



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Trabalho de conclusão de curso

**Variação da densidade populacional de aves amazônicas como indicativo de
preferência de habitat**

Bruna R. do Amaral

Orientador: Gonçalo Ferraz

Novembro de 2016

Varição da densidade populacional de aves amazônicas como indicativo de
preferência de habitat

Orientador: Gonçalo Ferraz, UFRGS, Dept. Ecologia

Banca Examinadora:

Felipe Zilio

Murilo Guimarães

Porto Alegre, Novembro de 2016.

Manuscrito formatado segundo as regras
editoriais da revista *The Auk*.

Variação da densidade populacional de aves amazônicas como indicativo de preferência de habitat

Bruna R. Amaral^{1,2}, Gonçalo Ferraz (orient.)¹

1 - UFRGS - Dept. de Ecologia – Lab. Ecologia de Populações - Av. Bento Gonçalves, Brasil

2 - brunaamaral@ufrgs.br

Resumo

O desmatamento é uma das principais ameaças a biodiversidade na Amazônia, e a crescente área de floresta secundária se desenvolvendo na região pode representar um habitat para a fauna. Apesar de muitas espécies ocorrerem tanto em áreas de floresta primária quanto secundária, o potencial da floresta secundária de proporcionar um habitat de qualidade ainda é desconhecido. Segundo a teoria de distribuição livre ideal, um indivíduo escolhe o habitat que maximiza o seu fitness. Áreas de maior qualidade, portanto, tendem a apresentar uma maior densidade de organismos do que ambientes de qualidade inferior. O objetivo deste trabalho é avaliar o potencial das florestas secundárias como um ambiente de qualidade para a avifauna, utilizando estimativas de densidade e fitness como indicadores de preferência de habitat de três espécies insetívoras de aves de sub-bosque na Amazônia Central. Para tanto, a densidade de cada espécie foi estimada para floresta primária e secundária através de modelo inhomogêneo de marcação e recaptura espacial e os dados de anilhamento. Um índice de condição corporal, que reflete o fitness, também foi calculado para cada ambiente. Cada espécie apresentou uma resposta diferente de densidade e fitness para os ambientes. *Dendrocincla merula* não apresentou variação de densidade entre ambientes, porém obteve um maior índice de condição na floresta secundária. Já *Glyphorhynchus spirurus* e *Myrmotherula longipennis* apresentaram maior densidade na

floresta secundária, mas o índice condição foi de *G. spirurus* não variou entre ambientes, enquanto que o de *M. longipennis* foi maior na floresta primária. Os resultados sugerem que a floresta secundária pode representar um habitat de qualidade para espécies de aves, no entanto diferentes espécies apresentam custos e benefícios distintos de permanecer nestas áreas.

Palavras-chave: floresta secundária – fitness – seleção de habitat – Amazônia Central

Introdução

Florestas secundárias estão expandindo em área nos últimos anos, já representando um sexto da área de floresta primária que foi suprimida na década de 90 (Wright 2005). Na América Latina, a taxa de desmatamento é cerca de três vezes mais alta que a mundial, sendo que uma das principais causas do desflorestamento é a conversão de áreas de florestas para agricultura (FAO, 2009). O sistema de agricultura de corte e queima é muito comum na em regiões de floresta tropical, sendo responsável por cerca de 60% do desflorestamento tropical (Myers 1991). Nele, uma área de floresta é cortada, queimada e cultivada por dois a três anos e, depois do uso, a área é abandonada, possibilitando que a floresta se desenvolva novamente (Vallestad 2010).

Na Amazônia brasileira, a agricultura de corte e queima é responsável pela subsistência de cerca de 600 mil famílias de pequenos produtores (Homma et al. 1998). Grande parte das áreas desmatadas na Amazônia na agricultura de corte e queima serão abandonadas, o que resulta em vastas áreas de potencial proliferação de florestas secundárias (Borges e Stouffer 1999).

Dependendo das atividades produtivas estabelecidas nas áreas desmatadas, as florestas secundárias podem vir a se tornar o ecossistema predominante na Amazônia em alguns anos (Pereira e Vieira 2001).

As florestas secundárias são e estão se tornando cada vez mais um componente importante dos ecossistemas tropicais. No entanto, ainda não se sabe até que ponto elas representam um habitat que pode abrigar a fauna presente na floresta primária (Daily 2001, Wright 2005, Gardner et al. 2006, Brook et al. 2006). Nos últimos anos, esta expansão rápida de áreas de floresta secundária levou a um aumento na pesquisa sobre o papel destes habitats para proteção de espécies (Gardner et al. 2006). Conservacionistas, contudo, ainda não chegaram a um consenso se florestas secundárias realmente poderão compensar a perda de biodiversidade nos trópicos (Gardner et al. 2006).

Na Amazônia, áreas de floresta primária e secundária formam, em escala local, um mosaico de habitats em potencial para a fauna (Johns 1991). Estes dois habitats, contudo, possuem capacidades diferentes de prover os recursos e condições necessários para um indivíduo sobreviver e se reproduzir – o que faz com que os indivíduos tenham que tomar uma decisão sobre onde se estabelecer. As áreas que são realmente ocupadas por uma espécie, desta forma, são selecionadas de acordo com a abundância e distribuição de recursos, fatores bióticos e abióticos, a densidade da espécie e interações com outras espécies (Block e Brennan 1993).

Neste cenário, entender quais os processos que regulam a distribuição de indivíduos em diferentes ambientes, bem como em quais ambientes os indivíduos estão se estabelecendo, é imprescindível. A densidade é a variável de estado mais importantes para se entender a dinâmica de uma população, tanto no tempo quanto no espaço. A variação de densidade de uma espécie no espaço pode ser um indicativo de escolha de habitat, uma vez que o número de indivíduos é maior nas suas áreas favoritas (Boyce et al. 2016).

Um dos pressupostos da teoria da distribuição livre ideal é que indivíduos escolhem o habitat que lhes confere o maior fitness (Fretwell e Lucas 1970). A seleção de habitat, desta forma, é uma decisão individual, e cada organismo deve fazer uma escolha baseada não só na qualidade do habitat, mas também nos custos e benefícios do uso de uma determinada área (Fretwell e Lucas 1970). Assumindo que a preferência por um habitat é adaptativa, o fitness de um indivíduo é maximizado no habitat de sua escolha (Jaenike e Holt 1991, Loehle 2012).

Quando diferenças individuais são consideradas, o paradoxo do porquê organismos escolhem habitats de menor qualidade é resolvido (Loehle 2012). Os sumidouros (habitats de qualidade inferior em que somente reprodução não é suficiente para manter a população viável) podem representar a melhor escolha para indivíduos que não são bons competidores. Organismos que são melhores competidores maximizarão seus benefícios ficando nas fontes (área de melhor qualidade em que a natalidade é maior que a mortalidade) – que terá uma taxa de crescimento populacional maior (Pulliam 1988, Loehle 2012). Desta forma, as relações entre densidade e fitness de um habitat podem informar muito sobre a sua qualidade (Boyce et al. 2016).

Aves são consideradas bons organismos preditores de qualidade de habitat, uma vez que a distribuição de comunidades de aves reflete as dinâmicas interespecíficas e tendências populacionais relacionadas com o habitat (Chettri et al. 2005). Além disso, aves respondem rapidamente a mudanças na estrutura do habitat, o que as torna muito sensíveis a distúrbios antropogênicos no ambiente (MacArthur e MacArthur 1961, Aleixo 1999)

O habitat favorito de uma espécie apresenta um maior número de indivíduos com um melhor fitness se comparado a outras áreas, representando uma fonte (Pulliam 1988). Já os ambientes com uma menor preferência representam os sumidouros, onde a densidade e o fitness são

menores. Uma vez que dois habitats podem ter diferentes densidades de indivíduos, o fitness entre estes habitats também pode variar representando uma área preferida pela espécie – onde a densidade e o fitness são máximos – ou um sumidouro – onde a densidade da espécie é máxima porém o fitness é menor.

Nas áreas de floresta primária da Amazônia, se estas representam o habitat preferido por aves, espera-se que a densidade e o fitness de uma população devem ser superiores aos das áreas de floresta secundária. Se a floresta secundária representa um habitat de qualidade para estes indivíduos, a densidade e o fitness devem ser os mesmos que os da floresta primária, ou mesmo superiores. O objetivo deste trabalho é comparar ambientes de floresta primária e secundária, usando densidade e condição de três espécies de aves como indicadores de preferência de habitat.

Material e Métodos

Área de Estudo e Delineamento Amostral

O trabalho de campo foi realizado na região da Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizada a 70 km ao norte de Manaus. Ela consiste em aproximadamente 2000 ha de floresta de terra firme, sendo composta por áreas de floresta secundária (10% da área) com cerca de 30 anos circundados por áreas contínuas de mata primária (90% da área) (Figura 1). Foram realizadas seis campanhas mensais de 13 dias de amostragem de junho a outubro de 2015, durante a estação seca.

A amostragem consistiu em captura de aves em redes de neblina (12m x 2.6m, malha 36mm), que foram distribuídas por doze sítios amostrais com uma área de aproximadamente 36 ha cada um. Cada sítio tem um conjunto de trilhas, sendo que metade das trilhas de cada sítio foi

amostrada. As trilhas amostradas em cada campanha foram escolhidas aleatoriamente, para dificultar o aprendizado da localização das redes pelas aves. No total, foram colocadas 19 linhas de redes por campanha, sendo cada linha constituída por 20 a 30 redes de neblina que ficavam abertas das seis horas da manhã até o meio dia. Todas as aves capturadas receberam anilhas metálicas numeradas do Centro Nacional de Pesquisas e Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE), foram identificadas até o nível de espécie, e sempre que possível, foram medidas a corda da asa (mm) e o peso (g).

Espécies-alvo

Foram selecionadas três espécies para o estudo, *Dendrocincla merula*, *Glyphorynchus spirurus* e *Myrmotherula longipennis*, uma vez que elas possuíam um alto número de capturas e recapturas nas campanhas de anilhamento e são consideradas espécies que apresentam preferência por floresta primária (Cohn-Haft et al. 1997). As três espécies são comuns na área de estudo, ocorrendo em ambos os tipos de floresta. Elas ocupam principalmente o sub-bosque da mata e são insetívoras. *Dendrocincla merula* é uma espécie típica e comum em habitats de floresta primária (Cohn-Haft et al. 1997, Freitas et al. 2012). Ela é uma espécie seguidora de formigas (*Eciton burchelli*), obtendo grande parte ou até mesmo todo seu alimento junto das correições de formigas (Willis e Oniki 1978, Stouffer e Bierregaard 1995). *Glyphorynchus spirurus* é uma espécie comum tanto em floresta primária quanto secundária (Cohn-Haft et al. 1997, Freitas et al. 2012); é uma espécie que se alimenta de insetos presentes em cascas de árvores e participa facultativamente de bandos mistos (Stouffer e Bierregaard 1995, Vallestad 2010). Finalmente, *Myrmotherula longipennis* é normalmente tida como exclusiva de floresta primária (Cohn-Haft et al. 1997), mas na realidade aparece em floresta primária e secundária (Freitas et al. 2012) ainda que possa ser rara no ambiente secundário (Offerman et al. 1995, Borges e Stouffer 1999).

M. longipennis é uma espécie membro constante e nuclear de bandos mistos, ajudando na formação e manutenção da coesão do bando (Arellano 2016).

Índice de Condição Física

Um índice de condição física (IC) foi calculado utilizando o valor de peso do indivíduo (g) dividido pelo comprimento da asa (mm), o que corrige a variação da massa corporal em função do tamanho estrutural do indivíduo (Dufour e Weatherhead 1991). Em aves, geralmente a massa corporal de um indivíduo se relaciona positivamente com a sua reserva de lipídeos (Blem 1990) e indica boa condição. Para comparar o IC nos dois tipos de floresta calculei um valor do índice cada espécie em cada ambiente, e testei as diferenças entre ambientes com um Teste t.

Estimativa de Densidade

Para a estimativa da densidade de cada espécie de ave para cada ambiente (floresta primária e secundária) foi utilizado um modelo de marcação e recaptura espacial (Royle et al. 2014). Este modelo é uma extensão dos modelos clássicos de marcação e recaptura, que leva em consideração a localização dos indivíduos no espaço. Este tipo de modelo separa os processos ecológicos (movimento, localização dos indivíduos) dos processos observacionais (amostragem), considerando os dois para fazer as estimativas de densidade. O modelo utilizado se baseia no modelo proposto por Royle et al., 2014 (cap.11, p. 320) para populações distribuídas de forma inhomogênea no espaço. A distribuição de centros de atividade é estimada, sendo o centro de atividade o ponto central da área de vida de um organismo.

Para definir as características espaciais da área de estudo, extraí um mapa da área do 'Mapa de Vegetações do Brasil' de 2002 do Ministério do Meio Ambiente, com 10m de resolução. No software ArcMap, representei a área de estudo em uma grade com células de 100m x 100m e

classifiquei cada célula como contendo mata primária ou secundária, de acordo com a proporção do tipo de mata presente. Um *buffer* do tamanho da distância máxima entre duas armadilhas em que um mesmo indivíduo foi capturado foi colocado ao redor de cada armadilha (a partir do ponto central da célula), delimitando o espaço-de-estado (*state space*) em que os centros de atividades de cada indivíduo se localizam. A localização dos centros de atividade foi estimada a partir de recapturas de um mesmo indivíduo em diferentes locais, assumindo que estes movimentos individuais são deslocamentos ao redor de um centro de atividade.

Cada armadilha foi considerada como uma célula da grade que recebeu ao menos uma rede-de-neblina em pelo menos um dia. Foi construída uma matriz de história de captura, indicando quantas vezes cada indivíduo foi capturado em uma armadilha. Os processos observacionais considerados, i.e. fatores que afetam a detecção de indivíduos, foram o parâmetro de escala espacial (σ) que indica o quanto a probabilidade de captura diminui conforme a distância entre o centro de atividade do indivíduo (i) e a armadilha (j) aumenta, a distância do centro de atividade de cada indivíduo para cada armadilha (d) e o parâmetro de taxa de encontro basal de indivíduos (λ_0). A probabilidade de detecção, desta forma, foi definida como:

$$\lambda_{i,j} = \lambda_0 e^{-\frac{d_{ij}^2}{2\sigma^2}}$$

A densidade de centros de atividade em cada célula (j) foi estimada em função do tipo de floresta presente nela, conforme:

$$\mu_j = e^{\beta_0 + \beta_1 * F_j}$$

Onde F_j toma o valor 1 se a célula j está em floresta secundária e valor 0 se está em floresta primária. Para estimar a abundância, usei uma análise com dados aumentados, um processo em que a matriz de história de capturas é aumentada com indivíduos que não foram detectados, ou seja, que apresentam apenas zeros na história de captura. A estimativa de abundância se materializa através de um parâmetro de probabilidade de inclusão (ψ), que indica a probabilidade de os indivíduos da ‘superpopulação’ serem realmente membros da população e tomarem um valor $z_i = 1$, caso sejam membros, ou $z_i = 0$, caso não sejam. Os valores de z seguem uma distribuição Bernoulli com parâmetro ψ .

O modelo foi ajustado aos dados em um contexto Bayesiano, utilizando-se MCMC (Monte Carlo via cadeias de Markov) nos softwares R (pacote jagsUI) e JAGS, utilizando-se 100 iterações.

Resultados

Os resultados das três espécies avaliadas – *G. spirurus*, *M. longipennis* e *D. merula* – não obtiveram convergência no MCMC, e conseqüentemente as estimativas de densidade obtidas têm pouca precisão, pouca acurácia e devem ser interpretadas com muita cautela. Tomando os valores de densidade obtidos, as três espécies avaliadas responderam de forma distinta aos ambientes de floresta secundária e primária, sendo que *G. spirurus* e *M. longipennis* tiveram a densidade negativamente afetada pela mata secundária ($\beta_1 = -0,207 \pm 0,485$ e $\beta_1 = -0,569 \pm 0,277$, respectivamente) e *D. merula* apresentou densidade positivamente influenciada pela mata secundária ($\beta_1 = 0,059 \pm 0,134$). O índice de condição física também variou de forma diferente entre as três espécies conforme o ambiente (Tabela 1). *G. spirurus* não apresentou diferença significativa de condição entre os ambientes ($t = -0.34779$). *M. longipennis* apresentou índice de condição mais alto na mata primária ($t = 2.7586$), enquanto *D. merula*

teve um índice de condição superior na floresta secundária ($t = -2.7671$). A espécie *G. spirurus* foi a que apresentou maior densidade nos dois ambientes avaliados (Tabela 1). O número de indivíduos por unidade de área na mata primária foi superior ao da mata secundária (Figura 2A), no entanto não houve uma variação de índice de condição entre estes dois ambientes. O oposto foi encontrado para *D. merula*: enquanto não houve variação de densidade entre os ambientes (Figura 2B), indivíduos na mata secundária apresentaram maiores valores de condição. *M. longipennis* apresentou tanto a densidade quanto o IC mais altos na mata primária (Figura 2C).

Discussão

Os resultados encontrados devem ser interpretados com muita cautela. Eles sugerem que diferentes espécies respondem de forma diferente à floresta secundária, podendo se beneficiar ou não deste ambiente. Esta variação interespecífica está de acordo com observações anteriores sobre detecção de diferentes espécies em diferentes estágios sucessionais (Barlow et al. 2007). *Glyphorynchus spirurus* foi abundante nos dois tipos de floresta, porém apresentou uma maior densidade na floresta primária do que na floresta secundária. Entre estes dois ambientes, no entanto, não foi encontrada uma diferença na condição física dos indivíduos. *G. spirurus* possivelmente tem o mesmo índice de condição e varia em densidade entre os dois ambientes porque a quantidade de recurso alimentar (artrópodes que vivem nas árvores) na mata primária pode ser maior (Klimes et al. 2012) – permitindo que os indivíduos mantenham áreas de vida menores neste ambiente, e conseqüentemente uma densidade maior de indivíduos.

Este padrão de tamanho de área de vida variar conforme a quantidade de recurso disponível também foi encontrado para o beija-flor *Selasphorus rufus* e o nectariniídeo *Nectarinia*

reichenowi. Estas duas espécies apresentam grande variação interespecífica no tamanho da área de vida em um ambiente – no entanto, a quantidade de néctar é constante entre áreas de vida de diferentes indivíduos (Gill e Wolf 1975, Gass et al. 1976). A variação espacial na abundância de recursos é um dos principais fatores que influencia organização dos indivíduos no espaço (McLoughlin et al. 2000), sendo alimento o fator limitante que determina o tamanho da área de vida de um organismo (McLoughlin e Ferguson 2000). *G. spirurus*, desta forma, pode estar variando o tamanho de sua área de vida de acordo com a disponibilidade de recurso no ambiente.

Myrmotherula longipennis apresentou pouca variação na densidade entre os dois tipos de ambiente, diferente de outros estudos que a relatavam como ocorrendo majoritariamente em floresta primária (Offerman et al. 1995, Cohn-Haft et al. 1997, Borges e Stouffer 1999). O resultado encontrado foi semelhante ao que Freitas et al. (2012) encontraram para a espécie, provavelmente porque a floresta secundária neste estudo também estava em um estágio sucessional avançado. O índice de condição física de *M. longipennis* diferiu claramente entre os dois ambientes, com a floresta primária apresentando indivíduos com melhor condição física. Este resultado sugere que a permanência de alguns indivíduos na floresta secundária os obriga a viver em um habitat de qualidade inferior à floresta primária. Seria interessante explorar a possibilidade de a floresta secundária representar um sumidouro populacional para *M. longipennis*.

Muitas aves possuem um padrão de distribuição que se dá conforme a idade e sexo dos organismos, sendo machos e indivíduos mais velhos dominantes sobre os demais membros da população (Hepp e Hair 1984, Newton 1998, Marra 2000, Balbontín e Ferrer 2008). Estas relações de dominância fazem com que alguns indivíduos tenham preferência na escolha de

habitat, ocupando áreas de melhor qualidade e tornando o acesso a recursos dos membros da população desigual (Newton, 2003).

Habitats de qualidade inferior, contudo, podem representar a melhor escolha para indivíduos subordinados e competidores fracos (Newton 1998). A presença de bons competidores em áreas de qualidade pode fazer com que indivíduos que não são tão bons competidores aumentem seus benefícios ficando nas áreas de qualidade inferior – onde eles têm mais acesso a recursos, mesmo que mais escassos. Organismos que são competidores inferiores não são forçados a deixar uma área de maior qualidade, mas optam por ocupar um habitat onde a competição intraespecífica é menor – maximizando seu acesso a recursos (Newton 1998, Loehle 2012).

A diferença de condição física em *M. longipennis* também pode ser devida à instabilidade de bandos mistos em florestas secundárias (Mokross 2004). Em florestas secundárias a organização dos bandos mistos só se recupera completamente quando o estágio sucessional da floresta é muito avançado (Mokross 2004). Aves que formam bandos mistos possuem vantagens quando forrageiam juntas, e isso pode se traduzir em um fitness superior (Jullien e Clobert 2000). Possivelmente a organização e estabilidade dos bandos mistos da floresta secundária não proporcionam um benefício tão grande para a espécie como os presentes na floresta primária.

Dendrocincla merula, que segundo a literatura apresenta forte preferência por floresta primária (Cohn-Haft et al. 1997, Freitas et al. 2012), foi encontrada em densidades semelhantes nos dois ambientes e apresentou um maior índice de condição física em floresta secundária. Muitos estudos relatam que espécies seguidoras de formigas-de-correição são muito sensíveis a ambientes perturbados, estando presentes quase exclusivamente em áreas de floresta primária (Mazluff et al. 2004, Borges 2007, Vallestad 2010). Na Amazônia peruana, Vallestad (2010)

percebeu que grande parte dos insetívoros seguidores de formigas, incluindo *Dendrocincla merula*, podem ocupar ambientes de floresta secundária, no entanto sua abundância nestes ambientes é muito menor do que nas áreas de floresta primária.

A semelhança na densidade de *D. merula* entre as duas áreas possivelmente se deve ao estágio avançado de sucessão da floresta secundária na área de estudo. Estima-se que 39 anos de regeneração sejam necessários para o reestabelecimento total da riqueza de formigas em uma área de floresta secundária (Dunn 2004). No Quênia, entretanto, a abundância de formigas de correição (*Dorylus wilverthi*) está altamente relacionada com a presença de florestas secundárias com menos de 30 anos, o que indica que a floresta secundária pode representar um habitat para estas formigas (Peters et al. 2011). A floresta secundária da área de estudo apresenta aproximadamente 30 anos, o que pode ser tempo suficiente para o reestabelecimento das correições de formigas na área.

Considerando que organismos escolhem seu habitat de forma a maximizar seu fitness, a seleção de habitat pode ser vista como um jogo evolutivo (Morris 2011). Não só a qualidade do habitat em si, mas também a diferença de relações de dominância e habilidade competitiva levam alguns indivíduos a se deslocarem para ambientes de qualidade inferior, uma vez que os custos de se manter em um habitat melhor iriam ultrapassar os benefícios de estar nele. *M. longipennis*, por exemplo, também ocorre na floresta secundária, onde sua condição é inferior – no entanto, não ser um bom competidor na floresta primária pode implicar em um custo muito alto para um indivíduo. A decisão de ir para a floresta secundária acaba se tornando a estratégia mais eficiente. Este jogo evolutivo regula as populações no espaço, influenciando as dinâmicas de fonte e sumidouro, distribuição e abundância de espécies (Morris 2011).

A idade de florestas secundárias é um dos fatores mais determinantes das diferenças na abundância e composição de espécies de aves de uma área, sendo que espécies diferentes mostram diversas respostas a este tipo de ambiente (Ewers e Didham, 2007, Loiselle e Blake 1994). Todas as espécies avaliadas neste trabalho são insetívoras, e se sabe que este tipo de dieta faz com que eles sejam mais sensíveis a florestas secundárias – com exceção do resultado encontrado para *D. merula* (Borges e Stouffer 1999).

A densidade de uma espécie em um ambiente, apesar de ser informativa sobre a qualidade de um habitat, nem sempre é suficiente para explicar todas as decisões individuais de um organismo de permanecer ou não em um ambiente. Muitas espécies tropicais não se distribuem conforme a distribuição livre ideal, o que torna seus padrões de ocorrência e abundância muito complexos (Stutchbury e Morton 2001). Os resultados encontrados neste trabalho podem sugerir não haver um padrão de como as espécies respondem e exploram florestas primárias e secundárias – cada espécie apresenta densidade e condição variando de forma distinta, de acordo com os custos e benefícios de cada uma de permanecer em um ambiente.

Agradecimentos

Este projeto foi financiado pela NSF. Eu gostaria de agradecer a todos que coletaram os dados (Giuliano Muller, Camila Leão, Pedro Martins, Alejandra Pizarro, Carolina Schuch), ao meu orientador Gonçalo pelo aprendizado, incentivo e apoio neste trabalho e aos colegas de laboratório pela companhia e força.

Referências

Aleixo, A. (1999). Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor* 101:537–548.

- Arellano, G. J. F. (2016). Associações interespecíficas em aves florestais de terra firme: uma análise quantitativa com comparação de técnicas de observação indireta.
- Balbontín, J., and M. Ferrer (2008). Density-dependence by habitat heterogeneity: individual quality versus territory quality. *Oikos* 117:1111–1114.
- Barlow, J., T. A. Gardner, I. S. Araujo, T. C. vila-Pires, A. B. Bonaldo, J. E. Costa, M. C. Esposito, L. V Ferreira, J. Hawes, M. I. M Hernandez, M. S. Hoogmoed, et al. (2007). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS* 104:18555–18560.
- Blem, C. R. (1990). Avian energy storage. In *Current ornithology* (D. M. Power, Editor). Plenum Press, New York, pp. 59–113.
- Block, W. M., and L. A. Brennan (1993). The habitat concept in ornithology - Theory and applications. In *Current ornithology* (M. D. Power, Editor). Plenum Press, New York, N.Y., pp. 35–91.
- 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. doi: 10.1017/S0266467407004105
- Borges, S. H., and P. C. Stouffer (1999). Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in Central Amazonia. *The Condor* 101:529–536.
- Boyce, M. S., C. J. Johnson, E. H. Merrill, S. E. Nielsen, E. J. Solberg, and B. van Moorter (2016). Can habitat selection predict abundance? *Journal of Animal Ecology* 85:11–20.
- Brook, B. W., C. J. A. Bradshaw, L. P. Koh, and N. S. Sodhi (2006). Momentum Drives the

Crash: Mass Extinction in the Tropics. *Biotropica* 38:302–305. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00141.x

Chettri, N., D. C. Deb, E. Sharma, and R. Jackson (2005). The relationship between bird communities and habitat - A study along a trekking corridor in the Sikkim Himalaya. *Mt Res Dev* 25:235–243. doi: 10.1659/0276-4741(2005)025[0235:TRBBCA]2.0.CO;2

Cohn-Haft, M., A. Whittaker, and P. C. Stouffer (1997). A New Look at the "Species-Poor" Central Amazon: The Avifauna North of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs*:205–235. doi: 10.2307/40157535

Daily, G. C. (2001). Ecological forecasts. *Nature* 411:245–245.

Dufour, K. W., and P. J. Weatherhead (1991). A test of the condition-bias hypothesis using Brown-headed Cowbirds trapped during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology* 69:2686–2692. doi: 10.1139/z91-377

Dunn, R. R. (2004). Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18:302–309.

Ewers, R. M., and R. K. Didham. (2007). Habitat fragmentation: pantheon or paradigm? *Trends in Ecology & Evolution* 22:551.

Food and Agricultural Organization of the United Nations (2009). *State of the world's forests 2009*.

Freitas, S. M., U. M. Camargo, M. C. Cerqueira, and G. Ferraz (2012). Secondary forest still impoverished after 25 years of regrowth: a multi-species study of site-occupancy by Amazon birds.

- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas (1970). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:16–36.
- Gardner, T. A., J. Barlow, L. W. Parry, and C. A. Peres (2006). Predicting the Uncertain Future of Tropical Forest Species in a Data Vacuum. *Biotropica* 39:25–30.
- Gass, C. L., G. Angeher, and J. Centa (1976). Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Canadian Journal of Zoology* 54:2046–2054.
- Gill, F. B., and L. L. Wolf (1975). Economics of feeding territoriality in the Golden-Winged Sunbird. *Ecology* 56:333–345.
- Hepp, G. R., and J. D. Hair (1984). Dominance in wintering Anatidae: potential effects on clutch size and time of nesting. *The Condor* 86:251–257.
- Homma, A. K. O., R. T. Walker, F. N. Scatena, A. J. Couto, R. A. Carvalho, C. A. P. Ferreira, and A. I. M. Santos (1998). Redução dos desmatamentos na Amazônia: política agrícola ou ambiental. In *Amazônia: meio ambiente e desenvolvimento agrícola*. Editora Embrapa-SPI, Brasília, pp. 119–141.
- Jaenike, J., and R. D. Holt (1991). Genetic Variation for Habitat Preference: Evidence and Explanations. *The American Naturalist* 137:S67–S90. doi: 10.1086/285140
- Johns, A. D. (1991). Responses of Amazonian rain-forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* 7:417–437.
- Jullien, M., and J. Clobert (2000). The survival value of flocking in neotropical birds: reality or fiction? *Ecology* 81:3416–3430.

- Klimes, P., C. Idigel, M. Rimandai, T. M. Fayle, M. Janda, G. D. Weiblen, and V. Novotny (2012). Why are there more arboreal ant species in primary than in secondary tropical forests? *Journal of Animal Ecology* 81:1103–1112. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02002.x
- Loehle, C. (2012). A conditional choice model of habitat selection explains the source-sink paradox. *Ecological Modelling* 235–236:59–66. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.03.037
- Loiselle, B. A., and J. G. Blake (1994). Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *Condor* 96:368–380.
- MacArthur, R. H., and J. W. MacArthur (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology* 42:594–598.
- Marra, P. P. (2000). The role of behavioral dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season. *Behavioral Ecology* 11:299–308.
- Mazluff, J. M., J. J. Millspaugh, P. Hurvitz, and M. S. Handcock (2004). Relating resources to a probabilistic measure of space use: forest fragments and steller’s jays. *Ecology* 85:1411–1427.
- McLoughlin, P. D., and S. . Ferguson (2000). A hierarchical sequence of limiting factors may help explain variation in home range size. *Écoscience* 7:123–130.
- McLoughlin, P. D., S. H. Ferguson, and F. Messier (2000). Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. *Evolutionary Ecology* 14:39–60.
- Milenkaya, O., D. H. Catlin, S. Legge, J. R. Walters, L. Rowe, D. Houle, J. Hunt, L. Bussière,

- M. Jennions, R. Brooks, J. Tomkins, et al. (2015). Body Condition Indices Predict Reproductive Success but Not Survival in a Sedentary, Tropical Bird. *PLOS ONE* 10:e0136582. doi: 10.1371/journal.pone.0136582
- Mokross, K. S. (2004). Species composition and spatial ecology of amazonian understory mixed-species flocks in a fragmented landscape.
- Morris, D. W. (2011). Adaptation and habitat selection in the eco-evolutionary process. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 278.
- Myers, N. (1991). Tropical forests: Present status and future outlook. *Climatic Change* 19:3–32.
- Newton, I. (1998). Population Limitation in Birds. In. Academic Press, San Diego.
- Offerman, H. L., V. H. Dale, S. M. Pearson, R. V. O’Neill, and R. O. Bierregaard Jr. (1995). Effects of forest fragmentation on neotropical fauna: current research and data availability. *Environmental Reviews* 3:191–211. doi: 10.1139/a95-009
- Pereira, C. A., and I. C. G. Vieira (2001). A Importância das Florestas Secundárias e os Impactos de sua Substituição por Plantios Mecanizados de Grãos na Amazônia. *Interciencia* 26:337–341.
- Peters, M. K., T. Lung, G. Schaab, and J.-W. Wägele (2011). Deforestation and the population decline of the army ant *Dorylus wilverthi* in western Kenya over the last century. *Journal of Applied Ecology* 48:697–705. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.01959.x
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132:652–661.

- Royle, J. A., R. B. Chandler, R. Sollmann, and B. Gardner (2014). Modeling Spatial Variation in Density. In *Spatial capture-recapture*. Academic Press, pp. 307–326.
- Stouffer, P. C., and R. O. Bierregaard (1995). Use of Amazonian Forest Fragments by Understory Insectivorous Birds. *Ecology* 76:2429–2445. doi: 10.2307/2265818
- Stutchbury, B. J., and E. S. Morton (2001). *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. In. Academic Press, San Diego.
- Vallestad, J. O. (2010). The value of secondary forest for understory birds in a shifting cultivation landscape in the Colombian Amazon.
- Willis, E. O., and Y. Oniki (1978). Birds and Army Ants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 9:243–263.
- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20:553–560.

TABELA 1 – Estimativas de densidade e condição de *Dendrocincla merula*, *Glyphorynchus spirurus* e *Myrmotherula longipennis* em floresta primária e secundária na Amazônia Central. Valores de índice de condição com asterisco indicam diferença significativa entre os tipos de floresta ($p < 0,05$).

Espécie	Densidade (indiv/km ²)		Índice de Condição (Log)	
	Floresta Primária	Floresta Secundária	Floresta Primária	Floresta Secundária
	<i>Dendrocincla merula</i>	17±7	17±11	0,664*
<i>Glyphorynchus spirurus</i>	365±120	297±340	1,645	1,651
<i>Myrmotherula longipennis</i>	50.697±26	28.692±28	1,969*	1,878*

Legenda das figuras

Figura 1 – Mapa da área de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A área em cinza escuro representa floresta primária, e a em cinza claro floresta secundária. Os dois círculos representam os dois sítios de estudo (Cabo Frio e Porto Alegre) com a localização das linhas de rede (transecções pretas). No detalhe um dos “jogos da velha” em que duas transecções serão amostradas aleatoriamente.

Figura 2 – Estado-de-espaco das espécies (A - *Glyphorynchus spirurus*, B - *Dendrocincla merula*, C - *Myrmotherula longipennis*) com os locais em que houve capturas de cada espécie (pontos pretos) nos ambientes de floresta primária (cinza claro) e floresta secundária (cinza escuro).

Figura 1

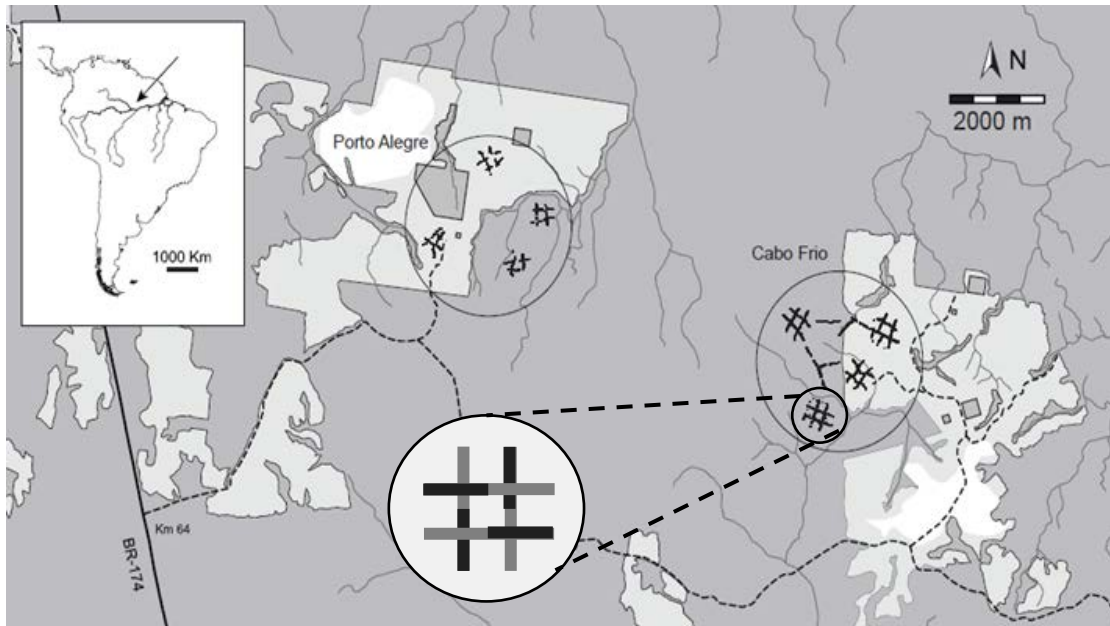


Figura 2A

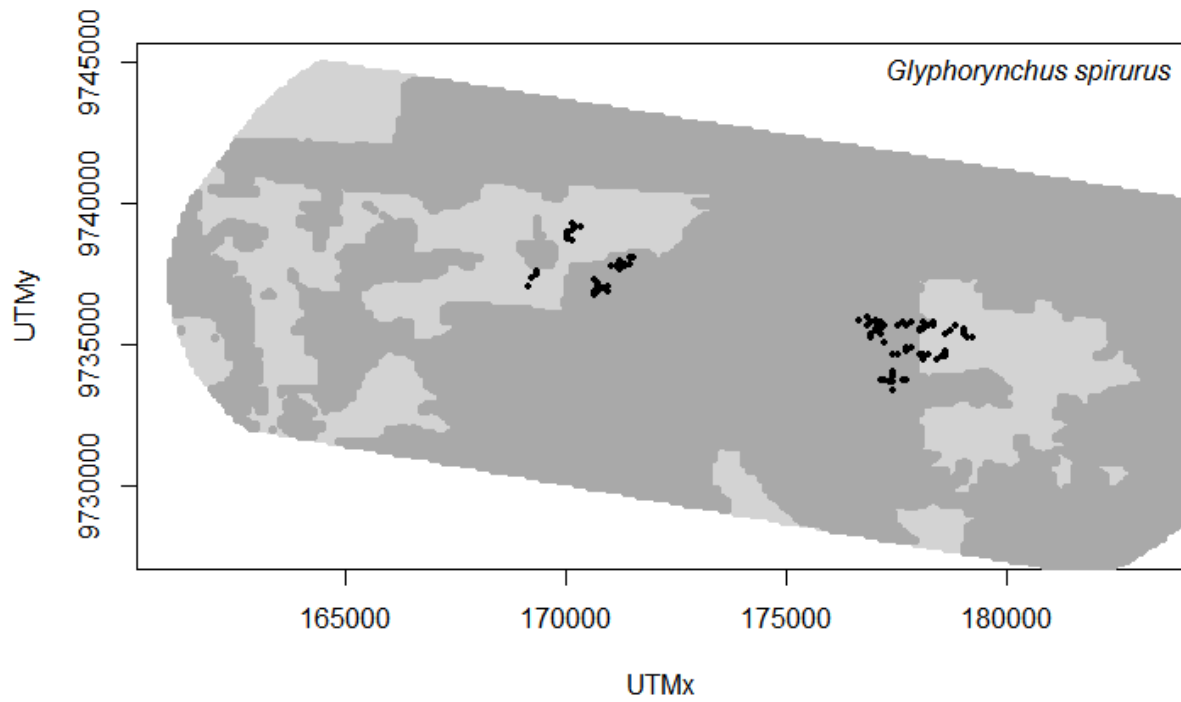


Figura 2B

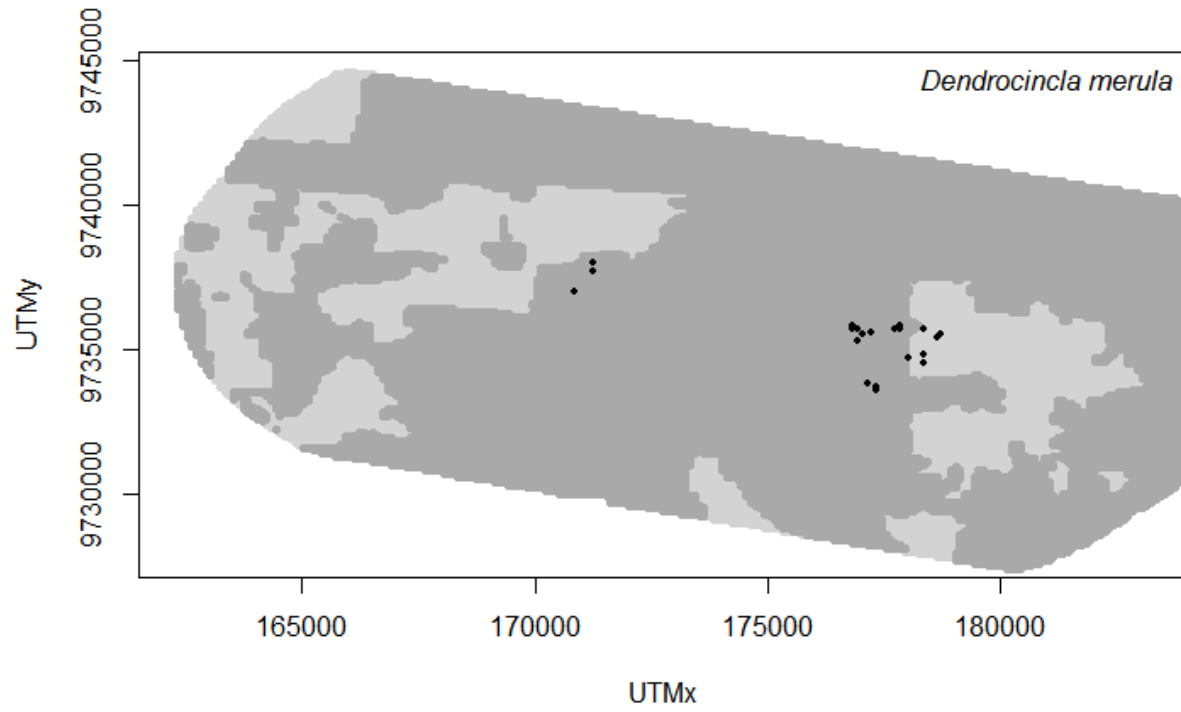


Figura 2C

