It)	$y = -0,0228x + 0,0642$	0,49	0,01
Nectarívoro estrato médio (Nm)	$y = 0,0097x + 0,0043$	0,16	0,19
Onívoro de dossel (Od)	$y = -0,0399x + 0,1651$	0,42	0,02

Áreas florestais com menor complexidade estrutural do habitat tendem a apresentar assembléias de aves com uma proporção maior de espécies que fazem ninhos no solo ou no sub-bosque, e espécies insetívoras de sub-bosque. Por outro lado, áreas com maior complexidade de habitat comportam assembléias com predomínio de espécies que fazem ninhos no estrato médio, no dossel ou em cavidades no estrato médio, bem como de insetívoros terrícolas e onívoros de dossel.

4. Discussão

A organização da assembléia de aves em relação à variação da estrutura do habitat em escala local demonstrou forte relação com padrões de convergência e divergência dos atributos funcionais selecionados neste estudo. Tanto filtros ambientais quanto interações bióticas, expressas pela limitação de similaridade, por exemplo, têm influência significativa

na estruturação desta assembléia, corroborando a teoria do nicho (Gause 1934, MacArthur & Levins 1967). Se a assembléia local fosse composta apenas por um conjunto randômico de espécies de aves, com padrões de ocorrência limitados por sua capacidade de dispersão (teoria neutra, Hubbell 2001), os atributos funcionais das espécies seriam igualmente distribuídos ao acaso (Petchey *et al.* 2007) e nenhum padrão seria encontrado. Assim, os resultados apresentados nos permitem inferir que a ocorrência do conjunto de espécies nas diferentes áreas de estudo depende do ajuste de seus atributos às condições ambientais locais, aqui consideradas como as características estruturais do habitat determinadas pela vegetação florestal (árvores e arbustos do sub-bosque e do estrato superior da floresta), e também por interações bióticas. Padrão semelhante com diversidade funcional foi encontrado em Petchey *et al.* (2007). Estes autores, analisando também a redundância funcional, realizaram simulações de assembléia de aves em comparação com dados reais para verificar evidências de padrões randômicos em relação aos atributos das espécies. Os atributos funcionais das aves utilizados foram quantidade de recursos, dieta, método de forrageio, substrato de forrageio e período de forrageio.

Áreas florestais estruturalmente mais complexas mostraram maior representatividade de espécies com atributos que maximizaram a divergência, com exceção dos nectarívoros de estrato médio, que foram mais associados às áreas menos complexas, que ainda se encontram em estágios iniciais de sucessão vegetal. As espécies que coexistem na assembléia dos habitats florestais mais complexos tendem a fazer seus ninhos no dossel, e apresentar divergência em relação ao comprimento e ao peso do corpo, sendo em média também proporcionalmente maiores nestas assembléias. A ocorrência simultânea destas espécies provavelmente está ligada à partição de nicho em escala local, o que reduz a probabilidade de exclusão devido às interações negativas como a competição. Pimm & Rosenzweig (1981)

mostram que pequenas diferenças nas preferências de habitat, por exemplo, podem levar a uma grande divergência em seu uso por espécies competidoras, o que facilita a coexistência.

Os atributos ninho de dossel e nectarívoro de estrato médio fizeram parte dos conjuntos que maximizaram tanto o padrão de divergência quanto de convergência de atributos nas assembléias. A convergência aponta para uma seleção destes atributos na organização das assembléias, sendo o atributo ninho de dossel associado às áreas mais complexas e os nectarívoros de estrato médio às estruturalmente menos complexas. Por outro lado, as análises indicam que há divergência entre as espécies para este atributo ao longo de todo ou em parte do gradiente ambiental estudado. O mesmo atributo pode indicar tanto convergência quanto divergência, uma vez que a ocorrência da limitação de similaridade pode estar ocorrendo em apenas um lado do gradiente, enquanto no outro extremo pode estar preponderando a atuação de filtros ambientais para este atributo. Como ambos atributos foram exclusivos de um dos extremos do gradiente ambiental avaliado, percebe-se que há uma convergência na seleção de espécies com este atributo, ao mesmo tempo em que estas espécies divergem das demais que co-ocorrem nas respectivas assembléias que caracterizam os habitats dos extremos do gradiente estrutural considerado. Em sua maioria, nectarívoros são beneficiados em áreas com menor complexidade estrutural devido à abundância de recursos para os mesmos nestas áreas e sua grande capacidade de locomoção (Blake & Loiselle 2001). Quando associados com variáveis ambientais relacionadas ao desmatamento, nectarívoros e pequenos frugívoros foram os atributos mais resilientes ao corte seletivo (Clearly *et al.* 2007).

Áreas com menor complexidade estrutural ainda não possuem um dossel bem desenvolvido, o que leva as espécies adaptadas a este estrato a uma associação maior com habitats mais heterogêneos, justificando assim o padrão de convergência para o atributo ninho de dossel. Por outro lado, espécies que nidificam exclusivamente (ou prioritariamente)

no dossel co-ocorrem com espécies que nidificam em outros locais (estratos) na mesma área florestal, ou seja, há uma divergência para este atributo entre as espécies da assembléia de aves de habitats mais complexos. Como estes atributos (ninho de dossel e nectarívoro de sub-bosque) são variáveis binárias, as quais foram expandidas a partir dos estados de um atributo qualitativo (respectivamente, localização do ninho e hábito alimentar com estrato de forrageamento), a ausência deste em determinadas áreas automaticamente indica a presença de algum outro estado (outra variável binária) do atributo em sua descrição original (ou seja, considerando seus estados qualitativos antes da transformação em variáveis *dummy*).

Em termos de padrões de convergência na organização da assembléia de aves, apenas atributos qualitativos foram selecionados no sub-conjunto ótimo que maximizou a correlação com o ambiente: localização dos ninhos (no solo, no sub-bosque, no estrato médio, no dossel, em cavidade no estrato médio), nectarívoros de estrato médio, insetívoros terrícolas, insetívoros de sub-bosque e onívoros de dossel. Ninhos em cavidade no estrato médio, insetívoros terrícolas e onívoros de dossel foram os atributos com proporções maiores nas áreas mais complexas estruturalmente, visto que áreas com menor heterogeneidade não possuem a complexidade estrutural que espécies com estes atributos demandam. Clearly *et al.* (2007) verificaram que insetívoros terrícolas e guildas de dossel foram mais associadas a locais onde não há registro de corte seletivo, enquanto que espécies que nidificam em cavidades mostraram-se sensíveis à modificação do habitat (Hausner *et al.* 2003). Florestas que apresentam árvores mortas em pé propiciam locais para nidificação e recursos para forrageamento (e.g., invertebrados em troncos mortos), beneficiando espécies que constroem ninhos em cavidades (Haartman 1957, Nilsson 1979, Brawn *et al.* 1982).

Insetívoros de sub-bosque e ninhos de sub-bosque e solo foram os atributos com médias maiores nas áreas menos complexas estruturalmente. Conseqüentemente, a menor complexidade estrutural provavelmente está relacionada a mais recursos alimentares e

reprodutivos para espécies com tais características. Clearly *et al.* (2007) apontam o atributo insetívoro de sub-bosque como mais associado a variáveis ambientais relacionadas com corte seletivo, o que não ocorreu para ninhos de solo no estudo de Hausner *et al.* (2003), que foi um dos atributos ecológicos que respondeu negativamente a modificações do habitat. No presente estudo, insetívoros de sub-bosque foram os mais numerosos em termos de espécies. Como as áreas menos complexas apresentam menor heterogeneidade vertical e horizontal em termos de indivíduos arbóreos, principalmente, não apresentando estratos bem definidos como as UAs mais complexas, as aves que possuem atributos de sub-bosque e relacionadas ao solo maximizaram a convergência e demonstraram maior representatividade nesta parte do gradiente. Esta representatividade pode ser tanto pela presença de várias espécies pouco abundantes, mas que têm as mesmas características (mesmo estado do atributo) ou devido a algumas espécies muito abundantes, uma vez que a expressão do atributo é na comunidade.

Tendo em vista que a expressão de TDAP é baseada principalmente em interações bióticas, que levam à limitação por similaridade, pode ocorrer uma complementaridade no uso dos recursos e, dessa forma, acréscimo na diversidade funcional (Tilman *et al.* 1997, Díaz & Cabido 2001). Os resultados evidenciam um aumento da diversidade funcional à medida que aumenta a complexidade estrutural do habitat. Esses resultados corroboram a hipótese de que o aumento na heterogeneidade ambiental, aqui expressa pela estrutura vertical e horizontal dos indivíduos das espécies arbóreas e arbustivas florestais, é importante para a manutenção da diversidade funcional (Batalha *et al.* 2010) e para a coexistência de um número maior de nichos e formas de obtenção de recursos (MacArthur & MacArthur 1961). Assim, considerando florestas, ambientes mais complexos estruturalmente caracterizam-se pela maior divergência de atributos e maior diversidade funcional.

5. Conclusões

A assembléia de aves em remanescentes florestais em diferentes estágios de sucessão na Mata Atlântica é estruturada por padrões simultaneamente relacionados com convergência e divergência de atributos funcionais em relação à variação na complexidade do habitat. Em habitats mais heterogêneos ocorre uma complementaridade no uso dos recursos devido à divergência de atributos e, dessa forma, um acréscimo na diversidade funcional. Portanto, áreas florestais com maior complexidade estrutural possuem maiores possibilidades de relações ecológicas no ecossistema, abrigando uma maior diversidade funcional, considerando a assembléia de aves.

Os resultados apresentados indicam que a organização das assembléias de aves em escala local é guiada por fatores relacionados ao nicho das espécies, aos filtros ecológicos e às interações bióticas. No entanto, trabalhos futuros que relacionem a filogenia das espécies podem vir complementar o entendimento destes padrões, evidenciando possíveis influências desta nos padrões de convergência e divergência de atributos das espécies com relação à variação na complexidade do habitat.

6. Referências bibliográficas

- Aleixo, A. (1999) Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor*, **101**, 527-548.
- Anjos, L. (2001) Bird communities in five Atlantic Forest fragments in southern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, **12**, 11-27.
- Antunes, A.Z. (2005) Alterações na composição da comunidade de aves ao longo do tempo em um fragmento florestal no sudeste do Brasil. *Ararajuba*, **13** (1), 47-61.
- Barbaro, L. & van Halder, I. (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, **32**, 321–333.
- Batalha, M. A., Cianciaruso, M. V. & Motta-Junior, J. C. (2010) Consequences of Simulated Loss of Open Cerrado Areas to Bird Functional Diversity. *Natureza & Conservação*, **8** (1), 34-40.
- Bibby, C., Burgess, N.D. & Hil, D.A. (1993) *Birds census techniques*. Academic Press, London.
- Blake, J. G., Loiselle, B. A. (2001). Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *Auk*, **118**, 304–326.
- Botta-Dukát, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 533–540.
- Brack, P. (2002) *Estudo fitossociológico e aspectos fitogeográficos em duas áreas de floresta Atlântica em encosta no Rio Grande do Sul*. Tese (Doutorando em botânica). Universidade Federal de São Carlos. 134 p.
- Brawn, J. D., Elder, W.H. & Evans, K.E. (1982) Winter foraging by cavity nesting birds in an oakhickory forest. *Wildlife Society Bulletin*, **10**, 271–275.
- Chazdon, R. L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. (2007) Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.*, **362**, 273-289.
- Christian, D.G. (2001) Nests and nesting behavior of some little known panamanian birds. *Ornitologia Neotropical*, **12**, 327–336.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I.A., Batalha, M. A. (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, **9**(3), 93-103.
- Clearly, D.F.R., Boyle, T.J.B., Setyawaty, T., Anggraeni, C.D., Loon, E.E.V. & Menken, S. B.J. (2007) Bird species and traits associated with logged and unlogged forest in Borneo. *Ecological Applications*, **17** (4), 1184-1197.

- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Dias, S., Buchman, N., Gurvich, D.E., Reich, P.E., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A, Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Davies, K.F., Melbourne, B.A., James, C.D. & Cunningham, R.B. (2010) Using traits of species to understand responses to land use change: Birds and livestock grazing in the Australian arid zone. *Biological Conservation*, **143**, 78-75.
- Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal J. (1992-2002) *Handbook of the birds of the world*. Lynx. (Ostrich to ducks, vols. 1-7), Barcelona.
- Del Hoyo, J., Elliot, A. & Christie, D. (2003-2006) *Handbook of the birds of the world*. Lynx. (Broadbills to tapaculos, vols. 8-11), Barcelona.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. *Ecology and evolution of communities*, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, pp. 343-444.
- Díaz S. & Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F. (1999) Functional implications of trait–environment linkages in plant communities. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, p.130-164. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quertier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 20684-20689.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J. (2004) Plant Functional Markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**(9), 2630-2637.
- Gaston, K. J. & Chown, S.L. (2005) Neutrality and the niche. *Functional Ecology*, **19**,1-6.
- Gause, I. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, MD.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399-409.
- Grinnell J. (1917) The niche-relationship of the California thrasher. *Auk*, **34**,427–33.
- Haartman, L. V. (1957) Adaptation in hole-nesting birds. *Evolution*, **11**, 339–347.
- Hasenack, H. & Ferraro L.W. (1989) Considerações sobre o clima da região de Tramandaí - RS. *Pesquisas*, **22**, 53-70.

- Hausner, V.H., Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. (2003) Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in Northern Coastal birch forests. *Ecological Applications*, **13**(4), 999-1012.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hubbell, S.P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, **19**, 166–172.
- Isler, M.L. & Isler, P.R. (1987) *The tanagers: Natural history, distribution and identification*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Karr, J. R. & Freemark, K.E. (1983). Habitat Selection and Environmental Gradients: Dynamics in the "Stable" Tropics. *Ecology*, **64**, 1481-1494.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157-164.
- Klein, R. M. (1964) Aspectos predominantes da vegetação sul-brasileira. In: *Anais do Congresso Nacional da Sociedade botânica do Brasil*, 15, Porto Alegre, p. 255-276.
- Kirwan, G.M. (2009) Notes on the breeding ecology and seasonality of some Brazilian birds. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **17**(2), 121-136.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**, 377-385.
- Macarthur, R.W. & Macarthur, J. W. (1961) On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594-598.
- Mello, R.S.P., Schussler, G., Bergamin, R.S., Pilla, T.P., Coelho de Souza, G., Lutkemeier, K., Ritter, M.R., Kubo, R., Santos, M.F.M., Baptista, L.R.M. (2008) Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no SisPP do corredor Mata Atlântica Sul na região nordeste do RS. In: *IV Simpósio de Áreas Protegidas, 2008, Canela*. Anais do IV Simpósio de Áreas Protegidas.
- Motta-Junior, J. C. (1990) Estrutura trófica e composição das avifaunas de três habitats terrestres na região central do estado de São Paulo. *Ararajuba* **1**, 65:71.
- Narosky, S., Fraga, R., de la Peña, M. (1983) *Nidificación de las aves argentinas (Dendrocolaptidae y Furnariidae)*. Ed. Publicaciones Médicas Argentinas, Buenos Aires.
- Nilsson, S. G. (1979) Density and species richness of some forest bird communities in south Sweden. *Oikos*, **33**, 392–401.
- Nimer E. (1990) Clima. In: *Geografia do Brasil: Região Sul* (ed. IBGE). IBGE, Rio de Janeiro, pp. 151-187.

- Peña, M. R. de la (1987) *Nidos e huevos de aves argentinas*. Ed. Talleres Gráficos Lux, Santa Fé.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S. & Gaston, K.J. (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 977-985.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters*, **5**(3),402-411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**(6), 741-758.
- Pillar, V.D. (2009) *MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis: Randomization Testing and Bootstrap Resampling 2.63 beta*. Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. Disponível em <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>>.
- Pillar, V.D. (2010) *SYNCSA Character-Based Community Analysis, Version 2.6.9*. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, **13** (5), 587-596.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., Sosinski, E.E. & Joner, F. (2009) Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 334-348.
- Pillar, V.P. & Sosinski Jr., E.E. (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 323-332.
- Pimm, S.L. & Rosenzweig, M. L. (1981) Competitors and habitat use. *Oikos*, **37**, 1-6.
- Rao, C.R. (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, **21**, 24-43.
- Ricotta, C. (2005) Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, **53**(1), 29-38.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 868p.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A. & Moskovitz, D.K. (1996) *Neotropical birds: Ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tilman, D., Lehman, C.L. & Thomson, K.T. (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, **94**, 1857-1861.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Nimiela, J.,

- Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J. & Woodcock, B. A. (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, **19** (10), 2921-2947.
- Weiher, E., Paul Clarke, G.D. & Keddy, P.A. (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and de coexistence of plant species. *Oikos*, **81**, 309-322.
- Weiher, W. & Keddy, P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* **74**(1), 159-164.
- Willis, E. O. (1979) The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **33**, 1-25.
- Zanini, K. J. (2011) *Dinâmica de regeneração na Mata Atlântica: análise funcional da composição de espécies vegetais em diferentes estágios sucessionais*. Dissertação (Mestrado em Ecologia) -Universidade Federal do Rio Grande do Sul,79p..
- Zobel, M. (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 266-269.

Considerações finais



CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo demonstrou que os parâmetros estruturais da assembléia de aves respondem à variação na complexidade do habitat, e que esta é estruturada por padrões simultaneamente relacionados com convergência e divergência de atributos funcionais em remanescentes florestais em diferentes estágios de sucessão na Mata Atlântica. A composição da assembléia de aves difere entre estágios estruturais e de sucessão devido à ocorrência de espécies de aves e guildas mais sensíveis à modificação do habitat e consequentemente restritas a estágios avançados. Da mesma forma, variações na estrutura da vegetação provocam, concomitantemente, mudanças nas espécies com atributos adaptados a determinados estágios estruturais. Ou seja, as espécies com capacidade em transpor filtros ambientais apresentaram similaridade na expressão de determinados atributos, indicando o padrão de organização a partir da convergência. Áreas com habitats mais heterogêneos abrigam tanto maior diversidade e riqueza de espécies de aves quanto maior diversidade funcional. Como a diversidade funcional expressa a divergência, em áreas com maior complexidade ambiental ocorre uma complementaridade no uso dos recursos devido à divergência de atributos e, dessa forma, a um acréscimo na diversidade funcional.

Florestas secundárias em estágios intermediários de sucessão, por abrigarem semelhante diversidade e composição de espécies e de guildas em relação às áreas mais avançadas e heterogêneas estruturalmente, são também importantes para fins de conservação, principalmente quando próximas das áreas avançadas e de unidades de conservação.

O presente estudo está inserido no PLDSisPP (pesquisas ecológicas de longa duração no sistema de parcelas permanentes do corredor Mata Atlântica Sul), abrangendo sítios de pesquisas ecológicas de longo prazo na região nordeste do Estado. Portanto, tal relação da assembléia de aves com a heterogeneidade do habitat pode ser repetida na região, ampliada e ramificada em novas abordagens e hipóteses.

Em buscas das respostas dos dois capítulos apresentados, duas outras perguntas surgiram. Estas perguntas se investigadas em estudos futuros, complementariam a compreensão da resposta da assembléia de aves à modificação do habitat, bem como da sua organização:

- O padrão de organização da assembléia de aves encontrado em escala local se mantém em escala regional?
- Tendo em vista que indivíduos taxonomicamente distantes podem apresentar atributos semelhantes, qual a influência da filogenia nos padrões de convergência e divergência de atributos das espécies à variação na complexidade do habitat?

APÊNDICES

Apêndice A: Lista das espécies registradas nos pontos de escutas e suas respectivas guildas, em diferentes estágios de sucessão. Estágio 1: inicial/médio, Estágios 2: médio/avançado, Estágio 3: avançado. Rótulos das guildas: IT insetívoro terrícola, IM insetívoro de estrato médio, IS insetívoro de sub-bosque, ID insetívoro de dossel, OT onívoro terrícola, OM onívoro de estrato médio, OS onívoro de sub-bosque, OD onívoro de dossel, FD frugívoro de dossel, NM nectarívoro de estrato médio, NS nectarívoro de sub-bosque.

Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guilda
Tinamidae					
	<i>Tinamus solitarius</i> (Vieillot, 1819)	x		x	OT
	<i>Crypturellus obsoletus</i> (Temminck, 1815)			x	OT
Columbidae					
	<i>Leptotila rufaxilla</i> (Richard & Bernard, 1792)	x	x		OT
Psittacidae					
	<i>Pyrrhura frontalis</i> (Vieillot, 1817)			x	FD
	<i>Pionus maximiliani</i> (Kuhl, 1820)			x	FD
	<i>Trichilaria malachitacea</i> (Spix, 1824)	x	x		FD
Trochilidae					
	<i>Phaethornis eurynome</i> (Lesson, 1832)	x	x	x	NS
	<i>Stephanoxis lalandi</i> (Vieillot, 1818)	x	x		NM
	<i>Thalurania glaucopis</i> (Gmelin, 1788)	x		x	NS
	Beija flor	x	x	x	
Trogonidae					
	<i>Trogon surrucura</i> Vieillot, 1817		x	x	OD
	<i>Trogon rufus</i> Gmelin, 1788		x	x	OD

Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guilda
Picidae					
	<i>Picumnus temminckii</i> Lafresnaye, 1845	x		x	IM
	<i>Veniliornis spilogaster</i> (Wagler, 1827)	x	x		IS
	<i>Piculus aurulentus</i> (Temminck, 1821)	x		x	IM
Thamnophiloidea					
	<i>Hypoedaleus guttatus</i> (Vieillot, 1816)			x	IM
	<i>Batara cinerea</i> (Vieillot, 1819)	x		x	IS
	<i>Mackenziaena severa</i> (Lichtenstein, 1823)		x		IS
	<i>Thamnophilus caerulescens</i> Vieillot, 1816	x	x	x	IS
	<i>Dysithamnus mentalis</i> (Temminck, 1823)		x	x	IS
	<i>Drymophila malura</i> (Temminck, 1825)	x			IS
	<i>Pyriglena leucoptera</i> (Vieillot, 1818)	x	x	x	IS
	<i>Myrmeciza squamosa</i> Pelzeln, 1868		x		IT
Conopophagidae					
	<i>Conopophaga lineata</i> (Wied, 1831)	x	x	x	IS
Grallariidae					
	<i>Hylopezus nattereri</i> (Pinto, 1937)	x	x	x	IT
Rhinocryptidae					
	<i>Eleoscytalopus indigoticus</i> (Wied, 1831)	x			IS

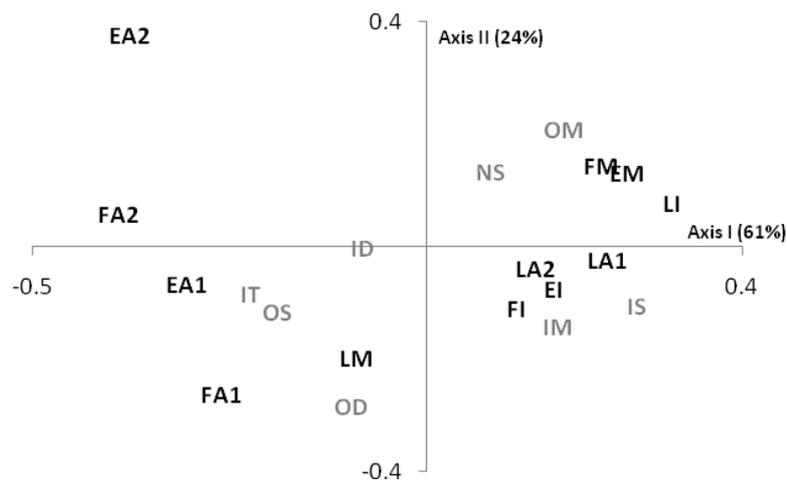
Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guilda
	<i>Scytalopus speluncae</i> (Ménétriès, 1835)			x	IS
Formicariidae	<i>Chamaeza campanisona</i> (Lichtenstein, 1823)		x	x	IT
Scleruridae	<i>Sclerurus scansor</i> (Ménétriès, 1835)	x	x	x	IT
Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i> (Vieillot, 1818)	x	x	x	IM
	<i>Xiphocolaptes albicollis</i> (Vieillot, 1818)		x		IS
	<i>Dendrocolaptes platyrostris</i> Spix, 1825	x	x		IS
	<i>Xiphorhynchus fuscus</i> (Vieillot, 1818)	x	x	x	IS
	<i>Lepidocolaptes falcinellus</i> (Cabanis & Heine, 1859)	x	x	x	IM
	<i>Campylorhamphus falcularius</i> (Vieillot, 1822)			x	IS
Furnariidae	<i>Synallaxis ruficapilla</i> Vieillot, 1819	x	x	x	IS
	<i>Synallaxis cinerascens</i> Temminck, 1823	x			IS
	<i>Anabacerthia amaurotis</i> (Temminck, 1823)		x	x	IS

Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guilda
	<i>Syndactyla rufosuperciliata</i> (Lafresnaye, 1832)	x	x	x	IS
	<i>Philydor atricapillus</i> (Wied, 1821)		x		IS
	<i>Philydor rufum</i> (Vieillot, 1818)	x	x	x	IM
	<i>Heliobletus contaminatus</i> Berlepsch, 1885	x	x	x	ID
Rhynchocyclidae					
	<i>Tolmomyias sulphurescens</i> (Spix, 1825)	x	x	x	IM
	<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i> (Lafresnaye, 1846)	x	x	x	IS
	<i>Leptopogon amaurocephalus</i> Tschudi, 1846			x	IS
	<i>Mionectes rufiventris</i> Cabanis, 1846			x	OS
	<i>Phylloscartes ventralis</i> (Temminck, 1824)	x	x	x	ID
Tyrannidae					
	<i>Phyllomyias virescens</i> (Temminck, 1824)	x	x		ID
	<i>Phyllomyias griseocapilla</i> Sclater, 1862		x	x	OD
	<i>Platyrrinchus mystaceus</i> Vieillot, 1818	x	x	x	IS
	<i>Myiophobus fasciatus</i> (Statius Muller, 1776)	x			IS
	<i>Lathrotriccus euleri</i> (Cabanis, 1868)	x	x	x	IS

Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guilda
	<i>Myiodynastes maculatus</i> (Statius Muller, 1776)	x		x	OD
	<i>Tyrannus melancholicus</i> Vieillot, 1819	x			ID
	<i>Myiarchus swainsoni</i> Cabanis & Heine, 1859	x			OM
	<i>Attila phoenicurus</i> Pelzeln, 1868			x	ID
Pipridae	<i>Chiroxiphia caudata</i> (Shaw & Nodder, 1793)	x	x	x	OS
Tityridae	<i>Schiffornis virescens</i> (Lafresnaye, 1838)	x	x		OS
	<i>Tityra cayana</i> (Linnaeus, 1766)		x		OD
	<i>Pachyramphus polychopterus</i> (Vieillot, 1818)	x	x	x	OD
	<i>Pachyramphus validus</i> (Lichtenstein, 1823)	x	x	x	OD
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i> (Gmelin, 1789)	x			OM
	<i>Vireo olivaceus</i> (Linnaeus, 1766)	x	x		OD
	<i>Hylophilus poicilotis</i> Temminck, 1822	x	x	x	OM
Corvidae	<i>Cyanocorax caeruleus</i> (Vieillot, 1818)		x		OD
Turdidae					

Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guildd
	<i>Turdus amaurochalinus</i> Cabanis, 1850			x	OS
	<i>Turdus albicollis</i> Vieillot, 1818	x	x	x	OS
Thraupidae					
	<i>Saltator fuliginosus</i> (Daudin, 1800)			x	OM
	<i>Saltator similis</i> d'Orbigny & Lafresnaye, 1837	x			OM
	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i> (Strickland, 1844)	x			IS
	<i>Tachyphonus coronatus</i> (Vieillot, 1822)	x	x	x	OM
	<i>Lanio melanops</i> (Vieillot, 1818)		x	x	OS
	<i>Tangara seledon</i> (Statius Muller, 1776)	x			OD
	<i>Tangara cyanoptera</i> (Vieillot, 1817)	x	x	x	OD
	<i>Pipraeidea melanonota</i> (Vieillot, 1819)	x	x		OD
	<i>Hemithraupis ruficapilla</i> (Vieillot, 1818)	x	x	x	OD
	<i>Tangara</i> sp	x	x	x	
	Thraupideo	x	x	x	
Cardinalidae					
	<i>Habia rubica</i> (Vieillot, 1817)		x	x	OS
Parulidae					
	<i>Parula pitiayumi</i> (Vieillot, 1817)	x	x	x	ID
	<i>Basileuterus culicivorus</i> (Deppe, 1830)	x	x	x	IS
	<i>Basileuterus leucoblepharus</i> (Vieillot, 1817)	x	x	x	IS

Família	Espécie	Estágio 1	Estágio 2	Estágio 3	Guilda
Icteridae					
	<i>Cacicus chrysopterus</i> (Vigors, 1825)		x	x	OD
Fringillidae					
	<i>Euphonia chalybea</i> (Mikan, 1825)			x	FD
	<i>Euphonia pectoralis</i> (Latham, 1801)			x	FD
	<i>Chlorophonia cyanea</i> (Thunberg, 1822)		x	x	FD



Apêndice B: Representação dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma análise de coordenadas principais, com base nas guildas das espécies de aves com frequência mínima de ocorrência igual a três e as unidades amostrais em diferentes estágios de sucessão secundária. Rótulo das unidades amostrais: primeira letra representa o vale de amostragem (E=Encantada, F=Forqueta, L=Ligeiro) e a segunda letra o tempo de abandono (A=Avançada, M=Médio, I=inicial). Rótulos das guildas: IT insetívoro terrícola, IM insetívoro de estrato médio, IS insetívoro de sub-bosque, ID insetívoro de dossel, OS onívoro de sub-bosque, OM onívoro de estrato médio, OD onívoro de dossel, NS nectarívoro de sub-bosque.

Apêndice Capítulo 2

Apêndice 1: Coeficientes de correlação dos descritores das espécies nos dois eixos de ordenação da análise de coordenadas principais (Figura 2). Os valores do eixo 1 indicam se as espécies estão à direita (valores positivos) ou esquerda (negativos) do diagrama. No eixo 2, os valores indicam se as mesmas se localizam no quadrante superior (valores positivos) ou inferior (negativos) do diagrama.

Rótulos	Espécies	Eixo 1	Eixo 2
Chca	<i>Chamaeza campanisona</i>	0.9834	-0.16389
Tual	<i>Turdus albicollis</i>	0.98297	-0.15993
Tuam	<i>Turdus amaurochalinus</i>	0.98272	-0.16171
Safu	<i>Saltator fuliginosus</i>	0.98238	-0.16456
Mase	<i>Mackenziaena severa</i>	0.98183	-0.16717
Trru	<i>Trogon rufus</i>	0.98135	-0.17309
Pyfr	<i>Pyrrhura frontalis</i>	0.97924	-0.17787
Depl	<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	0.97874	-0.18097
Sasi	<i>Saltator similis</i>	0.97771	-0.15764
Pima	<i>Pionus maximiliani</i>	0.97712	-0.18166
Trsu	<i>Trogon surrucura</i>	0.9764	-0.18633
Myma	<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.97597	-0.15734
Cafa	<i>Campylorhamphus falcularius</i>	0.97399	-0.20949
Cyca	<i>Cyanocorax caeruleus</i>	0.97304	0.21005
Trma	<i>Trichloria malachitacea</i>	0.97299	-0.19132
Xial	<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	0.97235	-0.19197
Piau	<i>Piculus aurulentus</i>	0.97077	-0.1582
Leru	<i>Leptotila rufaxilla</i>	0.96635	-0.19742
Baci	<i>Batara cinerea</i>	0.9658	-0.19449
Tyca	<i>Tityra cayana</i>	0.96388	-0.22858
Tyme	<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.96316	-0.18522
Crob	<i>Crypturellus obsoletus</i>	0.96294	-0.19756
Tacy	<i>Tangara cyanoptera</i>	0.96284	-0.16112
Tiso	<i>Tinamus solitarius</i>	0.95929	-0.19904
Hygu	<i>Hypoedaleus guttatus</i>	0.94327	0.32297
Pava	<i>Pachyramphus validus</i>	0.94284	0.32368
Cacr	<i>Cacicus chrysopterus</i>	0.9406	-0.21487
Scsc	<i>Sclerurus scansor</i>	0.93886	-0.21983
Vesp	<i>Venilliornes spilogaster</i>	0.93837	-0.24197
Atph	<i>Attila phoenicurus</i>	0.92078	-0.23771
Pyle	<i>Pyriglena leucoptera</i>	0.91398	-0.23512
Phru	<i>Philydor rufum</i>	0.88722	-0.33518
Lefa	<i>Lepidocolaptes falcinellus</i>	0.88168	-0.28275
Haru	<i>Habia rubica</i>	0.85325	-0.29254
Cygu	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.6554	-0.45179

Rótulos	Espécies	Eixo 1	Eixo 2
Xifu	<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	0.58287	-0.46395
Euch	<i>Euphonia chalybea</i>	0.39801	0.90539
Mysw	<i>Myiarchus swainsoni</i>	0.35991	-0.54376
Taco	<i>Tachyphonus coronatus</i>	0.26351	-0.55527
Sruf	<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	0.25383	-0.55082
Hesp	<i>Hemithraupis</i> sp	0.2364	0.95393
Chcy	<i>Chlorophonia cyanea</i>	0.21124	0.97153
Anam	<i>Anabacerthia amaurotis</i>	0.10163	0.73796
Phgr	<i>Phyllomyias griseocapilla</i>	-0.024856	0.97543
Hypo	<i>Hylophilus poicilotis</i>	-0.03156	0.97989
Papi	<i>Parula pitiayumi</i>	-0.11791	0.94732
Papo	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	-0.53258	-0.41156
Phat	<i>Philydor atricapillus</i>	-0.70891	-0.35364
Lame	<i>Lanio melanops</i>	-0.79437	-0.27
Ccau	<i>Chiroxiphia caudata</i>	-0.80029	-0.23472
Scvi	<i>Schiffornis virescens</i>	-0.80839	-0.24927
Hyna	<i>Hylopezus nattereri</i>	-0.82007	-0.10564
Tasp	<i>Tangara</i> sp	-0.93243	-0.098933
Thca	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	-0.94079	-0.090916
Stla	<i>Stephanoxis lalandi</i>	-0.95202	-0.10352
Pheu	<i>Phaethornis eurynome</i>	-0.96152	-0.11778
Coli	<i>Conopophaga lineata</i>	-0.96375	-0.070086
Sigr	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	-0.96712	-0.069339
Tosu	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	-0.96938	-0.031987
Syru	<i>Synallaxis ruficapilla</i>	-0.97038	-0.032242
Mysq	<i>Myrmeciza squamosa</i>	-0.97086	-0.046367
Popl	<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	-0.97184	-0.029881
Plmy	<i>Platyrinchus mystaceus</i>	-0.97207	-0.027324
Bale	<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	-0.97214	-0.014705
Viol	<i>Vireo olivaceus</i>	-0.97462	-0.020638
Thgl	<i>Thalurania glaucopis</i>	-0.97476	-0.017554
Pime	<i>Pipraeidea melanonota</i>	-0.97479	-0.030677
Pite	<i>Picumnus temminckii</i>	-0.97774	-0.012838
Befl	Beija-flor	-0.98044	0.012064
Phve	<i>Phylloscartes ventralis</i>	-0.98047	-0.024937
Dyme	<i>Dysithamnus mentalis</i>	-0.9814	0.004463
Elin	<i>Eleoscytalopus indigoticus</i>	-0.98346	0.060836
Eupe	<i>Euphonia pectoralis</i>	-0.98588	0.083548
Pyru	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	-0.9863	0.0089337
Miru	<i>Mionectes rufiventris</i>	-0.98838	0.030024
Tase	<i>Tangara seledon</i>	-0.98864	0.054593
Bacu	<i>Basileuterus culicivorus</i>	-0.99109	-0.043111

Rótulos	Espécies	Eixo 1	Eixo 2
Drma	<i>Drymophila malura</i>	-0.99128	-0.052611
Syci	<i>Synallaxis cinerascens</i>	-0.99179	-0.034298
Scsp	<i>Scytalopus speluncae</i>	-0.99375	0.044642
Leam	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	-0.99648	-0.022787
Phvi	<i>Phyllomyias virescens</i>	-0.99664	-0.033932
Heco	<i>Heliobletus contaminatus</i>	-0.99681	0.021629
Myfa	<i>Myiophobus fasciatus</i>	-0.99716	-0.0076827
Laeu	<i>Lathrotriccus euleri</i>	-0.99824	-0.025172