



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

GUILHERME WILLRICH

**PODE UM FRAGMENTO FLORESTAL ABRIGAR UMA
METACOMUNIDADE COMPOSTA DE ORGANISMOS COM
ALTA CAPACIDADE DISPERSIVA?**

GUILHERME WILLRICH

**PODE UM FRAGMENTO FLORESTAL ABRIGAR UMA
METACOMUNIDADE COMPOSTA DE ORGANISMOS COM
ALTA CAPACIDADE DISPERSIVA?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Robalinho Lima

Londrina
2016

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Willrich, Guilherme.

Pode um fragmento florestal abrigar uma metacomunidade composta por organismos com alta capacidade dispersiva? / Guilherme Willrich. - Londrina, 2016.
69f. il.

Orientador: Marcos Robalinho Lima.
dissertação) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2016.
Inclui bibliografia.

1. Aves - Teses. 2. Comunidades ecológicas - Teses. 3. Partição da variação - Teses. I. Lima, Marcos Robalinho. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS

DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Discente: **Guilherme Willrich**

Título: "Pode um fragmento florestal abrigar uma metacomunidade composta de organismos com alta capacidade dispersiva?"

Data da Defesa: 10 de março de 2016 – 08:30 horas. na sala 06/LABESC, desta Universidade.

Banca Examinadora

Parecer

Presidente:

Dr. Marcos Robalinho Lima

Aprovado

Titulares:

Dr. Gustavo Monteiro Teixeira

Aprovado

Dr^a. Sandra Maria Hartz

Aprovado

Parecer Final

Aprovado

Marcos Robalinho Lima

Dr. Marcos Robalinho Lima

Dr. Gustavo Monteiro Teixeira

Dr^a. Sandra Maria Hartz

AGRADECIMENTOS

A natureza, por criar seres tão maravilhosos como as aves, os quais me encantam em seus mais singelos aspectos!

Aos meus queridos pais Dieter e Silvana, aos meus irmãos Henrique, Emili e Lucas, e a minha namorada Mariana pelo amor e apoio incondicional em todos os momentos da minha vida! Sem o suporte de vocês nada disso seria possível! Acreditem, não foi nada fácil passar esses dois anos longe de vocês, que são meu porto seguro! Sei que sempre posso contar com vocês, assim como podem contar comigo, mesmo estando a 700km de distância! Também a todos os familiares que sempre acreditaram em mim e me incentivaram a concluir essa etapa e a seguir em frente com o doutorado.

Agradeço aos meus dois orientadores, Marcos Robalinho Lima e Luiz dos Anjos, por terem me aceitado como aluno e pelas inestimáveis contribuições para minha formação, que sem dúvida vão muito além deste manuscrito! Obrigado pela amizade, paciência, dedicação e todo o suporte para que esta dissertação se tornasse realidade.

Aos amigos do Laboratório de Ornitologia e Biacústica e do Laboratório de Ecologia Evolutiva da UEL, por terem me recebido tão bem, pelas conversas, risadas, trocas de experiência, apoio e auxílio nas atividades de campo. Ao técnico Ed e a Rafael Barros que também auxiliaram nas atividades de campo. Aos alunos do programa de pós graduação que de alguma forma contribuíram em minha passagem pelo mestrado, seja nas disciplinas, atividades fora de sala ou conversas pelos corredores da UEL.

Aos amigos de longa data, sejam de Brusque, Floripa ou aqueles que já estão espalhados pelo Brasil, que sempre apoiaram e compartilharam das alegrias e sofrimentos! Aos amigos Zé e Rafael que me acolheram em Londrina durante estes dois anos, pelas parcerias e também pelas ciladas!

Agradeço ao IAP por conceder a licença para o desenvolvimento do estudo no Parque Estadual da Mata dos Godoy, assim como à equipe de servidores do Parque por terem me recebido de braços abertos, sendo sempre prestativos (principalmente por abrir o portão as 4:30 da manhã para as atividades de campo).

Ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, por todo o suporte oferecido de modo a possibilitar minha formação. Ao corpo de Professores docentes e à secretária Rosana por todo o auxílio e contribuições durante os dois anos de estudo.

À banca examinadora, pelas inúmeras correções e contribuições para a melhoria deste manuscrito.

Por fim, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal em Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro.

"Que o meu coração esteja sempre aberto às pequenas aves que são os segredos da vida...."

Edward Estlin Cummings

WILLRICH, Guilherme. **Pode um fragmento florestal abrigar uma metacomunidade composta de organismos com alta capacidade dispersiva?**. 2016. 69 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2016.

RESUMO

Comunidades biológicas são organizações complexas, o que levou ao surgimento de diferentes conceitos teóricos e formas de delimitação de comunidades na natureza ao longo do desenvolvimento da Ecologia de Comunidades. Muito além de descrever as comunidades biológicas por si só, ecólogos tem se dedicado a explicar quais os fatores que levam determinadas comunidades a apresentar uma dada composição e abundância das espécies. Neste contexto, a recente teoria de metacomunidades tem sido uma das mais promissoras, uma vez que integra duas visões amplamente discutidas: a visão determinista e a visão neutra. Após seu surgimento, pesquisadores passaram a utilizar esta visão integrada para determinar os fatores que estruturam as comunidades biológicas de uma variedade de grupos taxonômicos em diferentes escalas espaciais. O presente estudo buscou explorar o conceito de metacomunidades em uma escala espacial reduzida utilizando aves como táxon de estudo. Os objetivos foram: i) determinar se um fragmento florestal pode abrigar diferentes comunidades de aves florestais, ou seja, uma metacomunidade, e; ii) verificar quais fatores estruturam as comunidades nesta escala espacial reduzida. Assim, foram coletados dados da composição e abundância de aves florestais, além de variáveis ambientais e espaciais, em duas regiões de um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual no norte do estado do Paraná, Sul do Brasil. Para testar se o fragmento estudado apresenta duas comunidades de aves diferentes foi utilizado Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) e Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA). Posteriormente, utilizando Análise de Redundância Parcial (pRDA) foi realizada a partição da variação das comunidades de aves para verificar a influência das variáveis ambientais e espaciais. Tanto o NMDS como a PERMANOVA suportam a existência de uma metacomunidade dentro do fragmento estudado, onde as comunidades que a compõe estão altamente conectadas e apresentam limites pouco distintos. Por meio da partição de variação demonstrou-se que apenas as características ambientais locais (e.g. bambu - *Chusquea* sp.) desempenham um papel fundamental na estruturação das comunidades nesta escala espacial, enquanto a dispersão parece ter um papel menor. Isto significa que, apesar das aves conseguirem se dispersar para todos os habitats, são as características ambientais locais associadas ao nicho de cada uma das espécies os fatores que determinam a distribuição e ocorrência das espécies no fragmento estudado.

Palavras-chave: Aves. Comunidades conectadas. Dispersão eficiente. Partição de variação. *Species-sorting*;

WILLRICH, Guilherme. **Can a forest fragment harbor a metacommunity of organisms with high dispersal ability?**. 2016. 69 p. Dissertation (Masters in Biological Sciences) - Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2016.

ABSTRACT

Biological communities are complex organizations. Due to this fact, several theoretical concepts and forms of delimitating communities in nature have emerged during the development of Community Ecology. Beyond describing biological communities alone, ecologists have been keen in trying to explain the factors that lead communities to their current composition and abundance of species. In this context, the recent theory of metacommunity has been one of the most promising, since it integrates two widely discussed views: the deterministic and neutral view. After its creation, researchers started to use this integrated view to determine the factors responsible for the structure of biological communities in a variety of taxonomic groups and at different spacial scales. The present study explored the concept of metacommunities in a small spacial scale using birds as the study taxon. The objectives were: i) to determine if a forest fragment can harbor different forest bird communities, that is, a metacommunity, and; ii) determine the factors that shape the communities in this small spacial scales. We collected data on bird composition and abundance, as well as environmental and spacial variables, in two regions of a Seasonal Semideciduous Forest fragment in the north of Paraná State, south of Brazil. To test if the studied forest fragment harbored different bird communities, we used Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) and Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). We then used Partial Redundancy Analysis (pRDA) to decompose the variation of bird communities to verify the influence of environmental and spatial variables. Both NMDS and PERMANOVA analysis indicated the existence of a metacommunity inside the studied forest fragment, in which the bird communities are highly connected with indistinct boundaries. Partitioning of variation showed that only local environmental features (e.g. bamboo - *Chusquea* sp.) played an important role in structuring these bird communities at this reduced spacial scale, while dispersion seemed to have a minor role. Although, birds were capable of dispersing to all possible habitats inside the forest fragment, our data suggests that local environmental features associated with species-specific niches are the main drivers of species distribution and possibly occurrence in the studied forest fragment.

Keywords: Birds. Connected communities. Efficient dispersion. *Species-sorting*. Variation partitioning.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG, 23°27'S, 51°15'O), norte do Estado do Paraná, sul do Brasil. Unidades amostrais correspondem ao conjunto de três pontos de contagem. Em verde estão destacadas as unidades amostrais da porção norte e plana do fragmento (A, A2, B, B2, D, E e P), enquanto as azuis correspondem as unidades amostrais na porção inclinada ao sul do fragmento (C, C2, R, R2, P2 e F). Estrelas vermelhas indicam locais onde foram instalados registradores eletrônicos de temperatura e umidade..... 28
- Figura 2.** Representação esquemática do ponto de contagem com raio de observação de 50 metros e distância total de 200 metros entre o ponto seguinte. 31
- Figura 3.** Registrador eletrônico de temperatura e umidade (Novus, modelo LOG BOX-RHT-LCD) instalado no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Registradores instalados com ponteira de cobre sobre o sensor e protegido por uma cúpula plástica que não isola o sensor do ambiente. Fotos: Guilherme Willrich. 35
- Figura 4.** Diagrama de Venn mostrando a partição de variação da matriz Y (abundância das aves), explicada pelas matrizes E (ambiental) e S (espacial). (a) variação explicada pelo componente ambiental puro; (c) variação explicada pelo componente espacial puro; (b) variação compartilhada pelo componente ambiental e espacial; (d) resíduos..... 39
- Figura 5.** Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) com base nas abundâncias das espécies de aves por trilha no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Círculos pretos indicam unidades amostrais na porção plana ao norte do parque. Triângulos vermelhos indicam unidades amostrais posicionadas na porção inclinada ao sul do parque. Estresse final da ordenação = 9,34..... 41
- Figura 6.** Diagrama de Venn representando a partição de variação explicada pelas variáveis ambientais e espaciais. (a) componente ambiental puro; (b) efeito compartilhado das variáveis ambientais e espaciais (ou componente ambiental espacialmente estruturado); (c) componente espacial puro; (d) resíduos ou variação não explicada..... 44

Figura 7. Biplot gerado pela análise de redundância com base nas variáveis ambientais (a+b), representando (A) unidades amostrais e (B) espécies no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Variáveis ambientais: BB = porcentagem de bambu; U.medmin = média das mínimas de umidade. Círculos pretos = unidades amostrais na porção plana no norte do parque e; Triângulos vermelhos = unidades amostrais na porção inclinada no sul do parque. Espécies (+): 6 - *Basileuterus culicivorus*; 10 - *Capsiempis flaveola*; 21 - *Conopophaga lineata*; 23 - *Cranioleuca obsoleta*; 25 - *Crypturellus tataupa*; 27 - *Dacnis cayana*; 28 - *Dendrocincla turdina*; 32 - *Dryocopus lineatus*; 34 - *Eleoscytalopus indigoticus*; 41 - *Hemitriccus diops*; 42 - *Herpsilochmus rufimarginatus*; 43 - *Hypoedaleus guttatus*; 50 - *Leptotila verreauxi*; 51 - *Lochmias nematura*; 54 - *Melanerpes flavifrons*; 67 - *Pachyramphus polychopterus*; 70 - *Patagioenas picazuro*; 73 - *Philydor rufum*; 74 - *Piaya cayana*; 78 - *Platyrinchus mystaceus*; 80 - *Psiloramphus guttatus*; 84 - *Pyrrhocomma ruficeps*; 86 - *Saltator fuliginosus*; 88 - *Selenidera maculirostris*; 89 - *Setophaga pitayumi*; 93 - *Synallaxis ruficapilla*; 95 - *Tachyphonus coronatus*; 101 - *Tityra cayana*; 104 - *Trogon surrucura*; 109 - *Turdus subalaris*. 46

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Variáveis estruturais e suas respectivas mensurações em cada parcela de vegetação no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Adaptado de: Poletto et al. (2004); Favaro e Anjos (2005); Lopes et al. (2006); Lee e Marsden (2008)..... 33
- Tabela 2.** Variáveis ambientais obtidas para as trilhas de amostragem no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Porção Norte = trilhas A, A2, B, B2, D, E e P. Porção Sul = trilhas P2, C, C2, F, R e R2. Variáveis: AL = árvores grandes; AM = árvores médias; AP = árvores pequenas; PLM = palmeiras; TP = troncos podres; AA = cobertura herbácea; BB = bambu; SB = samambaias; EIL = estrato inferior livre; CP = cipós e lianas, CD = cobertura de dossel; ALT = altitude; T.max = temperatura máxima; T.min = temperatura mínima; T.med = temperatura média; T.medmax = média das máximas de temperatura; T.medmin = média das mínimas de temperatura; T.ampmax = amplitude máxima de temperatura diária; T.ampmed = média das amplitudes diárias de temperatura; U.max = umidade máxima; U.min = umidade mínima; U.med = umidade média; U.medmax = média das máximas de umidade; U.medmin = média das mínimas de umidade; U.ampmax = amplitude máxima de umidade diária; e U.ampmed = média das amplitudes diárias de umidade..... 42

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
REFERÊNCIAS	17
ARTIGO – PODE UM FRAGMENTO FLORESTAL ABRIGAR UMA METACOMUNIDADE COMPOSTA DE ORGANISMOS COM ALTA CAPACIDADE DISPERSIVA?	20
RESUMO	20
ABSTRACT	21
INTRODUÇÃO	22
MATERIAIS E MÉTODOS	27
Área de estudo	27
Amostragem de aves	30
Variáveis ambientais	32
Variáveis espaciais	35
Seleção prévia de variáveis - <i>Forward Selection</i>	36
Análises estatísticas	37
RESULTADOS	39
Aves	39
Variáveis ambientais e espaciais	41
Partição da variação	43
DISCUSSÃO	47
REFERÊNCIAS	53
ANEXOS	64
ANEXO A – Abundância das aves nas unidades amostrais estabelecidas no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Porção Norte = trilhas A, A2, B, B2, D, E e P. Porção Sul = trilhas P2, C, C2, F, R e R2. Abundância = número de contatos por trilha	65

INTRODUÇÃO

Os primeiros estudos abrangendo comunidades ecológicas são atribuídos a Karl Mobius no fim do século XIX, ao estudar culturas de ostras e propor o termo "bioscene" para um conjunto de espécies que habitam um dado território (KINGSLAND, 1991). No entanto, no século XX duas principais percepções sobre comunidades ecológicas se tornaram importantes para o desenvolvimento da Ecologia de Comunidades: a teoria do "superorganismo" de Frederic Clements e a teoria "individualista" de Henry Allan Gleason (MCINTOSH, 1998; NICOLSON et al., 2002).

Inicialmente a teoria do "superorganismo", de maneira holística, sugere que uma comunidade pode ser comparada a um organismo, o qual apresenta limites bem definidos, e as espécies interagem em prol da comunidade, de modo que cada uma delas exerce um papel fundamental para o funcionamento da comunidade/organismo como um todo (CLEMENTS, 1916; BEGON et al., 2007; MORIN, 2011). Em contrapartida, a teoria individualista propõe que cada espécie responde ao ambiente de forma independente das outras, e estariam juntas apenas por similaridades em suas exigências ecológicas, ou seja, as espécies não cooperam em prol da comunidade (GLEASON, 1926; MCINTOSH, 1998; MORIN, 2011). Neste contexto, as comunidades não possuem limites precisos e podem ser vistas como um contínuo ou gradiente, em função de um gradiente de recursos existente (BEGON et al., 2007). Esta visão, que atualmente predomina entre os ecólogos (NICOLSON et al., 2002), foi apoiada pelos estudos de Whittaker e Niering (1965) e Whittaker (1967), que detectaram mudanças graduais entre comunidades de plantas.

Estas percepções sobre comunidades ecológicas ilustram o quão complexa pode ser a definição de uma comunidade na natureza. Morin (2011) aponta ao menos quatro abordagens que ecólogos tem utilizado para identificar, delinear ou diferenciar comunidades: (i) física; (ii) taxonômica; (iii) interativa e; (iv) estatística. A primeira abordagem considera uma

comunidade como um conjunto de espécies em um determinado habitat ou lugar, para isso, é necessário que os limites deste habitat sejam facilmente reconhecidos (e.g. lagos e ilhas) (MORIN, 2011). No entanto, nem sempre estes limites físicos são claros (LEIBOLD et al., 2004; MORIN, 2011), como por exemplo, comunidades em gradientes altitudinais onde os limites entre comunidades são pouco perceptíveis (WHITTAKER; NIERING, 1965).

A abordagem taxonômica, por sua vez, relaciona as comunidades biológicas a presença de certas espécies que a dominam em termos de biomassa ou que contribuem para as características físicas daquela comunidade (e.g. uma floresta de *Pinus* sp.) (MORIN, 2011). Comunidades definidas por interações, são mais difíceis de serem reconhecidas, mas seriam aquelas cujas abundâncias de determinadas espécies dependem da interação com outras espécies (MORIN, 2011). Por fim, comunidades definidas estatisticamente correspondem aquelas que apresentam diferenças na composição e abundância de suas espécies, sendo que tais diferenças são comparadas e testadas por meio de técnicas estatísticas (MORIN, 2011), como por exemplo, técnicas de ordenação (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

Independentemente do conceito teórico adotado ou da forma como ecólogos delimitam as comunidades, o fato é que a Ecologia de Comunidades tem se dedicado, muito além de descrever as comunidades por si só, a explicar os fatores que levam as comunidades a apresentarem uma determinada composição e abundância das espécies (LEIBOLD et al., 2004; VELLEND, 2010; LOGUE et al., 2011). Inicialmente, a Ecologia de Comunidades foi marcada por uma visão determinista, na qual a composição de espécies em uma determinada comunidade seria fortemente influenciada pelos fatores locais, ou seja, pelas características ambientais locais (e.g. recursos disponíveis) e pelas interações bióticas, como competição (intra e interespecífica) e predação (RICKLEFS, 1987; VELLEND, 2010). Esta visão esteve apoiada na teoria do nicho ecológico de Hutchinson (1957), de forma que o nicho de cada uma das espécies associado às características ambientais locais teriam então um papel

fundamental na estruturação das comunidades. Os estudos teóricos e empíricos que abordam esta visão determinista tem sido tratados como parte da "Ecologia de Comunidades Tradicional" (VELLEND, 2010).

No entanto, em resposta a grande importância dada aos fatores locais como estruturadores das comunidades, mais recentemente alguns estudos passaram a demonstrar que outros fatores que atuam em escalas maiores de tempo e espaço também podem influenciar a composição e abundância das espécies nas comunidades (RICKLEFS, 1987; VELLEND, 2010), como por exemplo, a dispersão de espécies em uma determinada região. Assim, a composição de espécies da comunidade local irá depender do conjunto de espécies da região em que esta inserida esta comunidade (VELLEND, 2010).

Outra importante contribuição para a compreensão dos fatores que estruturam as comunidades foi dada por Hubbell (2001), que propôs a Teoria Neutra. Em sua teoria, Hubbell argumenta que as diferenças entre as comunidades biológicas não seriam ocasionadas por influência dos fatores locais, mas determinadas por eventos estocásticos, limitações na dispersão, processos de especiação e extinção de espécies. Ou seja, a composição das comunidades locais tem um importante componente estocástico.

É nesse contexto que nasce a teoria de metacomunidades, que integra as visões determinista e neutra na tentativa de elucidar os processos que estruturam as comunidades biológicas (LEIBOLD et al., 2004). Pode-se definir uma metacomunidade como um conjunto de comunidades interligadas através da dispersão de múltiplas espécies (WILSON, 1992). Esta teoria, em sua visão mais integrada, propõe que tanto os processos que ocorrem em escalas espaciais maiores (processos regionais ou espaciais) assim como os processos locais (ou ambientais) seriam importantes para a estruturação das comunidades (LEIBOLD et al., 2004). Os primeiros teriam influência sobre o conjunto de espécies que chegam a um determinado habitat (e.g. dispersão entre habitats), enquanto que os processos ambientais (e.g.

interações entre espécies e disponibilidade de recursos) atuam como filtros e determinam a persistência das espécies neste habitat (MCCAULEY, 2007).

A teoria de metacomunidades tem sido uma das mais promissoras na explicação dos processos que determinam a composição, distribuição e dinâmica das espécies nas comunidades biológicas (NG et al., 2009; WINEGARDER et al., 2012), e atualmente duas abordagens complementares tem sido utilizadas para o estudo de metacomunidades: estrutural e mecanicista (PRESLEY et al., 2012). A primeira delas avalia os padrões na estrutura das metacomunidades que resultam da distribuição das espécies (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2009). Já a abordagem mecanicista, que é alvo do presente estudo, explora a influência dos processos ou mecanismos (espaciais ou ambientais) sobre a composição e abundância das espécies nas comunidades (COTTENIE, 2005).

É importante salientar ainda, que estudos sobre metacomunidades, tanto experimentais como observacionais, podem variar de acordo com: os organismos estudados; a escala espacial escolhida e; o arranjo/configuração das comunidades. Chilsolm et al. (2010), por exemplo, desenvolveram estudos com metacomunidades de microartrópodes em escalas espaciais reduzidas, nas quais as comunidades apresentavam tamanhos em torno de 7cm e os arranjos variaram desde manchas totalmente conectadas (arranjo contínuo) até manchas totalmente isoladas. Para organismos maiores e com maior capacidade dispersiva, como por exemplo aves e peixes, metacomunidades podem ser estudadas tanto em escalas espaciais pequenas como em escalas regionais. Mouillot (2007) cita, por exemplo, que uma laguna costeira compreende um conjunto de localidades (manchas de habitat) que abrigam comunidades locais de peixes e que estão ligadas umas às outras constituindo uma metacomunidade dentro da laguna. Esta metacomunidade, por sua vez, ainda pode estar conectada a uma metacomunidade regional que abrange várias lagunas costeiras em uma ampla escala espacial (MOUILLOT, 2007). O mesmo pode ser visto para aves, cujas

metacomunidades podem ser estudadas tanto em uma ampla região geográfica como em escalas espaciais menores (OZKAN et al., 2013).

Assim, o presente estudo irá explorar o conceito de metacomunidades dentro de um fragmento florestal (em uma escala espacial reduzida) utilizando aves como táxon de estudo. Para isso, será utilizada a abordagem estatística (i.e. técnicas de ordenação) para testar se um único fragmento é capaz de abrigar diferentes comunidades de aves, ou seja, uma metacomunidade. Adicionalmente, por meio da abordagem mecanicista de Cottenie (2005), pretende-se testar quais os fatores que contribuem para que as comunidades de aves tenham uma determinada composição e abundância de espécies.

REFERÊNCIAS

- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed, 2007. 738 p.
- CHISHOLM, C.; LINDO, Z.; GONZALEZ A. Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography*, v. 34, p. 415-424, 2010.
- CLEMENTS, F.E.. *Plant succession: analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institute of Washington Publication, n. 242. 1916. 512 p.
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, v. 8, p. 1175-1182, 2005.
- GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v. 53, p. 7-26, 1926.
- HUBBELL, S.P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001. 375 p.
- HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-427, 1957.
- KINGSLAND, S.E. Defining ecology as a science. In: REAL, L.A.; BROWN, J.H. (Eds.). *Foundations of ecology: classic papers with commentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991. p. 1-13.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1998. 853 p.

LEIBOLD, M.A.; MIKKELSON, G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, v. 97, p. 237-250, 2002.

LEIBOLD, M.A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOOPEES, M.F.; HOLT, R.D.; SHURIN, J.B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, v. 7, p. 601-613, 2004.

LOGUE, J.B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H.; THE METACOMMUNITY WORKING GROUP. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 26, p. 482-491, 2011.

MCCAULEY, S.J. The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos*, v. 116, p. 121-131, 2007.

MCINTOSH, R.P. The myth of community as organism. *Perspectives in Biology and Medicine*, v. 41, p. 426-438, 1998.

MORIN, P.J. *Community ecology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011. 407 p.

MOUILLOT, D. Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons. *Journal of Applied Ecology*, v. 44, p. 760-767, 2007.

NICOLSON, M.; MCINTOSH, R.P.; NICHOLSON, M. H.A. Gleason and the individualistic hypothesis revisited. *Bulletin of the Ecological Society of America*, v. 83, p. 133-142, 2002.

NG, I.S.Y.; CARR, C.M.; COTTENIE, K. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. *Hydrobiologia*, v. 619, p. 133-143, 2009.

OZKAN, K.; SVENNING, J.C.; JEPPSEN, E. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales. *Journal of Animal Ecology*, v. 82, p. 266-274, 2013.

PRESLEY, S.J.; HIGGINS, C.L.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, C.; STEVENS, R.D. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*, v. 160, p. 781-793, 2009.

PRESLEY, S.J.; CISNEROS, L.M.; PATTERSON, B.D.; WILLING, M.R. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, v. 21, p. 968-976, 2012.

RICKLEFS, R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, v. 235, p. 167-171, 1987.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, v. 85, p. 183-206, 2010.

WILSON, D.S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, v. 73, p. 1984-2000, 1992.

WINEGARDNER, A.; JONES, B.K.; NG, I.S.Y.; SIQUEIRA, T.; COTTENIE, K. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 27, p. 253-254, 2012.

WHITTAKER, R.H. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, v. 49, p. 207-264, 1967.

WHITTAKER, R.H.; NIERING, W.A. Vegetation of the Santa Catalina mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology*, v. 46, p. 429-452, 1965.

PODE UM FRAGMENTO FLORESTAL ABRIGAR UMA METACOMUNIDADE COMPOSTA DE ORGANISMOS COM ALTA CAPACIDADE DISPERSIVA?

RESUMO

A teoria de metacomunidades tem sido uma das mais promissoras na explicação dos processos que determinam a distribuição e dinâmica das espécies em comunidades biológicas. No entanto, dados empíricos de maior variedade de grupos taxonômicos e em diferentes tipos de configuração de habitat precisam ser investigados. O presente estudo buscou contribuir para estes aspectos pouco explorados no campo empírico de metacomunidades. Para isso, foi verificado se um único fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no norte do estado do Paraná, sul do Brasil, é capaz de abrigar diferentes comunidades de aves, ou seja, se este fragmento pode representar uma metacomunidade mesmo para um grupo com alto potencial de dispersão. Além disso, foram investigados quais os fatores responsáveis pela estruturação das comunidades nesta escala espacial reduzida. Assim, foram coletados dados de composição e abundância de aves florestais além de variáveis ambientais e espaciais em duas regiões do fragmento florestal estudado. Para testar se o fragmento apresentava diferentes comunidades foi utilizado NMDS e PERMANOVA, em seguida foi realizada a partição da variação das comunidades de aves para verificar a influência das variáveis ambientais e espaciais. Tanto o NMDS como a PERMANOVA suportam a existência de uma metacomunidade dentro do fragmento estudado, onde as comunidades que a compõe estão altamente conectadas e apresentam limites pouco distintos. Por meio da partição de variação demonstrou-se que as características ambientais locais (e.g. bambu - *Chusquea* sp.) desempenharam um papel fundamental na estruturação das comunidades nesta escala espacial, enquanto a dispersão parece ter tido um papel menor. Isto significa que, apesar das aves conseguirem se dispersar para todos os habitats, são as características ambientais locais associadas ao nicho de cada

uma das espécies os fatores determinantes para a distribuição e ocorrência das espécies no fragmento estudado.

Palavras-chave: aves; comunidades conectadas; dispersão eficiente; partição de variação; *species-sorting*;

ABSTRACT

Metacommunity theory is one of the most promising in clarifying the processes involved in shaping species dynamics and distribution in biological communities. However, empirical data of different taxonomic groups and different kinds of habitat configuration still needs to be explored. The present study sought to contribute with these unexplored aspects in empirical metacommunity data. For this study, it was verified if a forest fragment in north of Paraná State, a state that occurs in the South of Brazil, is capable of harbouring distinct bird communities, that is, if a single forest fragment can represent a metacommunity even for a taxonomic group with high dispersal potential. Moreover, we investigated which potential factors were responsible for structuring the bird communities in this reduced spatial scale. To attend these objectives, we collected data on bird composition and abundance as well as environmental and spatial variables in two regions of the studied forest fragment. To test if the forest fragment harboured different bird communities we used NMDS and PERMANOVA, followed by the partitioning of variation to determine the influence of environmental and spatial variables on bird communities. Both NMDS and PERMANOVA analysis indicated the existence of a metacommunity inside the studied forest fragment, in which the bird communities are highly connected with indistinct boundaries. Partitioning of variation showed that only local environmental features (e.g. bamboo - *Chusquea* sp.) played an important role in structuring these bird communities at this reduced spatial scale, while dispersion seemed to have a minor role. Although, birds were capable of dispersing to all

possible habitats inside the forest fragment, our data suggests that local environmental features associated with species-specific niches are the main drivers of species distribution and possibly occurrence in the studied forest fragment.

Keywords: birds; connected communities; efficient dispersion; *species-sorting*; variation partitioning.

INTRODUÇÃO

Comunidades biológicas são organizações complexas, e compreender os processos que influenciam a distribuição e dinâmica das espécies nas diferentes comunidades tem sido um dos grandes desafios da Ecologia de Comunidades (LEIBOLD et al., 2004; LOGUE et al., 2011). Inicialmente, buscou-se explicar a distribuição e a coexistência das espécies com base em uma abordagem determinista, na qual fatores ambientais locais, interações bióticas (e.g. competição) e o nicho ecológico das espécies teriam um papel fundamental neste processo (HUTCHINSON, 1957; RICKLEFS, 1987). Estudos subsequentes à teoria do nicho ecológico de Hutchinson, como por exemplo MacArthur e MacArthur (1961), MacArthur et al. (1962) e MacArthur (1964), passaram a demonstrar a forte influência que os fatores locais podem exercer sobre a diversidade biológica e a organização das comunidades.

Mais recentemente, ecologistas passaram a reconhecer que processos que atuam em escalas mais amplas de tempo e espaço, como por exemplo a dispersão de espécies em uma determinada região, também são importantes na estruturação de comunidades locais (RICKLEFS, 1987). Neste contexto, Hubbell (2001) propôs a Teoria Neutra, a qual pressupõe que as diferenças entre as comunidades biológicas não seriam ocasionadas por influência dos fatores locais, mas determinadas por eventos estocásticos (principalmente aqueles limitadores da dispersão), processos de especiação e extinção de espécies.

Estas duas abordagens, determinista e neutra, atualmente fazem parte do arcabouço da teoria de metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004), a qual tem sido uma das mais promissoras na explicação dos processos que determinam a distribuição e dinâmica das espécies (NG et al. 2009; WINEGARDER et al., 2012). Por definição, uma metacomunidade é considerada um conjunto de comunidades interligadas através da dispersão de múltiplas espécies (WILSON, 1992), sendo que os processos locais e regionais determinam a composição de espécies em cada uma delas (LEIBOLD et al., 2004; LOGUE et al., 2011). Isto é, os processos regionais ou espaciais (e.g. dispersão entre habitats) teriam influência sobre o conjunto de espécies que chegam a um determinado habitat, enquanto que os processos locais ou ambientais (e.g. interações entre espécies e disponibilidade de recursos) atuam como filtros e determinam a persistência das espécies neste habitat (MCCAULEY, 2007). Baseando-se principalmente na importância destes processos que Leibold et al. (2004) propuseram quatro paradigmas ou modelos de metacomunidades, que serviram de alicerces para o recente desenvolvimento da teoria: *neutral model* (modelo neutro); *patch-dynamic* (dinâmica de manchas); *mass-effect* (efeito de massa) e *species-sorting* (triagem de espécies).

O modelo neutro (*neutral model*), como o próprio nome sugere, segue os pressupostos da Teoria Neutra e considera que todos os habitats são semelhantes quanto as condições ambientais e que as espécies são similares quanto ao nicho, capacidade dispersiva e competitiva (LEIBOLD et al., 2004; LOGUE et al., 2011). Neste paradigma, especiação, extinção, eventos estocásticos e principalmente limitações na dispersão seriam os responsáveis pela estruturação das comunidades (HUBBELL, 2001; ROSINDELL et al., 2011).

Na dinâmica de manchas (*patch-dynamic*) também assume-se que os ambientes são homogêneos, porém as espécies diferem quanto a sua capacidade competitiva e dispersiva (LEIBOLD et al., 2004). O modelo considera a existência de um *trade-off* entre competição e dispersão, de modo que bons competidores serão fracos colonizadores e vice-versa

(LEIBOLD et al., 2004; CALCAGNO et al., 2006). Assim, a composição das comunidades se dá a medida que bons dispersores conseguem colonizar diversas áreas, enquanto bons competidores se mantêm e promovem a extinção local de espécies.

O terceiro modelo, efeito de massa (*mass-effect*), baseia-se nas relações fonte-sumidouro (*source-sink*) entre habitats com condições ambientais diferentes (MOUQUET; LOREAU, 2002; LEIBOLD et al., 2004). De acordo com este modelo, habitats com condições favoráveis a determinadas espécies (espécies diferem quanto ao nicho) geram altas taxas de crescimento populacional e, através do fluxo de indivíduos, atuam como fonte para habitats menos favoráveis onde as taxas de crescimento das populações são negativas (sumidouro). Assume-se, assim, que a alta dispersão tem um papel fundamental na estruturação das comunidades (MOUQUET; LOREAU, 2003).

Por fim, o modelo triagem das espécies (*species-sorting*) assume que os habitats também são heterogêneos e as espécies diferem entre si quanto ao nicho ecológico (LEIBOLD et al., 2004). Neste modelo, a dispersão é apenas suficiente para que as espécies cheguem a todos os ambientes, mas as características ambientais locais são os fatores determinantes na composição de espécies de uma comunidade (COTTENIE et al. 2003; LEIBOLD et al., 2004).

Apesar dos quatro modelos representarem atualmente os principais mecanismos que estruturam as comunidades, muitas dificuldades surgem quando estes modelos teóricos são relacionados aos sistemas naturais. Pensando neste sentido que, um ano após a síntese sobre a dinâmica de metacomunidades de Leibold et al. (2004), Cottenie (2005) propôs uma forma de quantificar a importância dos processos espaciais e ambientais, e assim associar os sistemas naturais aos modelos teóricos. Para isso, o autor sugere a partição da variação das comunidades biológicas nos seguintes componentes: variação explicada pelo componente ambiental (E); variação explicada pelo componente espacial (S); variação explicada pelo

componente ambiental controlando o componente espacial (E|S) e variação explicada pelo componente espacial controlando o ambiental (S|E). A significância de cada uma destas frações é então relacionada aos modelos teóricos de metacomunidades. Esta abordagem, tida como mecanicista, tem sido amplamente utilizada para compreender a variação na composição das comunidades em função dos quatro modelos teóricos (PRESLEY et al., 2012).

Mesmo com avanços no campo empírico, Logue et al. (2011) em sua revisão sobre estudos de metacomunidades, ainda relatam certa inconsistência entre os modelos teóricos e os estudos empíricos, e argumentam que comunidades naturais podem ser regidas por uma combinação de processos que são atribuídos a mais de um modelo teórico, ou seja, os modelos não seriam mutuamente exclusivos. Os mesmos autores atentam para a necessidade de integração dos modelos, na forma de um contínuo ou gradiente de mecanismos. Seguindo este pensamento, Winegardner et al. (2012) propuseram uma nova terminologia, argumentando que os modelos *mass-effect* e *patch-dynamic* seriam, na verdade, casos especiais de *species-sorting*. Assim, os autores propuseram a reorganização dos modelos segundo a importância da dispersão em: modelo neutro; modelo *specie-sorting* com dispersão limitada (equivalente a *patch-dynamic*); *species-sorting* com dispersão eficiente (*species-sorting* propriamente dito); e *species-sorting* com alta dispersão (equivalente a *mass-effect*).

Mais do que a integração dos modelos em um gradiente, Logue et al. (2011) citam a necessidade de buscar informações empíricas de diversos grupos taxonômicos e em diferentes configurações de habitats, tanto em estudos experimentais como observacionais. Segundo esses autores, grande parte dos estudos focam em organismos sésseis ou com dispersão passiva pertencentes a ambientes aquáticos, como organismos unicelulares (e.g. microalgas, protistas e bactérias), invertebrados e plantas. Em contrapartida, organismos

altamente móveis e que ocupam habitats terrestres, como vertebrados, tem sido pouco explorados no âmbito de metacomunidades.

Quanto aos diferentes tipos de configurações de habitat, Leibold et al. (2004) citam a existência de ao menos três tipos, os quais podem abrigar diferentes comunidades. Seriam eles: i) habitats permanentes e dispostos em manchas com limites nitidamente distintos, semelhantes a comunidades insulares; ii) habitats com limites distintos mas que sofrem variação temporal (e.g. lagos em planícies de inundação) e, iii) habitats permanentes cujos limites são pouco distintos (e.g. gradientes altitudinais e campos naturais). O primeiro caso tem sido o mais abordado nos estudos de metacomunidades, enquanto os dois últimos tem sido pouco explorados, sendo que habitats com limites pouco distintos parecem ser mais problemáticos justamente devido a dificuldade de estabelecer os limites entre as comunidades biológicas (LEIBOLD et al., 2004; LOGUE et al., 2011). Estas e outras observações, como por exemplo, a necessidade de quantificar adequadamente a dispersão dos organismos (NG et al., 2009), revelam a necessidade de se avançar nos estudos empíricos de metacomunidades.

O presente estudo visa contribuir para o entendimento de metacomunidades em seus aspectos pouco explorados. Especificamente investigou como a dinâmica de organismos altamente móveis, as aves, ocorre em comunidades com limites pouco distintos. Para isso, foi testado se um único fragmento de floresta Atlântica é capaz de abrigar diferentes comunidades de aves florestais, ou seja, uma metacomunidade. Como resultado do estudo pode-se esperar duas possibilidades. A primeira delas é a não detecção de diferenças na composição de espécies de aves entre as diferentes regiões do fragmento florestal estudado devido: (i) a alta dispersão dos organismos que tende a homogeneizar as comunidades biológicas (COTTENIE; DE MEESTER, 2004; PRESLEY et al., 2012); (ii) a homogeneização das características ambientais ao longo do fragmento. Caso isso ocorra, o

fragmento será representado por uma comunidade única, ou seja, não será possível verificar a existência de diferentes comunidades dentro do fragmento.

A segunda possibilidade é da existência de diferenças na composição da avifauna nas regiões do fragmento, resultando na detecção de uma metacomunidade onde os habitats são altamente conectados e apresentam limites pouco distintos. Dentro deste contexto, de que existe diferença na composição da avifauna, será verificado também quais os fatores ambientais que são responsáveis pela estruturação das comunidades encontradas nesta pequena escala espacial. Espera-se que os processos ambientais tenham maior influência sobre as comunidades de aves, uma vez que os mesmos tendem a ter maior influência em escalas espaciais reduzidas e habitats conectados, enquanto processos espaciais (e.g. limitações na dispersão) atuam em escalas maiores (COTTENIE; DE MEESTER, 2004; DECLERK et al., 2011; SOININEN, 2014).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG, 23°27'S, 51°15'O), localizado a 15km do centro da cidade Londrina, norte do estado do Paraná, sul do Brasil (Figura 1). Esta unidade de conservação possui 656 hectares e representa o maior e mais bem preservado remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do norte do Paraná (ANJOS et al., 2007). O seu entorno é caracterizado principalmente por uma matriz aberta destinada à agricultura, sendo que em sua porção sul o parque é delimitado pelo Ribeirão dos Apertados.

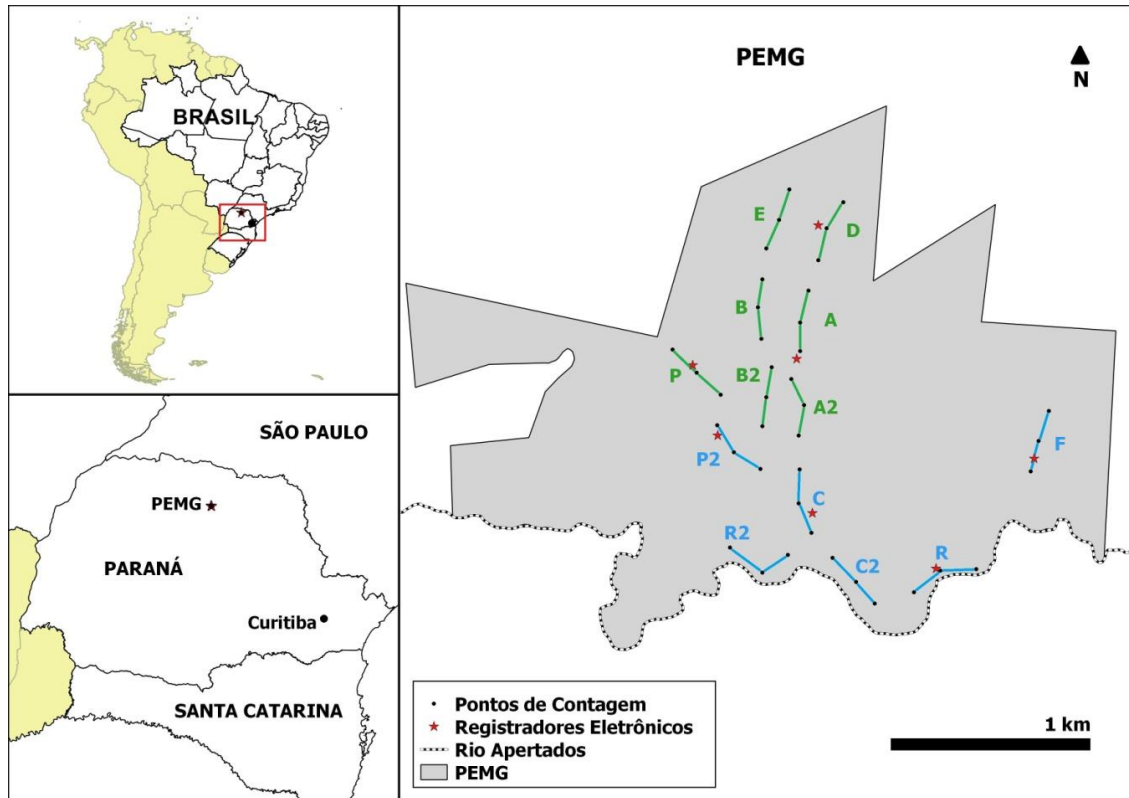


FIGURA 1. Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG, 23°27'S, 51°15'O), norte do Estado do Paraná, sul do Brasil. Unidades amostrais correspondem ao conjunto de três pontos de contagem. Em verde estão destacadas as unidades amostrais da porção norte e plana do fragmento (A, A2, B, B2, D, E e P), enquanto as azuis correspondem as unidades amostrais na porção inclinada ao sul do fragmento (C, C2, R, R2, P2 e F). Estrelas vermelhas indicam locais onde foram instalados registradores eletrônicos de temperatura e umidade.

A área de estudo foi escolhida uma vez que Anjos et al. (2007) encontraram evidências de que a comunidade de aves do PEMG se distribui de forma heterogênea ao longo de uma pequena variação topográfica. Tal variação topográfica natural consiste de um platô na região norte do PEMG, com aproximadamente 600m de altitude, e de uma porção inclinada ao sul, cuja altitude varia de 600 a 460m até o Ribeirão dos Apertados (SILVEIRA, 2006; SANTANA; ANJOS, 2010). Esta variação é acompanhada por diferenças na fisionomia vegetal e na riqueza de espécies arbóreas (SILVEIRA, 2006), sendo a porção plana ao norte

caracterizada por um estrato superior mais denso e uniforme, onde as espécies arbóreas mais abundantes são *Aspidosperma polyneuron* (Apocynaceae), *Ficus luschnathiana* (Moraceae) e *Euterpe edulis* (Arecaceae) (SILVEIRA, 2006). Devido a densa copa, pouca luz chega ao estrato inferior o que leva a ocorrência de um sub bosque pouco denso (SILVEIRA, 2006).

A porção inclinada ao sul (600-460m), por sua vez, possui um dossel mais rarefeito e árvores mais espaçadas, as quais incluem *Campomanesia xanthocarpa* (Myrtaceae), *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) e *Parapiptadenia rigida* (Fabaceae) (SILVEIRA, 2006). Assim, ocorre uma maior entrada de luz no sub bosque o que permite o desenvolvimento de um estrato arbustivo e herbáceo mais denso (SILVEIRA, 2006). Nesta região é comum a presença de clareiras, resultante da queda de árvores emergentes, o que permite o estabelecimento de espécies herbáceas como o bambu *Chusquea* sp. (Poaceae) (SILVEIRA, 2006; ANJOS et al., 2007; SANTANA; ANJOS, 2010).

Para testar a hipótese de que este fragmento florestal pode abrigar comunidades de aves distintas, dividiu-se o PEMG virtualmente em duas regiões: norte (platô, onde as altitudes variam em torno de 600m) e sul (encosta, com altitudes entre 470-600m). Nestas duas áreas foram estabelecidas trilhas onde foram aplicadas as metodologias para amostragem da avifauna e das características ambientais. Três fatores foram levados em consideração para estabelecer cada uma das trilhas: i) o local da trilha deve estar inserido na porção de vegetação pristina do PEMG; ii) a acessibilidade do local e; iii) a abrangência da área de estudo, ou seja, as trilhas foram posicionadas de modo a abranger a maior parte da área de estudo e assim contemplar uma maior variação das características ambientais do PEMG. Sete trilhas foram distribuídas nas áreas planas ao norte, enquanto seis foram posicionadas na porção inclinada ao sul, totalizando 13 trilhas de amostragem (Figura 1). Cada trilha possui 600m de comprimento e distam no mínimo 100m da borda da floresta.

Amostragem de aves

Para coleta de dados sobre avifauna, foi utilizada a metodologia de ponto de contagem (ponto fixo), que consiste em permanecer em um determinado ponto por um determinado período de tempo a fim de contabilizar todos os indivíduos em um raio de ação (BIBBY et al., 1992; VIELLIARD et al., 2010). Dentro de cada uma das 13 trilhas foram estabelecidos três pontos de contagem (1-3), totalizando 39 pontos em toda a área de estudo. A distância entre cada ponto foi de 200 metros, e o raio de observação de 50 metros (Figura 2). Essas distâncias foram escolhidas para evitar a sobreposição dos raios de observação, assegurando assim que um mesmo indivíduo não seja contabilizado nos diferentes pontos. O raio de observação escolhido elimina registros de aves em ambientes periféricos e mantém uma associação entre as aves e as características do habitat em torno do ponto (LEE; MARSDEN, 2008). O tempo de observação por ponto foi de 15 minutos, ideal para uma amostragem representativa de um único ponto (CAVARZERE et al., 2013). Em cada ponto foram tomadas as espécies presentes, por meio de visualização ou registro auditivo, e o número de indivíduos de cada espécie, obtendo assim dados sobre riqueza e abundância. Os Psitacídeos, em especial, não foram considerados na amostragem, uma vez que realizam grandes deslocamentos na área de estudo, não permitindo associações precisas com as características ambientais e facilitando contagens múltiplas dos mesmos indivíduos. Além disso, indivíduos vistos apenas sobrevoando a área não foram contabilizados.

As amostragens foram conduzidas na primavera, entre os meses de setembro e dezembro de 2014. Neste período, a cada dia de estudo, as amostragens foram realizadas logo após o início da atividade vocal das aves diurnas, com encerramento até no máximo três horas após seu início. Todas amostragens foram conduzidas pelo mesmo observador (GW) e cada trilha foi amostrada duas vezes em um único dia, alternando a seqüência de pontos (i.e, pontos 1,2,3,3,2,1). Apenas uma trilha foi visitada em cada dia de amostragem e cada uma das trilhas

foi visitada 2 dias (invertendo-se a ordem dos pontos amostrados no primeiro dia naquela dada trilha), totalizando assim 26 dias de amostragem (dois dias de amostragem em cada uma das 13 trilhas) e 4 replicações por trilha (2 em cada dia).

Para as amostragens foi utilizado binóculo (modelo Bushnell 10x42) e gravador digital (modelo Sony PCM-M10) para gravar vocalizações que não puderam ser identificadas em campo. A nomenclatura das espécies seguiu a lista taxonômica do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (PIACENTINI et al., 2015).

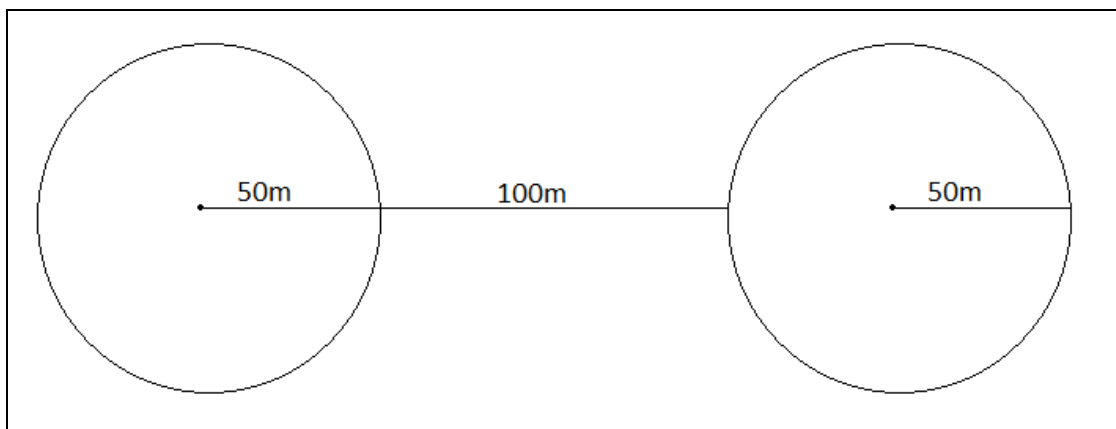


FIGURA 2. Representação esquemática do ponto de contagem com raio de observação de 50 metros e distância total de 200 metros entre o ponto seguinte.

Para obtenção da abundância relativa das espécies foi primeiramente calculado o Índice Pontual de Abundância - IPA (BIBBY et al., 1992; VIELLIARD et al., 2010) de cada espécie em cada uma das 13 trilhas de amostragem. O IPA representa o número médio de contatos de uma espécie por amostra (VIELLIARD et al., 2010) e é calculado através da seguinte fórmula:

$$IPAi = Nci / Nta$$

Onde Nci corresponde ao número de contatos da espécie i , e Nta é o número total de pontos de contagem, no caso, 12 pontos por trilha (cada trilha possui 3 pontos de contagem que foram replicados 4 vezes). Assim, espécies com 24 e 15 contatos nos 12 pontos

amostrados em uma das trilhas terão IPAs respectivamente iguais a 2,00 e 1,25, valores que refletem a abundância delas por ponto naquela dada trilha. Este primeiro passo foi realizado para diminuir o efeito da variação da detectabilidade das espécies em relação ao horário de amostragem de cada ponto, uma vez que espécies são mais facilmente detectadas nos primeiros pontos do dia.

Um segundo procedimento foi o de obter a abundância de cada espécie por trilha (e não por ponto como no procedimento acima). Neste caso o IPA da cada espécie em cada trilha foi multiplicado por 3 (uma vez que cada trilha é composta por 3 pontos de contagem), resultando assim na abundância da espécie por trilha. No exemplo, têm-se então os IPAs das duas espécies iguais a 2,00 e 1,25 resultando em abundâncias respectivamente de 6,00 e 3,75 contatos naquela trilha. O valor de abundância das espécies por trilha foi utilizado nas análises apresentadas a seguir.

Variáveis ambientais

Para verificar a influência dos fatores ambientais sobre as comunidades de aves foi realizada a coleta de variáveis ambientais através de parcelas de 10m x 5m estabelecidas em cada um dos pontos de amostragem para aves. As parcelas foram posicionadas a um metro do ponto central (trilha principal), sendo o lado direito ou esquerdo determinado através de sorteio em cada ponto. Nas parcelas foram medidas características estruturais da vegetação, e as variáveis escolhidas não foram direcionadas a nenhum grupo particular de aves, ao invés disso, foram selecionadas variáveis que contemplam vários grupos de aves conforme sugerem Lee e Marsden (2008), mas que também levasse em consideração as aves da Mata Atlântica (e.g. POLETTO et al., 2004; FAVARO; ANJOS, 2005; LOPES et al., 2006). A tabela 1 contém as variáveis estruturais escolhidas e as suas respectivas formas de mensuração nas

parcelas. Para facilitar as estimativas visuais de densidade, as parcelas foram divididas em quatro quadrantes.

Para cada trilha foi calculada a média de altitude entre os três pontos utilizando-se um GPS de mão (modelo Garmin etrex30). Além disso, foi obtida a porcentagem de cobertura de dossel em cada ponto utilizando sistema fotográfico conforme descrito por Suganuma et al. (2008), porém utilizando lente de 18mm ao invés de 32mm. Para as análises estatísticas, calculou-se a média das variáveis dos três pontos de uma determinada trilha, obtendo assim estimativas de cada trilha.

TABELA 1. Variáveis estruturais e suas respectivas mensurações em cada parcela de vegetação no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Adaptado de: Poletto et al. (2004); Favaro e Anjos (2005); Lopes et al. (2006); Lee e Marsden (2008).

Variável estrutural	Descrição e Mensuração
Árvores grandes (AL)	Nº de caules lenhosos com circunferência maior que 80cm à altura do peito (~1.30m);
Árvores médias (AM)	Nº de caules lenhosos com circunferência entre 20 e 80cm à altura do peito (~1.30m);
Árvores pequenas (AP)	Nº de caules lenhosos com altura maior que 2m e circunferência menor que 20cm à altura do peito (~1.30m);
Palmeiras (PLM)	Nº de palmeiras maiores que 2m (e.g. <i>Euterpe edulis</i>);
Troncos podres (TP)	Nº de troncos podres (caídos ou eretos);
Cobertura Herbácea (AA)	Estimativa visual da porcentagem de vegetação menor que 2m que cobrem a parcela, com exceção de Bambu e Samambaias;
Bambu (BB)	Estimativa visual da porcentagem de bambu (<i>Chusquea</i> sp.) na parcela;
Samambaias (SB)	Estimativa visual da porcentagem de samambaias na parcela;
Estrato inferior livre (EIL)	Estimativa visual da porcentagem do estrato inferior que é livre de samambaias, bambu e arbustos. $EIL = 100\% - (\%SB + \%BB + \%AA)$;
Cipós e lianas (CP)	Estimativa visual da porcentagem de lianas e cipós na parcela.

Adicionalmente, foram obtidas informações de temperatura e umidade durante o período de amostragem das aves (setembro a dezembro de 2014) através de sete registradores eletrônicos de dados instalados na área de estudo (Novus, modelo LOG BOX-RHT-LCD, Figura 3). Os registradores foram posicionados de forma a abranger o máximo da área de estudo (Figura 1) e sempre com a mesma orientação em relação ao nascer do sol, de forma que recebessem a mesma incidência de luz ao longo do dia. Com a finalidade de proteção do equipamento em relação a chuva e exposição solar, todos os registradores foram instalados com ponteiras de cobre (resistentes a água) sobre os sensores e protegidos por uma cúpula plástica (Figura 3). É importante salientar que a cúpula plástica não isola o sensor do ambiente, permitindo a obtenção das informações climáticas naturais. Como o número de trilhas foi superior ao número de registradores disponíveis, as informações sobre temperatura e umidade de cada trilha foram obtidas do registrador posicionado mais próximo a mesma.

Os registradores foram configurados para registrar a temperatura e a umidade a cada duas horas, obtendo assim 12 medições diárias. Com base nestes dados, foi obtido para cada trilha: 1) temperatura máxima no período de amostragem; 2) temperatura mínima no período de amostragem; 3) temperatura média no período de amostragem; 4) média das máximas de temperatura; 5) média das mínimas de temperatura; 6) amplitude máxima de temperatura diária; 7) média das amplitudes diárias de temperatura; 8) umidade máxima no período de amostragem; 9) umidade mínima no período de amostragem; 10) umidade média no período de amostragem; 11) média das máximas de umidade; 12) média das mínimas de umidade; 13) amplitude máxima de umidade diária; e 14) média das amplitudes diárias de umidade.

Ao todo, as características estruturais da vegetação, altitude, cobertura de dossel e descritores de temperatura e umidade somam 26 variáveis ambientais.



FIGURA 3. Registrador eletrônico de temperatura e umidade (Novus, modelo LOG BOX-RHT-LCD) instalado no no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Registradores instalados com ponteira de cobre sobre o sensor e protegido por uma cúpula plástica que não isola o sensor do ambiente. Fotos: Guilherme Willrich.

Variáveis espaciais

Para obtenção das variáveis espaciais, primeiramente foram tomadas as coordenadas geográficas de cada ponto de contagem utilizando um GPS de mão (modelo Garmin Etrex 30). O ponto central de cada trilha foi utilizado para representar a trilha como um todo. Posteriormente foi empregado o método PCNM (*Principal Coordinates of Neighbour Matrices* ou dbMEM, *distance-based Moran's Eigenvector Maps*) descrito originalmente por Borcard e Legendre (2002) com a finalidade de gerar os descritores (variáveis) espaciais.

O método consiste em: 1) construir uma matriz de distancia Euclidiana entre as unidades amostrais, utilizando suas coordenadas geográficas; 2) "truncar" esta matriz de modo a reter apenas as distâncias entre as unidades amostrais mais próximas (vizinhas); 3) realizar uma análise de coordenadas principais (PCoA) com a matriz "truncada" para extrair

autovetores (BORCARD; LEGENDRE, 2002; BORCARD et al., 2011). Segundo Borcard e Legendre (2002) apenas os autovetores associados a autovalores positivos podem ser utilizados como variáveis espaciais para análises futuras (e.g. Análise de Redundância Parcial). A análise foi desenvolvida no software R versão 3.1.1 (R CORE TEAM, 2014) usando o pacote *PCNM* (LEGENDRE et al., 2013).

Seleção prévia de variáveis - *Forward Selection*

Como a maioria dos estudos ecológicos sobre estruturação de comunidades envolve um grande número de variáveis explanatórias, Blanchet et al. (2008) sugerem uma seleção prévia das variáveis explanatórias mais significativas a serem utilizadas em análises futuras (e.g. regressão múltipla ou análises de redundância). O método proposto pelos autores é uma forma modificada de "forward selection" que usa um critério duplo para seleção das variáveis. A seleção atua da seguinte forma: i) primeiramente é realizada uma RDA (Análise de Redundância) e calculado o R^2 ajustado do modelo global com todas as variáveis explanatórias; ii) o passo seguinte é iniciar um novo modelo selecionando a variável com maior poder de explicação (maior R^2 ajustado) e que apresente um valor de significância (α) menor que 0,05; iii) a adição de uma nova variável a este novo modelo dependerá se a significância da mesma também é menor que 0,05 (1º critério) e se a adição desta variável faz com que o R^2 ajustado do novo modelo não seja maior que o R^2 do modelo global (2º critério) (BORCARD et al., 2011). Caso a "nova variável" não atenda a esses critérios, não ocorre a inclusão de novas variáveis. A função "forward.sel()" do pacote estatístico *packfor* (DRAY, 2013) realiza o procedimento automaticamente (BORCARD et al., 2011). Esta seleção prévia foi aplicada separadamente para variáveis ambientais e espaciais (BORCARD et al., 2011), utilizando o programa estatístico R versão 3.1.1 (R CORE TEAM, 2014) e o pacote *packfor* (DRAY, 2013).

Dessa forma, buscou-se a redução no número de variáveis explanatórias, de modo que poucas e significativas variáveis expliquem a mesma quantidade de variância que o total de variáveis inicialmente propostas (BLANCHET et al., 2008; BORCARD et al., 2011). Além disso, o método busca evitar uma superestimação da variância explicada nos dados biológicos (BLANCHET et al., 2008), assim como reduzir correlações lineares entre as diversas variáveis explanatórias (BORCARD et al., 2011).

Análises estatísticas

A fim de visualizar as relações entre as unidades amostrais (trilhas) e avaliar se existem diferenças entre as possíveis comunidades norte e sul do PEMG, foi realizado um *Escalonamento Multidimensional Não-Métrico* (NMDS), utilizando uma matriz de distância de Bray-Curtis (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Esta técnica de ordenação, apesar de não preservar as distâncias exatas (de uma matriz de distâncias) entre os objetos, representa melhor as relações entre os mesmos (e.g. similaridade) em um menor número de eixos na ordenação (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; BORCARD et al., 2011). Para verificar se a ordenação gerada sumarizou de forma adequada as relações entre as unidades amostrais foi considerado o limite de estresse de 20, uma vez que valores abaixo deste indicam boa representação da ordenação (MCCUNE; GRACE, 2002). Para esta análise, os dados de abundâncias das aves em cada uma das trilhas sofreram transformação por raiz quadrada, que é adequada para dados de contagem (LEPS; SMILAUER, 2003; GOTELLI; ELLISON, 2011), com a finalidade de reduzir o efeito de valores muito elevados sobre a ordenação (ZUUR et al., 2007; BORCARD et al., 2011).

Após o NMDS, foi utilizada uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) (ANDERSON, 2001) com 9999 permutações, para testar se os agrupamentos norte e sul diferem significativamente ($\alpha = 0,05$). Tanto o NMDS quando a

PERMANOVA foram executados no programa estatístico R versão 3.1.1 (R CORE TEAM, 2014) usando os pacotes *vegan* (OAKSEN et al., 2014), *MASS* (VENABLES; RIPLEY, 2002) e *BiodiversityR* (KINDT; COE, 2005).

O passo seguinte foi realizar uma Análise de Redundância Parcial (pRDA) para determinar a influência dos fatores ambientais e espaciais sobre a estruturação de tais comunidades de aves (BORCARD et al., 1992). Esta análise visa quantificar a variação explicada por diferentes conjuntos de variáveis, controlando o efeito de uma sobre a outra (BORCARD et al., 1992; BORCARD et al., 2011). Para isso, a análise utiliza três matrizes de dados: a primeira delas é a matriz das variáveis resposta (Y = abundância das espécies de aves nas trilhas); e as outras duas são as matrizes das variáveis explanatórias (E = ambientais e S = espaciais) que foram previamente selecionadas como acima descrito. Com base nestas três matrizes, a pRDA decompõe a variação das comunidades de aves nos seguintes componentes conforme ilustrado na figura 4: (a) variação explicada pelas variáveis ambientais (E) controlando as variáveis espaciais (ou componente ambiental puro); (c) variação explicada pelas variáveis espaciais (S) controlando as variáveis ambientais (ou componente espacial puro); (b) variação explicada conjuntamente pelas variáveis ambientais e espaciais (ou componente ambiental espacialmente estruturado); (d) variação não explicada (ou resíduos) (BORCARD et al., 1992; PERES-NETO et al., 2006; BORCARD et al., 2011). Neste quadro, $[a+b]$ representam a variação total explicada pelo componente ambiental, $[b+c]$ consiste na variação total explicada pelo componente espacial, $[a+b+c]$ consiste na variação total explicada, enquanto $[a+b+c+d]$ representa a variação total.

A porcentagem de explicação de cada um dos componentes, ou seja, os valores atribuídos aos componentes (a), (b), (c) e (d) é dada pelo R^2 ajustado (PERES-NETO et al., 2006). A significância dos componentes ambientais (a; a+b) e espaciais (c; c+b) foi testada

utilizando ANOVA com 10000 permutações. A significância do componente (b) individualmente não pode ser testada estatisticamente (veja BORCARD et al., 2011).

Para esta análise, as abundâncias das espécies de aves nas unidades amostrais sofreram transformação de Hellinger, a fim de diminuir o efeito de valores muito elevados sobre as análises, como recomendado por Borcard et al. (2011). As análises foram desenvolvidas no programa estatístico R versão 3.1.1 (R CORE TEAM, 2014) utilizando o pacote *vegan* (OAKSEN et al., 2014).

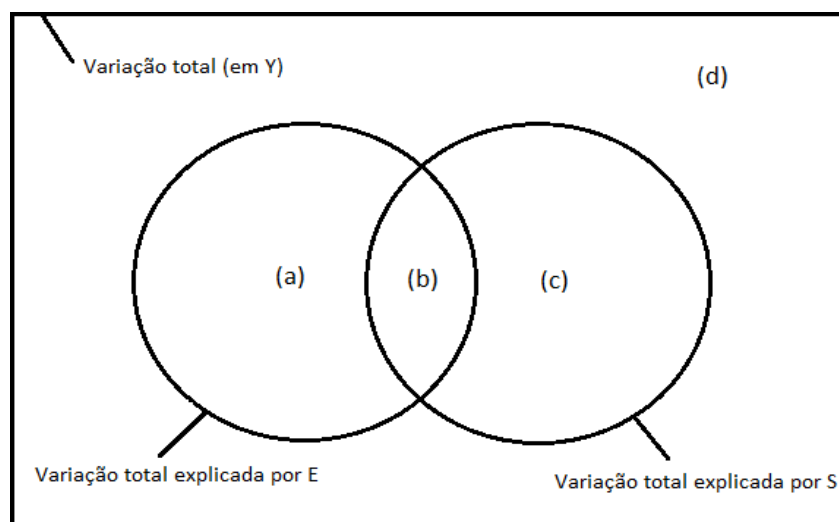


FIGURA 4. Diagrama de Venn mostrando a partição de variação da matriz Y (abundância das aves), explicada pelas matrizes E (ambiental) e S (espacial). (a) variação explicada pelo componente ambiental puro; (c) variação explicada pelo componente espacial puro; (b) variação compartilhada pelo componente ambiental e espacial; (d) resíduos.

RESULTADOS

Aves

No período de amostragem obteve-se 3118 contatos pertencentes a 115 espécies de aves. Considerando o conjunto dos 156 pontos (39 pontos x 4 replicações) amostrados no PEMG neste estudo, as espécies mais abundantes foram *Basileuterus culicivorus* (IPA = 1,17 indivíduos/ponto), *Trogon surrucura* (IPA = 1,08), *Myiodynastes maculatus* (IPA = 0,96),

Myiothlypis leucoblephara e *Sittasomus griseicapillus* (ambas com IPA = 0,70). Sete espécies tiveram apenas um contato (IPA = 0,006).

O NMDS mostra que as unidades amostrais da porção norte (A, A2, B, B2, D, E, e P) e porção sul (C, C2, R, R2, F e P2) diferem quanto a composição e abundância das espécies de aves, uma vez que foram agrupadas separadamente (Figura 5). O estresse final do NMDS foi de 9,34, o que indica que a ordenação sumarizou de forma adequada as relações entre as unidades amostrais. A PERMANOVA suporta a hipótese da existência de duas comunidades de aves dentro do PEMG, uma vez que as diferenças entre os agrupamentos norte e sul foram significativas ($F = 6,417$, $P = 0,0001$).

Separando as unidades amostrais nas duas comunidades, temos que na comunidade norte foram obtidos 1517 contatos pertencentes a 97 espécies, sendo 14 espécies exclusivas. Na comunidade sul foram obtidos 1551 contatos distribuídos em 101 espécies, das quais 18 foram exclusivas desta comunidade. Assim, das 115 espécies registradas no total, 32 não foram compartilhadas pelas comunidades, e outras espécies diferiram em abundância entre as regiões (Anexo 1).

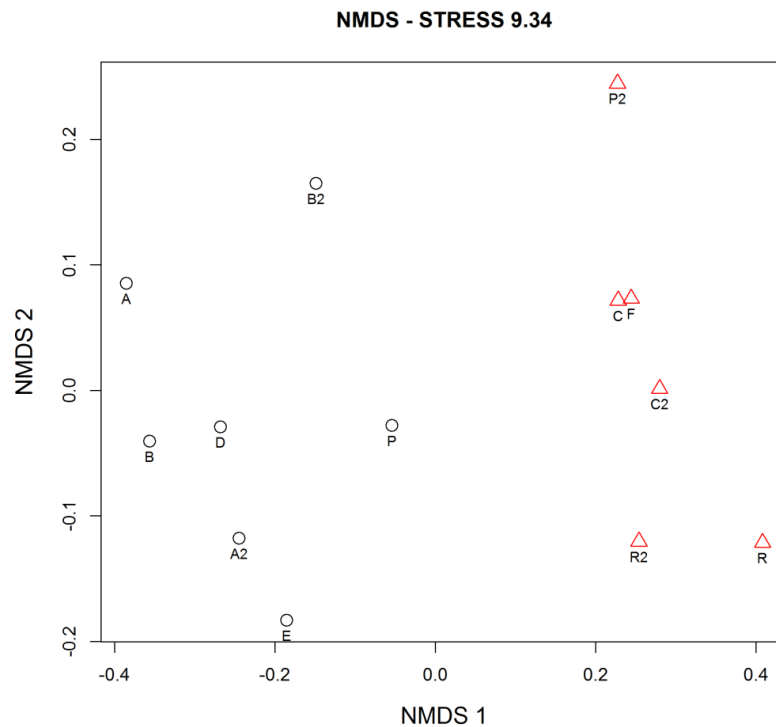


FIGURA 5. Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) com base nas abundâncias das espécies de aves por trilha no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Círculos pretos indicam unidades amostrais na porção plana ao norte do parque. Triângulos vermelhos indicam unidades amostrais posicionadas na porção inclinada ao sul do parque. Estresse final da ordenação = 9,34.

Variáveis ambientais e espaciais

A tabela 2 mostra que as unidades amostrais norte e sul diferem quanto as características ambientais. Em relação as variáveis estruturais da vegetação, as unidades da porção norte apresentaram, de modo geral, maior número médio de árvores grandes, médias e pequenas, maiores proporções de cobertura herbácea no sub-bosque, estrato inferior livre e cobertura de dossel. As unidades da porção sul, por sua vez, apresentaram menor cobertura de dossel e maior proporção de bambu no sub-bosque. As altitudes médias na porção norte variaram de 603,7 a 630,7m, enquanto a porção sul variou de 482,7 a 567,3m. As variáveis climáticas foram muito semelhantes entre as porções norte e sul, porém a primeira apresentou

maiores temperaturas mínimas e máximas, enquanto a porção sul apresentou menor temperatura mínima, maior amplitude de temperatura e maiores umidades mínimas.

TABELA 2. Variáveis ambientais obtidas para as trilhas de amostragem no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Porção Norte = trilhas A, A2, B, B2, D, E e P. Porção Sul = trilhas P2, C, C2, F, R e R2. Para localização das trilhas veja Figura 1. Variáveis: AL = árvores grandes; AM = árvores médias; AP = árvores pequenas; PLM = palmeiras; TP = troncos podres; AA = cobertura herbácea; BB = bambu; SB = samambaias; EIL = estrato inferior livre; CP = cipós e lianas, CD = cobertura de dossel; ALT = altitude; T.max = temperatura máxima; T.min = temperatura mínima; T.med = temperatura média; T.medmax = média das máximas de temperatura; T.medmin = média das mínimas de temperatura; T.ampmax = amplitude máxima de temperatura diária; T.ampmed = média das amplitudes diárias de temperatura; U.max = umidade máxima; U.min = umidade mínima; U.med = umidade média; U.medmax = média das máximas de umidade; U.medmin = média das mínimas de umidade; U.ampmax = amplitude máxima de umidade diária; e U.ampmed = média das amplitudes diárias de umidade.

Variável Ambiental	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte							Porção Sul					
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
AL (nº médio)	1,3	2,7	2,3	2,7	2,0	1,3	1,7	0,7	0,7	1,0	1,3	1,3	1,3
AM (nº médio)	7,3	6,0	5,7	6,7	6,3	4,3	4,3	4,3	2,7	4,3	4,3	6,7	4,7
AP (nº médio)	25,7	22,0	20,3	20,3	17,3	14,7	17,0	10,3	7,0	8,7	15,0	12,3	16,3
PLM (nº médio)	0,7	0,3	0,0	1,3	0,3	0,3	1,0	2,3	0,0	0,0	1,0	0,0	0,3
TP (nº médio)	1,7	1,0	2,0	1,7	2,3	0,7	1,0	1,7	0,7	2,3	1,0	0,7	0,3
AA (% média)	8,3	30,0	21,7	20,0	15,0	6,7	16,7	15,0	11,7	13,3	15,7	8,3	13,3
BB (% média)	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	45,0	51,7	33,3	35,0	45,0	33,3
SB (% média)	7,3	4,3	12,0	13,7	1,3	10,7	12,7	4,0	19,0	21,7	6,0	25,0	15,0
EIL (% média)	83,7	65,7	66,3	66,3	83,7	82,7	70,7	36,0	17,7	31,7	43,3	21,7	38,3
CP (% média)	8,3	13,3	11,7	10,0	7,0	7,7	15,0	16,7	8,3	8,3	4,7	8,3	5,7
CD (% média)	96,0	97,1	95,9	93,8	98,0	96,2	96,4	68,3	81,8	86,0	88,7	85,9	93,1
ALT (média - m)	630,7	603,7	627,7	604,7	618,0	606,7	610,3	567,3	524,7	486,3	529,7	491,3	482,7
T.max (°C)	32,5	32,5	32,5	32,5	33,3	33,3	30,9	32,4	31,8	31,8	32,5	30,7	30,7

Variável Ambiental	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte							Porção Sul					
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
T.min (°C)	13,8	13,8	13,8	13,8	13,9	13,9	14,1	13,3	12,1	12,1	11,1	11,0	11,0
T.med (°C)	22,6	22,6	22,6	22,6	22,3	22,3	22,0	22,6	22,1	22,1	21,9	22,0	22,0
T.medmax (°C)	26,5	26,5	26,5	26,5	27,0	27,0	26,1	26,9	27,6	27,6	27,1	26,7	26,7
T.medmin (°C)	19,2	19,2	19,2	19,2	18,9	18,9	18,7	18,6	18,0	18,0	17,8	17,7	17,7
T.ampmax (°C)	12,4	12,4	12,4	12,4	14,0	14,0	12,9	14,7	17,9	17,9	18,3	16,9	16,9
T.ampmed (°C)	7,3	7,3	7,3	7,3	8,1	8,1	7,4	8,3	9,6	9,6	9,3	9,0	9,0
U.max (%)	99,2	99,2	99,2	99,2	100,0	100,0	98,3	98,0	98,8	98,8	98,2	99,0	99,0
U.min (%)	20,1	20,1	20,1	20,1	25,1	25,1	23,8	24,6	24,8	24,8	24,9	35,7	35,7
U.med (%)	78,3	78,3	78,3	78,3	84,2	84,2	81,3	79,2	85,3	85,3	84,5	86,4	86,4
U.medmax (%)	88,7	88,7	88,7	88,7	94,2	94,2	90,9	90,2	95,2	95,2	93,7	94,6	94,6
U.medmin (%)	65,9	65,9	65,9	65,9	68,2	68,2	66,6	63,7	67,4	67,4	67,6	70,9	70,9
U.ampmax (%)	50,6	50,6	50,6	50,6	64,6	64,6	58,7	54,7	66,5	66,5	66,3	54,5	54,5
U.ampmed (%)	22,8	22,8	22,8	22,8	26,0	26,0	24,4	26,5	27,8	27,8	26,1	23,7	23,7

De acordo com o procedimento de *forward selection* apenas duas das 26 variáveis ambientais foram selecionadas: proporção de bambu (BB, $R^2_{adj} = 0,239$, $P = 0,001$) e média das mínimas de umidade (U.medmin., $R^2_{adj} = 0,052$, $P = 0,003$). Através do método PCNM foram gerados 7 descritores espaciais (PCNM1 a PCNM7), dos quais apenas PCNM1 ($R^2_{adj} = 0,217$, $P = 0,001$) foi selecionado pelo procedimento de *forward selection*.

Partição da variação

A partição da variação através da pRDA mostrou que a fração da variação explicada pelo componente ambiental (fração a+b na Figura 6) foi de 29,2% e significativa ($R^2_{adj} = 0,292$, $P = 0,001$) e a fração explicada pelo componente ambiental puro (a) foi de 8,2% e também significativa ($R^2_{adj} = 0,081$, $P = 0,006$). A fração da variação explicada pelo componente espacial (b+c) foi de 21,6% e significativa ($R^2_{adj} = 0,217$, $P = 0,001$) enquanto a fração explicada pelo componente espacial puro (c) foi menor que 1% e não significativa ($R^2_{adj} = 0,006$, $P = 0,376$) (Figura 6). O componente (b), que representa a fração da variação explicada conjuntamente pelas variáveis ambientais como espaciais foi de 21,1% ($R^2_{adj} =$

0,211), o que indica que boa parte das variáveis ambientais está espacialmente estruturada. A fração da variação não explicada (d) foi de 70% ($R^2_{adj} = 0,701$).

Quando as significâncias dos componentes apresentados acima são comparadas com a chave proposta por Cottenie (2005), é possível dizer que a dinâmica das comunidades de aves dentro do PEMG segue o modelo *species-sorting*.

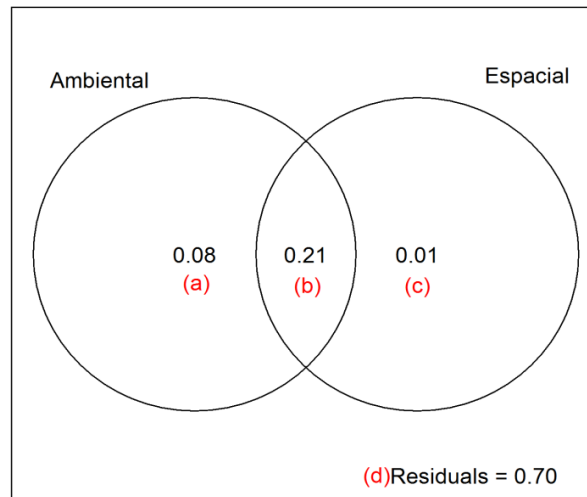
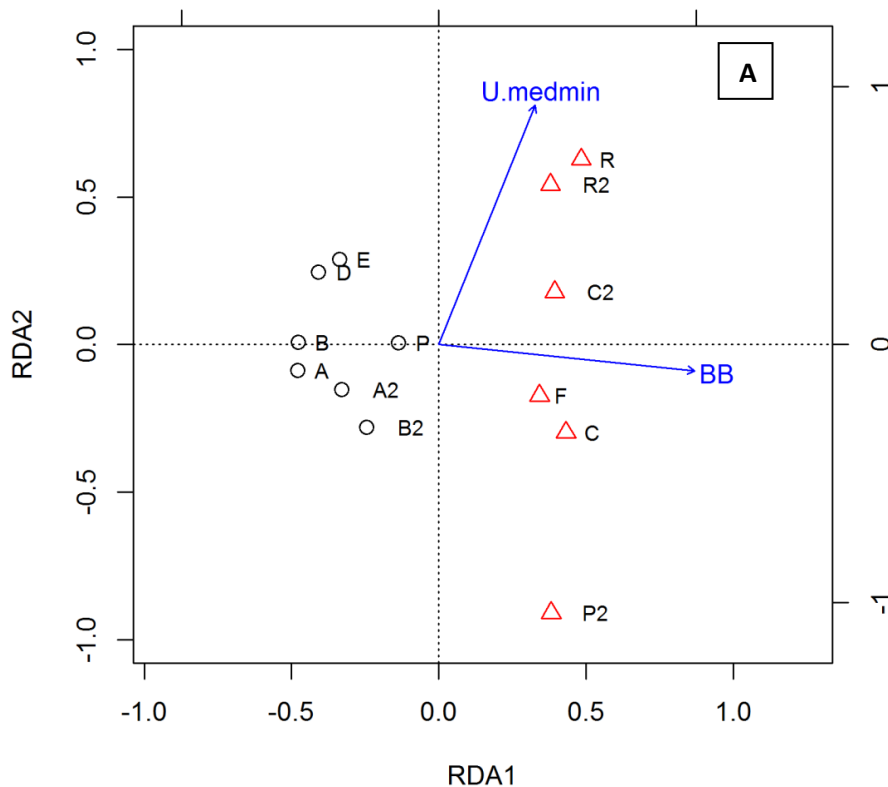


FIGURA 6. Diagrama de Venn representando a partição de variação explicada pelas variáveis ambientais e espaciais. (a) componente ambiental puro; (b) efeito compartilhado das variáveis ambientais e espaciais (ou componente ambiental espacialmente estruturado); (c) componente espacial puro; (d) resíduos ou variação não explicada.

O biplot gerado pela análise de redundância (Figura 7 A e B) com base nas variáveis ambientais (a+b), mostra que as unidades amostrais do norte e do sul foram separadas principalmente em função do primeiro eixo (RDA1), que explicou a maior proporção de variação nos dados (21,7%). Este eixo está fortemente correlacionado com a proporção de bambu, mas quanto a média das mínimas de umidade a correlação é menor. O segundo eixo (RDA2) está correlacionado quase que exclusivamente com a média das mínimas de umidade, porém a proporção de variação explicada pelo mesmo foi de apenas 7,5%. O biplot indica que as unidades amostrais ao sul possuem alta porcentagem de bambu e apresentam umidades

mínimas ligeiramente maiores (são menos secas) que as unidades amostrais ao norte (Figura 7-A). É evidente que as unidades amostrais posicionadas próximas ao ribeirão dos Apertados (R, R2 e C2) apresentaram maiores valores de umidade mínima.

Baseando-se visualmente na Figura 7-B, pode-se sugerir as seguintes espécies como características da porção sul: *Capsiempis flaveola*; *Conopohaga lineata*; *Cranioleuca obsoleta*; *Hemitriccus diops*; *Lochmias nematura*; *Philydor rufum*; *Pyrrhocomma ruficeps*; *Setophaga pitiayumi*; *Synallaxis ruficapilla*; entre outras. Já espécies como *Selenidera maculirostris*, *Dendrocincla turdina*, *Hypoedaleus guttatus*, *Dryocopus lineatus*, *Turdus subalaris*, *Tityra cayana*, *Herpsilochmus rufimarginatus* e *Leptotila verreauxi* foram típicas da porção norte (Figura 7-B).



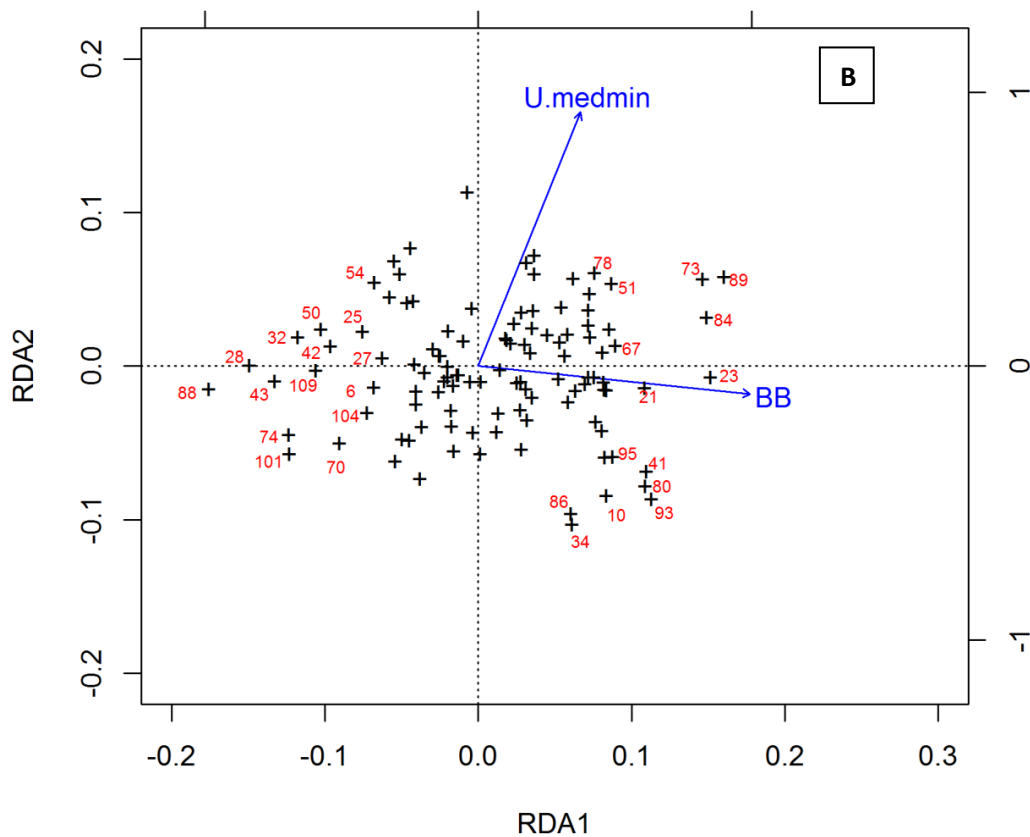


FIGURA 7. Biplot gerado pela análise de redundância com base nas variáveis ambientais (a+b), representando (A) unidades amostrais e (B) espécies no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Variáveis ambientais: BB = porcentagem de bambu; U.medmin = média das mínimas de umidade. Círculos pretos = unidades amostrais na porção plana no norte do parque e; Triângulos vermelhos = unidades amostrais na porção inclinada no sul do parque. Espécies (+): 6 - *Basileuterus culicivorus*; 10 - *Capsiempis flaveola*; 21 - *Conopophaga lineata*; 23 - *Cranioleuca obsolata*; 25 - *Crypturellus tataupa*; 27 - *Dacnis cayana*; 28 - *Dendrocincla turdina*; 32 - *Dryocopus lineatus*; 34 - *Eleoscytalopus indigoticus*; 41 - *Hemitriccus diops*; 42 - *Herpsilochmus rufimarginatus*; 43 - *Hypoedaleus guttatus*; 50 - *Leptotila verreauxi*; 51 - *Lochmias nematura*; 54 - *Melanerpes flavifrons*; 67 - *Pachyramphus polychopterus*; 70 - *Patagioenas picazuro*; 73 - *Philydor rufum*; 74 - *Piaya cayana*; 78 - *Platyrinchus mystaceus*; 80 - *Psiloramphus guttatus*; 84 - *Pyrrhocomma ruficeps*; 86 - *Saltator fuliginosus*; 88 - *Selenidera maculirostris*; 89 - *Setophaga pitayumi*; 93 - *Synallaxis*

ruficapilla; 95 - *Tachyphonus coronatus*; 101 - *Tityra cayana*; 104 - *Trogon surrucura*; 109 - *Turdus subalaris*.

DISCUSSÃO

O presente estudo demonstrou que aves florestais podem se distribuir de forma heterogênea dentro de um pequeno fragmento florestal com pouca variação topográfica (aprox. 150m de altitude), formando duas comunidades cujos limites são pouco distintos. Além disso, a distribuição das espécies esteve associada às características ambientais que variaram ao longo dos poucos quilômetros deste fragmento. Estes resultados suportam que (i) um fragmento florestal, mesmo que pequeno, pode abrigar distintas comunidades de aves formando uma metacomunidade, e (ii) que a dinâmica desta metacomunidade segue o modelo *species-sorting* (LEIBOLD et al., 2004).

O modelo *species-sorting* é suportado pelo componente ambiental puro que apresentou significância e pelo componente espacial puro que não apresentou significância (COTTENIE, 2005). A fração explicada conjuntamente pelos componentes ambiental e espacial (b) sugere que parte das variáveis ambientais apresentam uma estruturação espacial (e.g. o bambu está presente apenas na porção sul do fragmento). Apesar desta fração compartilhada ter explicado grande parte da variação nas comunidades de aves do PEMG (21,1%), a ausência de explicação do componente puro espacial indica que apenas as variáveis ambientais são importantes na distribuição das espécies de aves, mesmo estas apresentando uma estruturação espacial (PERES-NETO; LEGENDRE, 2010).

Na partição da variação, as variáveis ambientais refletem a influência do ambiente, enquanto que as variáveis espaciais (derivadas das distâncias geográficas) representam a dispersão entre as comunidades (COTTENIE, 2005; NG et al., 2009; PERES-NETO; LEGENDRE, 2010). Nesta análise, quando o componente espacial puro é significativo

($P < 0,05$), tanto a alta dispersão como a dispersão limitada podem estar atreladas na estruturação das comunidades (NG et al., 2009). A alta dispersão, por exemplo, tende a homogeneizar comunidades que possuem características ambientais distintas, enquanto a dispersão limitada tende a diferenciar comunidades que possuem condições ambientais similares. Desta maneira, o modelo neutro prevê que apenas o componente espacial apresente significância (devido a dispersão limitada) enquanto o componente ambiental não influencia na estruturação das comunidades (COTTENIE, 2005). Os modelos *species-sorting* com dispersão limitada (*patch-dynamics*) e com alta dispersão (*mass-effect*), por sua vez, irão apresentar significância do componente ambiental puro, assim como do componente espacial puro. Por outro lado, o modelo *species-sorting* com dispersão eficiente (*species-sorting* perfeito) é o único que irá apresentar significância do componente ambiental puro sem produzir significância espacial puro, uma vez que a dispersão é "mascarada" pelo efeito das variáveis ambientais (COTTENIE, 2005; NG et al., 2009). Os dados desse estudo indicam que a metacomunidade de aves do PEMG está estruturada pelo modelo de *species-sorting* com dispersão eficiente (WINEGARDNER et al., 2012), uma vez que somente a variação do componente ambiental puro foi significativa (COTTENIE, 2005; NG et al., 2009).

Em comunidades altamente conectadas, as capacidades dispersivas das espécies tendem a ser altas, o que favorece a homogeneização das comunidades quanto a composição de espécies (COTTENIE; DE MEESTER, 2004; PRESLEY et al., 2012). No entanto, os resultados do presente estudo demonstram que a dispersão em comunidades altamente conectadas pode não ser necessariamente alta, e sim apenas o suficiente para que as espécies cheguem às diferentes comunidades. Este fato, representa um importante passo para a compreensão das metacomunidades de aves em florestas tropicais, uma vez que mostra a dispersão tem uma influência menor sobre as comunidades de aves em relação as características ambientais, que por sua vez desempenham um papel primordial nesta escala

espacial. Aves, em especial, apresentam alta capacidade dispersiva (MARINI, 2010; NEUSCHULZ et al., 2012), o que torna os filtros ambientais supostamente importantes na distribuição deste grupo.

Cottenie (2005) e Declerck et al. (2011) predizem que os processos ambientais terão uma maior influência na estruturação de metacomunidades quanto menor for a escala espacial sendo considerada. O presente estudo corrobora essa predição, porém, para o grupo das aves os processos ambientais parecem desempenhar um papel fundamental tanto em escalas espaciais locais como regionais (OZKAN et al., 2013). De fato, estudos recentes sobre a dinâmica de metacomunidades de aves em diversas escalas sugerem que o modelo *species-sorting* é predominante, como verificado para aves em florestas temperadas (MEYNARD; QUINN, 2008; OZKAN et al., 2013; BONTHOUX; BALENT, 2015), florestas tropicais (PRESLEY et al., 2012; presente estudo) e ecossistemas costeiros subtropicais (GIANUCA et al., 2013). Mesmo as aves apresentando um alto potencial de dispersão, a influência dos processos espaciais sobre as mesmas parece ocorrer apenas quando os gradientes ambientais são muito sutis (ausência de filtros ambientais) ou na presença de forte isolamento que irá limitar a dispersão das espécies (OZKAN et al., 2013).

Certamente, uma característica que faz com que o grupo das aves seja fortemente influenciado pelos processos ambientais é a alta especialização a determinados habitats e microhabitats (JANKOWSKI et al., 2009). Variações na estrutura e complexidade do habitat (*e.g.* estratificação vertical e horizontal, densidade e tipo de sub bosque, composição florística) são importantes na formação de mosaicos de habitats/microhabitats, que podem influenciar a disponibilidade de recursos para as espécies (KARR, 1990; BELSKY; CANHAM, 1994), como, locais para nidificação e refúgio, sítios de forrageio, tipo e qualidade de recursos alimentares. Tais habitats e microhabitats permitem que as aves se especializem quanto ao uso dos mesmos, o que pode levar a uma distribuição das aves em

função da distribuição destes habitats/microhabitats (KARR, 1990; KELLER et al., 2009). Assim, a alta especialização e diferenciação de nicho entre as espécies pode justificar a forte influência dos filtros ambientais em áreas ou paisagens onde a dispersão é facilitada.

Na área de estudo a presença de bambu (*Chusquea* sp.) foi a variável ambiental que esteve mais relacionada com a variação entre as comunidades de aves. De fato, adensamentos de bambu promovem um habitat distinto e diversas aves são especializadas em explorar os recursos associados ao mesmo (KRATTER, 1997; REID et al., 2004; SANTANA; ANJOS, 2010; COCKLE; ARETA, 2013). Por exemplo, adensamentos de bambu podem suportar diversas populações de artrópodes que são recursos para aves insetívoras, assim como a alta produção de sementes em determinados períodos serve de alimento para granívoros (REID et al., 2004; COCKLE; ARETA, 2013). Muitas destas aves especialistas, principalmente insetívoras, tiveram abundâncias muito maiores ou foram encontradas exclusivamente na porção sul do parque, como por exemplo, *Mackenziaena severa*, *Dryophila rubricollis*, *Conopophaga lineata*, *Cranioleuca obsoleta*, *Hemitriccus diops*, *Capsiempis flaveola*, *Psilorhamphus guttatus*, entre outras. Adicionalmente, a presença de bambu pode promover habitat para espécies que não estão necessariamente associadas ao bambu, mas sim a estrutura da vegetação gerada pelo mesmo (e.g. maior adensamento da vegetação) e que também pode ser encontrada em outros habitats (e.g. habitats de borda) (SOCOLAR et al., 2013).

A outra variável ambiental responsável pela variação entre as comunidades de aves foi a umidade mínima que tendeu a ser mais alta na porção sul do fragmento. Tal fato pode estar relacionado à presença do Ribeirão dos Apertados e seus afluentes que formam uma zona ripária na porção sul do PEMG, que pode manter a umidade mínima mais elevada em função da maior evaporação. Zonas ripárias são conhecidas por afetarem a distribuição das aves (STRONG; BOCK, 1990; ANJOS et al., 2007; GLASS; FLOYD, 2015) principalmente através de seus efeitos indiretos, como diferenças na composição florística (GLASS; FLOYD,

2015) e possivelmente na disponibilidade de itens alimentares que são afetados pela umidade elevada (PETIT et al., 1985). A abundância e a distribuição de insetos, por exemplo, são influenciadas pela manutenção da umidade (SAVOPOULOU-SOULTANI et al., 2012; ASTUTI et al., 2013; JAWORSKI; HILSZCZANSKI, 2013), o que pode refletir na distribuição diferencial de aves insetívoras. Efeitos diretos da umidade sobre as aves são mais difíceis de serem mensurados, mas podem estar relacionados às taxas de desidratação em ninhos e adultos, assim como a perda de água dos ovos durante o processo de incubação (BICUDO et al., 2010).

Apesar da contribuição das variáveis ambientais para a estruturação das comunidades de aves, uma grande quantidade de variação ainda permaneceu sem explicação (i.e. resíduos). Esta fração pode estar relacionada a outros processos locais que não foram avaliados neste estudo e que também são conhecidos por afetarem a composição e abundância das espécies nas comunidades, como por exemplo, composição florística (LEE; MARSDEN, 2008), interações competitivas (SEGRE et al., 2014) e presença ou ausência de predadores (CHASE et al., 2009; ELLINGSEN et al., 2015). Na área de estudo, por exemplo, duas espécies de falcões estritamente florestais do gênero *Micrastur*, cuja dieta é rica em aves (THORSTROM, 2000), foram encontrados apenas na porção norte do fragmento. Caso a composição de predadores também varie entre as duas comunidades do PEMG, pode-se esperar alguma influência sobre a abundância e distribuição de suas presas. Todavia, a distribuição e influência dos predadores precisa ser testada adequadamente com metodologias direcionadas aos mais diversos grupos de predadores de aves.

Além de contribuírem para a compreensão da dinâmica de metacomunidades de organismos com alta capacidade dispersiva em uma escala espacial reduzida, os resultados expostos possuem implicações na conservação. Em primeiro lugar, a perda de habitats naturalmente heterogêneos ou de "estruturas chave" responsáveis por esta heterogeneidade

(veja TEWS et al., 2004) pode levar a uma maior perda de diversidade local do que a perda de habitats homogêneos (nas devidas proporções). Em segundo lugar, a presença de heterogeneidade ambiental em habitats florestais deve ser levada em consideração ao serem traçadas estratégias para conservação (e.g. no *design* de novas unidades de conservação), uma vez que a manutenção da heterogeneidade torna-se essencial para sustentar alta biodiversidade. Além disso, em um novo conceito de conservação de paisagens fragmentadas, denominado "biodiversity-friendly landscapes" (MELO et al., 2013), alguns remanescentes podem ser utilizados como fonte para áreas de restauração (BRANCALION et al., 2013). Para este propósito, recomenda-se a escolha de fragmentos que apresentem heterogeneidade ambiental natural, ou fragmentos que abriguem zonas ripárias, em vista da importância destas regiões na distribuição das espécies de aves.

Neste último contexto, se comparamos o PEMG com os três fragmentos em seu entorno, estudados por Anjos (2001), pode-se verificar que os fragmentos apresentam principalmente espécies que são compartilhadas pelas porções norte e porção sul do PEMG, e carecem das espécies exclusivas de cada uma destas porções. O fragmento A apresentado em Anjos (2001), por exemplo, apresenta 72 espécies presentes nas porções norte e sul mas apenas 8 exclusivas da porção norte e 5 exclusivas da porção sul. O fragmento B apresenta respectivamente 68, 4 e 5 espécies, enquanto o fragmento C apresenta 59, 5 e 6 espécies. Muitas aves consideradas especialistas em bambu estão ausentes nestes fragmentos (e.g. *C. obsoleta*, *H. diops*, *D. rubricollis*, *Pyrrhocomma ruficeps*). Isso indica que o PEMG pode desempenhar um papel essencial como fonte para populações já existentes nos demais fragmentos.

As principais contribuições deste estudo são, primeiramente, que organismos com alta capacidade dispersiva podem formar diferentes comunidades em habitats altamente conectados em escalas espaciais reduzidas, o que implica na existência de comunidades com

limites pouco distintos. Além disso, destaca-se que os processos ambientais desempenham um papel fundamental na estruturação das comunidades nesta escala espacial, onde a dispersão parece ter um papel menor. Isto significa que, apesar das aves conseguirem se dispersar para todos os habitats, são as características ambientais locais e o nicho de cada uma das espécies os fatores determinantes para a permanência das espécies. Esta visão precisa ser explorada em grandes áreas contínuas de florestas tropicais com gradientes altitudinais sutis. Encontrar comunidades discretas e seus processos estruturadores dentro destes grandes remanescentes torna-se essencial para a compreensão da dinâmica e distribuição das espécies em florestas tropicais, assim como para futuras ações de conservação.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, v. 26, p. 32-46, 2001.
- ANJOS, L. Bird communities in five Atlantic forest fragments in southern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, v. 12, p. 11-27, 2001.
- ANJOS, L.; VOLPATO, G.H.; LOPES, E.V.; SERAFINI, P.P.; POLETTO, F.; ALEIXO, A. The importance of riparian forest for the maintenance of bird species richness in an Atlantic Forest remnant, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 24, p. 1078-1086, 2007.
- ASTUTI, L.P.; MUDJIONO, G.; RASMINAH, S.; RAHARDJO, B.T. Influence of temperature and humidity on the population growth of *Rhyzopertha dominica* (F.)(Coleoptera: Bostrichidae) on milled rice. *Journal of Entomology*, v. 10, p. 86-94, 2013.
- BIBBY, J.C.; BURGESS, N.D.; HILL, D.A. *Bird census techniques*. London: Academic Press, 1992. 257 p.

BICUDO, J.E.P.W.; BUTTEMER, W.A.; CAHPPEL, M.A.; PEARSON, J.T.; BECH, C. *Ecological and environmental physiology of birds*. Oxford: Oxford University Press, 2010. 317 p.

BELSKY, A.J.; CANHAM, C.D. Forest gaps and isolated savana trees, an application of patch dynamics in two ecosystems. *Bioscience*, v. 44, p. 77-84, 1994.

BLANCHET, F.G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, v. 89, p. 2623-2632, 2008.

BONTHOUX, S.; BALENT, G. Bird metacommunity processes remain constant after 25 years of landscape change. *Ecological Complexity*, v. 21, p. 39-43, 2015.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, v. 153, p. 51-68, 2002.

BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer, 2011. 306 p.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, v. 73, p. 1045-1055, 1992.

BRANCALION, P.H.S.; MELO, F.P.L.; TABARELLI, M.; RODRIGUES, R.R. Restoration reserves as biodiversity safeguards in human-modified landscapes. *Natureza & Conservação*, v. 11, p. 1-5, 2013.

CALCAGNO, V.; MOUQUET, N.; JARNE, P.; DAVID, P. Coexistence in metacommunity: the competition-colonization trade-off is not dead. *Ecology Letters*, v. 9, p. 897-907, 2006.

CAVARZERE, V.; ALVES, F.; MACHADO, E.; REGO, M.A.; SILVEIRA, L.F.; COSTA, M.M.; CALONGE-MÉNDEZ, A. Evaluation of methodological protocols using point counts

and mist nets: a case study in southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, v. 53, p. 345-357, 2013.

CHASE, J.M.; BIRO, E.G.; RYBERG, W.A.; SMITH, K.G. Predators temper the relative importance of stochastic processes in the assembly of prey communities. *Ecology Letters*, v. 12, p. 1210-128, 2009.

COCKLE, K.L.; ARETA, J.I. Specialization on bamboo by neotropical birds. *The Condor*, v. 115, p. 217-220, 2013.

COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, v. 8, p. 1175-1182, 2005.

COTTENIE, K.; DE MEESTER, L. Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology*, v. 85, p. 114-119, 2004.

COTTENIE, K.; MICHELS, E.; NUYTEN, N.; DE MEESTER, L. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, v. 84, p. 991-1000, 2003.

DECLERCK, S.A.J.; CORONEL, J.S.; LEGENDRE, P.; BRENDONCK, L. Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. *Ecography*, v. 34, p. 296-305, 2011.

DRAY, S. *packfor: forward selection with permutation (Canoco p.46)*. R package version 0.0-8/r109. <<http://r-forge.r-project.org/projects/sedar/>>. 2013.

ELLINGSEN, K.E.; ANDERSON, M.J.; SHACKELL, N.L.; TVERAA, T.; YOCCOZ, N.G.; FRANK, K.T. The role of a dominant predator in shaping biodiversity over space and time in a marine ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, v. 84, p. 1242-1252, 2015.

FAVARO, F.L.; ANJOS L. Microhabitat de *Habia rubica* (Vieillot) e *Trichothraupis melanops* (Vieillot) (Aves, Emberizidae, Thraupinae), em uma floresta atlântica no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 22, p. 213-217, 2005.

GIANUCA, A.T.; BASTAZINI, V.A.G.; DIAS, R.A.; HERNÁNDEZ, M.I.M. Independent and shared effects of environmental features and space driving avian community beta diversity across a coastal gradient in southern Brazil. *Austral Ecology*, v. 38, p. 864-873, 2013.

GLASS, J.R.; FLOYD, C.H. Effects of proximity to riparian zones on avian species richness and abundance in montane aspen woodlands. *Journal of Field Ornithology*, v. 86, p. 252-265, 2015.

GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. *Princípios de estatística em ecologia*. Porto Alegre: Artmed Editora, 2011. 528 p.

HUBBELL, S.P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001. 375 p.

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-427, 1957.

JANKOWSKI, J.E.; CIECKA, A.L.; MEYER, N.Y.; RABENOLD, K.N. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, v. 78, p. 315-327, 2009.

JAWORSKI, T.; HILSZCZANSKI, J. The effect of temperature and humidity changes on insects development and their impact on forest ecosystems in the context of expected climate change. *Forest Research Papers*, v. 74, p. 345-355, 2013.

KARR, J.R. Interactions between forest birds and their habitats: a comparative synthesis. In: KEAST, A. (Ed.). *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. p. 379-386.

KELLER, A.; RODEL, M.O.; LINSENMAIR, K.E.; GRAFE, T.U. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology*, v. 78, p. 305-314, 2009.

KINDT, R.; COE R. *Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: World Agroforestry Centre, 2005. 196 p.

KRATTER, A.W. Bamboo specialization by amazonian birds. *Biotropica*, v. 29, p. 100-110, 1997.

LEE, D.C.; MARSDEN, S. Increasing the value of bird-habitat studies in tropical forests: choice of approach and habitat measures. *Bird Conservation International*, v. 18, p. 109-124, 2008.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1998. 853 p.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; BLANCHET, F.G.; DRAY, S. *PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analysis*. R package version 2.1-2/r109. <<http://r-forge.r-project.org/projects/sedar/>>. 2013.

LEIBOLD, M.A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOOPES, M.F.; HOLT, R.D.; SHURIN, J.B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, v. 7, p. 601-613, 2004.

LEPS, J.; SMILAUER P. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. 269 p.

LOGUE, J.B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H.; THE METACOMMUNITY WORKING GROUP. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 26, p. 482-491, 2011.

LOPES, E.V.; VOLPATO, G.H.; MENDONÇA, L.B.; FAVARO, F.L.; ANJOS, L. Abundância, microhabitat e repartição ecológica de papa-formigas (Passeriformes, Thamnophilidae) na bacia hidrográfica do rio Tibagi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 23, p. 395-403, 2006.

MACARTHUR, R.H. Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist*, v. 98, p. 387-397, 1964.

MACARTHUR, R.H.; MACARTHUR, J.W. On bird species diversity. *Ecology*, v. 42, p. 594-598, 1961.

MACARTHUR, R.H.; MACARHTUR, J.W.; PREER, J. On bird species diversity II. *The American Naturalist*, v. 96, p. 167-174, 1962.

MARINI, M.Â. Bird movement in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, v. 45, p. 1-10, 2010.

MCCAULEY, S.J. The role of local and regional processes en structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos*, v. 116, p. 121-131, 2007.

MCCUNE, B.; GRACE J.B. *Analysis of ecological communities*. Gleneden Beach: MjM Software, 2002. 300 p.

MELO, F.P.L.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; FARHIG, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; TABARELLI, M. On the hope for biodiversity-friendly landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 462-468, 2013.

MEYNARD, C.N.; QUINN, J.F. Bird metacommunities in temperate South American Forest: vegetation structure, area, and climate effects. *Ecology*, v. 89, p. 981-990, 2008.

MOUQUET, N.; LOREAU, M. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, v. 159, p. 420-426, 2002.

MOUQUET, N.; LOREAU M. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, v. 162, p. 544-557, 2003.

NEUSCHULZ, E.L.; BROWN, M.; FARWIG, N. Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: the role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation*, v. 16, p. 170-179, 2012.

NG, I.S.Y.; CARR, C.M.; COTTENIE K. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. *Hydrobiologia*, v. 619, p. 133-143, 2009.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P.R.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.H.H.; WAGNER, H. *vegan: community ecology package*. R-package version 2.2-0. <<http://cran.r-project.org/package=vegan>>. 2014.

OZKAN, K.; SVENNING, J.C.; JEPPSEN, E. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales. *Journal of Animal Ecology*, v. 82, p. 266-274, 2013.

PERES-NETO, P.R.; LEGENDRE, P. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, v. 19, p. 174-184, 2010.

PERES-NETO, P.R.; LEGENDRE, P.; DRAY, S.; BORCARD, D. Variation Partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, v. 87, p. 2614-2625, 2006.

PETIT, D.R.; PETIT, K.E.; GRUBB-JR, T.C. On atmospheric moisture as a factor influencing distribution of breeding birds in temperate deciduous forest. *Wilson Bulletin*, v. 97, p. 88-96, 1985.

PIACENTINI, V.Q.; ALEIXO, A.; AGNE, C.E.; MAURÍCIO, G.N.; PACHECO, J.F.; BRAVO, G.A.; BRITO, G.R.R.; NAKA, L.N.; OLMOS, F.; POSSO, S.; SILVEIRA, L.F.; BETINI, G.S.; CARRANO, E.; FRANZ, I.; LEES, A.C.; LIMA, L.C.; PIOLI, D.; SCHUNCK, F.; AMARAL, F.R.; BENCKE, G.; COHN-HAFT, M.; FIGUEIREDO, L.F.A.; STRAUBE, F.C.; CESARI, E. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v. 23, p. 91-298, 2015.

POLETTI, F.; ANJOS, L.; LOPES, E.V.; VOLPATO, G.H.; SERAFINI, P.P.; FAVARO, F.L. Caracterização do microhabitat e vulnerabilidade de cinco espécies de arapaçus (Aves: Dendrocolaptidae) em um fragmento florestal do norte do estado do Paraná, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v. 12, p. 89-96, 2004.

PRESLEY, S.J.; CISNEROS, L.M.; PATTERSON, B.D.; WILLING, M.R. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, v. 21, p. 968-976, 2012.

R CORE TEAM. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <<http://www.r-project.org/>>. 2014.

REID, S.; DÍAZ, I.A.; ARMESTO, J.J.; WILLSON, M.F. Importance of native bamboo for understory birds in Chilean Temperate Forests. *The Auk*, v. 121, p. 515-525, 2004.

RICKLEFS, R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, v. 235, p. 167-171, 1987.

ROSINDELL, J.; HUBBELL, S.P.; ETIENNE, R.S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 26, p. 340-348, 2011.

SANTANA, C.R.; ANJOS, L. Associação de aves a agrupamentos de bambu na porção sul da Mata Atlântica, Londrina, Estado do Paraná, Brasil. *Biota Neotropica*, v. 10, p. 39-44, 2010.

SAVOPOULOU-SOULTANI, M.; PAPADOPOULOS, N.T.; MILONAS, P.; MOYAL, P. Abiotic factors and insect abundance. *Pysche*, v. 2012, p. 1-2, 2012.

SEGRE, H.; RON, R.; DE MALACH, N.; HENKIN, Z.; MANDEL, M.; KADMON, R. Competitive exclusion, beta diversity, and deterministic vs. stochastic drives of community assembly. *Ecology Letters*, v. 17, p. 1400-1408, 2014.

SILVEIRA, M. A vegetação do Parque Estadual Mata dos Godoy. In: TOREZAN, J. M. D. (Org.). *Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy*. Londrina: Itedes, 2006. p. 19-27.

SOCOLAR, S.J.; ROBINSON, S.K.; TERBORGH, J. Bird diversity and occurrence of bamboo specialists in two bamboo die-offs in Southeastern Peru. *The Condor*, v. 115, p. 253-262, 2013.

SOININEN, J. A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. *Ecology*, v. 95, p. 3284-3292, 2014.

STRONG, T.R.; BOCK, C.E. Bird species distribution patterns in riparian habitats in Southeastern Arizona. *The Condor*, v. 92, p. 866-885, 1990.

SUGANUMA, M.S.; TOREZAN, J.M.D.; CAVALHEIRO, A.L.; VANZELA, A.L.L.; BENATO, T. Comparando metodologias para avaliar a cobertura do dossel e a luminosidade no sub-bosque de um reflorestamento e uma floresta madura. *Revista Árvore*, v. 32, p. 377-385, 2008.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBORGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, v. 31, p. 79-92, 2004.

THORSTROM, R. The food habits of sympatric forest-falcons during breeding season in northeastern Guatemala. *Journal of Raptor Research*, v. 34, p. 196-202, 2000.

VENABLES, W.N.; RIPLEY, B.D. *Modern applied statistics with S*. New York: Springer, 2002. 495 p.

VIELLIARD, J.M.E.; ALMEIDA, M.E.C.; ANJOS, L.; SILVA, W.R.. Levantamento quantitativo por pontos de escuta e o Índice Pontual de Abundância (IPA). In: VON MATTER, S.; STRAUBE, F.C.; ACCORDI, I.A.; PIACENTINI, V.Q.; CÂNDIDO-JR, J.F. (Orgs.). *Ornitologia e Conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2010, p. 47-60.

WILSON, D.S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, v. 73, p. 1984-2000, 1992.

WINEGARDNER, A.; JONES, B.K.; NG, I.S.Y.; SIQUEIRA, T.; COTTENIE, K. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 27, p. 253-254, 2012.

ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; SMITH, G.M. *Analysing ecological data*. New York: Springer, 2007. 680 p.

ANEXOS

ANEXO A

Abundância das aves nas unidades amostrais estabelecidas no Parque Estadual da Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Porção Norte = trilhas A, A2, B, B2, D, E e P. Porção Sul = trilhas P2, C, C2, F, R e R2. Abundância = número de contatos por trilha.

Táxon	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte							Porção Sul					
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
<i>Amazilia fimbriata</i>	0,2 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amazilia versicolor</i>	0	0	0,2 5	0	0	0	0,5	0	0	0	0,2 5	0	0
<i>Anabacerthia lichteinsteini</i>	0,7 5	0	0	1	5	1	5	1	0,5	5	0,5	5	0
<i>Automolus leucophthalmus</i>	0,5	5	0,2 5	0,5	5	0	5	5	5	1,5	5	5	5
<i>Baryphthengus ruficapillus</i>	0,2 5	0,7 5	1	5	1	1	0	0	0,5	5	5	0,5	5
<i>Basileuterus culicivorus</i>	4,7 5	3,7 5	4,2	5	3,5	5	5	4	2,5	5	5	5	2,5
<i>Cacicus haemorrhous</i>	0,2 5	0,2 5	0	0	5	5	5	5	1	5	0,5	5	1
<i>Camptostoma obsoletum</i>	0,5	0	0	0	5	0	5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Campylorhamphus falcularius</i>	0	0	0	0	0	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Capsiempis flaveola</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0,5	0,5	0,5	0	0
<i>Celeus flavescens</i>	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	5	5	0
<i>Chamaeza campanisona</i>	0,2 5	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chiroxiphia caudata</i>	1,2 5	0	0,2 5	0	0	0	5	5	0	5	5	0	5
<i>Chlorophonia cyanea</i>	0,2 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cissopis leverianus</i>	0	5	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Claravis pretiosa</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	0,2 5	0	0	0	5	0,5	5	0,5	0	0,5	0	5	0
<i>Colaptes melanochlorus</i>	0,2 5	0	0	5	0	0	0	5	0	5	0,5	5	0
<i>Colonia colonus</i>	0,7 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conirostrum speciosum</i>	0	5	0,5	0,5	5	0,5	5	5	2	5	5	5	0,5
<i>Conopophaga lineata</i>	0	0	0	0	0	0	0,5	5	0,5	5	5	5	5
<i>Corytopis delalandi</i>	0,5	0	1,2 5	0	5	5	1,5	0	0	1,5	0,5	1	2
<i>Cranioleuca obsoleta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,5	5	5	5	5	1
<i>Crypturellus obsoletus</i>	0,5	0	0,2	0,2	0,7	1,5	0,5	1	1,5	0,2	1,2	0,2	0,2

Táxon	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte						Porção Sul						
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
			5	5	5					5	5	5	5
<i>Crypturellus tataupa</i>	0,7	0,2			0,2	1,2	0,2				0,2		
	5	5	0	0	5	5	5	0	0	0	5	0	0
<i>Cyclarhis gujanensis</i>		0,7	1,7	1,7			1,2			1,7	1,2		1,2
	1	5	5	5	0,5	1	5	2,5	1,5	5	5	1	5
<i>Dacnis cayana</i>	0,2		0,2				0,7						
	5	0	5	0	0,5	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Dendrocincla turdina</i>	1,7	0,7		0,2		0,7	0,2				0,2		
	5	5	1,5	5	1	5	5	0	0	0	5	0	0
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	0,7	1,2	1,7		0,7	0,2							
	5	5	5	1	5	5	0,5	1	1	0,5	0,5	0	0,5
<i>Dromococcyx pavoninus</i>									0,2	0,2	0,2	0,2	
	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5	5	0
<i>Dryophila rubricollis</i>												0,2	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	5	0
<i>Dryocopus lineatus</i>			1,2						0,2				
	0	0,5	5	0,5	1	1,5	0,5	0	5	0	0	0	0
<i>Dysithamnus mentalis</i>	2,7	1,7	1,7		1,7	1,2		0,7			1,2		0,7
	5	5	5	0,5	5	5	1	5	1,5	1,5	5	1	5
<i>Eleoscytalopus indigoticus</i>		0,7						2,2		0,7		0,2	
	0	5	0	1	0,5	0	0,5	5	1,5	5	1,5	5	0
<i>Empidonomus varius</i>			0,2				0,2						
	0	0	5	0	0	0	5	0,5	0,5	0	0	2	0
<i>Euphonia chlorotica</i>			0,2				1,2					0,2	0,2
	0	0	0	5	0	0	5	0	0,5	0,5	0,5	5	5
<i>Euphonia violacea</i>	0,2		0,2					0,2			0,2		
	5	0	0	5	0	0	0	5	0	0	5	0	0
<i>Geotrygon montana</i>			0,2										
	0	0,5	5	0,5	0,5	0	0	0,5	0	0	0	0	0
<i>Habia rubica</i>			1,7				2,2		0,2		0,7		1,2
	0	0	0	5	0	0,5	5	1,5	5	1	5	0,5	5
<i>Hemithraupis guira</i>			0,7	0,7	2,2	1,2	1,2	1,7	3,2	1,2			
	0	1,5	5	5	5	5	5	5	5	5	1	1	0,5
<i>Hemitriccus diops</i>								1,2	0,7	0,2		0,2	
	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5	1	5	0
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	1,2												
	5	0	0,5	0	2	0	0,5	0	0	0	0	0	0
<i>Hypoedaleus guttatus</i>	1,2	1,2	2,2				1,7	0,7		0,2	0,2		
	5	5	5	0,5	2	2,5	5	5	0,5	5	5	0	0,5
<i>Ictinia plumbea</i>	0,2		0,2								0,2		
	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
<i>Lanio melanops</i>				1,2	0,7	0,7	0,2			1,7			
	1,5	1	1,5	1,5	5	5	5	5	0,5	5	0,5	1	1,5
<i>Lathrotriccus euleri</i>			0,2						0,2		1,2	0,7	0,2
	0	0	0,5	5	0	0	0	0,5	5	0,5	5	5	5
<i>Legatus leucophaeus</i>											0,5	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>			0,7				0,7	2,2	0,7	2,2	0,7	1,7	
	1	0	1,5	5	1,5	0,5	5	5	5	5	5	5	0,5
<i>Leptotila rufaxilla</i>	0,2		0,2			0,2				0,7	0,2	0,2	0,2
	5	0	0	5	0	5	0	0,5	0,5	5	5	5	5
<i>Leptotila verreauxi</i>		2,2		2,2	2,2						0,2	0,7	1,7
	3	5	1,5	1,5	5	5	2	1	1	0,5	5	5	5
<i>Lochmias nematura</i>									0,2	0,2	0,2	0,7	
	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5	5	0,5
<i>Mackenziaena severa</i>								1,7		0,2			
	0	1	0	0	0	0	0	5	0,5	5	0,5	0	1

Táxon	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte						Porção Sul						
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
<i>Megarynchus pitangua</i>	1,5	0,7 5	2	1,5	1	5	2	2	0,5	0,2 5	1,2 5	1	0,5
<i>Melanerpes flavifrons</i>	0	0,7 5	1,7 5	0	1,7 5	0,2 5	0,5	0	0,2 5	0	0	0,2 5	0,2 5
<i>Micrastur ruficollis</i>	0,2 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Micrastur semitorquatus</i>	0	0	0	0,2 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myiarchus ferox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2 5	0
<i>Myiarchus swainsoni</i>	0,2 5	0,2 5	0,5 0	0	1	1	5	1	0,7 5	0,7 0,5	0	2	0,2 5
<i>Myiodynastes maculatus</i>	2,2 5	3,2 5	3,2 5	2,7 5	3,2 5	3,7 5	2,7 5	0,7 5	0,7 2,5	2,2 5	3,7 5	4,2 5	2,5
<i>Myiopagis caniceps</i>	0	0,5	0,7 5	0	0	0	0	0	0	1 5	0,5 0,2	0,7 5	0,7 5
<i>Myiopagis viridicata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2 5	0,2 0,5	0,2 5	0,7 5	0
<i>Myiornis auricularis</i>	0,7 5	1	0,5	0	0,2 5	0	5	0,7 0,5	0,7 5	0,7 0	0,2 5	0	0
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	1,2 5	2	0,7 5	1	1,2 5	1,5	2	1,7 5	1,7 3	2,2 5	3,5	3	4
<i>Nonnula rubecula</i>	0,7 5	0	0	0,2 5	0	0	0	0	0	0	0,2 5	0	0
<i>Notharchus swainsoni</i>	0	0	0,2 5	0	0,5	0	0	0,7 0	0,2 5	0	0	0	0,2 5
<i>Pachyramphus castaneus</i>	0	0	0	0	0	0	0,7 5	0,2 5	0,2 1	0,7 0	0,5	0	0,2 5
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	0	0	0	0	0	0,2 5	0,2 5	0,2 0,5	0,7 5	0,5	0	1	0,2 5
<i>Pachyramphus validus</i>	0	0,5	0,2 5	0,2 0,5	0,2 5	0	0,5	0,2 0	1,2 0	0	1,5	1	0
<i>Patagioenas cayennensis</i>	0	0	0	1	0	0,2 5	0	0,2 5	1,2 1,5	1	0	0	1
<i>Patagioenas picazuro</i>	1,7 5	1,7 5	3,2 5	1,2 5	1,2 5	0,7 5	1,2 5	0,7 5	0,7 1	0,2 5	1,5	1	0
<i>Penelope superciliaris</i>	0	0	0	0	0	0	0,7 5	0	0	0	0	0	0
<i>Phaethornis eurynome</i>	0	0,5	0,2 5	0,2 5	0	0	0,2 5	0,2 0,5	0,2 0,5	0,7 1	0,7 5	0,7 5	0,7 5
<i>Philydor rufum</i>	0	0	0	0,2 5	0,2 0	0,2 0,5	0,7 0	0,2 5	0,2 0,5	0,2 3	0,2 5	0,2 2	0,2 2
<i>Piaya cayana</i>	1	0,2 5	0,2 5	0,2 5	0,2 5	0,2 5	0,7 5	0,2 5	0,2 1,2	0,2 0,2	0,2 0,2	0,2 0	0,2 0
<i>Picumnus temminckii</i>	0,5	5	5	0	0	0,5	0,5	5	5	5	5	0	5
<i>Pipraeidea melanonota</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0,5	0
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	1,2 5	0
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	0	0	0,2 5	0	0	0	0,2 5	0	0,2 0,5	0	0,7 5	0,7 5	1
<i>Poecilatriccus plumbeiceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,5 1,7	5	0	0	0,5	0,5
<i>Psilorhamphus guttatus</i>	0	0	0	0,2 5	0	0	0	5	0,5	0,5	1,2 5	0,5	0
<i>Pteroglossus bailloni</i>	0,5	0,7	0	0	0	0,2	0	0,5	0,2	0	0	0	0

Táxon	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte						Porção Sul						
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
		5				5			5				
<i>Pteroglossus castanotis</i>	0	0	0,2	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0,7		1,2			0,7	0,7		2,2	1,7	1,7	0,7	0,7
<i>Pyriglena leucoptera</i>	5	1	5	1,5	0,5	5	5	2	5	5	5	5	5
									0,7			0,7	1,7
<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,5	5	0,5	1	5	5
								0,2					
<i>Rupornis magnirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0
			0,2				0,2		0,7				
<i>Saltator fuliginosus</i>	0	0	0	5	0	0	5	1,5	5	0	1	0	0
	0,2		0,7	0,2	0,2	0,2			0,7	0,7	0,2		
<i>Saltator similis</i>	5	0,5	0	5	5	5	0,5	2	5	5	5	1,5	1
		3,2	3,2			2,7			0,2			0,2	0,7
<i>Selenidera maculirostris</i>	3	5	5	3	2,5	5	1,5	1	5	0,5	1	5	5
	0,2										2,2	3,2	
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	5	0,5	0	0	0,5	0,5	0,5	1	2	3	5	5	2
			0,2	0,2			0,7	0,7	0,2		0,2		0,2
<i>Sirystes sibilator</i>	0,5	0	5	5	0	0,5	5	5	5	0	5	0	5
	1,7	2,2		2,2			2,2				1,7	1,7	2,2
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	5	5	1	5	4	3	5	1	1,5	2,5	5	5	5
				0,2						0,7			
<i>Synallaxis cinerascens</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5	0	0	0
							0,2	1,7		0,2	1,2	0,7	
<i>Synallaxis ruficapilla</i>	0	1	0	0	0	0	5	5	2	5	5	5	0
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
		0,2					0,2	1,7	0,7			0,2	0,2
<i>Tachyphonus coronatus</i>	0	5	0	0	0	0	5	5	5	0	0,5	5	5
		0,7			0,7					0,2	0,2	1,7	0,2
<i>Tangara sayaca</i>	0,5	5	0,5	1	5	1	1	0,5	1,5	5	5	5	5
<i>Tapera naevia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0
						0,2							0,2
<i>Tersina viridis</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1	5
			0,2		0,2					0,2			
<i>Thalurania glaucopis</i>	0	0	5	0,5	5	0	0	0	0	5	0	0	0
					0,2							0,7	0,2
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5	5
			1,2		1,2	1,2	1,7						0,2
<i>Tityra cayana</i>	1,5	1,5	5	2,5	5	5	5	1	1	0	1	0	5
	0,2				0,2	0,2	0,7	0,2	0,7		0,7	0,2	
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	5	0	0	1	5	5	5	5	5	1	5	5	0,5
<i>Trogon rufus</i>	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0
		3,7		4,7		3,7							1,7
<i>Trogon surrucura</i>	3,5	5	4,5	5	2,5	5	3,5	3,5	3,5	2	2	3	5
	0,2				1,2	1,2			0,2	2,2		0,2	0,2
<i>Turdus albicollis</i>	5	1	0,5	0,5	5	5	1,5	0	5	5	1,5	5	5
<i>Turdus amaurochalinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	1	0,5
			1,2	1,2			1,2		1,2				1,2
<i>Turdus leucomelas</i>	3	1,5	5	5	1	1,5	5	0	5	1,5	1,5	1,5	5
							1,2		1,2		1,7		1,2
<i>Turdus rufiventris</i>	0,5	1	0	0,5	0,5	0	5	0,5	5	2	5	2	5
			0,2	0,2	0,2								
<i>Turdus subalaris</i>	1,5	0,5	5	5	5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
					0,2								
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0,5	0,5	0
<i>Veniliornis spilogaster</i>	0,2	0	0,2	0	0,7	0	0,2	0,5	0	0,7	0,2	0,7	0,5

Táxon	Trilhas de Amostragem												
	Porção Norte							Porção Sul					
	A	A2	B	B2	D	E	P	P2	C	C2	F	R	R2
	5		5		5		5			5	5	5	
<i>Vireo chivi</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1	5
<i>Xenops rutilans</i>	0	0	5	0	0	0	0	0,5	5	0,5	0,5	0,5	0
<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	5	5	0	0
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	0	0	0	0,7	0,2	5	0	2	5	5	5	1,5	2