Marcelo Awade

Padrões de movimentação de uma espécie
de ave em paisagens fragmentadas e seus
efeitos para a conectividade funcional:
uma abordagem hierárquica

São Paulo

2009

Marcelo Awade

Padrões de movimentação de uma espécie de
ave em paisagens fragmentadas e seus efeitos
para a conectividade funcional: uma abordagem
hierárquica

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Mestre em Ciências, na Área de
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Jean Paul Metzger

São Paulo

2009

Ficha Catalográfica

Awade, Marcelo

Padrões de movimentação de uma espécie de ave em paisagens fragmentadas e seus efeitos para a conectividade funcional: uma abordagem hierárquica

117 p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Conectividade funcional 2. Conservação
3. Modelagem I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Jean Paul Metzger
Orientador

Aos meus pais e
às minhas irmãs,
por tudo que representam para mim

“Up and down,
And in the end it’s only
Round and round, and round ...”

Roger Waters, *Us and them*

“O desenvolvimento da ciência segue este princípio espantoso: nunca encontramos o que procuramos.”

“A ordem, a desordem e a organização são interdependentes e nenhuma é prioritária.”

Edgar Morin, *Introdução ao pensamento complexo*
(trad. Eliane Lisboa)

Agradecimentos

Transformar um projeto inicial nesta dissertação de mestrado foi um processo muito trabalhoso, que demandou esforço diário e a superação de inúmeros obstáculos. Ao mesmo tempo, contribuiu de maneira inestimável para meu desenvolvimento profissional e, principalmente, pessoal, com ensinamentos que serão perpetuados por toda minha vida. A maior certeza que tenho é que tudo isso só foi possível graças a interação e a colaboração de muitas pessoas e algumas instituições, a quem agradeço imensamente.

Ao meu orientador, Jean Paul Metzger, por todo ensinamento, pela paciência, pelo apoio financeiro e, principalmente, pela confiança depositada durante todos estes 6 anos em que estive no LEPaC.

Ao Carlos Cândia-Gallardo (Kiwi), pela amizade de mais de década, pela contribuição inestimável para este trabalho, tanto nas idéias quanto na execução, pelas infindáveis discussões filosóficas em ciência e no geral, e pela parceria. Sua disposição foi fundamental para que uma idéia embrionária de rede e parcerias no estudo científico se tornasse realidade!!!

À Cintia Cornellius, pela parceria, pelas inúmeras discussões frutíferas, pela contribuição fundamental, por sua competência ímpar e pela amizade.

Ao José Roberto Silveira Mello (Magrão - EHHH PIRACICABA!!!!), por toda sua sabedoria interiorana, por sua humildade e paciência, pela ajuda inestimável no trabalho de campo, pela amizade e pelas piadas mais infames do mundo, mas que me fizeram gargalhar!!!

Ao Gregório Menezes, pela disposição e contribuição nos trabalhos de campo, pelo interesse constante e pela amizade.

Ao Danilo Boscolo, pela amizade, pela longa colaboração em vários trabalhos e por acreditar na rede de parcerias.

Ao Paulo Inácio de Knegt Lopez de Prado, por todo o ensinamento transmitido em suas disciplinas e palestras, os quais causaram uma ruptura na concepção que tinha da ciência, ampliando minha visão de mundo. Agradeço, também, por seu trato paciente e didático, os quais são inspiradores para mim.

Á Renata Pardini, por toda a contribuição por meio de críticas e comentários, ou mesmo conversas despretensiosas em momentos de lazer. Sua seriedade e motivação

também são inspiradoras. Ao Pedro Rocha (Peu), pelas intensas discussões epistemológicas em ciência que contribuíram enormemente para o meu desenvolvimento crítico.

To Kate Sieving for commentaries on the project and for an unforgettable trip on the studied sites, where we could share our knowledge.

A todos os proprietários por gentilmente cederem suas propriedades para a execução deste estudo. Em especial para o Seu Toninho Meira e para Dona Maria da Fazenda Sakamoto, que sempre foram muito gentis e varias vezes nos salvaram de atoleiros.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa DTI, durante os períodos finais. Ao governo alemão e à Universität Freiburg, em especial à Ilse Storch e Miriam Hansbauer, pela colaboração e financiamento dos equipamentos de telemetria. Ao IBAMA/SISBIO pela concessão da licença de captura e translocação.

A todo o pessoal que compartilhou as casas de Ribeirão e Tapiraí por terem me “agüentado”, em especial para o Gustavo, pela simplicidade e pelas boas risadas.

Aos colegas do LEPAC e colaboradores, Paula, Cristina, Érica Hasui, Tank, pelas discussões de alto nível. Ao Leandro Tambosi, pela ajuda preciosa com o geoprocessamento e por sempre estar disposto a tirar minhas dúvidas a qualquer momento. Ao Mestre Milton Cezar Ribeiro (Mirtinho), por todas as lições de tranquilidade, profissionalismo e humildade, por sempre estimular novos trabalhos e as parcerias, e, é claro, por todo o ensinamento em modelagem e geoprocessamento. Ao Wellington, pela presteza em resolver os problemas de informática do laboratório, e por boas recomendações. Ao Rafael Guerra Pimentel, pela amizade, e tranquilidade, pela colaboração e por todo seu empenho e contribuição para o laboratório.

Ao Christoph Knogge, por ter recebido a primeira leva de transmissores.

Ao Guilherme Renzo Rocha Brito, Andrés Calonge-Mendez e Renato Gaban Lima, pela amizade e ensinamentos ornitológicos.

Aos meus pais, Célia Regina Netto Awade e Roberto Awade, por tudo que sempre foram!!! Não tenho como descrever nessas linhas sua importância... Neste momento, agradeço pela educação, pela confiança e inspiração, pelo apoio irrestrito e, sobretudo, pelo enorme amor!!! Muito obrigado!!! Às minhas irmãs, que sempre me apoiaram

também, apesar de muitas vezes eu ser chato!!!! Amo vocês... Às minhas avós, Elzira do Carmo Machado Netto e Salima Ibrahim Awade, por todo o carinho, compreensão e amor. E pelas comidas mais deliciosas do planeta!!! Ao meu avô, Issa Awade, que enquanto esteve aqui, me ensinou a apreciar a natureza. E por toda sua sabedoria...

Aos meus grandes amigos, a quem considero irmãos, Ricardo da Silva Fernandes e Juliano Galhego Arantes (Juba), pela convivência por quase duas décadas, pelo apoio total, pela confiança e por toda nossa história!!! Valeu!!!

À Marisa Paula do Prado, por tudo que representou em minha vida e por todos os bons momentos que vivemos juntos. Você, sem dúvida, faz parte da minha vida e devo muito do que sou hoje a ti.

Aos meus amigos de coração Ricardo Braga Netto (Saci), Sérgio Marques de Souza (Bogão), Odair Scatollini Jr. (Oda), André Carvalho (Clips), Aninha Hara, André Junqueira (Dé), Ana Catarina Jakovac (Catallini) e Gabi que apesar da distância, sempre estiveram presentes!!!

Aos amigos de coração, Diego Feliu (Didi) e Rodrigo Toledo (Montanha), pela grande amizade que nos une, pelas diversas aventuras vividas e pelo companheirismo!!!

Aos meus amigos de coração, que sempre estiveram por perto e proporcionaram momentos inesquecíveis. Obrigado Ana Claudia Rocha Braga (Kika), Paulo Zaini (Pauinho, vai guzano!!!), Graziela Miê Peres Lopez (Grá) e Clement, Livia e Carol, e Marcio Meira (Marcinho) pela amizade e aprendizado durante todos estes anos.

Aos grandes amigos, Bino, Estevan e Michelli, Roble, Cris, Minduim, Pexe, Dani, Zé Mario, Liss, Mazó, acima de tudo pelo companheirismo.

À todo o futebol tradiça por permitirem que em todas as noites de quinta dos últimos meses fossem celebradas com um bom futebol arte, extravasando todo o estresse da semana. Em especial para o CAOS, Gabriel e França, por terem sido fundamentais para minha promoção de avulso xucro para mensalista!!!

Ao Paulo Cesar (PC), por permitir que as tensões se transformassem em boas e divertidas partidas de tênis.

Ao Paulo da MT, por ensinamentos em meditação que serão levados para o resto da vida, e que foram imprescindíveis para que esta dissertação pudesse ser concluída.

Por fim, à Monique Nouailhetas Simon, por muitas coisas, mas principalmente por me ensinar muito sobre a vida e me fazer aprender muito sobre o amor...

Embora incomum ou mesmo inédito, devo agradecer a todos aqueles que proporcionaram a trilha sonora de todo este período do mestrado, por terem criado sons de alta qualidade e altamente estimulantes. A música é uma das coisas imprescindíveis na vida; sem ela nada disso aqui seria possível. Agradeço especialmente a: Al Green, Albert King, Almir Sater, Àstor Piazzola, B.B. King, Baden Powell, Bob Marley, Carlos Santana, Cartola, Chico Buarque de Holanda, Dizzy Gillespie, Eumir Deodato, Fela Kuti, Frank Zappa, George Clinton, Herbie Hancock, Jaco Pastorius, Jimi Hendrix, John Coltrane, Keziah Jones, Lenine, Michael Jackson, Miles Davis, Milton Nascimento, Paulinho da Viola, Peter Tosh, Tim Maia, Tom Jobim, Vinícius de Moraes, Alice in Chains, Black Sabbath, Faith No More, Grandmaster Flash and the Furious Five, Jamiroquai, Led Zeppelin, Metallica, Paris Combo, Pink Floyd, Primus, o Rappa, Red Hot Chili Peppers, Santana, System of a Down, The Beatles e The Statler Brothers.

Índice

AGRADECIMENTOS	VI
CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO GERAL	1
1. INTRODUÇÃO GERAL	2
1.1. A Mata Atlântica e o Planalto Atlântico de São Paulo	9
1.2. Espécie de Estudo	12
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13
CAPÍTULO 2 - PREDIÇÃO DA INCIDÊNCIA DE UMA ESPÉCIE DE AVE COM BASE EM UMA VISÃO PROBABILÍSTICA DA CONECTIVIDADE	21
<i>ABSTRACT</i>	22
RESUMO	23
1. INTRODUÇÃO	24
2. MATERIAIS E MÉTODOS	25
2.1. Região de estudo	25
2.2. Técnica de <i>playback</i>	27
Movimentação entre fragmentos	28
Incidência em fragmentos florestais	29
2.3. Índices	30
2.4. Análise de dados	32
Estrutura geral dos modelos	32
Modelos	33
Seleção de modelos	35
3. RESULTADOS	37
3.1. Probabilidades de conexão entre fragmentos	37
3.2. Comparação dos modelos de incidência	39
4. DISCUSSÃO	41
4.1. Capacidade de atravessar áreas abertas e suas implicações	41
4.2. Incidência e a importância da conectividade funcional probabilística	43
6. CONCLUSÕES	45
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46

CAPÍTULO 3 - EFEITOS DA DISTÂNCIA ENTRE FRAGMENTOS E DO SEXO NA DISPERSÃO: EVIDÊNCIAS DE VIÉS SEXUAL NO RISCO DE PREDÇÃO E IMPLICAÇÕES PARA A CONECTIVIDADE	52
<i>ABSTRACT</i>	53
RESUMO	54
1. INTRODUÇÃO	55
2. MATERIAIS E MÉTODOS	58
2.1. Área de Estudo	58
2.2. Delineamento experimental	58
Captura e fixação dos radiotransmissores	60
Experimentos de translocação e radiotelemetria	61
2.3. Análise dos dados	65
3. RESULTADOS	70
3.1. Ímpeto emigratório	70
3.2. Tempo de permanência no fragmento de soltura	72
3.3. Movimentos entre fragmentos florestais	75
4. DISCUSSÃO	81
4.1. Efeitos da distância e do sexo no sucesso da movimentação dispersiva entre fragmentos	81
4.2. Consequências para a conectividade funcional e considerações para o manejo de paisagens fragmentadas	85
4.3. Considerações finais	88
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	89
 CAPÍTULO 4	 95
1. DISCUSSÃO GERAL	96
2. CONSIDERAÇÕES FINAIS	102
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
 RESUMO	 106
 <i>ABSTRACT</i>	 107

Capítulo 1

INTRODUÇÃO GERAL

1. INTRODUÇÃO GERAL

As perturbações antrópicas nos ecossistemas do globo chegaram, atualmente, a um nível crítico. Em decorrência de atividades humanas, os primeiros sinais de crises hídricas começam a se mostrar e muitos já apontam evidências de severas mudanças climáticas de proporções globais, com impactos severos para a biodiversidade (Ramanathan *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2001; Walther *et al.*, 2002). Compreender as conseqüências dos impactos destas atividades passou a ser vital para que o Homem possa agir mais conscientemente na busca de seus recursos e, assim, garantir uma vida mais saudável. Entretanto, somente nas últimas décadas é que essa visão começou a ganhar importância, deixando de ser um privilégio de poucos indivíduos, para penetrar mais amplamente na sociedade.

A biologia da conservação é uma disciplina científica que surgiu com o intuito de propor alternativas para um desenvolvimento humano sustentável (Primack & Rodrigues, 2001). Integrando diversas áreas do conhecimento, sua meta é mostrar novos caminhos para a sociedade, onde a exploração dos recursos naturais pode ser aliada à conservação da biodiversidade e dos ecossistemas (Soule, 1985). Essas idéias começaram a ganhar força no final da década de 1940, apresentando como um marco a fundação da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN), em 1948 (Cragg, 1968). Contudo, somente a partir da década de 1970 é que a biologia da conservação se afirma, valendo destacar que o primeiro periódico científico destinado especificamente a essa área do conhecimento (*Biological Conservation*) foi lançado nesta época, mais precisamente em 1968. Desde então, o número de estudos focados em conservação vem crescendo vertiginosamente.

Um dos maiores impactos aos ecossistemas, decorrentes de atividades humanas, é a fragmentação dos habitats de inúmeras espécies (Saunders *et al.*, 1991; Fischer &

Lindenmayer, 2007). Em vista disso, a Ecologia de Paisagens vem se destacando como uma área do conhecimento de fundamental importância para a compreensão dos efeitos desta fragmentação de origem antrópica na biota, uma vez que busca compreender como os processos ecológicos são afetados pela organização espacial dos elementos que compõe uma paisagem (Metzger, 1999, Turner, 2005; Wu & Hobbs, 2007). Duas alterações espaciais evidentes durante um processo de fragmentação são a redução da área média dos fragmentos e o aumento da distância entre eles (Metzger, 1999; Fahrig, 2003). Nos neotrópicos, diversos estudos foram realizados a fim de se constatar uma relação entre a área dos fragmentos e a riqueza e abundância total de espécies de diversos grupos taxonômicos (Willis 1979, Stouffer and Bierregaard 1995; Tabarelli et al. 1998; Pardini et al. 2005). Em geral, percebe-se que a redução do tamanho dos fragmentos é acompanhada por uma redução da biodiversidade. Esse padrão pode ser explicado ao se considerar que a redução da área de habitat leva a uma diminuição tanto da heterogeneidade de micro-habitats, quanto da disponibilidade de recursos no ambiente, tornando as espécies que vivem nesses lugares mais susceptíveis à extinções locais (Willis, 1974; Fleishman *et al.*, 2002).

Por outro lado, o efeito do isolamento entre os fragmentos (*i.e.* aumento da distância entre eles) começou a ser explorado mais detalhadamente em estudos baseados na teoria de metapopulações (Levins, 1969; Hanski, 1994; Hanski & Gilpin, 1996; Hanski, 1998; Hanski & Ovaskainen, 2003). Com isso, ocorre uma mudança de enfoque no objeto de estudo, passando de uma abordagem em nível de comunidade para uma abordagem em nível populacional/específico. Em linhas gerais, esta teoria procura descrever a interação entre as populações de uma determinada espécie, visando estimar probabilidades de persistência destas populações numa escala mais ampla. Para isso, fundamenta-se na relação entre as taxas de extinção e as taxas de colonização dos

fragmentos de habitat de uma região (Hanski & Gilpin, 1996). Enquanto a taxa de extinção é vista como uma função da área do fragmento, a taxa de colonização depende do isolamento entre as manchas de habitat (Hanski, 1994) e pode ser interpretada como a chance de uma mancha desocupada vir a ser ocupada pela espécie por meio de movimentos dispersivos entre fragmentos. Desta forma, admite-se que quanto menor for a distância entre os fragmentos, maior será a probabilidade de um evento de (re)colonização, aumentando as chances de sobrevivência da população no local (Villard & Taylor, 1994; Hanski & Gilpin, 1996). Isso evidencia que a ocorrência de determinada espécie ou população pode não depender apenas da área do fragmento de habitat, mas também da configuração espacial ao seu redor, em particular da conectividade entre os fragmentos.

Assim, a conectividade entre as manchas de habitat é um atributo da estrutura da paisagem considerado de vital relevância para uma compreensão mais refinada dos processos que levam à redução da biodiversidade em regiões fragmentadas (Taylor *et al.*, 1993, Wiens, 1994). Em geral, conectividade é definida como a capacidade da paisagem de facilitar os fluxos biológicos entre os fragmentos de habitat (Urban and Shugart 1986; Taylor et al. 1993). Ela pode ser interpretada de maneira inversa ao isolamento, já que uma situação de alta conectividade entre os fragmentos de habitat ocorre quando existe intenso fluxo de indivíduos ou propágulos entre eles, o que por sua vez aumenta as taxas de (re)colonização das manchas e reduz a vulnerabilidade das populações à extinções locais (Hansson, 1991; Merriam, 1991; Villard & Taylor, 1994), visto que mais recursos se tornam acessíveis neste contexto.

Entretanto, o conceito de conectividade é mais abrangente e complexo que o de isolamento. Na ecologia de paisagens, medidas de isolamento geralmente descrevem uma relação puramente estrutural entre os fragmentos, como por exemplo, uma média

das distâncias entre os fragmentos situados dentro de um buffer centrado em um fragmento focal (McGarigal *et al.*, 2002; Boscolo & Metzger, 2009). Esses descritores de isolamento, assim como a densidade de corredores ligando os fragmentos (Lefkovitch & Fahrig, 1985; Henein & Merriam, 1990; Rosenberg *et al.*, 1997; Beier & Noss, 1998; Haddad, 1999; Haddad, *et al.*, 2003), são freqüentemente referidos como medidas de conectividade estrutural (ver Metzger, 1999), uma vez que não consideram a capacidade de movimentação ou de dispersão da espécie em sua formulação. Contudo, sabe-se que medidas puramente estruturais da conectividade não refletem, necessariamente, uma real existência de conexões entre os fragmentos (*e.g.* dois fragmentos podem estar ligados por um corredor e não estarem conectados para um determinado animal caso ele não seja capaz de usar corredores; Tischendorf and Fahrig 2000a; Hess and Fischer 2001). Ademais, a heterogeneidade da matriz pode afetar consideravelmente a conectividade entre as manchas, pois matrizes de tipos diferentes podem ter permeabilidades diferentes (Gobeil & Villard, 2002) Então, para mensurar efetivamente a conectividade é necessário conhecer os padrões e/ou taxas de movimentação das espécies pelos diferentes elementos da paisagem (Davidson 1998; D'Eon *et al.* 2002). Sendo assim, uma medição mais realista da conectividade deve conter um componente funcional, o qual reflete algum aspecto da percepção e/ou do comportamento das espécies frente a uma paisagem fragmentada (*sensu* D'Eon et al. 2002; Bélisle 2005; Fischer and Lindenmayer 2007).

Alguns estudos recentes mostram que a conectividade afeta fortemente a riqueza e abundância total da comunidade de aves e insetos (Martensen, 2008; Martensen *et al.*, 2008; Numa *et al.*, 2009; Pöyry *et al.*, 2009). Embora muito importantes para evidenciar padrões gerais de distribuição das espécies, estes trabalhos ainda não abordam explicitamente suas capacidades de movimentação, baseando-se em valores hipotéticos

para o estabelecimento das conexões entre os fragmentos. Lees & Peres (2008) mostraram que a composição de aves em áreas fragmentadas da Amazônia brasileira é fortemente influenciada pela habilidade espécie-específica de movimentação entre manchas de habitat. Isso reforça a necessidade de uma abordagem focada nas espécies e em suas capacidades de movimentação (Fagan & Calabrese, 2006), a fim de se obter um entendimento mais abrangente e preciso dos efeitos da conectividade do habitat na biota.

A ecologia do movimento (*i.e. movement ecology* sensu Nathan *et al.* 2008) é uma área do conhecimento que vem se desenvolvendo amplamente nos últimos 20 anos, mas que ainda carece de um paradigma unificador de suas diversas abordagens (Nathan *et al.*, 2008). Em termos gerais, destina-se a identificar padrões de movimento das espécies e relacioná-los aos processos ecológicos que eles afetam. Segundo Nathan (2008), este ramo da ecologia visa “promover o desenvolvimento de uma teoria integrativa do movimento dos organismos a fim de se entender melhor as causas, mecanismos, padrões e consequências de todo fenômeno que envolva movimento”. Sendo assim, a ecologia do movimento é uma disciplina ampla e complexa, abrangendo movimentos de diversos modos, em múltiplas escalas espaciais e temporais, e dependentes de inúmeros fatores, como ambientais, fisiológicos e de motivação individual (Clobert *et al.*, 2001).

Entretanto, ainda são escassos os estudos sobre movimentação animal em paisagens fragmentadas, principalmente nos trópicos (Fahrig, 2003). Grande parte do que se conhece provém de trabalhos com insetos realizados em ambientes não tropicais (Wiens & Milne, 1989; Crist & Wiens, 1995; Hanski *et al.*, 2000; Pe'er *et al.*, 2005), embora estudos com aves e mamíferos venham aumentando recentemente (Holyoak *et al.*, 2008). Esta escassez pode ser explicada devido a uma dificuldade intrínseca à

observação do movimento - principalmente em locais onde a vegetação é densa, como em florestas - já que estes podem ocorrer esporadicamente, podem ser muito rápidos ou muito longos, impossibilitando seu acompanhamento em campo, pelo observador. Além disso, a movimentação animal é um processo de alta complexidade, dificultando o delineamento de experimentos adequados para a coleta de dados de movimento dos indivíduos (Lima & Zollner 1996; Tischendorf & Fahrig 2000a; Bélisle 2005). Desta forma, os diversos tipos ou modos de movimentação dependem de métodos bem específicos para serem estudados (Bélisle, 2005; Nathan *et al.*, 2008; Revilla & Wiegand, 2008), e que muitas vezes são caros e/ou exigem muito tempo para serem implementados.

Adotando-se uma visão simplificada, os movimentos que geram conexões entre fragmentos de habitat podem ser agrupados em dois tipos: **i)** movimentos rotineiros (*home range movements*; Grubb & Doherty, 1999; van Dyck & Baguette, 2005; Fryxell *et al.*, 2008) e **ii)** movimentos dispersivos. Movimentos rotineiros estão relacionados com as atividades diárias das espécies, como forrageamento e defesa territorial, ocorrendo o ano todo e, geralmente, envolvendo pequenas distâncias e maior tortuosidade (Grubb & Doherty 1999; van Dyck & Baguette, 2005). Já os dispersivos geralmente envolvem deslocamentos migratórios ou movimentos em busca de novos territórios, devido, entre outros fatores, ao desalojamento parental pós-natal ou a uma intensificação local da competição por territórios, provocada por perturbações que reduzem a quantidade de recursos no ambiente (*e.g.* fragmentação do habitat; Hansson, 1991; Bowler & Benton, 2005). Em geral, os movimentos dispersivos são mais longos, menos angulados, restritos a determinada época do ano e mais difíceis de serem detectados (Lima & Zollner, 1996; Grubb & Doherty 1999; van Dyck & Baguette, 2005). Ambos os tipos de movimento afetam a conectividade entre as manchas de

habitat, porém, cada um age em uma escala espacial, afetando diferentes processos ligados à permanência de populações animais em áreas fragmentadas.

A fim de contornar as dificuldades metodológicas, várias alternativas para a obtenção de dados sobre estes tipos de movimento foram e vem sendo propostas nos últimos anos. Para aves, além dos tradicionais experimentos de captura-recaptura (Bibby *et al.*, 1992), destaca-se o uso da técnica de playback (Falls, 1981) e, principalmente, de técnicas de radiotelemetria (Kenward, 2001; Millspaugh & Marzluff, 2001), as quais possibilitam o delineamento de experimentos que geram informações mais diretas e detalhadas dos padrões de movimentação animal em paisagens fragmentadas (Bélisle, 2005; Nathan *et al.*, 2008).

Além das dificuldades impostas pela obtenção de seu componente funcional, mencionadas acima, ainda hoje existe um debate sobre qual a melhor maneira de se quantificar a conectividade (Moilanen & Nieminen, 2002; Tischendorf, 2001; Tischendorf & Fahrig, 2000b; Moilanen & Hanski, 2001; Pascual-Hortal & Saura, 2006). Basicamente, esta discussão gira em torno de duas questões principais: **i)** como obter índices que descrevam consistentemente o padrão espacial da paisagem em termos de conectividade? **ii)** em qual escala/nível estes índices devem ser baseados: no fragmento ou na paisagem como um todo? Em vista disso, a teoria dos grafos vem fornecendo o embasamento para o desenvolvimento de uma série de índices de conectividade funcional (Bunn *et al.*, 2000; Urban & Keitt, 2001; Pascual-Hortal & Saura, 2006; Saura & Pascual-Hortal, 2007; Urban *et al.*, 2009). Segundo esta teoria, um grafo é uma estrutura de rede originada pela ligação funcional entre pares de nós ou vértices, sendo que na visão da ecologia da paisagem estes nós são representados pelos fragmentos de habitat e as ligações são representadas pela conexão funcional entre estes fragmentos (Bunn *et al.*, 2000; Urban & Keitt, 2001; Fall *et al.*, 2007). Desta forma,

uma paisagem passa a ser concebida como um grafo, composto por uma única (no caso de uma paisagem altamente conectada) ou diversas estruturas conectadas, chamadas de sub-grafos (*i.e.* os diversos conjuntos formados por fragmentos funcionalmente conectados em uma paisagem). Assim, esta representação da paisagem se dá sob a perspectiva da espécie em questão e tem o potencial de fornecer medidas em ambas as escalas (Urban & Keitt, 2001).

Diante desta situação apresentada, esta dissertação teve por objetivo ampliar o conhecimento sobre os efeitos da conectividade funcional para populações de aves que vivem em áreas de floresta tropical fragmentadas. Um assunto tão diverso e complexo não pode ser esgotado em apenas um trabalho. Sendo assim, este estudo explorou algumas questões sobre o tema, visando enfatizar a sua importância para a conservação e, com isso, estimular a pesquisa nesta área, principalmente em regiões tropicais, onde os efeitos da conectividade do habitat para a biota ainda são pouco conhecidos. Com esse objetivo, foi escolhida uma área fragmentada da Mata Atlântica, localizada no planalto Atlântico de São Paulo, e foi selecionada uma espécie de ave florestal (*Pyriglena leucoptera*; Vieillot, 1818; Thamnophilidae) como modelo de estudo. Esta dissertação foi dividida em capítulos, sendo que o primeiro e o último fornecem uma introdução e uma discussão geral, respectivamente. Já os capítulos intermediários apresentam os resultados sobre alguns aspectos dos movimentos rotineiros (Capítulo 2) e dispersivos (Capítulo 3), e a relação destes com a conectividade para esta espécie.

1.1. A Mata Atlântica e o Planalto Atlântico de São Paulo

As florestas tropicais estão entre as regiões de maior riqueza e diversidade de espécies e ecossistemas do planeta (Connell, 1978; Myers *et al.*, 2000; Willig *et al.*, 2003; Mittermeier *et al.*, 2004). Aproximadamente 46% destas florestas se encontram na

América do Sul (Whitmore, 1997), sendo a floresta Amazônica e a Mata Atlântica seus principais representantes. Estas regiões sofrem uma das maiores taxas de perturbação e alteração no planeta. Estimativas realizadas na década de 1990 apontaram que 24% das florestas tropicais do globo estavam destruídas (FAO, 1993), sendo que muito desta destruição ocorreu no continente sul-americano (Whitmore, 1997).

Neste cenário, a Mata Atlântica figura entre as florestas tropicais mais ameaçadas do mundo, se não a mais (Galindo-Real & Câmara, 2005). Sua cobertura original era bastante ampla, estendendo-se por três países da América do Sul (Brasil, Argentina e Paraguai). No Brasil, esta formação florestal se estendia do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, chegando até o Mato Grosso do Sul, e ocupava aproximadamente 1480000 km², o que corresponde a cerca de 92% de toda a Mata Atlântica e aproximadamente 17.4% do território nacional; Galindo-Real & Câmara, 2005; Ribeiro *et al.*, 2009; Metzger, 2009). Por causa da grande variação latitudinal, longitudinal e geomorfológica abrangida por este bioma, uma visão mais detalhada da Mata Atlântica evidencia sua alta heterogeneidade, sendo composta por diversas fitofisionomias ou sub-regiões biogeográficas (Rizzini, 1997; Silva & Casteleti, 2005). Esta situação permitiu o desenvolvimento de inúmeros processos evolutivos e de diversas interações ecológicas, tornando a Mata Atlântica uma região de elevada biodiversidade e de muitos endemismos (Myers *et al.*, 2000; Mittermeier *et al.*, 2004).

Entretanto, ao mesmo tempo em que abriga uma parcela considerável da biota do planeta, a Mata Atlântica brasileira já perdeu 88% de sua área original e cerca de 80% dos remanescentes estão distribuídos em fragmentos menores que 50 ha (Ribeiro *et al.*, 2009). Este processo de intensa devastação se iniciou no século XVII com a substituição da floresta pela agricultura de cana no nordeste brasileiro, e se intensificou, no século XIX e início do século XX no sudeste, com a implementação de latifúndios

cafeeiros e a expansão da criação de gado (Conti & Furlan, 2001). O desenvolvimento humano foi tão intenso, que cerca de 68% da população brasileira vive nesta região atualmente (Ministério do Meio Ambiente, 2002).

No estado de São Paulo, a perda e a fragmentação da floresta estiveram intimamente associadas às condições de relevo local. De acordo com a divisão simplificada do relevo proposta por Martensen (2008), verifica-se que nas áreas costeiras da Serra do Mar, onde a inclinação do relevo é acentuada, estão situados os maiores trechos contínuos desta floresta (cerca de 36.5 % de cobertura florestal; Galindo-Real & Câmara, 2005; Bencke *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.*, 2009). Já as áreas mais planas do interior do estado foram severamente desmatadas, restando menos de 10% da cobertura original (Milton César Ribeiro, dados não publicados), dispersa, no geral, em fragmentos com baixa conectividade estrutural. Entre estas duas regiões encontra-se o Planalto Atlântico de São Paulo (fig. 1), com um relevo denudacional constituído basicamente por morros baixos com topos convexos, em altitudes que variam de 700 a 1100 m (Ross & Moroz, 1997) e onde a perda e a fragmentação florestal ocorreram, geralmente, em níveis mais intermediários (cobertura florestal na faixa de altitude entre 800 e 1200 m $\approx$ 15%; Milton César Ribeiro, dados não publicados). Nesta região, a floresta foi substituída principalmente por pequenas propriedades destinadas à hortifruticultura e à pecuária, muito embora a monocultura de arbóreas exóticas de interesse comercial (*i.e.* *Pinus sp.* e *Eucalyptus sp.*) venha crescendo recentemente.

Fitofisionomicamente, o planalto Atlântico de São Paulo pode ser visto como uma transição entre as matas úmidas da Serra do Mar - classificadas como Floresta Ombrofila Montana - e as matas mais secas do interior do estado - classificadas como Floresta Estacional Semidecidual (Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Catharino *et al.*,

2006). O clima também apresenta características intermediárias e foi classificado como temperado úmido, com ou sem período de estiagem marcada (Cwa; Köppen, 1948). As médias mensais de temperatura podem variar entre 14°C e 25°C, enquanto que as médias anuais de pluviosidade variam entre cerca de 1200 e 2000 mm, dependendo da região (Metzger *et al.*, 2006, Martensen, 2008; Banks-Leite, 2009; banco de dados do Sistema de Monitoramento Agrometeorológico do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento - <http://www.agritempo.gov.br>).

Fig. 1. Localização do estado de São Paulo, destacando a região do Planalto Atlântico de São Paulo em preto.

1.2. Espécie de Estudo

Para esta dissertação, foi selecionada *Pyriglena leucoptera* como espécie de estudo. Esta é uma espécie de ave endêmica da Mata Atlântica que pode ocorrer em áreas de mata secundária (Aleixo, 1999) e, segundo Stotz *et al.*, (1995), possui sensibilidade mediana à fragmentação. Desta forma, pode ser facilmente encontrada em paisagens fragmentadas com mais de 30% de cobertura florestal (Martensen, 2008; Banks-Leite, 2009, mas ver também Willis, 1979; Develey & Metzger, 2006, Uezu *et al.*, 2005) o que

foi preponderante para sua escolha neste estudo. Ademais, *Pyriglena leucoptera* é uma das aves da Mata Atlântica mais conhecidas ecologicamente. É uma ave insetívora que habita o subosque florestal (Sick, 1997), possui dimorfismo sexual aparente (fig. 2; Sick, 1997) e pesa cerca de 30 g (M.A., dados não publicados). Estima-se que o tamanho do território desta espécie não ultrapasse 2 ha (Duca *et al.*, 2006). Entretanto, alguns autores propõem que sua área de uso mede, em média, 15.4 ha (Hansbauer *et al.*, 2008), o que pode ser explicado por movimentos extraterritoriais esporádicos, uma vez que esta espécie possui o hábito não obrigatório de seguir formigas de correição (Willis & Oniki, 1978). Por fim, *P. leucoptera* responde muito bem à técnica de *playback*, sendo que já foi desenvolvido um método eficiente de amostragem de sua incidência em áreas fragmentadas (Boscolo *et al.*, 2006).

Fig. 2. A. Macho de *P. leucoptera*; B. Fêmea de *P. leucoptera*

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *The Condor* **101**:537 - 548.
- Banks-Leite, C. 2009. Conservação da comunidade de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas da Floresta Atlântica. *Tese de Doutorado*, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Beier, P. & Noss, R.F. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* **12** (6):1241 - 1252.

- Bélisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86** (8):1988-1995.
- Bencke, A., Maurício, N.G., Develey, P.F. & Goerk, J.M. 2006. *Áreas importantes para a conservação de aves no Brasil - Parte 1 - Estados do domínio da Mata Atlântica*. São Paulo: SAVE - Brasil.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D. & Hill, D.A. 1992. *Bird census techniques*. Londres: Academic Press Limited, 274 p.
- Boscolo, D. & Metzger, J.P. 2009. Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*:1-12.
- Boscolo, D., Metzger, J.P. & Vielliard, J.M.E. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78** (4):629-644.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **80** (2):205 - 225.
- Bunn, A.G., Urban, D.L. & Keitt, T.H. 2000. Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* **59** (4):265-278.
- Catharino, E.L.M., Bernacci, L.C., Franco, G.A.D.C., Durigan, G. & Metzger, J.P. 2006. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo das florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* **6** (2):<http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00306022006>.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press, 480 p.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* **199** (4335):1302-1310.
- Conti, J.B. & Furlan, S.A. 2001. Geoeecologia: O clima, os solos e a biota. In: Ross, J.L.S. ed, *Geografia do Brasil*, São Paulo: Edusp. pp. 155-187.
- Cragg, J.B. 1968. Biological conservation: The present. *Biological Conservation* **1** (1):13-19.
- Crist, T.O. & Wiens, J.A. 1995. Individual movements and estimation of population size in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Animal Ecology* **64** (6 L3):733-746.
- Davidson, C. 1998. Issues in measuring landscape fragmentation. *Wildlife Society Bulletin* **26** (1):32-37.

- D'Eon, R.G., Glenn, S.M., Parfitt, I. & Fortin, M.J. 2002. Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conservation Ecology* **6** (2):art.10.
- Develey, P.F. & Metzger, J.P. 2006. Emerging threats to birds in Brazilian Atlantic forests: the roles of forest loss and configuration in a severely fragmented ecosystem. In: Laurance, W. and Peres, C. (Eds), *Emerging Threats to Tropical Forests*, Chicago: University of Chicago Press. pp. 269–290.
- Duca, C., Guerra, T.J. & Marini, M.A. 2006. Territory size of three Antbirds (Aves, Passeriformes) in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* **23** (3):692-698.
- Fagan, W.F. & Calabrese, J.M. 2006. Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements. In: Crooks, K.R. and Sanjayan, M. (Eds), *Connectivity Conservation*, Cambridge: Cambridge University Press. pp. 297-317.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**:487 - 515.
- Fall, A., Fortin, M.-J., Manseau, M. & O'Brien, D. 2007. Spatial graphs: Principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems* **10** (3):448-461.
- Falls, J.B. 1981. Mapping territories with playback: an accurate census method for songbirds. *Studies in Avian Biology* **6**:86-91.
- FAO. 1993. *Forest resources assessment 1990: Tropical countries. FAO Forestry Paper 112*. Rome: FAO.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography* **16** (3):265-280.
- Fleishman, E., Ray, C., Sjögren-Gulve, P., Boggs, C.L. & Murphy, D.D. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* **16** (3):706 - 716.
- Fryxell, J.M., Hazell, M., Börger, L., Dalziel, B.D., Haydon, D.T., Morales, J.M., McIntosh, T. & Rosatte, R.C. 2008. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19114-19119.
- Galindo-Real, C. & Câmara, I.G. 2005. Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. In: Galindo-Real, C. and Câmara, I.G. (Eds), *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*, São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional. pp. 3-11.
- Gobeil, J.F. & Villard, M.-A. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* **98**:447-458.

- Grubb, J., T.C. & Doherty, J., P.F. 1999. On home-range gap-crossing. *The Auk* **116** (3):618-628.
- Haddad, N.M. 1999. Corridor and distance effects on interpatch movements: A landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications* **9** (2):612-622.
- Haddad, N.M., Bowne, D.R., Cunningham, A., Danielson, B.J., Levey, D.J., Sargent, S. & Spira, T. 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology* **84** (3):609-615.
- Hansbauer, M.M., Storch, I., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. 2008. Comparative range use by three Atlantic Forest understorey bird species in relation to forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology* **24** (3):291-299.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151 - 162.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396** (6706):41-49.
- Hanski, I., Alho, J. & Moilanen, A. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* **81** (1):239-251.
- Hanski, I. & Gilpin, M.E. 1996. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego: Academic Press, 528 p.
- Hanski, I. & Ovaskainen, O. 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* **64** (1):119-127.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42** (1-2):89-103.
- Henein, K. & Merriam, G. 1990. The elements of connectivity where corridor quality is variable. *Landscape Ecology* **4** (2-3):157-170.
- Hess, G.R. & Fischer, R.A. 2001. Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and Urban Planning* **55**:195 - 208.
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. & Spiegel, O. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19060-19065.
- Kenward, R.E. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. Londres: Academic Press, 320 p.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. Cidade do México: Ed. Fondo Cultura Economica.
- Lees, A.C. & Peres, C.A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* **118** (2):280-290.
- Lefkovitch, L.P. & Fahrig, L. 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecological Modelling* **30** (3-4):297 - 308.

- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of Entomological Society of America* **15**:237 - 240.
- Lima, S.L. & Zollner, P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11** (3):131-135.
- Martensen, A.C. 2008. Conservação de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas: Importância da cobertura e da configuração do habitat. *Dissertação de Mestrado*, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. Disponível em: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-26092008-133514>.
- Martensen, A.C., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* **141** (9):2184-2192.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C. & Ene, E. 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps, Amherst. Disponível em: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html
- Merriam, G. 1991. Corridors and connectivity: animal populations in heterogeneous environments. In: Saunders, D.A. and Hobbs, R.J. (Eds), *Nature conservation 2: the role of corridors*, Chipping Norton: Surrey Beatty and Sons. pp. 133-142.
- Metzger, J.P. 1999. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **71** (3-1):445 - 463.
- Metzger, J.P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* **142** (6):1138-1140.
- Millspaugh, J.J. & Marzluff, J.M. 2001. *Radio tracking and animal populations*. San Diego: Academic Press, 492 p.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. & Da Fonseca, G.A.B. 2004. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. México: CEMEX, 392 p.
- Ministério do Meio Ambiente. 2002. *Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente - MMA, 404 p.
- Moilanen, A. & Hanski, I. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* **95** (1):147-151.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* **83** (4):1131-1145.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403** (6772):853-858.

- Nathan, R. 2008. An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19050-19051.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19052-19059.
- Numa, C., Verdú, J.R., Sánchez, A. & Galante, E. 2009. Effect of landscape structure on the spatial distribution of Mediterranean dung beetle diversity. *Diversity and Distributions* **15** (3):489-501.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* **34**:793-810.
- Pardini, R., De Souza, S.M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* **124** (2):253-266.
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: Towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* **21** (7):959-967.
- Pe'er, G., Saltz, D. & Frank, K. 2005. Virtual corridors for conservation management. *Conservation Biology* **19** (6):1997-2003.
- Pöyry, J., Paukkunen, J., Heliölä, J. & Kuussaari, M. 2009. Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands. *Oecologia* **160** (3):577-587.
- Primack, R.B. & Rodrigues, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Londrina: Editora Planta, 328 p.
- Ramanathan, V., Crutzen, P.J., Kiehl, J.T. & Rosenfeld, D. 2001. Atmosphere: Aerosols, climate, and the hydrological cycle. *Science* **294** (5549):2119-2124.
- Revilla, E. & Wiegand, T. 2008. Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19120-19125.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* **142** (6):1141-1153.
- Rizzini, C.T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil*. Rio de Janeiro: Editora Âmbito Cultural.

- Rosenberg, D.K., Noon, B.R. & Meslow, E.C. 1997. Biological corridors: Form, function, and efficacy. Linear conservation areas may function as biological corridors, but they may not mitigate against additional habitat loss. *Bioscience* **47** (10):677-687.
- Ross, J.L.S. & Moroz, I.C. 1997. *Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo, escala 1:500.000. Volume 1*. São Paulo: Geografia-FFLCH-USP, IPT & Fapesp.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5** (1):18-32.
- Saura, S. & Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* **83** (2-3):91-103.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 912 p.
- Silva, J.M.C. & Casteleti, C.H.M. 2005. Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. In: Galindo-Real, C. and Câmara, I.G. (Eds), *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*, São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional. pp. 43-59.
- Soule, M.E. 1985. What Is Conservation Biology. *Bioscience* **35** (11):727-734.
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A. & Moskovitz, D.K. 1996. *Neotropical Birds. Ecology and Conservation*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Stouffer, P.C. & Bierregaard, R.O. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* **76** (8):2429-2445.
- Tabarelli, M., Baider, C. & Mantovani, W. 1998. Efeitos da fragmentação na floresta Atlântica da bacia de São Paulo. *Hoehnea* **25** (2):169 - 186.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68** (3):571 - 573.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292** (5515):281-284.
- Tischendorf, L. 2001. Can landscapes indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology* **16**:235 - 254.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000a. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90** (1):7-19.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000b. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* **15** (7):633 - 641.
- Turner, M.G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**:319-344.

- Uezu, A., Metzger, J.P. & Vielliard, J.M.E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123** (4):507-519.
- Urban, D. & Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* **82** (5):1205-1218.
- Urban, D. & Shugart, H.H., J. 1986. Avian demography in mosaic landscapes: modeling paradigm and preliminary. In: Verner, M.L., Morrison, M.L. and Ralph, C.J. (Eds), *Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*, Wisconsin: The University of Wisconsin Press. pp. 273-279.
- Urban, D.L., Minor, E.S., Treml, E.A. & Schick, R.S. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* **12** (3):260-273.
- Van Dyck, H. & Baguette, M. 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* **6** (6):535-545.
- Villard, M.A. & Taylor, P.D. 1994. Tolerance to habitat fragmentation influences the colonization of new habitat by forest birds. *Oecologia* **98** (3-4):393-401.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416** (6879):389-395.
- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Laurance, W.F. and Bierregaard Jr., R.O. (Eds), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*, Chicago: The University of Chicago Press. pp. 3-12.
- Wiens, A.W. 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:S97 - S104.
- Wiens, J.A. & Milne, B.T. 1989. Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* **3** (2):87-96.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**:273-309.
- Willis, E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado island, Panama. *Ecological Monographs* **44** (2):153 - 169.
- Willis, E.O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* **33** (1):1 - 25.
- Willis, E.O. & Oniki, Y. 1978. Birds and Army Ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**:243 - 263.
- Wu, J. & Hobbs, R.J. 2007. *Key topics in landscape ecology*. New York: Cambridge University Press, 315 p.

Capítulo 2

PREDIÇÃO DA INCIDÊNCIA DE UMA ESPÉCIE DE AVE COM BASE EM UMA VISÃO PROBABILÍSTICA DA CONECTIVIDADE

Abstract

Habitat fragmentation promotes the reduction of landscape connectivity, which should lead to decreases in the probability of species persistence. However, there are several difficulties in quantifying connectivity, including the existence of few consistent indices to describe it and the need for species movement behaviour data. Here, we verified if the incidence pattern of an Atlantic rainforest bird (*Pyriglena leucoptera*, *Thamnophilidae*) can be adequately interpreted using gap-crossing probabilities to parameterize explanatory functional connectivity indices. The playback technique was used to gather gap-crossing capacity of this bird, and a graph theory approach was considered to measure functional connectivity based on binary and probabilistic indices. *Pyriglena leucoptera*'s incidence was positively affected by connectivity and was better explained by a probabilistic functional connectivity index. It shows that even short open gaps may disrupt the continuity of the habitat for *P. leucoptera*. Furthermore, it evinces that considering only the presence or absence of a connection among the patches (binary approach) is not sufficient when predicting its incidence in forest patches.

Resumo

A fragmentação do habitat promove a redução da conectividade da paisagem, o que pode levar a diminuições nas probabilidades de persistência das espécies nesses locais. Entretanto, existem muitas dificuldades em se quantificar a conectividade, como por exemplo, existência de poucos índices consistentes para descrevê-la e a necessidade de se coletar dados sobre o comportamento de movimentação das espécies. Aqui, verificamos se o padrão de incidência de uma ave da Mata Atlântica (*Pyriglena leucoptera*, *Thamnophilidae*) pode ser adequadamente interpretado com o uso das probabilidades desta espécie cruzar áreas abertas em movimentos entre fragmentos para parametrizar índices de conectividade funcional. A técnica de *playback* foi usada para se obter as capacidades desta ave atravessar áreas abertas e uma abordagem baseada na teoria dos grafos foi considerada para medir a conectividade funcional, por meio do uso de um índice binário e um probabilístico. A incidência desta espécie foi positivamente afetada pela conectividade e foi melhor explicada pelo índice de conectividade funcional probabilística. Isso mostra que mesmo pequenas áreas abertas podem provocar a ruptura da continuidade do habitat para *P. leucoptera*. Ademais, isso demonstra que considerar apenas a presença ou ausência de ligações entre os fragmentos (abordagem binária) não é suficiente quando se almeja prever a incidência de uma espécie em fragmentos florestais.

1. INTRODUÇÃO

A aplicabilidade da conectividade funcional em estudos de biologia da conservação depende do desenvolvimento de índices robustos para descrevê-la. Em uma abordagem baseada na teoria dos grafos (Gross and Yellen, 1999; Urban and Keitt, 2001) foram desenvolvidos uma série de índices de conectividade funcional. Alguns deles expressam apenas a magnitude das conexões, focando somente nas ligações entre os nós dos grafos, como, por exemplo, o número de sub-grafos na paisagem, o diâmetro do grafo (Urban and Keitt, 2001), o índice de fluxo (Bunn *et al.*, 2000) e o índice de Harary (Ivanciuc *et al.*, 1993; Ricotta *et al.* 2000). Entretanto, assim como outros índices da paisagem propostos na literatura (Tischendorf & Fahrig, 2000a, b; Tischendorf, 2001; Li & Wu, 2004; Kindlmann & Burel, 2008), todos estes índices de conectividade funcional apresentaram algum grau de inconsistência e ambigüidade (Pascual-Hortal and Saura 2006; Saura and Pascual-Hortal 2007a).

Segundo Pascual-Hortal and Saura (2006), a utilidade de índices de conectividade funcional para o planejamento ambiental depende da incorporação do conceito de disponibilidade de habitat em sua definição. Isso significa que não apenas a intensidade das conexões deve ser incluída, mas também outros aspectos estruturais que denotem a disponibilidade de habitat para a espécie, como área ou qualidade do fragmento. Antes do estudo de Saura and Pascual-Hortal (2007a), quase todos os índices de conectividade funcional baseados na disponibilidade de habitat consideraram as conexões entre fragmentos como uma variável binária (*i.e.* dois fragmentos podem estar conectados ou desconetados), como por exemplo o índice integral de conectividade (Pascual-Hortal and Saura 2006) ou a área do sub-grafo (Awade and Metzger 2008). No entanto, é importante considerar as conexões entre fragmentos como uma variável probabilística, caso contrário informações valiosas podem ser ignoradas.

Neste sentido, Saura and Pascual-Hortal (2007a) desenvolveram um novo índice de conectividade funcional probabilístico, chamado de índice de probabilidade de conectividade (*probability of connectivity index*), o qual parece ser mais realístico e muito consistente quando aplicado em biologia da conservação e no manejo de paisagens fragmentadas.

Visto que a redução da conectividade da paisagem pode afetar a abundância ou a incidência de uma espécie de ave em fragmentos florestais (Uezu *et al.*, 2005; Boscolo, 2007; Awade & Metzger, 2008), este capítulo teve por objetivo: **i)** modelar a capacidade de *P. leucoptera* cruzar matrizes de área aberta em movimentos entre fragmentos florestais, de forma a obter probabilidades de conexão entre estas manchas e **ii)** verificar se índices probabilísticos de conectividade funcional são melhores preditores da incidência desta espécie em paisagens fragmentadas, quando comparado com um índice binário de conectividade funcional e um índice estrutural. Esperamos, assim, ajudar a elucidar a importância da conectividade funcional para a persistência de *P. leucoptera* em paisagens fragmentadas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Região de estudo

Este estudo foi conduzido em áreas de Mata Atlântica do Planalto Atlântico de São Paulo (fig.1). Foram utilizadas três paisagens fragmentadas (Ribeirão Grande – RG, Caucaia – CA e Tapiraí – TA) com aproximadamente 10800 ha e em condições fitogeográficas equivalentes. Estas paisagens foram classificadas com base na interpretação visual de imagens de satélite SPOT 5 (ano de 2005 e resolução de 10 m) e foram validadas em campo, obtendo-se uma acurácia > 90%. Toda a vegetação que se encontrou, pelo menos, em um estágio inicial de sucessão (vegetação arbórea baixa (3 -

8 m) e/ou vegetação arbóreo-arbustiva) foi classificada como uma área florestal, uma vez que *P. leucoptera* pode habitar áreas de mata secundária (Aleixo, 1999).

Fig.1. Localização das três paisagens estudadas dentro do Planalto Atlântico de São Paulo (região em vermelho). Em destaque: A - paisagem de Ribeirão Grande (RG), B - paisagem de Caucaia (CA) e C - paisagem de Tapiraí (TA). Os fragmentos amostrados para a incidência de *P. leucoptera* estão destacados em preto.

A paisagem de Ribeirão Grande está localizada nos municípios de Capão Bonito e Ribeirão Grande, no sul do Planalto Atlântico de São Paulo (48°16'55''W - 48°24'06''W, 24°02'10''S - 24°06'55''W; fig. 1A) e possui 11.23% de cobertura florestal, distribuída em fragmentos que variam de 0.11 ha a 106.93 ha (média $\pm$ desvio padrão = 4.19 $\pm$ 9.31 ha). A paisagem de Caucaia, localizada nos municípios de Cotia e

Ibiúna (47°02'16''W - 47°07'18''W, 23°40'46''S - 23°47'15''W; fig. 1B), a cobertura florestal ocupa 33.95% da paisagem, com fragmentos que variam de 0.12 ha a 529.84 ha (média $\pm$ desvio padrão = 9.89 ± 35.35 ha). Já a paisagem de Tapiraí, situada nos municípios de Tapiraí e Piedade (47°24'31''W - 47°30'03''W, 23°49'18''S - 23°55'49''W; fig. 1C), é a paisagem que possui maior proporção de mata (49.09%), com fragmentos que variam de 0.12 ha a 1121.69 ha (média $\pm$ desvio padrão = 15.15 ± 66.78 ha). A matriz das três paisagens é dominada por áreas abertas, como pastos, campos agrícolas e instalações rurais (84.14% de RG, 51.94% de CA e 43.03% de TA). Áreas da matriz destinadas ao reflorestamento por *Eucalyptus* sp. e capoeiras ocupam, respectivamente, 0.8% e 3.83% em RG, 7.08% e 7.03% em CA e 4.9% e 2.98% em TA.

2.2. Técnica de playback

A técnica de *playback* foi empregada na obtenção de duas informações sobre a espécie de estudo: **i)** sua capacidade de atravessar áreas abertas em movimentos entre fragmentos florestais e **ii)** sua incidência em fragmentos florestais das três paisagens. Esta técnica consiste em emitir a vocalização de uma espécie em questão, por meio de um equipamento de som adequado (*e.g.* reproduutor de gravações e caixas acústicas), simulando a invasão territorial por um intruso co-específico (Falls, 1981). Desta forma, o indivíduo detentor do território é estimulado a responder em defesa de seu território, o que geralmente se manifesta por meio de vocalizações e/ou da sua movimentação em direção à fonte sonora. Trata-se, portanto, de uma técnica apropriada para atestar a incidência de uma espécie de ave em uma determinada área (Boscolo *et al.*, 2006; Boscolo, 2007), bem como para acessar sua capacidade de realizar movimentos entre fragmentos de habitat (Sieving *et al.* 1996; Rail *et al.* 1997, Harris and Reed 2001;

Bélisle and Desrochers 2002; Creegan & Osborne, 2005; Awade and Metzger 2008; Robertson & Radford, 2009).

Movimentação entre fragmentos

Para verificar se a capacidade de *P. leucoptera* realizar movimentos entre fragmentos é afetada pela distância a ser percorrida, foram amostrados 24 pares de fragmentos florestais, 7 em CA e 17 em TA. Estas foram as únicas paisagens onde foram encontradas as condições ideais de amostragem (*i.e.* presença de pares em que houvesse ao menos um indivíduo da espécie e em que a distância entre seus fragmentos estivesse dentro da amplitude desejada). Os pares de fragmento estudados eram completamente isolados por áreas abertas (*e.g.* pastos, campos agrícolas e pequenas estradas de terra). Optou-se por estudar apenas o efeito de áreas abertas porque este tipo de matriz representa pelo menos 80% do total de matriz nas três paisagens. Ademais, para outras matrizes não foi possível encontrar pares de fragmentos nas condições ideais e em número suficiente para uma análise consistente. Sendo assim, foram ignorados possíveis efeitos da heterogeneidade da matriz nas análises subseqüentes. Foi definida uma distância para cada par de fragmentos, a qual foi medida com fita métrica, tomando-se os pontos mais próximos entre os fragmentos. Elas variaram entre 10.5 e 108 m (n = 24).

A gravação utilizada nas seções de *playback* foi composta por quatro seqüências de 1 min de vocalização da espécie, alternadas com 30 s de silêncio, perfazendo um total de 5.5 min. O procedimento experimental consistiu em realizar uma seção de *playback* inicial na zona de contato entre a matriz e um dos fragmentos do par, estimulando a aproximação de um indivíduo para a borda deste fragmento (*i.e.* a menos de 5 m do limite do fragmento). Assim que estabelecida esta condição, o *playback* era

interrompido e dava-se início a uma nova seção executada no interior do outro fragmento do par, a cerca de 5 metros de seu limite, estimulando o animal testado a realizar um movimento entre fragmentos. A resposta foi considerada negativa quando não se observou um movimento entre fragmentos durante os 5.5 min de execução da segunda seção, mais 5 min de silêncio, atentando para possíveis respostas atrasadas. Este procedimento foi executado uma única vez em cada par de fragmentos, evitando pseudoreplicação da amostra.

Deve-se ressaltar que respostas negativas podem ser causadas por uma atenuação de interesse em responder a *playbacks* executados a distâncias muito grandes, ao invés de refletirem um efeito da matriz impedindo o fluxo. Entretanto, esta confusão foi evitada já que, em todas as tentativas de *playback* executadas no interior de mata (amplitude de distâncias testadas: 90 a 120 m; $n = 5$), observou-se a aproximação do indivíduo em direção à fonte sonora (*i.e.* ± 5 m), indicando que as distâncias amostradas estão abaixo de um possível limiar de atenuação. Todos os experimentos foram realizados em Setembro de 2008, no período matutino (entre 06:00 e 12:00 horas), evitando-se os dias chuvosos ou com muito vento.

Incidência em fragmentos florestais

A incidência de *P. leucoptera* em 58 fragmentos florestais (20 em RG, 18 em CA e 20 em TA; fig. 1) foi determinada por Boscolo & Metzger (2009). Foi utilizado o procedimento desenvolvido por Boscolo *et al.* (2006), o qual consiste em realizar seções de *playback* no interior do fragmento amostral em períodos do dia em que a chance de detecção da espécie é maior, aumentando, assim, a probabilidade de detecção da espécie quando ela está presente no local. Para *P. leucoptera*, os períodos de maior probabilidade de detecção foram as duas primeiras horas da manhã e as duas últimas da

tarde (Boscolo *et al.*, 2006). Considerou-se que a espécie estava ausente no fragmento amostrado, se ela não fosse detectada após três seções de *playback* realizadas em dias diferentes, não consecutivos e espaçados em pelo menos dois meses (Boscolo, 2007). A amostragem dos 58 fragmentos florestais foi realizada entre Abril de 2004 e Novembro de 2005, evitando-se dias chuvosos.

2.3. Índices

Foram escolhidos 3 índices descritores de algum aspecto das áreas de habitat das paisagens (um estrutural e 2 de conectividade funcional). Os índices de conectividade funcional foram baseados na teoria dos grafos e no conceito de disponibilidade de habitat (Pascual-Hortal and Saura 2006; Saura and Pascual-Hortal 2007a) e descrevem o sub-grafo em que o fragmento amostral esta inserido. Estes índices de conectividade funcional podem considerar as conexões entre os fragmentos de forma binária ou probabilística. Desta forma, o índice de conectividade binária depende do estabelecimento de um limiar de conexão entre fragmentos (*i.e.* distância acima da qual dois fragmentos não estão diretamente conectados). Neste estudo, a distância em que a probabilidade de movimentos entre fragmentos foi igual a 0.5 foi considerada como limiar de conexão.

O índice estrutural utilizado foi área do fragmento (AF), um atributo geométrico relacionado com a disponibilidade de recurso em uma zona altamente conectada (*i.e.* o fragmento florestal). Já os índices de conectividade funcional foram:

- *Índice integral de conectividade do sub-grafo* (IICS): é um índice de conectividade binária derivado do índice integral de conectividade (IIC – *Integral index of connectivity*; Pascual-Hortal & Saura, 2006). IIC é calculado para toda a paisagem e é dado por

$$IIC = \{ \sum \sum [A_i \cdot A_j / (1 + nl_{ij})] \} / A_L^2 \quad (1)$$

onde A_i e A_j correspondem à área de dois fragmentos da paisagem (i e j), nl_{ij} é o número de ligações entre fragmentos existente no menor caminho entre os fragmentos i e j e A_L é a área total da paisagem. Quando $i = j$, $nl_{ij} = 0$, já que nenhuma ligação é necessária para se atingir um fragmento, partindo dele mesmo. Por outro lado, se dois fragmentos não estão conectados (*i.e.* pertencem a sub-grafos diferentes), $nl_{ij} = \infty$ e o termo $A_i \cdot A_j / (1 + nl_{ij})$ de (1) é igual a zero. Neste estudo, para obtermos valores de IIC para o sub-grafo, alteramos (1) para

$$IICS' = \{ \sum [A_i \cdot A_j / (1 + nl_{ij})] \} / A_L^2, \text{ para } 1 \leq i \leq n \text{ e } 1 \leq j \leq N \quad (2)$$

onde n é o número de fragmentos do sub-grafo de interesse, A_i corresponde à área de um fragmento qualquer pertencente a esse sub-grafo, A_j é a área de um fragmento qualquer da paisagem e N é o número de fragmentos da paisagem. Finalmente, eliminamos o termo $1/A_L^2$, uma vez que consideramos conveniente que o índice fornecesse valores absolutos da intensidade de conectividade promovida pelo sub-grafo de interesse. Então,

$$IICS = \sum [A_i \cdot A_j / (1 + nl_{ij})], \text{ para } 1 \leq i \leq n \text{ e } 1 \leq j \leq N \quad (3).$$

Acreditamos que esta alteração não enviesou o índice porque a área das três paisagens é muito similar (ver tópico 2.1). Assim, o índice deixa de ser interpretado como a importância de um dado sub-grafo para a conectividade de uma paisagem de área = A_L (como em IICS'), para ser visto como uma medida absoluta da intensidade de conectividade proporcionada por este sub-grafo.

- *Índice probabilístico de conectividade do sub-grafo (PCS)*: é um índice de conectividade probabilístico derivado do índice de probabilidade de conectividade

(PC- *probability of connectivity index*; Saura & Pascual-Hortal, 2007a). PC também é calculado para toda a paisagem e é dado por

$$PC = (\sum \sum A_i \cdot A_j \cdot p_{ij}^*) / A_L^2 \quad (4)$$

onde A_i e A_j correspondem à área de dois fragmentos da paisagem (i e j), p_{ij}^* é a probabilidade máxima de conexão entre os fragmentos i e j e A_L é a área total da paisagem. A única diferença entre PC e IIC é a substituição do termo $1/(1+nl_{ij})$ de IIC para p_{ij}^* em PC, o termo probabilístico do índice. Sendo assim, a conversão de PC para PCS, a fim de se obter valores do índice para o fragmento, se dá da mesma forma que de IIC para IICS, levando à expressão

$$PCS = \sum A_i \cdot A_j \cdot p_{ij}^*, \text{ para } 1 \leq i \leq n \text{ e } 1 \leq j \leq N \quad (5)$$

Assim como IICS, PCS fornece uma medida absoluta da intensidade de conectividade proporcionada pelo sub-grafo considerado. No entanto, a conectividade para PCF é ponderada probabilisticamente. Mesmo não lidando com limiares de conexão, os sub-grafos para o cálculo deste índice podem ser gerados, uma vez que dois fragmentos completamente isolados possuem $p_{ij}^* = 0$, não havendo ligação entre eles.

Todos os índices de conectividade funcional foram calculados pelo aplicativo Conefor Sensinode 2.2 (Saura & Pascual-Hortal, 2007b). Já a área dos fragmentos foi calculada pelo aplicativo ESRI®ArcMap™ 9.2.

2.4. Análise de dados

Estrutura geral dos modelos

As duas variáveis respostas a serem modeladas neste capítulo são de natureza binária (capacidade de realizar movimentos entre fragmentos e presença/ausência de *P.*

leucoptera nos fragmentos). Então, foram usados modelos não-lineares e foi empregada a abordagem da máxima verossimilhança para estimar seus parâmetros (Edwards, 1972; Royall, 1997). Todos os modelos possuem a mesma estrutura geral, uma vez que assumimos que as variáveis resposta seguem uma distribuição binomial. Esta distribuição tem dois parâmetros, chamados tamanho (*i.e.* número de tentativas) e probabilidade, podendo ser representado em sua forma genérica como

$$Y \sim \text{dbinomial}(\text{tamanho} = 1, \text{probabilidade} = f(x)) \quad (6)$$

onde Y é a variável resposta e o parâmetro probabilidade é uma função das variáveis preditivas. O parâmetro tamanho é igual a 1, porque cada nível da variável preditiva foi amostrado apenas uma vez (*i.e.* uma tentativa por nível da variável preditiva). Desta forma, os modelos diferem apenas pela função que descreve o parâmetro probabilidade.

Modelos

A capacidade de *P. leucoptera* realizar movimentos entre fragmentos florestais foi modelada a fim de se obter probabilidades de conexão entre fragmentos (*i.e.* PCEF) em função da distância entre eles. Isso foi feito comparando-se três modelos referentes a hipóteses sobre a função que melhor descreve o parâmetro probabilidade (Tabela 1). Na primeira hipótese, os parâmetros assumem um valor constante (*i.e.* modelo nulo) e admite-se que a distância não afeta PCEF. Então,

$$f(x) = b_0 \quad (7)$$

onde b_0 é o parâmetro a ser estimado.

A segunda hipótese considera que a distribuição de PCEF em função da distância entre os fragmentos se aproxima de um decaimento exponencial negativo, como sugerido por alguns pesquisadores (por exemplo, Urban and Keitt 2001; Saura and Pascual-Hortal 2007a). Essa função é definida como

$$f(x) = e^{b_1 \cdot x} \quad (8)$$

onde b_1 é o parâmetro a ser estimado.

Por último, a terceira hipótese considera que o parâmetro probabilidade é melhor descrito pela função logística (Rail et al. 1997; Awade and Metzger 2008), a qual é dada por

$$f(x) = e^{b_0 + b_1 \cdot x} / (1 + e^{b_0 + b_1 \cdot x}) \quad (9)$$

onde b_0 e b_1 são os parâmetros a serem estimados.

A incidência de *P. leucoptera* foi modelada utilizando-se os índices acima descritos como variáveis preditivas. No total, foram gerados 8 modelos (Tabela 1), sendo três modelos simples (incluindo apenas uma das variáveis preditivas), quatro modelos múltiplos (incluindo duas variáveis preditivas) e um modelo nulo, levando em conta a hipótese em que a incidência não é afetada pelas variáveis preditivas (ver Eq. 8). Os modelos múltiplos foram organizados de modo a incluir a variável estrutural mais uma das variáveis de conectividade, sendo dois deles aditivos e dois considerando um fator de interação entre os preditores. Com isso, pudemos avaliar hipóteses em que a incidência da espécie é afetada, ao mesmo tempo, por um atributo do fragmento focal e por um atributo do contexto em que ele está inserido (*i.e.* sub-grafo). Todos os índices foram transformados para a escala logarítmica a fim de se obter um melhor encaixe das funções nos modelos. Ademais, em todos os modelos, exceto o nulo, foi utilizada a função logística (ver Eq. 9) como descritora do parâmetro probabilidade da distribuição do erro (ver Eq. 6).

Tabela 1. Representação dos modelos utilizados para descrever a variação da probabilidade de atravessar áreas abertas em função da distância entre os fragmentos e para descrever a variação da probabilidade de incidência de *P. leucoptera* em fragmentos florestais. PCEF = probabilidade de conexão entre fragmentos; P(I) = probabilidade de incidência; DIST = distância entre os fragmentos florestais; AF = Área do fragmento; IICS = Índice integral de conectividade do sub-grafo; PCS = Índice probabilístico de conectividade do sub-grafo; b_0 a b_5 = parâmetros associados às variáveis explanatórias.

Variável resposta modelada	Descrição
<i>Probabilidade de atravessar áreas abertas</i>	
PCEF ~ dbinomial ($s = 1$, $p = b_0$)	nulo
PCEF ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 \cdot DIST)}$)	decaimento exponencial
PCEF ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_1 \cdot DIST)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DIST)}$)	logístico
<i>Incidência</i>	
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = b_0$)	nulo
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_1 \cdot AF)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot AF)}$)	AF
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_2 \cdot IICS)} / 1 + e^{(b_0 + b_2 \cdot IICS)}$)	IICS
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_3 \cdot PCS)} / 1 + e^{(b_0 + b_3 \cdot PCS)}$)	PCS
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_2 \cdot IICS)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_2 \cdot IICS)}$)	AF + IICS
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_3 \cdot PCS)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_3 \cdot PCS)}$)	AF + PCS
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_2 \cdot IICS + b_4 \cdot AF \times IICS)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_2 \cdot IICS + b_4 \cdot AF \times IICS)}$)	AF × IICS
P(I) ~ dbinomial ($s = 1$, $p = e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_3 \cdot PCS + b_5 \cdot AF \times PCS)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot AF + b_3 \cdot PCS + b_5 \cdot AF \times PCS)}$)	AF × PCS

Seleção de modelos

A comparação entre os modelos referentes a cada variável resposta foi feita por meio de um procedimento de seleção de modelos baseado em critérios oriundos da teoria da informação (Kullback & Liebler, 1951; Burnham & Anderson, 2002). Foi empregado o critério de informação de segunda ordem (AICc; Hurvich & Tsai, 1989), uma derivação do critério de informação de Akaike (AIC; Akaike, 1974) recomendada para pequenas amostras (Burnham & Anderson, 2002). Quanto menor for o AICc de um modelo, maior sua plausibilidade. Assim, os modelos de um mesmo conjunto foram ordenados em ordem decrescente de plausibilidade e foram comparadas as diferenças entre os AICc do melhor modelo em relação aos outros ($\Delta AICc$). Foi utilizado o peso de Akaike (ω_i ; Burnham & Anderson, 2002) como medida da evidência a favor do modelo i ser o melhor do conjunto. Para facilitar a visualização, foi fornecida a razão de evidência a favor do melhor modelo ($RE = \omega_i \text{ melhor modelo} / \omega_i \text{ outro modelo}$).

Comparações mais detalhadas foram restritas aos casos em que o melhor modelo teve um baixo suporte ($\omega_i < 0.9$). Para isso, foi organizado um subconjunto de confiança dos melhores modelos (Burnham& Anderson, 2002), para o qual foram estimadas as importâncias de cada variável ($\Psi_{\text{variável}} = \sum \omega_i$ dos modelos que possuem a variável focal). Este subconjunto de confiança inclui todos os modelos com ΔAICc menor ou igual a um valor de corte (Δc). O Δc é calculado por meio de um procedimento de reamostragem randômica dos dados (*Bootstrap*; Burnham& Anderson, 2002). Foram geradas 100000 amostras de *bootstrap* e em cada uma delas todos os modelos foram parametrizados novamente. Então, para cada amostra de *bootstrap* (B_i), foi calculado Δp , que é a diferença de AICc entre o modelo selecionado (M_s ; *i.e.* o melhor modelo obtido no processo de seleção sem reamostragem) e o melhor modelo obtido para essa amostra. Assim, se M_s for o mesmo que o melhor modelo de B_i , $\Delta p = 0$, caso contrário, $\Delta p > 0$. O valor de Δc foi dado pelo 90^o percentil da distribuição de Δp ($n = 100000$; Burnham& Anderson, 2002). Por fim, foi aplicado o procedimento de ponderação de modelo (*model averaging*; Burnham& Anderson, 2002) a fim de fornecer uma estimativa dos parâmetros (θ_i) que leve em conta a incerteza do processo de seleção. Além disso, foi calculado o erro padrão incondicional ($ep_{\text{inc}}(\theta_i)$) das estimativas dos parâmetros do melhor modelo (Burnham& Anderson, 2002).

Para o caso de um único modelo apresentar forte suporte ($\omega_i \geq 0.9$), inferências sobre a incerteza envolvida em sua parametrização foram obtidas pela análise da superfície de verossimilhança dos seus parâmetros (Royall, 1997; Bolker, 2007). Como intervalo de confiança da estimativa dos parâmetros, foram verificadas todas as combinações de parâmetros que produziram modelos com diferença da log-verossimilhança negativa ≤ 2 em relação ao modelo de máxima log-verossimilhança

negativa (Royall, 1997; Bolker, 2008). Então, o intervalo foi obtido tomando-se os valores mais extremos (mínimo e máximo) de cada parâmetro.

Todas as análises foram rodadas no aplicativo R 2.6 (R Development Core Team, 2007), sendo que para as estimativas dos parâmetros foi usado o pacote *bbmle* (Bolker, unpublished data).

3. RESULTADOS

3.1. Probabilidades de conexão entre fragmentos

Pyriglena leucoptera foi capaz de atravessar áreas abertas em movimentos entre fragmentos florestais e esta capacidade foi fortemente afetada pela distância entre os fragmentos, uma vez que o modelo nulo não possui suporte empírico ($\Delta AICc = 18.2$ e $\omega_i < 0.001$; Tabela 2). O modelo logístico apresentou um forte suporte ($\omega_i = 0.892 \approx 0.9$), e pode ser considerado como único modelo preditivo da probabilidade de movimentação rotineira entre os fragmentos (Tabela 2). Os parâmetros estimados foram $b_0 = -0.235$ e $b_1 = 5.912$, levando a um limiar de conexão entre fragmentos de aproximadamente 25 m, para $PCEF = 0.5$ (fig. 2). Esta distância foi usada para definir os sub-grafos para o cálculo de IICS. Para distâncias acima de 45 m, $PCEF \approx 0$. O intervalo de confiança dos parâmetros estimados foi: $1.82 \leq b_0 \leq 14.18$ e $-0.54 \leq b_1 \leq -0.09$. Com isso, pode-se inferir um intervalo de confiança para o limiar de conexão entre fragmentos como sendo: $17 \text{ m} \leq \text{limiar de conexão} \leq 34 \text{ m}$ (fig.3).

Tabela 2. Resultado da seleção de modelos para a melhor curva descritora da variação da probabilidade de *P. leucoptera* realizar movimentos entre fragmentos florestais em função da distância. - *LL* = log-verossimilhança negativa; *k* = número de parâmetros estimados; b_0 e b_1 = valores dos parâmetros estimados.

Modelo	- LL	AICc	k	$\Delta AICc$	ω_i	parâmetros		PMEF = 0.5
						b_0	b_1	
logístico	4.21	12.98	2	0	0.892	5.912	-0.235	25 m
exponencial	7.52	17.21	1	4.23	0.108	—	-0.043	16 m
nulo	14.49	31.16	1	18.18	< 0.001	0.292	—	—

Fig.2. Probabilidade de realização de movimentos entre fragmentos (PCEF), em função da distância entre eles, estimada pelos modelos: logístico (curva contínua), exponencial (curva tracejada fina) e nulo (linha tracejada larga).

Fig.3. Superfície de verossimilhança para o modelo logístico. Para cada combinação de parâmetros do modelo, é obtido um valor de diferença entre sua log-verossimilhança negativa e a log-verossimilhança do melhor modelo (máxima log-verossimilhança). Quanto menor esta diferença, mais próximo ao vermelho estará esta combinação dos parâmetros, sendo que o ponto preto indica os valores de máxima log-verossimilhança. A elipse em azul delimita uma região dentro da qual a combinação dos parâmetros fornece valores de diferença de log-verossimilhança ≤ 2 . As três isolinhas indicadas (17, 25, 34) mostram os valores mínimo, estimado e máximo do limiar de conexão (para PCEF = 0.5), considerando o intervalo delimitado pela a elipse de confiança (elipse azul).

3.2. Comparação dos modelos de incidência

Pyriglena leucoptera esteve presente em 33 dos 58 fragmentos florestais amostrados (Apêndice 1). Sua incidência foi afetada pela disponibilidade de habitat, uma vez que o modelo nulo mostrou um suporte extremamente baixo ($\Delta AICc = 8.9$, $\omega_i = 0.007$). O melhor modelo foi o que considerou apenas o índice PCS como descritor da incidência (Tabela 3). Entretanto, este modelo apresentou $\omega_i = 0.548$, evidenciando uma substancial incerteza na seleção do melhor modelo. O segundo melhor modelo, foi o que considerou o efeito aditivo de AF e PCS, com $\Delta AICc = 1.4$ e $\omega_i = 0.277$ (RE = 1.98; Tabela 3), indicando uma plausibilidade considerável para este modelo. Desta forma, foi necessário realizar uma comparação mais detalhada, considerando as informações de outros modelos do conjunto.

O procedimento de reamostragem *bootstrap* forneceu valores de $\Delta c = 5.96$, sendo que foram incluídos apenas três modelos no subconjunto dos melhores modelos (Tabela 4). Além de PCS e AF+PCS, o modelo que considerou a interação entre AF e PCS também apresentou suporte considerável ($\Delta AICc = 2.9$ e $\omega_i = 0.134$; Tabela 4). Isso revela a total importância de PCS na modelagem da incidência de *P.leucoptera* ($\Psi_{PCS} = 1 = 100\%$).

Tabela 3. Seleção de modelos preditores da probabilidade de incidência de *P. leucoptera* em função dos índices descritores da disponibilidade de habitat na paisagem. - LL = log-verossimilhança negativa; k = número de parâmetros estimados.

Modelo	- LL	k	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
PCS	34.15	2	72.5	0.0	0.548
AF + PCS	33.72	3	73.9	1.4	0.277
AF $\times$ PCS	33.34	4	75.4	2.9	0.127
AF	37.28	2	78.8	6.3	0.024
AF + IICS	37.27	3	81.0	8.5	0.008
nulo	39.65	1	81.4	8.9	0.007
AF $\times$ IICS	36.52	4	81.8	9.3	0.005
IICS	38.94	2	82.1	9.6	0.005

Tabela 4. Sub-conjunto dos melhores modelos de incidência de *P. leucoptera*, informando os valores dos parâmetros estimados e os parâmetros do melhor modelo após o procedimento de ponderação (*model averaging*). ep_{inc} = erro padrão incondicional dos parâmetros ponderados.

Modelo	ω_i	parâmetros estimados				parâmetros ponderados		ep_{inc}	
		b_0	b_1	b_3	b_5	b_0'	b_3'	b_0'	b_3'
PCS	0.576	- 1.63	—	0.45	—	- 1.64	0.39	0.99	0.43
AF + PCS	0.291	- 2.09	0.55	0.40	—	—	—	—	—
AF × PCS	0.134	- 0.68	- 0.90	0.11	0.29	—	—	—	—

AF foi outra variável presente no subconjunto de melhores modelos. Entretanto, sua importância foi considerada baixa ($\Psi_A = 0.425 = 42.5\%$), uma vez que é menor que ω_i do melhor modelo ($\omega_i = 0.576$; Tabela 4). A rigor, esta variável foi relevante apenas em modelos múltiplos que incluem PCS, sendo que o modelo que considera apenas AF apresentou um suporte muito baixo e sequer entrou no subconjunto dos melhores ($\Delta AICc = 6.3$, $\omega_i = 0.024$; Tabela 3). Já o índice de conectividade binária mostrou-se como um péssimo preditor, haja vista que os modelos que incluem IICS possuem $\Delta AICc \geq 8.5$ e $\omega_i \leq 0.008$ (Tabela 3), indicando suportes extremamente baixos.

Os parâmetros do melhor modelo foram estimados em $b_0 = -1.63$ e $b_3 = 0.45$ (Tabela 4), mostrando uma correlação positiva entre incidência e PCS. No entanto, devido à incerteza envolvida na seleção, foi necessário realizar um *model averaging* para se obter estimativas ponderadas dos parâmetros, levando em conta a informação contida nos outros dois modelos importantes. Assim, foram obtidos os valores $b_0' = -1.64$ e $b_3' = 0.39$, com $ep_{inc}(b_0) = 0.99$ e $ep_{inc}(b_3) = 0.43$ (Tabela 4). Então, para fins exploratórios (*sensu* Burnham & Anderson, 2002), a probabilidade de incidência de *P. leucoptera* em um fragmento foi dada como (fig. 4):

$$P_{inc} = e^{-1.64 + 0.39 \cdot PCS} / (1 + e^{-1.64 + 0.39 \cdot PCS}) \quad (10)$$

Fig. 4. Probabilidade de incidência de *P. leucoptera* em fragmentos florestais, em função de log (PCT). As linhas tracejadas indicam estimativas além dos valores utilizados para a análise (pontos indicados).

4. DISCUSSÃO

4.1. Capacidade de atravessar áreas abertas e suas implicações

Apesar do aspecto funcional da conectividade ser considerado essencial para o entendimento da distribuição e incidência das espécies de aves em paisagens fragmentadas (Wiens 1994; Uezu et al. 2005; Martensen et al. 2008), existem poucos trabalhos que lidaram explicitamente com este tema (por exemplo, Robichaud *et al.*, 2002), dada a dificuldade em se coletar dados sobre movimento animal (Lima and Zollner 1996; Bélisle 2005). Em acordo com outros estudos (Rail *et al.*, 1997; Creegan & Osborne 2005; Awade & Metzger 2008; Robertson & Radford, 2009), este trabalho mostrou que, para aves, a técnica de playback é um método muito eficiente para a obtenção das suas probabilidades de movimentação entre fragmentos. Embora essa

técnica aborde somente movimentos territoriais (Norris and Stuchbury 2001), a ausência destes movimentos rotineiros (*home range gap-crossing sensu* Grubb & Doherty, 1999) pode afetar o estabelecimento de territórios de aves (Brooker and Brooker 2001), o que, por sua vez, pode causar rupturas na distribuição espacial de populações que vivem em ambientes fragmentados (Hanski and Gilpin 1997).

Contrariamente ao proposto em outros estudos (Urban and Keitt 2001; Saura and Pascual-Hortal 2007a), nossos resultados demonstram que a curva logística é o melhor descritor da variação das probabilidades de movimentação entre fragmentos para *P. leucoptera*. Esta função é altamente recomendada quando se tem uma variável resposta binária para ser modelada (Jongman et al. 1995; Hosmer and Lemeshow 2000 - livros). De fato, esta função foi usada com sucesso em outros trabalhos (Rail et al. 1997; Cregan and Osborne 2005; Awade and Metzger 2008; Robertson & Radford, 2009) e, aqui, previu um padrão muito diferente se comparada com a função de decaimento exponencial.

No geral, a capacidade de *P. leucoptera* realizar movimentos entre fragmentos é fortemente limitada pela distância entre eles. Apesar de Uezu *et al.* (2005), por meio de dados episódicos, sugerirem que *P. leucoptera* é capaz de cruzar áreas abertas de até 60 m, o estudo aqui apresentado, delineado especificamente para se obter a capacidade desta espécie atravessar áreas abertas, mostrou que acima de 45 m a probabilidade deste movimento é quase nula. Desta forma, pode-se considerar que *P. leucoptera* possui uma baixa capacidade de realizar conexões entre os fragmentos, implicando em uma redução severa da quantidade de habitat disponível para esta espécie em paisagens muito fragmentadas. Outras espécies de aves mais generalistas que ocorrem na Mata Atlântica também apresentaram esta limitação (Awade and Metzger 2008), entretanto elas foram capazes de atravessar distâncias maiores (*e.g.* 40 m para PCEF = 0.5) em relação às

atravessadas por *P. leucoptera* (e.g. 25 m para PCEF = 0.5), indicando uma potencial relação entre a capacidade de atravessar áreas abertas e a sensibilidade à fragmentação. O mesmo foi observado para outras espécies de florestas boreais (distância > 40 m; Rail *et al.*, 1997; distância > 150 m; Bélisle & Desrochers, 2002) e também de floresta tropical na Austrália (distância > 65 m; Robertson & Radford, 2009).

4.2. Incidência e a importância da conectividade funcional probabilística

A conectividade da paisagem é um aspecto fundamental para se compreender os efeitos da fragmentação do habitat para as espécies e é um assunto que vem ganhando muita importância recentemente (Crooks & Sanjayan, 2007). Nossos resultados corroboram esta perspectiva, mostrando a necessidade de se usar índices consistentes para quantificar a conectividade funcional. Uezu *et al.* (2005) e Boscolo (2007) já haviam demonstrado que a abundância e a incidência de *P. leucoptera* são afetadas, sobretudo, pela conectividade da paisagem. Entretanto, as conclusões desses autores foram baseadas, principalmente, na correlação negativa observada entre a abundância ou o padrão de presença/ausência desta espécie e a média das distâncias Euclidianas do vizinho mais próximo, um índice de conectividade puramente estrutural.

Vários estudos demonstraram que o uso de distâncias euclidianas não é adequado quando se visa entender os efeitos da fragmentação do habitat na biota. Este índice apresenta severas inconsistências e ambigüidades, por não levar em conta informações sobre a disponibilidade de recursos no ambiente (Moilanen and Nieminen 2002; Bender *et al.* 2003; Tischendorf *et al.* 2003, Fagan & Calabrese, 2007), além de não considerar a conectividade sob a perspectiva da espécie em questão. Em contrapartida, o índice PCS não apresenta tais inconsistências (Saura and Pascual-Hortal 2007a), sendo, portanto, mais apropriado para avaliar a conectividade. A conectividade funcional, descrita pelo

índice PCS, foi um fator fundamental para se compreender a variação da probabilidade de incidência de *P. leucoptera* em fragmentos florestais, sendo muito mais explicativa do que o índice estrutural (tamanho do fragmento).

A variação da abundância de outras duas espécies de aves da Mata Atlântica também foi melhor explicada pela conectividade funcional (Awade & Metzger, 2008). Entretanto, nesse estudo a conectividade foi vista apenas em sua forma binária, por meio do índice área do sub-grafo (AS), mostrando uma importante diferença em relação ao observado para *P. leucoptera*, já que todos os modelos que incluíram IICS como variável explanatória apresentaram suportes muito baixos para esta espécie. A hipótese desta diferença ser devido ao emprego de índices de origens distintas foi descartada, pois AS e IICS são, por definição, fortemente correlacionados (para os fragmentos amostrados esta correlação foi de $r = 0.95$). Isso revela a necessidade de se incorporar o conceito probabilístico em um índice que vise mensurar a conectividade funcional para uma determinada espécie (*e.g.* PCS), caso contrário o efeito da conectividade pode ser subestimado.

Apesar da área do fragmento ter sido uma variável de importância relativamente baixa, quando associada aditivamente com PCS forneceu um modelo com suporte considerável, indicando que uma abordagem multi-escalar para explicar a variação da incidência de *P. leucoptera* (*i.e.* escala do fragmento e escala da paisagem/sub-grafo) não é de todo desprezível. De fato, Boscolo & Metzger (2009), utilizando apenas índices estruturais, verificaram que a incidência desta espécie é melhor explicada em modelos multi-escalares. No entanto, vale destacar que, de forma geral, a riqueza e abundância total de aves insetívoras de sub-bosque parecem ser afetadas somente pela conectividade da paisagem (Martensen *et al.*, 2008), o que fortalece o maior suporte dado ao modelo que inclui apenas PCS como variável explanatória.

Sendo assim, acreditamos que os efeitos da conectividade na variação da incidência de uma espécie em fragmentos florestais podem ser melhor avaliados usando-se índices probabilísticos, como PCS. No caso de *P. leucoptera*, PCS influenciou positivamente a incidência desta espécie, no entanto, uma generalização deste padrão para outras espécies de aves não é possível, pois a conectividade pode se manifestar diferentemente para cada espécie (Awade & Metzger, 2008; Martensen, 2008; Taylor *et al.*, 2006), em particular em função da capacidade das espécies de realizarem movimentos entre fragmentos (Lees & Peres, 2009). Portanto, sugerimos novos estudos como o aqui apresentado, visto que um aumento do esforço nesse sentido representará um maior embasamento para medidas de planejamento e manejo de paisagens que visem a conservação das aves em geral.

6. CONCLUSÕES

A conectividade funcional é um importante fator que pode afetar a incidência de aves florestais em paisagens fragmentadas. Nossos resultados demonstram a necessidade de uma medição consistente da conectividade, o que pode ser garantido por uma abordagem baseada na teoria dos grafos, no conceito de disponibilidade de habitat (*sensu* Pascual-Hortal & Saura, 2006), e por uma visão probabilística das conexões entre os fragmentos. Nesse sentido, PCS mostrou-se como um excelente índice para ser aplicado em escalas espaciais pequenas, como as paisagens de aproximadamente 10800 ha utilizadas aqui. Este índice é uma variação de PC para medir o contexto no qual o fragmento focal está inserido (*i.e.* o sub-grafo) e não para medir a conectividade de toda a paisagem, o que permite uma integração entre a visão da ecologia de paisagens e a visão metapopulacional de conectividade (Moilanen & Hanski, 2001). De acordo com Saura & Pascual-Hortal (2007a), PC é “geral o suficiente para ser adaptável a uma

ampla gama de situações”. Por fim, vale ressaltar que esta visão probabilística da conectividade depende da coleta dados de movimentação das espécies, os quais podem ser eficientemente obtidos para aves territorialistas por meio de experimentos que usem a técnica de playback.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**:719-723.
- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *The Condor* **101**:537 - 548.
- Awade, M. & Metzger, J.P. 2008. Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecology* **33** (7):863-871.
- Bender, D.J., Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* **18** (1):17-39.
- Bélisle, M. & Desrochers, A. 2002. Gap-crossing decisions by forest birds: An empirical basis for parameterizing spatially-explicit, individual-based models. *Landscape Ecology* **17** (3):219-231.
- Bélisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86** (8):1988-1995.
- Bolker, B.M. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton: Princeton University Press, 408 p.
- Boscolo, D., Metzger, J.P. & Vielliard, J.M.E. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78** (4):629-644.
- Boscolo, D. 2007. Influência da estrutura da paisagem sobre a persistência de três espécies de aves em paisagens fragmentadas da Mata Atlântica. *Tese de Doutorado*, Universidade de São Paulo, São Paulo. Disponível em: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-13022008-180423/>.
- Boscolo, D. & Metzger, J.P. 2009. Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*:1-12.
- Brooker, M. & Brooker, L. 2001. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. *Wildlife Research* **28** (2):205-214.

- Bunn, A.G., Urban, D.L. & Keitt, T.H. 2000. Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* **59** (4):265-278.
- Burnham, P.B. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2 ed. Nova Iorque: Springer-Verlag, Inc., 748 p.
- Creegan, H.P. & Osborne, P.E. 2005. Gap-crossing decisions of woodland songbirds in Scotland: An experimental approach. *Journal of Applied Ecology* **42** (4):678-687.
- Crooks, K.R. & Sanjayan, M. 2006. *Connectivity Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 728 p.
- Edwards, A.W.F. 1972. *Likelihood*. Cambridge: Cambridge University Press, 294 p.
- Fagan, W.F. & Calabrese, J.M. 2006. Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements. In: Crooks, K.R. and Sanjayan, M. (Eds), *Connectivity Conservation*, Cambridge: Cambridge University Press. pp. 297-317.
- Falls, J.B. 1981. Mapping territories with playback: an accurate census method for songbirds. *Studies in Avian Biology* **6**:86-91.
- Gross, J. & J., Y. 1999. *Graph theory and its applications*. Florida: CRC Press, 600 p.
- Grubb, J., T.C. & Doherty, J., P.F. 1999. On home-range gap-crossing. *The Auk* **116** (3):618-628.
- Hanski, I. & Gilpin, M.E. 1996. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego: Academic Press, 528 p.
- Harris, R.J. & Reed, M. 2001. Territorial movements of Black Throated Blue Warblers in a landscape fragmented by forestry. *The Auk* **118** (2):544 - 549.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 2000. *Applied logistic regression*. Nova Iorque: John Wiley & Sons, Inc., 387 p.
- Hurvich, C.M. & Tsai, C.-L. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* **76** (2):297-307.
- Ivanciuc, O., Balaban, T.-S. & Balaban, A.T. 1993. Design of topological indices. Part 4. Reciprocal distance matrix, related local vertex invariants and topological indices. *Journal of Mathematical Chemistry* **12** (1):309-318.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F. & Van Tongeren, O.F.R. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 321 p.
- Kindlmann, P. & Burel, F. 2008. Connectivity measures: A review. *Landscape Ecology* **23** (8):879-890.

- Kullback, S. & Leibler, R.A. 1951. On information and sufficiency. *Annals of Mathematical Statistics* **22**:79-86.
- Lees, A.C. & Peres, C.A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* **118** (2):280-290.
- Li, H. & Wu, J. 2004. Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology* **19** (4):389-399.
- Lima, S.L. & Zollner, P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11** (3):131-135.
- Martensen, A.C., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* **141** (9):2184-2192.
- Moilanen, A. & Hanski, I. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* **95** (1):147-151.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* **83** (4):1131-1145.
- Norris, D.R. & Stutchbury, J.M. 2001. Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology* **15** (3):729 - 736.
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: Towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* **21** (7):959-967.
- R Development Core Team. 2007.R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena. *Disponível em*: <http://www.R-project.org>
- Rail, J.-F., Darveau, M., Desrochers, A. & Huot, J. 1997. Territorial responses of boreal forest birds to habitat gaps. *The Condor* **99**:976 - 980.
- Ricotta, C., Stanisci, A., Avena, G.C. & Blasi, C. 2000. Quantifying the network connectivity of landscape mosaics: A graph-theoretical approach. *Community Ecology* **1** (1):89-94.
- Robertson, O.J. & Radford, J.Q. 2009. Gap-crossing decisions of forest birds in a fragmented landscape. *Austral Ecology* **34** (4):435-446.
- Robichaud, I., Villard, M.-A. & Machtans, C.S. 2002. Effects of forest regeneration on songbird movements in a managed forest landscape of Alberta, Canada. *Landscape Ecology* **17**:247 - 262.
- Royall, R.M. 1997. *Statistical evidence: a likelihood paradigm*. Nova Iorque: Chapman & Hall, 207 p.

- Saura, S. & Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* **83** (2-3):91-103.
- Saura, S. & Pascual-Hortal, L. 2007. Conefor Sensinode 2.2 User's Manual: Software for quantifying the importance of habitat patches for maintaining landscape connectivity through graphs and habitat availability indices. University of Lleida, Lleida. *Disponível em*: <http://www.conefor.udl.es/cs22.htm>
- Sieving, K.E., Willson, M.F. & De Santo, T.L. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south temperate rainforest. *The Auk* **113** (4):944 - 949.
- Taylor, P.D., Fahrig, L. & With, K.A. 2006. Landscape connectivity: a return to the basics. In: Crooks, K.R. and Sanjayan, M. (Eds), *Connectivity Conservation*, Cambridge: Cambridge University Press. pp. 29-43.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90** (1):7-19.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* **15** (7):633 - 641.
- Tischendorf, L. 2001. Can landscapes indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology* **16**:235 - 254.
- Tischendorf, L., Bender, D.J. & Fahrig, L. 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* **18** (1):41 - 50.
- Uezu, A., Metzger, J.P. & Vielliard, J.M.E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123** (4):507-519.
- Urban, D. & Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* **82** (5):1205-1218.
- Wiens, A.W. 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:S97 - S104.

Apêndice 1 - Área do fragmento amostral (AF), índice integral de conectividade do sub-grafo (IICS), índice probabilístico de conectividade do sub-grafo (PCS) e incidência de *P. leucoptera*.

Fragmento	Paisagem	AF (ha)	IICS (ha ²)	PCS (ha ²)	Incidência
<i>Alce</i>	TA	24.21	632.21	809.42	1
<i>Antenor</i>	TA	2.82	5125284.28	24309010.69	1
<i>Baleia</i>	TA	4.93	1373636.37	24309010.69	0
<i>Bicudinho</i>	TA	26.64	709.92	987.89	1
<i>Cristo</i>	TA	146.06	22469.91	23674.67	1
<i>Fuzue</i>	TA	21.48	16330.97	137923.87	0
<i>Ivone</i>	TA	3.87	14.87	14.81	1
<i>Jeanzao</i>	TA	41.24	1373636.37	24309010.69	1
<i>Jeanzinho</i>	TA	4.08	16.56	24309010.69	1
<i>Linha</i>	TA	36.53	1373636.37	24309010.69	1
<i>Medico</i>	TA	85.27	121474.16	24309010.69	1
<i>Noemio</i>	TA	23.24	1373636.37	24309010.69	0
<i>Octagesimo</i>	TA	58.12	1373636.37	24309010.69	1
<i>Odorico</i>	TA	157.05	5125284.28	24309010.69	1
<i>Osasco</i>	TA	39.95	1595.89	24309010.69	1
<i>Pacman</i>	TA	3.51	12.16	999.00	1
<i>Professor</i>	TA	27.91	5125284.28	24309010.69	0
<i>Teomar</i>	TA	88.81	16330.97	137923.87	1
<i>Torres</i>	TA	3.83	14.53	17.03	0
<i>Vagão</i>	TA	4.50	1112.02	2117.23	1
<i>Alcides</i>	CA	5.17	109.62	1038955.50	1
<i>Beto-Jamil</i>	CA	24.20	1055.51	1038955.50	1
<i>Carmo_Mess</i>	CA	5.52	61.02	96.84	0
<i>Dito</i>	CA	4.94	24.33	41.87	0
<i>Dito_Andre</i>	CA	18.97	437.90	1038955.50	1
<i>Godoy</i>	CA	22.69	989.05	1038955.50	1
<i>Japones</i>	CA	8.23	97101.05	400414.77	1
<i>Lacerda</i>	CA	14.01	309.71	502.65	0
<i>Lila</i>	CA	28.83	831.15	832.47	1
<i>Maria</i>	CA	3.74	66440.13	400414.77	0
<i>Mioko</i>	CA	55.03	3655.35	1038955.50	1
<i>Nels_Pedro</i>	CA	155.76	66440.13	400414.77	1
<i>Pedroso</i>	CA	202.90	43802.26	1038955.50	1
<i>Reizinho</i>	CA	18.29	359.02	3829.77	1
<i>Sr_Jorge</i>	CA	24.01	1720.61	400414.77	1
<i>Taki_Agos</i>	CA	185.65	97101.05	400414.77	1
<i>Tereza</i>	CA	1.95	3.75	1038955.50	1
<i>Zezinho</i>	CA	529.84	531177.52	1038955.50	1

Apêndice 1 - Continuação.

<i>Alteres</i>	RG	42.72	1825.01	1825.00	0
<i>Boiadero</i>	RG	7.02	49.28	49.46	0
<i>Bojado</i>	RG	43.57	1974.94	2094.76	0
<i>Citadini</i>	RG	43.66	33029.55	63805.40	0
<i>Coroinha</i>	RG	3.23	10.44	10.43	0
<i>Cromossomo</i>	RG	27.98	826.57	898.70	1
<i>Divisa</i>	RG	106.93	33029.55	63805.40	0
<i>Falopio</i>	RG	52.24	2729.03	3780.52	1
<i>Harpa</i>	RG	6.66	50.14	927.56	1
<i>J_Pedroso</i>	RG	12.79	234.43	319.79	0
<i>Lira</i>	RG	16.01	256.34	256.32	0
<i>Meninas</i>	RG	7.18	122.34	152.49	0
<i>PadPedro</i>	RG	7.59	57.62	57.61	0
<i>Pascoal</i>	RG	3.03	9.18	9.18	1
<i>Piramba</i>	RG	9.21	84.82	84.82	0
<i>POnorio</i>	RG	12.03	144.72	144.72	0
<i>Radialista</i>	RG	9.25	85.56	85.56	0
<i>Radji</i>	RG	9.41	88.54	88.55	0
<i>Sossussego</i>	RG	15.44	33029.55	63805.40	0
<i>Yoko</i>	RG	11.63	148.85	160.24	0

EFEITOS DA DISTÂNCIA ENTRE FRAGMENTOS E DO SEXO NA DISPERSÃO: EVIDÊNCIAS DE VIÉS SEXUAL NO RISCO DE PREDACÃO E IMPLICAÇÕES PARA A CONECTIVIDADE DA PAISAGEM

Abstract

Dispersal is a process executed by a fraction of individuals or propagules of some species, and in animals, it refers to an alteration in organism's home-range. This process affects the habitat connectivity for a species, altering population dynamics and genetics. Dispersal may be driven by fixed (*i.e.* natal dispersal) or conditioned (*i.e.* in response to adverse environmental conditions) behaviours, and it is sex-biased for some species. Furthermore, in fragmented landscapes, the distance between forest patches may be a key factor limiting dispersal success. Using radiotelemetry and translocation experiments, it was assessed if the dispersal behaviour of an Atlantic rainforest bird (*Pyriglena leucoptera*) is affected by inter-patch distances, and if there is a sexual difference in this behaviour. We analyzed three response variables (emigration impetus, time in the release patch before dispersing and completion of inter-patch movement), concerning the first two stages of the dispersal process (emigration and transfer in the matrix). Results showed that dispersal movements are strongly affected by the inter-patch distance. Increasing inter-patch distances reduced the probability of emigration and increased the time spent in the patch. This effect is sex-biased, since females presented both a higher emigration impetus and a higher efficiency during the movements in the matrix, since only males were predated in the matrix. These results suggest that considering only immigration rates when investigating the effects of dispersal on population dynamics could be dangerous, since sex-biased emigration propensity and predation risk in the matrix are important to be considered when determining the ability of individuals to make connections in the landscape. As a consequence, in highly fragmented landscape it is expected that the colonization rates of empty patches may decrease, as many patches may be accessible only for females, which in turn, should reduce the species incidence in the landscape. Therefore, we suggest that, management of highly fragmented landscapes must be addressed by restoration practices aiming the intensification of the species dispersal flux, considering different movement restrictions among sexes.

Resumo

A dispersão é um processo realizado por parte dos indivíduos ou propágulos de uma população e, no caso de animais, refere-se a uma alteração na área de uso do organismo dispersor. Este processo afeta a conectividade do habitat para uma determinada espécie, alterando a dinâmica e a genética de suas populações. A dispersão pode ser desencadeada por comportamentos fixos (*i.e.* dispersão natal) ou condicionais (*i.e.* em resposta à condições ambientais adversas), sendo que para algumas espécies ela é enviesada para um dos sexos. Ademais, em paisagens fragmentadas, a distância entre os fragmentos florestais pode ser um dos principais fatores limitantes do sucesso dispersivo de um indivíduo. Por meio de experimentos de translocação e radiotelemetria, foi verificado se o comportamento dispersivo da uma espécie de ave florestal da Mata Atlântica (*Pyriglena leucoptera*) é afetado pela distância entre fragmentos florestais e se este comportamento varia conforme o sexo do potencial indivíduo dispersor. Foram analisadas três variáveis resposta (ímpeto emigratório, tempo de permanência no fragmento de soltura e efetivação de um movimento entre fragmentos florestais), referentes às duas primeiras etapas do processo dispersivo (emigração e transferência pela matriz). Os resultados mostraram que a movimentação dispersiva entre fragmentos florestais é fortemente afetada pela distância entre eles. Aumentos na distância entre os fragmentos levam a reduções nas probabilidades de emigração e a aumentos no tempo de permanência no fragmento de soltura. Este efeito é diferente entre os sexos de *P. leucoptera*, já que fêmeas apresentaram tanto um maior ímpeto emigratório, quanto maior eficiência na movimentação pela matriz, uma vez que apenas machos foram predados neste ambiente. Desta forma, averiguar os efeitos da dispersão para a dinâmica de populações de *P. leucoptera* considerando apenas as taxas de imigração pode ser perigoso, visto que tanto o viés sexual na propensão à emigração, quanto o risco de predação na matriz são fatores fundamentais para determinar a capacidade dos indivíduos realizarem conexões na paisagem. Como consequência, espera-se que em paisagens intensamente fragmentadas as taxas de colonização de áreas desocupadas sejam comprometidas, pois muitas delas podem ser acessíveis apenas para as fêmeas. Isso por sua vez pode reduzir a incidência da espécie na paisagem. Sugere-se, portanto, que o manejo de paisagens altamente fragmentadas seja focado em práticas de restauração que visem o aumento do fluxo dispersivo da espécie, considerando as diferentes restrições à movimentação entre os sexos.

1. INTRODUÇÃO

A dispersão é um processo executado por uma parcela variável dos indivíduos de qualquer espécie conhecida. Simplificadamente, dispersão se refere ao deslocamento de um organismo ou de propágulos (para o caso de espécies com forma de vida sésil, como as plantas) entre áreas distintas de habitat. Para animais, em geral, este processo envolve um tipo específico de movimentação, com causas, consequências e padrões bem distintos em relação aos movimentos do tipo rotineiro (*e.g.* aqueles envolvidos no forrageamento; Hansson, 1991; Grubb & Doherty, 1999; Bowler & Benton, 2005).

Bowler & Benton (2005) consideram que a dispersão é “*uma estratégia para aumentar o fitness* (de um organismo)...”, uma vez que o habitat de uma determinada espécie pode ser visto como um espaço heterogêneo - contínuo ou fragmentado - onde o *fitness* esperado para um certo indivíduo varia conforme sua localização neste espaço. Embora mecanismos inatos de dispersão (*i.e.* estratégias fixas) tenham sido reportados na literatura, são muito freqüentes os casos em que o processo dispersivo é desencadeado em resposta às condições ambientais apresentadas aos indivíduos (Howard, 1960; Bowler & Benton, 2005). Neste sentido, os organismos ponderam entre os custos (*e.g.* energéticos, risco de mortalidade) e os benefícios (*e.g.* melhores áreas para alimentação e reprodução) associados ao processo dispersivo, revelando a importância de fatores comportamentais regulando a dispersão (Zollner & Lima, 2005; Bélisle, 2005). Isso favorece o desenvolvimento de inúmeras estratégias dispersivas, as quais podem refletir padrões de movimentação bem diferenciados entre as espécies ou mesmo entre os indivíduos de uma população. Um bom exemplo disso são mecanismos de dispersão enviesados para um dos sexos, onde machos e fêmeas exibem comportamentos dispersivos distintos (Greenwood, 1980; Gandon, 1999; Norris & Stutchbury, 2002). Este mecanismo é muito comum em aves e mamíferos, e pode ser

explicado como uma estratégia para evitar endocruzamentos na população ou como resultado de diferenças sexuais na interpretação das condições ambientais, fazendo com que o estímulo à dispersão não seja igual entre os sexos (Pusey, 1987; Pusey & Wolf, 1996).

Em paisagens fragmentadas, a distância entre os fragmentos de habitat pode exercer forte influência no comportamento dispersivo de um organismo, dada a correlação positiva entre distância a ser percorrida e os custos envolvidos nesta movimentação (Lima & Dill, 1990; Moore *et al.*, 2008). As capacidades dispersivas dos organismos variam de acordo com o táxon e com a história natural das espécies, sendo que, em geral, observa-se uma correlação positiva entre a massa do animal e a distância que ele é capaz de dispersar (Ness *et al.*, 2004; Creegan & Osborne, 2005; Jenkins *et al.*, 2007). Além disso, o alcance de percepção da paisagem pelos indivíduos também varia em função da espécie considerada e em função das características espaciais do ambiente circundante, o que por sua vez afeta a habilidade do animal detectar outras áreas de seu habitat (Olden *et al.*, 2004; Baguette & Van Dyck, 2007).

Um aspecto geral da dispersão animal é que ela promove uma alteração na localização geográfica do território ou da área de uso do indivíduo dispersor. Como consequência, este processo afeta diretamente a conectividade entre as manchas de habitat, levando a alterações na dinâmica e na genética das populações, sendo, portanto, um fator de crucial importância para se determinar a distribuição das espécies (Dieckman *et al.*, 1999; Bowler & Benton, 2005), principalmente em áreas onde o habitat encontra-se intensamente fragmentado em decorrência de atividades humanas. Via de regra, altas taxas dispersivas estão associadas a reduções no risco de extinção das populações, devido a aumentos na taxa de colonização de habitats desocupados (Hanski & Gilpin, 1996) ou à adição de indivíduos imigrantes em populações em declínio

demográfico (efeito resgate; Brown & Kodric-Brown, 1977). Ademais, movimentos dispersivos permitem a transferência e o espalhamento de genes diversificados entre as populações de uma espécie, o que aumenta a variabilidade genética destas populações, e diminui a probabilidade de extinções estocásticas ambientais e demográficas (Lande 1988).

Apesar de sua enorme importância para a conservação das espécies e para o manejo de populações, a dispersão é um fator ainda pouco explorado explicitamente em estudos sobre os efeitos da fragmentação do habitat para a biota, principalmente envolvendo animais da região neotropical. Destes poucos estudos, grande parte não aborda o processo dispersivo em sua totalidade, visto que ele ocorre, basicamente, em três etapas (*i.e.* emigração, movimentação entre áreas de habitat e imigração; Ims & Yoccoz, 1996; Baguette & Van Dyck, 2007) e geralmente apenas uma delas é contemplada (Bowler & Benton, 2005). A dificuldade em se estabelecer métodos consistentes para o estudo dos movimentos dispersivos justifica, em parte, esta escassez de conhecimento (Lima and Zollner, 1996; Tischendorf and Fahrig, 2000; Bélisle, 2005). Entretanto, com o desenvolvimento de técnicas moleculares eficientes (Manel *et al.*, 2005; Dixon *et al.*, 2007) e com o avanço tecnológico na fabricação de rádios transmissores (Naef-Daenzer *et al.*, 2005), estes problemas vêm sendo superados, o que vem proporcionando um aumento considerável na quantidade de pesquisas realizadas abordando este tema, nos últimos anos (Holyoak *et al.*, 2008).

Em vista do que foi mencionado nos parágrafos anteriores, neste capítulo analisamos três aspectos do comportamento dispersivo de uma espécie de ave endêmica da Mata Atlântica (*Pyriglena leucoptera*, Vieillot, 1818; *Thamnophilidae*), a fim de se compreender os efeitos da distância entre os fragmentos florestais e do sexo para dispersão desta espécie em paisagens fragmentadas. Por fim, foi discutido como estes

movimentos podem afetar a conectividade do habitat e, por consequência, a sobrevivência da espécie em áreas fragmentadas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

Este estudo foi realizado em áreas de Mata Atlântica, situadas em duas regiões distintas do Planalto Atlântico de São Paulo (fig. 1). A região de Capão Bonito (CB) está localizada mais ao sul, nos municípios de Capão Bonito e Ribeirão Grande ($48^{\circ}07'19''\text{W}$ - $48^{\circ}34'08''\text{W}$, $23^{\circ}52'59''\text{S}$ - $24^{\circ}10'46''\text{W}$) e a região de Piedade (PI) se localiza, mais ao centro, nos municípios de Piedade e Tapiraí ($47^{\circ}25'30''\text{W}$ - $47^{\circ}32'33''\text{W}$, $23^{\circ}45'11''\text{S}$ - $23^{\circ}53'37''\text{W}$). As duas regiões representam amplas paisagens fragmentadas adjacentes a áreas de mata contínua estruturalmente conectadas ao extenso maciço da Serra do Mar (fig. 1), perfazendo mais de 1000000 ha contínuos de floresta. Nestas paisagens fragmentadas a matriz é composta essencialmente por pastos e campos agrícolas, sendo que em CB, áreas destinadas ao reflorestamento por *Eucalyptus sp.* vêm crescendo nos últimos anos.

2.2. Delineamento experimental

Seguindo o método proposto por Castellón & Sieving (2006) com algumas adaptações, foram realizados experimentos de translocação de forma a estimular uma situação em que o animal translocado necessite dispersar para encontrar um novo território. Para isso, foram capturados indivíduos adultos de ambos os sexos nas áreas de mata contínua adjacentes às paisagens fragmentadas de CB e PI (fig.1), onde eles foram soltos. Os locais de captura encontraram-se a pelo menos 2.5 km da borda destas áreas contínuas de floresta e a no mínimo 10 km de distância dos locais de soltura, a fim de evitar uma

possível tendência de retorno ao local de captura (*i.e. homing behaviour*; Bélisle *et al.*, 2001; Gobeil & Villard; 2002; Boscolo *et al.*, 2008). Cada indivíduo foi marcado com um radiotransmissor e, após a sua soltura, seus movimentos foram acompanhados por radiotelemetria.

Fig.1. Localização das duas regiões estudadas dentro do estado de São Paulo. Em evidência e em cor mais escura: A - Região Capão Bonito (CB) e B - Região Piedade (PI). A superfície hachurada em A destaca o início da área de mata contínua, que se liga à Serra do Mar.

Captura e fixação dos radiotransmissores

Indivíduos de *P. leucoptera* foram capturados nas áreas de mata contínua por meio de redes de neblina de 12 × 2.5 m e 36 mm de malha. O período de captura ocorreu entre o nascer do sol e as 14:00, evitando-se dias chuvosos. Para aumentar a eficiência de captura, as redes de neblina foram armadas apenas em locais onde a espécie foi previamente detectada, utilizando-se para isso a técnica de *playback* (Falls, 1981). Ademais, esta técnica também foi aplicada próximo às redes de neblina para estimular os indivíduos a se movimentarem em direção a elas.

Cada indivíduo capturado foi marcado com uma anilha metálica e com um pequeno radiotransmissor de frequência específica (Telenax – TXB-002G). Estas frequências variaram entre 148 e 150 MHz, sendo que o peso do radiotransmissor foi de 0.9 g, o equivalente a cerca 3% da massa corpórea média dos indivíduos capturados (média ± desvio padrão = 29.8 ± 2.1 g, n = 39; MA dados não publicados). A fixação dos radiotransmissores seguiu o método de colagem proposto por Raim (1978) com algumas adaptações, como sugerido em outro trabalho com a espécie (Hansbauer & Pimentel, 2008). Foram tomados todos os cuidados para que os movimentos do animal não fossem prejudicados devido ao procedimento de fixação. Para isso, foram removidas algumas penas da região dorsal logo acima da glândula uropigial, mantendo algumas delas para uma melhor fixação do material (fig. 2A). Os radiotransmissores foram colados primeiramente em uma pequena tira de gaze antes de serem fixados no animal. Para a fixação, foi usada uma cola cosmética com látex, a qual não causa efeitos adversos na pele da ave, sendo que a antena dos transmissores foi direcionada para as rectrizes (Sykes Jr *et al.*, 1990; Hansbauer & Pimentel, 2008; fig 2B, C, D).

Fig. 2. Ilustração do procedimento de colagem do radiotransmissor no animal. **A** - retirada das penas da região dorsal, logo acima da glândula uropigial, destacando que algumas penas não foram inteiramente cortadas. **B** - o radiotransmissor é colado em uma gaze e esta é colada no animal, mantendo a antena direcionada para as rectrizes. **C** - resultado da colagem em um indivíduo macho e **D** - resultado da colagem em uma fêmea de *P. leucoptera*.

Experimentos de translocação e radiotelemetria

Indivíduos capturados na mata contínua foram translocados para fragmentos de soltura localizados no centro de 14 paisagens experimentais (PAEX), sendo 10 em CB e 4 em PI (fig. 3; Tabela 1). As PAEX são compostas pelo fragmento de soltura mais todos os fragmentos situados dentro de um *buffer* de 800 m de raio ao redor do fragmento de soltura. Para simular uma situação em que os indivíduos translocados são estimulados a

se dispersar rapidamente em busca de novos territórios, a área dos fragmentos de soltura variou entre 0.16 a 3.15 ha (média = 1.15 ha), sendo, portanto, bem menor que a média da área de vida da espécie (≈ 15 ha; Hansbauer *et al.*, 2008). Ademais, a ausência de um co-específico residente no fragmento de soltura foi uma premissa fundamental na escolha das PAEX. Assim, os animais translocados se deparam com uma condição onde os recursos locais são suficientes apenas para satisfazer suas necessidades de alimentação e de abrigo por um curto período, e onde o ambiente circundante é totalmente desconhecido, uma característica intrínseca do processo dispersivo.

Fig.3. Exemplo de uma paisagem experimental (PAEX) com distância entre fragmentos de 25 m. A primeira imagem é uma foto aérea da região, indicando o fragmento de soltura (em borda vermelha) e seus vizinhos (em borda amarela) num raio de 800 m de circunferência ao seu redor. O retângulo hachurado indica a localização em que a fotografia à direita foi retirada.

Tabela 1. Descritores das paisagens experimentais e os resultados obtidos para as três variáveis resposta (EM - ímpeto emigratório, TS - tempo de permanência no fragmento de soltura, e MOV - ocorrência de movimentos dispersivos entre fragmentos florestais) e para a ocorrência de predação na matriz. As variáveis resposta estão divididas pelo sexo do animal (M - macho, e F - fêmea). São indicados, também, o período em que a paisagem experimental (PAEX) foi amostrada, a área do fragmento de soltura (Afs) e de seu vizinho mais próximo (Av+p), a distância entre eles (DVP) e a distância entre o fragmento de soltura e o fragmento mais próximo na direção de saída do animal (DDS).

PAEX	Local	Período	Afs (ha)	Av+p (ha)	DVP (m)	DDS (m)		EM		TS (dias)		MOV		Predação	
						M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
1	PI	Pós	0.19	33.69	94	94	243	0	1	5.83	4.39	0	1	0	0
2	PI	Pré	0.92	20.72	35	35	35	1	1	0.82	1.06	1	1	0	0
3	PI	Pós	0.28	118.77	84	84	84	1	1	0.87	0.08	1	1	0	0
4	PI	Pré	1.38	27.68	54	54	67	1	1	0.75	0.99	1	1	0	0
5	CB	Pré	0.55	4.30	139	234	234	1	1	0.13	0.57	1	1	0	0
6	CB	Pré	3.31	91.70	243	243	243	0	0	13.90	5.00	0	0	0	0
7	CB	Pós	2.00	45.63	75	75	75	1	1	0.75	0.04	1	1	0	0
8	CB	Pré	1.21	17.79	25	1076	25	1	1	0.01	0.76	0	1	1	0
9	CB	Pós	1.59	47.69	42	42	42	0	1	7.02	1.01	0	1	0	0
10	CB	Pós	2.66	51.02	165	326	—	1	—	1.09	—	0	—	1	—
11	CB	Pré	0.59	70.10	100	169	218	1	1	0.03	1.69	1	1	0	0
12	CB	Pós	0.65	3.50	341	341	393	0	1	16.77	0.08	0	1	0	0
13	CB	Pós	0.44	6.01	115	497	115	1	1	0.07	0.98	0	1	1	0
14	CB	Pré	1.27	53.29	38	38	38	1	1	0.93	0.76	1	1	0	0

Em cada PAEX, a distância entre o fragmento de soltura e seu vizinho mais próximo apresentou um valor específico, que variou de 25 a 340 m, permitindo relacionar a ocorrência de movimentos dispersivos com distância entre fragmentos florestais. Estas distâncias não apresentaram correlação com a área dos fragmentos de soltura ($r = 0.19$, $p = 0.5$), sendo que a área do vizinho mais próximo a estes fragmentos foi, em média, de 42 ha (3.5 a 119 ha, desvio padrão = 33.88 ha). A matriz entre o fragmento de soltura e seu vizinho mais próximo foi sempre composta por áreas abertas, como pastos e campos agrícolas. A telemetria dos animais translocados foi realizada manualmente, com receptor de frequências modelo R-1000, antenas direcionais Yagi de três elementos (ambos da empresa Communications Specialists, Inc.), bussola e GPS. Para determinar a localização de um indivíduo, utilizou-se o método de triangulação (ver Kenward, 2001), em que, a partir de alguns pontos de referência conhecidos, são obtidas pelo menos três direções, simultâneas ou em intervalos de tempo reduzido, do

sinal emitido pelo transmissor. Estas direções foram medidas por bússolas e indicam seu ângulo em relação ao norte magnético, compensado pela declinação magnética local (*i.e.* – 19°). A partir da triangulação destas direções, obtém-se uma região de maior probabilidade de origem do sinal, sendo que a localização estimada do animal foi calculada pelo aplicativo Locate III® (Nams, 2006) utilizando-se o estimador de máxima verossimilhança (Lenth, 1981). Uma vez que aves apresentam maior atividade no começo da manhã e no final do entardecer, localizações de cada animal monitorado foram estimadas a cada 15 min, durante as primeiras e as últimas duas horas do dia. No restante do dia, coletou-se uma localização por hora e durante o período noturno os animais não foram monitorados. Assim, os movimentos dos indivíduos translocados foram acompanhados de forma sistemática por 5 dias consecutivos ou até o animal sair do fragmento de soltura, no caso disso acontecer antes desse período. Este tempo de monitoramento foi limitado pelo tempo de aderência dos transmissores nos animais, já que a taxa de retenção foi muito baixa após 5 dias.

Para os indivíduos que permaneceram no fragmento de soltura após 5 dias de monitoramento, novas localizações foram obtidas esporadicamente, uma vez ao dia, até que o transmissor se desacoplasse do animal. Em alguns casos, no entanto, os indivíduos tiveram que ser retirados do fragmento de soltura e devolvidos aos locais de captura, para que um outro animal fosse translocado e monitorado. Para aqueles que emigraram em menos de 5 dias, o mesmo procedimento foi adotado, sendo que o monitoramento foi interrompido nos casos em que o indivíduo saiu do alcance de recepção do seu sinal.

Procurou-se translocar um indivíduo de cada sexo por paisagem experimental, a fim de garantir um delineamento pareado. Contudo, em uma das PAEX não foi possível realizar o experimento para a fêmea, já que seu transmissor se desacoplou em menos de

dois dias e, durante este tempo, não houve movimento emigratório. Com isso, foram monitorados um total de 27 indivíduos, 14 machos e 13 fêmeas, tornando possível a averiguação de possíveis diferenças sexuais no comportamento dispersivo.

As translocações foram realizadas entre os meses de janeiro a agosto de 2008 e em fevereiro de 2009, evitando-se o ápice do período reprodutivo, que ocorre de setembro a dezembro (Zimmer & Isler, 2003), a fim de reduzir possíveis efeitos negativos deste procedimento na demografia das populações residentes nas áreas de captura. Para que possíveis variações sazonais no comportamento dispersivo não enviesassem a interpretação dos resultados, as PAEX amostradas no período pós-reprodutivo (*i.e.* Janeiro a Abril) apresentaram a mesma variação de distâncias entre o fragmento de soltura e seu vizinho mais próximo que as PAEX amostradas no período pré-reprodutivo (*i.e.* Maio a Agosto): média $\pm$ desvio padrão de 130.86 ± 100.12 m no período pós-reprodutivo e de 90.57 ± 78.70 m no período pré-reprodutivo; teste $t = 0.837$, $p = 0.42$.

2.3. Análise dos dados

O comportamento dispersivo de *P. leucoptera* foi analisado por meio de três variáveis: tempo de permanência no fragmento de soltura (TP), ímpeto emigratório (EM), e ocorrência de movimento dispersivo entre fragmentos florestais (MOV). TP é uma variável contínua e informa o tempo, em dias, que o animal permaneceu no fragmento de soltura. As outras variáveis são binárias, sendo que EM informa se o animal translocado saiu ou não do fragmento de soltura (*i.e.* teve ou não o ímpeto de dispersar), e MOV refere-se à eficiência do movimento dispersivo (*i.e.* concretização ou não de um movimento entre fragmentos florestais). Para os casos em que o indivíduo translocado permaneceu por mais de 5 dias no fragmento de soltura, foi considerado que ele não foi

capaz de realizar um movimento entre fragmentos. Para os que saíram antes deste período, a efetivação do movimento dispersivo foi dada pela chegada do animal monitorado em outro fragmento florestal.

Estas variáveis quantificam alguns comportamentos condizentes às duas primeiras etapas do processo dispersivo (*i.e.* emigração e transferência pela matriz; *sensu* Baguette & Van Dick, 2007). EM e TP estão relacionados com a primeira etapa, onde o indivíduo opta por emigrar ou não, ao mesmo tempo que avalia as condições da matriz circundante antes de realizar o movimento dispersivo (assume-se que quanto maior o tempo de permanência no fragmento de soltura, maior a relutância do animal em se dispersar). Já MOV é uma variável que resume estas duas etapas do processo dispersivo, indicando a capacidade do animal monitorado se movimentar pela matriz a fim de conectar dois fragmentos florestais espaçados por uma distância determinada. Ademais, esta variável também fornece uma informação sobre a primeira fase da imigração (*i.e.* chegada em outro fragmento florestal). Entretanto, esta terceira etapa do processo dispersivo não pode ser avaliada de forma mais detalhada uma vez que não foi possível acompanhar sistematicamente os indivíduos que dispersaram para fragmentos vizinhos, a fim de se obter dados sobre o sucesso no estabelecimento em um novo fragmento.

Para modelar a variação do comportamento dispersivo de *P. leucoptera* em função do sexo e da distância, foram organizados conjuntos de modelos para cada variável resposta. Os modelos referentes às variáveis binárias possuíram a mesma estrutura geral, dada por:

$Y \sim \text{dbinomial}(\text{tamanho} = 1, \text{probabilidade} = f(x)),$

onde Y representa uma variável resposta aleatória que assume valores de acordo uma distribuição binomial. O parâmetro probabilidade desta distribuição varia em função das

variáveis explanatórias (*i.e.* sexo e distância entre fragmentos), sendo que $f(x)$ é uma função não linear de ajuste logístico, expressa como:

$$f(x) = \frac{e^{b_0 + b_1 \cdot V_1 + b_2 \cdot V_2 + \dots + b_n \cdot V_n}}{1 + e^{b_0 + b_1 \cdot V_1 + b_2 \cdot V_2 + \dots + b_n \cdot V_n}}$$

onde b_0 corresponde ao intercepto e b_1 a b_n são os parâmetros a serem estimados relativos às variáveis explanatórias V_1 a V_n .

Desta forma, os conjuntos de modelos para as variáveis EM e MOV foram organizados de modo a incluírem o modelo global ($f(x) \sim \text{sexo} + \text{distância} + \text{sexo} \times \text{distância}$, onde o último termo se refere à interação entre as variáveis explanatórias), o modelo aditivo ($f(x) \sim \text{sexo} + \text{distância}$), os modelos simples ($f(x) \sim \text{sexo}$ e $f(x) \sim \text{distância}$) e o modelo nulo ($f(x) = \text{constante}$), totalizando 5 modelos por conjunto (Tabela 2). Para a análise da variável EM, a distância foi obtida pelo menor caminho entre o fragmento de soltura e seu vizinho mais próximo (DVP). Já para os modelos envolvendo a variável MOV, a variável distância foi dada pela menor distância entre o fragmento de soltura e fragmento mais próximo de acordo com a direção de saída do animal (DDS; Tabela 2). O uso de DDS se justifica, já que alguns indivíduos dispersores não saíram na direção do vizinho mais próximo. Assim, $\text{DDS} = \text{DVP}$ quando o animal não emigra do fragmento de soltura, ou quando sai na direção do vizinho mais próximo. Caso contrário, $\text{DDS} > \text{DVP}$.

Para a modelagem da variável TP foram utilizados modelos paramétricos de sobrevivência com sexo e DVP como variáveis explanatórias (Crawley, 2007). A saída do fragmento de soltura representa um evento de término do experimento e a sobrevivência é dada por TP. Entretanto alguns indivíduos podem não exibir um comportamento emigratório durante o período de monitoramento. Para estes indivíduos, TP foi dado pelo tempo decorrido desde sua soltura até o momento em que ocorreu sua última observação. Estes eventos foram considerados censurados (*i.e. censored data*) na

análise, como indicado para indivíduos com dados incompletos (*i.e.* quando não se conhece o momento do evento de término; Machin *et al.*, 2006; Crawley, 2007). Foram consideradas duas hipóteses a respeito da distribuição de erro que melhor descreve a função de risco de mortalidade (*i.e. hazard function*) dos modelos de sobrevivência: **i)** distribuição exponencial, a qual pressupõe uma taxa constante de mortalidade e **ii)** distribuição Weibull, a qual pressupõe que a taxa de mortalidade é variável. Com base nesta estrutura, foram gerados quatro modelos para cada distribuição que variam de acordo com as variáveis explanatórias que são incluídas. Do mesmo modo que o realizado para as variáveis resposta binárias, para cada distribuição de erro hipotética, foi gerado um modelo global (que inclui as duas variáveis explanatórias, mais o fator de interação entre elas), um modelo aditivo e dois modelos simples, totalizando 8 modelos que junto com um modelo nulo referente a cada distribuição de erro (*i.e.* sobrevivência não é afetada pelas variáveis explanatórias) formaram um subconjunto de 10 modelos competidores (Tabela 3). Com isso, pode-se verificar se o tempo de permanência dos indivíduos nos fragmentos de soltura depende de DVP e varia diferentemente conforme o sexo.

Desta maneira, os modelos de cada conjunto foram comparados e selecionados com base no critério de informação de segunda ordem (AICc; Hurvich & Tsai, 1989). Este critério é uma variação do tradicional critério de informação de Akaike (Akaike, 1974), indicada para amostras pequenas em relação ao número de parâmetros estimados (*i.e.* $n / K < 40$, onde n é o tamanho da amostra e K o número de parâmetros a serem estimados pelo modelo global; Burnham & Andersson, 2002). Em cada conjunto, os modelos serão comparados quanto aos seus valores de diferença de AICc (Δ AICc) e de peso de AICc (ω_i), os quais fornecem medidas de suporte para os modelos competidores. Para os casos em que o melhor modelo do conjunto não apresentar um

alto suporte ($\omega_i < 0.9$), um subconjunto de modelos mais plausíveis foi analisado mais detalhadamente (Burnham & Andersson, 2002). Este subconjunto foi dado pelos modelos que possuem $\Delta AICc < \Delta c$, sendo que Δc é obtido por um procedimento de reamostragem (*bootstrap*) com 100000 amostras, tomando-se o 90º percentil da distribuição de Δp (ver capítulo 2, pg. 36; Burnham & Andersson, 2002). Para este subconjunto de modelos foi calculada a importância de cada variável explanatória ($\Psi_{\text{variável}} = \sum \omega_i$ dos modelos que possuem a variável focal) e foram estimadas medidas incondicionais de incerteza dos parâmetros do melhor modelo do subconjunto (*model averaging* dos parâmetros do melhor modelo e erro padrão incondicional; Burnham & Andersson, 2002).

Todas as análises foram realizadas no aplicativo R 2.6 (R Development Core Team, 2007). Para as estimativas dos parâmetros foi usado o pacote *bbmle* (Bolker, unpublished data) para os modelos com variáveis resposta binárias e o pacote *survival* (Terry Therneau, dados não publicados) para os modelos com a variável TP.

Tabela 2. Representação dos modelos utilizados para descrever as variáveis resposta binárias (modelos com distribuição binomial de erros). As siglas utilizadas nesta tabela são as mesmas da Tabela 1. O símbolo “x” indica o modelo que considera uma interação entre as variáveis preditoras.

Variável resposta modelada	Descrição
<i>EM</i>	
~ dbin (s = 1 , p = b_0)	nulo
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_1 \cdot DVP)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DVP)}$)	DVP
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_2 \cdot SEXO)} / 1 + e^{(b_0 + b_2 \cdot SEXO)}$)	SEXO
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_1 \cdot DVP + b_2 \cdot SEXO)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DVP + b_2 \cdot SEXO)}$)	DVP + SEXO
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_1 \cdot DVP + b_2 \cdot SEXO + b_3 \cdot DVP \times SEXO)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DVP + b_2 \cdot SEXO + b_3 \cdot DVP \times SEXO)}$)	DVP × SEXO
<i>MOV</i>	
~ dbin (s = 1 , p = b_0)	nulo
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_1 \cdot DDS)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DDS)}$)	DDS
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_2 \cdot SEXO)} / 1 + e^{(b_0 + b_2 \cdot SEXO)}$)	SEXO
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_1 \cdot DDS + b_2 \cdot SEXO)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DDS + b_2 \cdot SEXO)}$)	DDS + SEXO
~ dbin (s = 1 , p = $e^{(b_0 + b_1 \cdot DDS + b_2 \cdot SEXO + b_3 \cdot DDS \times SEXO)} / 1 + e^{(b_0 + b_1 \cdot DDS + b_2 \cdot SEXO + b_3 \cdot DDS \times SEXO)}$)	DDS × SEXO

Tabela 3. Modelos usados para descrever a variação do tempo de permanência no fragmento de soltura (TS). São indicados os parâmetros referentes à distribuição de erros do modelo, assim como uma representação deles. As siglas utilizadas nesta tabela são as mesmas da Tabela 1.

#	Modelo	Distribuição	Parâmetros	Representação do modelo
1	nulo	Exponencial	taxa (R)	dexp (R = b0)
2	DVP	Exponencial	taxa (R)	dexp (R = b0 + b1 · DVP)
3	SEXO	Exponencial	taxa (R)	dexp (R = b0 + b2 · SEXO)
4	DVP + SEXO	Exponencial	taxa (R)	dexp (R = b0 + b1 · DVP + b2 · SEXO)
5	DVP × SEXO	Exponencial	taxa (R)	dexp (R = b0 + b1 · DVP + b2 · SEXO + b3 · DVP × SEXO)
6	nulo	Weibull	escala (s), forma (a)	dWeibull (s = b0 ; a = b1)
7	DVP	Weibull	escala (s), forma (a)	dWeibull (s = b0 ; a = b1 + b2 · DVP)
8	SEXO	Weibull	escala (s), forma (a)	dWeibull (s = b0 ; a = b1 + b3 · SEXO)
9	DVP + SEXO	Weibull	escala (s), forma (a)	dWeibull (s = b0 ; a = b1 + b2 · DVP + b3 · SEXO)
10	DVP × SEXO	Weibull	escala (s), forma (a)	dWeibull (s = b0 ; a = b1 + b2 · DVP + b3 · SEXO + b4 · DVP × SEXO)

3. RESULTADOS

3.1. Ímpeto emigratório

Translocações de indivíduos capturados em mata contínua para pequenos fragmentos florestais foi um método eficiente para acessar os movimentos dispersivos realizados por *P. leucoptera*, uma vez que 22 dos 27 animais monitorados (81.5%) emigraram do fragmento de soltura. Fêmeas apresentaram um maior ímpeto em sair do fragmento de soltura, pois apenas uma das 13 translocadas permaneceu por mais de 5 dias no fragmento de soltura, enquanto que para os machos, quatro dos 14 indivíduos monitorados não dispersaram (Tabela 1). No entanto, o modelo que incluiu apenas o sexo como variável explanatória foi o que apresentou menor plausibilidade ($\Delta AICc = 2.9$, $\omega_i = 0.086$), sendo pior até mesmo que o modelo nulo ($\Delta AICc = 2.7$, $\omega_i = 0.098$). Isso mostra que a diferença entre os sexos na proporção de indivíduos dispersores não pode ser sustentada sem a consideração da variável distância (Tabela 4). De fato, o melhor modelo foi aquele que considerou os efeitos aditivos das variáveis DVP e sexo ($\omega_i = 0.370$), seguido pelo modelo que incluiu apenas DVP ($\Delta AICc = 0.1$, $\omega_i = 0.353$). Como se observa, existe uma forte incerteza no processo de seleção, havendo a necessidade de uma análise mais detalhada de um subconjunto de melhores modelos. O procedimento de reamostragem forneceu um $\Delta c = 2.5$, sendo que foram incluídos

apenas os dois melhores modelos no subconjunto (Tabela 5). Assim, DVP se mostrou como a principal variável que influencia a decisão de *P. leucoptera* ($\Psi_{DVP} = 1 = 100\%$) e o sexo apresentou uma importância mediana, porém considerável ($\Psi_{\text{sexo}} = 0.512 = 51.2\%$).

A fim de incluir a incerteza envolvida no processo de seleção nas estimativas dos parâmetros do melhor modelo, foi realizado um *model averaging* e os parâmetros estimados foram $b_0' = 3.901$, $b_{\text{sexo}}' = -2.134$ e $b_{DVP}' = -0.013$ (Tabela 5). Isso indica que DVP afeta negativamente a probabilidade de ocorrência de um movimento emigratório, sendo que para machos este efeito foi observado para distâncias menores em relação às fêmeas (fig. 4). Assim, o modelo pode ser expresso, de acordo com o sexo, da seguinte forma:

$$EM_{\text{fêmea}} = \frac{e^{\frac{3.901 - 0.013 \times DVP}{3.901 - 0.013 \times DVP}}}{1 + e^{\frac{3.901 - 0.013 \times DVP}{3.901 - 0.013 \times DVP}}} \quad e \quad EM_{\text{macho}} = \frac{e^{\frac{1.767 - 0.013 \times DVP}{1.767 - 0.013 \times DVP}}}{1 + e^{\frac{1.767 - 0.013 \times DVP}{1.767 - 0.013 \times DVP}}},$$

sendo o erro padrão incondicional dos parâmetros igual a 1.712, 1.526 e 0.007 para b_0 , b_{sexo} e b_{DVP} , respectivamente (Tabela 5).

Fig. 4. Variação do ímpeto emigratório (EM) em função da distância ao vizinho mais próximo (DVP), para machos (curva contínua e pontos circulares) e fêmeas (curva tracejada e pontos triangulares). As curvas pontilhadas (em cinza) indicam estimativas das variáveis respostas para valores fora da amplitude observada para a variável preditora.

3.2. Tempo de permanência no fragmento de soltura

O tempo de permanência no fragmento de soltura variou entre os indivíduos monitorados, como pode ser observado pela curva de sobrevivência de Kaplan-Meier (fig. 5). Considerando as condições experimentais aqui impostas, cinco dias de monitoramento sistemático podem ser considerados suficientes para a detecção de um movimento dispersivo para esta espécie. Indivíduos emigrantes tenderam a sair do fragmento de soltura em menos de 2 dias (21 de 22 indivíduos; $\sim 95.5\%$), entretanto uma descrição mais detalhada dos tempos de permanência nos fragmentos mostra que uma pequena parcela dos indivíduos exibe comportamentos extremos.

Fig. 5. Curva de “sobrevivência” (baseada na distribuição de Kaplan-Meier), para machos (azul), fêmeas (vermelho) e total (tracejado), mostrando a proporção de indivíduos que permanecem no fragmento de soltura em função do tempo em dias. Indivíduos censurados estão indicados por uma cruz (+).

Alguns indivíduos saíram extremamente rápido do fragmento de soltura ($n = 3$, $TP \leq 0.04$ dias, o que corresponde a menos de 1 h), destacando-se um macho que permaneceu por menos de 15 min ($TP = 0.01$ dias) no fragmento antes de emigrar (Tabela 1). Por outro lado, uma fêmea exibiu um comportamento inverso,

permanecendo por 4.39 dias no fragmento de soltura antes de emigrar (Tabela 1). Dentre os animais que não saíram, destacam-se dois machos que puderam ser acompanhados por mais de 13 dias no fragmento de soltura (Tabela 1). Seus tempos de permanência poderiam ter sido ainda maiores, pois o monitoramento destes dois indivíduos foi interrompido, uma vez que tiveram de ser recapturados a fim de liberar o fragmento de soltura para a translocação das fêmeas.

A distribuição Weibull descreveu melhor a variação no tempo de permanência no fragmento de soltura, uma vez que todos os modelos baseados nesta distribuição são mais plausíveis que os modelos baseados na distribuição exponencial (Tabela 6). Isso é confirmado pelo procedimento de reamostragem para a formação do subconjunto de melhores modelos, o qual foi necessário devido ao baixo suporte apresentado pelo melhor modelo do conjunto ($TP \sim DVP$, $AICc = 69.99$, $\omega_i = 0.582$; Tabela 6). Deste processo, foi obtido um valor de $\Delta c = 7.61$, o qual levou à formação de um subconjunto que incluiu apenas os cinco modelos baseados na distribuição Weibull (Tabela 7). Então, a proporção de indivíduos emigrantes varia em taxas crescentes ao longo do tempo, como indicado pela estimativa do parâmetro escala do melhor modelo (escala = $b_0 = 1.67$).

A análise mais detalhada deste subconjunto de modelos revelou que DVP é a variável mais importante na predição do tempo de permanência de um indivíduo no fragmento de soltura ($\Psi_{DVP} = 0.909 = 90.9\%$), enquanto que o sexo apresentou uma importância baixa ($\Psi_{\text{sexo}} = 0.377 = 37.7\%$). De fato, o modelo que incluiu apenas sexo como preditor foi o pior do subconjunto ($\Delta AICc = 5.30$, $\omega_i = 0.040$) e esta variável não aparece no melhor modelo (Tabela 7). Sendo assim, indivíduos dispersores de ambos os sexos exibiram um comportamento similar quanto ao tempo que permaneceram no fragmento de soltura antes de decidirem realizar o movimento emigratório. Ademais,

DVP afeta positivamente este tempo de permanência, como pôde ser observado pela estimativa do parâmetro associado a esta variável (Tabela 7). Isso indica que conforme DVP aumentou, os indivíduos tenderam a apresentar uma maior relutância em executar um movimento dispersivo, sendo que em alguns casos optaram por não emigrar do fragmento de soltura.

Tabela 4. Resultados do processo de seleção de modelos para as duas variáveis resposta binárias (VR). - LL = log-verossimilhança negativa; k = número de parâmetros estimados; ω_i = pesos de Akaike dos modelos. Os modelos estão organizados em ordem decrescente de plausibilidade. As outras siglas utilizadas nesta tabela são as mesmas da Tabela 1.

VR	Modelo	- LL	k	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
<i>(a) EM</i>						
	<i>DVP + SEXO</i>	9.17	3	25.4	0	0.370
	<i>DVP</i>	10.49	2	25.5	0.1	0.353
	<i>nulo</i>	12.94	1	28.0	2.7	0.098
	<i>DVP × SEXO</i>	9.17	4	28.1	2.8	0.093
	<i>SEXO</i>	11.90	2	28.3	2.9	0.086
<i>(b) MOV</i>						
	<i>DDS + SEXO</i>	9.74	3	26.5	0	0.600
	<i>DDS</i>	12.27	2	29.0	2.5	0.170
	<i>DDS × SEXO</i>	9.71	4	29.2	2.7	0.155
	<i>SEXO</i>	13.23	2	31.0	4.4	0.065
	<i>nulo</i>	16.41	1	35.0	8.5	0.009

Tabela 5. Sub-conjunto dos melhores modelos para cada variável resposta binária (VR), informando os valores dos parâmetros estimados e os parâmetros do melhor modelo após o procedimento de ponderação (*model averaging*). ep_{inc} = erro padrão incondicional dos parâmetros ponderados. Os modelos estão organizados em ordem decrescente de plausibilidade. As siglas utilizadas nesta tabela são as mesmas da Tabela 1.

VR	Modelo	ω_i	parâmetros estimados			parâmetros ponderados			ep_{inc}		
			b_0	b_1	b_2	b_0'	b_1'	b_2'	b_0'	b_1'	b_2'
<i>(a) EM</i>											
	<i>DVP + SEXO</i>	0.512	4.730	- 0.014	- 2.134	3.901	- 0.013	- 2.134	1.712	0.007	1.526
	<i>DVP</i>	0.488	3.031	- 0.012	—	—	—	—	—	—	—
<i>(b) MOV</i>											
	<i>DDS + SEXO</i>	0.779	4.459	- 0.010	- 2.639	4.044	- 0.010	- 2.046	1.729	0.005	1.774
	<i>DDS</i>	0.221	2.581	- 0.009	—	—	—	—	—	—	—

Tabela 6. Resultados do processo de seleção de modelos para o tempo de permanência no fragmento de soltura (TS). - LL = log-verossimilhança negativa; k = número de parâmetros estimados; ω_i = pesos de Akaike dos modelos. Os modelos estão organizados em ordem decrescente de plausibilidade. As outras siglas utilizadas nesta tabela são as mesmas da Tabela 1.

Modelo	Distribuição	- LL	k	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
<i>DVP</i>	<i>Weibull</i>	31.47	3	69.99	0	0.558
<i>DVP + SEXO</i>	<i>Weibull</i>	30.94	4	71.71	1.7	0.237
<i>DVP × SEXO</i>	<i>Weibull</i>	30.38	5	73.61	3.6	0.091
<i>nulo</i>	<i>Weibull</i>	35.15	2	74.81	4.8	0.050
<i>SEXO</i>	<i>Weibull</i>	34.13	3	75.29	5.3	0.039
<i>DVP + SEXO</i>	<i>Exponencial</i>	35.37	3	77.79	7.8	0.011
<i>DVP</i>	<i>Exponencial</i>	36.95	2	78.41	8.4	0.008
<i>DVP × SEXO</i>	<i>Exponencial</i>	34.90	4	79.62	9.6	0.005
<i>SEXO</i>	<i>Exponencial</i>	42.35	2	89.20	19.2	< 0.0001
<i>nulo</i>	<i>Exponencial</i>	46.30	1	94.75	24.8	< 0.0001

Tabela 7. Sub-conjunto dos melhores modelos para a variável TS, informando os valores dos parâmetros estimados e os parâmetros do melhor modelo após o procedimento de ponderação (*model averaging*). ep_{inc} = erro padrão incondicional dos parâmetros ponderados. Os modelos estão organizados em ordem decrescente de plausibilidade.

Modelo	Distribuição	ω_i	parâmetros estimados					parâmetros ponderados			ep_{inc}		
			b_0	b_1	b_2	b_3	b_4	b_0'	b_1'	b_2'	b_0'	b_1'	b_2'
<i>DVP</i>	<i>Weibull</i>	0.572	1.67	- 0.555	0.012	—	—	1.651	- 0.611	0.011	1.196	0.623	0.005
<i>DVP + SEXO</i>	<i>Weibull</i>	0.243	1.62	- 0.849	0.011	0.729	—	—	—	—	—	—	—
<i>DVP × SEXO</i>	<i>Weibull</i>	0.094	1.62	- 0.334	0.005	- 0.203	0.01	—	—	—	—	—	—
<i>nulo</i>	<i>Weibull</i>	0.051	1.96	0.771	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>SEXO</i>	<i>Weibull</i>	0.040	1.85	—	—	1.169	—	—	—	—	—	—	—

3.3. Movimentos entre fragmentos florestais

O estabelecimento de conexões entre os fragmentos florestais depende da efetivação do movimento dispersivo, dada pela chegada de um animal emigrante em outra área de seu habitat. Dos 10 machos que emigraram do fragmento de soltura, apenas 7 foram capazes de alcançar outro fragmento florestal da paisagem, enquanto os outros 3 foram predados na matriz. Um deles foi predado por uma cobra (*Bothrops* sp.) a uma distância de ca. 85 m do fragmento de soltura. Já para os outros eventos de predação não foi possível identificar o predador, porém há indícios de que sejam aves de rapina, especialmente a coruja buraqueira (*Athene cunicularia*) e o gavião carijó (*Rupornis magnirostris*), os

quais foram observados próximos ao local onde foram encontrados os transmissores e os restos dos animais predados. Aqui, é necessário mencionar que, dos movimentos pela matriz que puderam ser monitorados (*i.e.* 4 fêmeas e 2 machos), apenas um foi realizado em vôo direto do fragmento de soltura para o mais próximo (uma fêmea translocada para a PAEX de DVP = 35 m). Todos os outros foram realizados pelo solo, em saltos ou em vôos muito curtos e próximos ao chão (variação de DVP nas PAEX = 25 – 341 m, $n = 5$).

Em todos estes casos de predação na matriz, a emigração não foi orientada na direção do fragmento mais próximo. Dez dos 22 indivíduos emigrantes (45.5%; 5 machos e 5 fêmeas) saíram desorientadamente, indicando que estes animais não são capazes de perceber adequadamente o contexto espacial ao redor do fragmento de soltura. A média de DVP para as PAEX em que o indivíduo saiu orientado para o fragmento mais próximo ao de soltura foi igual a 58 m. Já para as PAEX em que os animais saíram desorientados, esta média foi de 128 m. Em vista disso, vale destacar alguns aspectos do comportamento extremo exibido pelo indivíduo translocado para a PAEX de menor DVP (indivíduo M1; fig. 6A). Este animal não saiu na direção do fragmento mais próximo ao de soltura, mas para uma direção em que o fragmento mais próximo se encontrava a mais de 1 km de distância, ficando exposto em uma matriz de pasto por mais de duas horas, até o por do sol deste dia. Isso sugere que este animal não explorou suficientemente a paisagem ao seu redor, pois foi incapaz de perceber um fragmento a 25 m de distância. No dia seguinte, foram encontrados o transmissor, inúmeras penas e partes de suas vísceras, muito próximo à sua última localização no dia anterior (fig. 7), indicando que este indivíduo foi predado durante a noite ou no crepúsculo matutino. Apesar disto tudo, este foi o animal que mais se afastou do fragmento de soltura (ca. 450 m).

Fig. 6. Exemplos da movimentação de alguns indivíduos: A - macho M1, translocado para a PAEX de menor DVP; B - fêmea F1, translocado para a PAEX de maior DVP; C - fêmea F2, translocado para a PAEX de DVP = 94 m. Nas trajetórias dos quadros B e C, cores diferentes indicam dias diferentes. As manchas pretas indicam cercas-vivas. Os fragmentos de soltura são representados por uma borda vermelha, seus vizinhos mais próximos por um aborda amarela e os fragmentos mais próximos ao de soltura, na direção de saída do animal, possuem uma borda azul. As imagens à direita são aproximações em relação às imagens da esquerda, com uma área correspondente à dos retângulos roxos.

Fig. 7. Evidências de predação. Em A e B são indicados, respectivamente, os restos das vísceras e as penas arrancadas do indivíduo M1. Em C, D, E e F se refere à fêmea predada no fragmento mais próximo ao de soltura, mostrando marcas que sugerem o ataque por uma ave de rapina. São destacados furos no pescoço (C e D), no ventre (D) e na cabeça (E e F).

Por outro lado, as fêmeas foram extremamente eficientes em concretizar o movimento dispersivo, visto que todas aquelas que emigraram, chegaram em outro fragmento florestal. O único evento de predação para este sexo ocorreu dentro do fragmento mais próximo ao de soltura, a cerca de 5 m da borda, onde foi encontrada a carcaça do animal, com diversos hematomas e cortes (fig. 7). Desta forma, movimentos dispersivos não direcionados ao fragmento mais próximo parecem não afetar o risco de mortalidade na matriz para as fêmeas, sugerindo que machos podem ser mais susceptíveis à predação em áreas abertas. Entretanto, a amostra foi muito pequena para permitir uma avaliação mais refinada desta hipótese.

Dentre as fêmeas cujos movimentos pela matriz puderam ser acompanhados com maior detalhe, duas merecem menção. A primeira, F1, foi translocada para a PAEX de maior DVP (*i.e.* 341 m), sendo o indivíduo que ficou mais tempo exposto na matriz (18 h, incluindo um período noturno de 12 h entre as 6 horas de dia claro). F1 exibiu uma movimentação tortuosa pela matriz, até chegar em um fragmento situado a 393 m de distância do fragmento de soltura (fig. 6B). A segunda fêmea, F2, foi translocada para a PAEX de DVP = 94 m e foi o indivíduo que permaneceu por mais tempo no fragmento de soltura antes de emigrar (4.39 dias; ver tópico 3.2.). Apesar de F2 não ter saído na direção do fragmento mais próximo, suas últimas posições localizaram-se neste fragmento, evidenciando um caminho em U percorrido por este indivíduo (fig. 6C). Sua movimentação pela matriz foi mais linear que a de F1 e envolveu duas travessias de áreas abertas distintas (fig. 6C), ampliando o tempo de exposição deste animal nesses locais ($t \approx 3.5$ h).

Estas diferenças sexuais no comportamento dispersivo, assim como o efeito da distância para a concretização de um movimento entre fragmentos florestais ficaram evidentes pela análise da variável MOV. O melhor modelo para explicar a variação na

ocorrência de movimentos entre fragmentos foi o que incluiu as variáveis sexo e DDS de forma aditiva ($AICc = 26.52$, $\omega_i = 0.600$; Tabela 4). O segundo melhor modelo ($MOV \sim DDS$) apresentou uma plausibilidade baixa, porém considerável ($\Delta AICc = 2.5$, $\omega_i = 0.170$; Tabela 4). Dada a incerteza no processo de seleção, foi organizado um subconjunto de melhores modelos (Tabela 5), em que $\Delta c = 2.54$. Neste novo conjunto, foram considerados apenas os dois melhores modelos. Novamente, o modelo que incluiu apenas a variável explanatória sexo apresentou um suporte muito baixo ($\Delta AICc = 4.4$, $\omega_i = 0.065$; Tabela 4) e se quer entrou no subconjunto de melhores modelos. DDS foi a variável de maior importância ($\Psi_{DDS} = 1 = 100\%$) e o sexo também apresentou uma importância alta ($\Psi_{sexo} = 0.779 = 77.9\%$).

Após o *model averaging*, os parâmetros do melhor modelo foram estimados em $b_0 = 4.044$, $b_{DDS} = -0.010$, $b_{sexo} = -2.046$, sendo os respectivos erros padrão incondicionais iguais a 1.729, 0.005 e 1.774. Assim, o modelo pode ser expresso, de acordo com o sexo, da seguinte forma:

$$\text{prob}_{MOV \text{ fêmea}} = \frac{e^{4.031 - 0.009 \times DDS}}{1 + e^{4.031 - 0.009 \times DDS}} \quad \text{e} \quad \text{prob}_{MOV \text{ macho}} = \frac{e^{1.985 - 0.009 \times DDS}}{1 + e^{1.985 - 0.009 \times DDS}}.$$

A distância entre os fragmentos afeta negativamente a probabilidade de ocorrência de movimentos dispersivos entre eles, sendo que para machos os efeitos são percebidos para distâncias menores em relação às fêmeas (fig. 8). Desta forma, machos são menos capazes de efetivar conexões entre fragmentos florestais em paisagens fragmentadas, quando comparados com as fêmeas.

Fig. 4. Probabilidade de movimentação entre fragmentos (MOV) em função da distância entre o fragmento de soltura e o fragmento mais próximo na direção de saída do animal (DDS), para machos (curva contínua e pontos circulares) e fêmeas (curva tracejada e pontos triangulares). As curvas pontilhadas indicam estimativas das variáveis respostas para valores fora da amplitude observada para a variável preditora.

4. DISCUSSÃO

4.1. Efeitos da distância e do sexo no sucesso da movimentação dispersiva entre fragmentos

A distância a ser percorrida durante a dispersão é apontada como um fator limitante da capacidade dispersiva de uma espécie (Sutherland, 2000; Moore *et al.*, 2008) e, de fato, afetou fortemente o comportamento dispersivo de *P. leucoptera*, visto que esta variável foi muito importante em todos os modelos selecionados. Apesar do estímulo à dispersão proporcionado pela baixa qualidade do fragmento de soltura, a decisão final entre emigrar ou permanecer no fragmento parece ser ponderada pela avaliação que o animal faz do ambiente circundante. Nesse sentido, a distância entre os fragmentos florestais é um importante parâmetro a ser avaliado. Fortalecendo esta perspectiva, foi verificada uma relação positiva entre o tempo de permanência dos indivíduos de *P. leucoptera* no

fragmento de soltura e o isolamento deste fragmento, sugerindo uma maior relutância à dispersão conforme aumenta a distância do fragmento mais próximo. Um comportamento similar foi observado para uma ave endêmica de florestas temperadas do Chile (*Scelorchilus rubecula*), a qual evita se deslocar por mais que 80 m em área aberta, podendo permanecer por mais de 30 dias em fragmentos menores que 1 ha (Castellón & Sieving, 2006).

Teoricamente, quanto maior a distância entre os fragmentos florestais, maior é o gasto energético para a concretização do movimento dispersivo (Hinsley, 2000), o que pode implicar em uma redução no ímpeto emigratório do animal. Ademais, a distância entre os fragmentos florestais é um importante fator que limita a percepção da paisagem para um indivíduo dispersor (*e.g.* sua capacidade de identificar áreas de habitat na paisagem; Zollner, 2000; Baguette & van Dyck, 2007). Desta forma, uma avaliação mais demorada dos custos da dispersão pode estar associada a limitações na escala de percepção da paisagem, sendo que a incapacidade de identificar um fragmento vizinho pode inibir a emigração do indivíduo dispersor.

Entretanto, a ocorrência de movimentos desorientados em relação ao caminho de menor custo indica que alguns indivíduos optam por emigrar mesmo em situações onde o fragmento mais próximo encontra-se a uma distância maior que seu alcance de percepção (Zollner, 2000). Embora este estudo não tenha sido delineado para estimar o alcance de percepção da paisagem por *P. leucoptera*, a média da distância entre o fragmento de soltura e seu vizinho mais próximo para paisagens experimentais em que os animais saíram desorientados é mais de duas vezes maior que para as paisagens experimentais em que os indivíduos emigraram orientadamente. Este dado sugere que o alcance de percepção da espécie pode se encontrar entre 60 e 130 m. Contudo, estes valores devem ser confirmados por estudos mais detalhados, abordando este problema

por meio de delineamentos mais específicos (ver Mech & Zollner, 2002). Pode-se dizer, no entanto, que movimentos desorientados implicam em um aumento na distância a ser percorrida pelo animal dispersor quando comparado a um movimento em direção ao fragmento mais próximo. Como consequência, elevam-se os custos associados à dispersão, visto que os animais gastam mais tempo se deslocando (Serrano & Tella, 2003; Bowler & Benton, 2005), o que pode afetar a chegada destes indivíduos em um novo fragmento florestal.

Além da fundamental importância da distância, a capacidade de efetivar movimentos dispersivos entre fragmentos foi fortemente enviesada para fêmeas, mostrando que um mesmo estímulo à dispersão (*i.e.* distância ao fragmento mais próximo) não implica em respostas similares entre os sexos. Diferenças sexuais no sucesso da movimentação dispersiva de aves já foram reportadas em diversos estudos (Hansson, 1991; Bowler & Benton, 2005) e, no caso de *P. leucoptera*, isso se explica tanto pela maior propensão à emigração apresentada por fêmeas, quanto pela maior eficiência deste sexo durante sua movimentação pela matriz.

Apesar do melhor modelo para explicar o ímpeto emigratório (*i.e.* $EM \sim DVP + \text{Sexo}$) não ter apresentado um forte suporte, com uma plausibilidade similar à do segundo melhor modelo (*i.e.* $EM \sim DVP$), o efeito do sexo não pode ser desprezado. De fato, mais fêmeas emigraram do fragmento de soltura e, possivelmente, nossa pequena amostra não foi suficiente para evidenciar, com mais clareza, a maior susceptibilidade à dispersão deste sexo. Uma das hipóteses mais fundamentadas para explicar diferenças sexuais no comportamento emigratório é a que propõe que este desbalanço se deve a diferenças nos papéis desempenhados pelos sexos de acordo com o sistema de acasalamento da espécie (Greenwood, 1980). Aves tendem a exibir um sistema em que machos defendem recursos visando atrair as fêmeas para reprodução, o que favorece um

comportamento filopátrico nos machos e dispersivo nas fêmeas (Greenwood, 1980; Greenwood & Harvey, 1982), muito embora haja exceções (ver Cooke *et al.*, 1975; Greenwood & Harvey, 1982). Esta hipótese ajuda a esclarecer porque 4 machos e apenas uma fêmea de *P. leucoptera* optaram por permanecer em fragmentos menores que 3 ha, a assumir os custos de um movimento dispersivo. Desta forma, a maior predisposição inata (*i.e.* estratégia fixa) das fêmeas pode atuar, indiretamente, amenizando o custo dispersivo imposto pela distância (*i.e.* estratégia condicional). Assim, avaliações desfavoráveis à dispersão tenderiam a ocorrer em situações de DVP maior se comparado com machos (fig. 4).

Quanto à eficiência na movimentação pela matriz, eventos de predação ocorreram apenas para machos e todas as fêmeas emigrantes chegaram em outro fragmento florestal da paisagem. Embora a amostra seja pequena, este estudo sugere que, para *P. leucoptera*, o risco de predação na matriz é enviesado para os machos. Então, é possível que o aumento no tempo de exposição na matriz, em decorrência de um movimento dispersivo desorientado, implique aumentos no risco de predação apenas para os machos de *P. leucoptera*.

Este resultado é muito importante, visto que os estudos encontrados para aves mostram evidências empíricas de predação sexualmente enviesada apenas para animais monitorados dentro de seu habitat, em períodos não dispersivos, ou discutem este tema em um nível teórico (Stamps *et al.*, 1983; Smallwood, 1989; Magnhagen, 1991; Rodriguez *et al.*, 2001; Christe *et al.*, 2006). De acordo com esta literatura, maiores níveis de predação em machos ocorrem com frequência em vertebrados e alguns insetos predados por aves de rapina e por algumas espécies de morcego (Stamps *et al.*, 1983; Acharya, 1995; Costantini *et al.*, 2007). Esse padrão é comumente explicado por diferenças sexuais na coloração das presas (Götmark, 1993;

Forsman & Appelqvist, 1998; Huhta *et al.*, 2003; Møller & Nielsen, 2006), visto que, para muitas delas, os machos são mais conspícuos para potenciais predadores. Trazendo para o contexto deste estudo, em uma matriz de pasto limpo ou de agricultura, onde a coloração de fundo é verde claro – amarronzada e a luminosidade é muito mais elevada, um objeto móvel preto (cor dos machos) pode se tornar mais contrastante em relação a um objeto marrom (cor das fêmeas), o que tornaria os machos presas mais vulneráveis neste ambiente. Esta hipótese pode ser confirmada através de estudos manipulativos com o uso de modelos fixos (*e.g.* animais taxidermizados), evitando uma possível confusão com outros fatores causais relacionados aos padrões de movimentação dos indivíduos (Stuart-Fox *et al.*, 2003).

Uma limitação de muitos estudos sobre viés sexual na dispersão é considerar apenas diferenças no sucesso de imigração, independentemente das causas deste desbalanço (Bowler & Benton, 2005). Nosso estudo deixa claro que a predação na matriz é, no mínimo, um fator tão importante quanto o ímpeto dispersivo para explicar o menor êxito de machos de *P. leucoptera* na efetivação de movimentos entre fragmentos florestais. Portanto, estes dois aspectos não podem ser negligenciados e devem ser considerados em conjunto na elaboração de medidas conservacionistas.

4.2. Conseqüências para a conectividade funcional e considerações para o manejo de paisagens fragmentadas

A conectividade funcional entre as manchas de habitat de uma paisagem é afetada pela capacidade dispersiva da espécie em questão (D'Eon *et al.*, 2002). Nosso estudo mostrou que as distâncias de dispersão variaram consideravelmente entre machos e fêmeas de *P. leucoptera*. Considerando uma mesma probabilidade de conexão via movimento dispersivo (*i.e.* $\text{prob}_{\text{MOVmachos}} = \text{prob}_{\text{MOVfêmeas}}$), a distância dispersiva de

fêmeas tende a ser 230 m maior que a dos machos (fig. 4B). Isso se reflete em diferenças na conectividade da paisagem de acordo com o sexo, podendo implicar em alterações na dinâmica de populações que habitam áreas fragmentadas. Essas alterações podem ocorrer tanto em um nível genético, quanto em um nível demográfico, dependendo das taxas de dispersão destas populações, assim como da efetivação da imigração em um novo fragmento (Lacy & Lindenmayer 1995; Lindenmayer & Lacy, 1995; van Dyck & Baguette, 2007).

Sendo assim, em áreas de maior cobertura florestal e onde o isolamento entre os fragmentos tende a ser baixo em relação à capacidade dispersiva de *P. leucoptera*, como no caso de Piedade (média de DVP $\pm$ desvio padrão = 163 ± 110 m), é provável que as taxas de dispersão sejam elevadas e que a conectividade não seja afetada por esse viés sexual, já que os machos também seriam bem sucedidos na dispersão. Nesses locais, são esperadas maiores taxas de imigração e, conseqüentemente, aumentos nas probabilidades de colonização de áreas desocupadas pela espécie, assim como alterações demográficas em populações estabelecidas (*e.g.* aumentos na densidade das populações; Bowler & Benton, 2009). Ademais, a variabilidade genética seria garantida pelo fluxo elevado de indivíduos dispersores entre as populações. Então, as populações destas áreas tendem a ser grandes e estariam menos sujeitas a extinções locais, favorecendo a permanência da espécie na região (ver Boscolo, 2007; Banks-Leite, 2009).

Já em paisagens altamente fragmentadas, como em Capão Bonito, estima-se que as taxas de dispersão sejam baixas, pois os fragmentos tendem a ser pequenos e o isolamento entre eles tende a ser elevado (média de DVP $\pm$ desvio padrão = 241 ± 183 m), suportando populações com poucos indivíduos potenciais dispersores (Schtickzelle *et al.*, 2006; Brito & da Fonseca, 2007). Lacy (1987) propõe que poucos indivíduos

imigrantes podem ser suficientes para o aumento da variabilidade genética de uma população, entretanto isso não se aplica a pequenas populações (Lacy & Lindenmayer, 1995; Lindenmayer & Lacy, 1995). Nestes casos, em que a diversidade genética já é muito baixa, pequenos aumentos nesta variabilidade não são suficientes para compensar seus efeitos deletérios (Lacy & Lindenmayer, 1995; Lindenmayer & Lacy, 1995). Nestas paisagens os movimentos dispersivos afetariam, sobretudo, a demografia de pequenas populações, devido ao baixo número de imigrantes esperados, aumentando as chances de extinções por depressão endogâmica ou por estocasticidades demográficas (Lande, 1988; Lindenmayer & Lacy, 1995). Além disso, a probabilidade de colonização de áreas desocupadas seria muito baixa, muitas vezes porque estas áreas só seriam acessíveis pelas fêmeas, no caso de *P. leucoptera*. Em acordo com esta hipótese, através de um modelo de viabilidade populacional desenvolvido para um pequeno marsupial da Mata Atlântica (*Micoureus paraguayanus*), Brito & da Fonseca (2007) mostraram que a dispersão sexualmente enviesada aumenta fortemente a probabilidade de extinção local da espécie quando as populações locais são pequenas, mesmo com aumentos na taxa de dispersão.

Este panorama ajuda a explicar porque a incidência e a abundância de *P. leucoptera* é muito menor em paisagens mais fragmentadas do planalto Atlântico de São Paulo (Boscolo, 2007; Martensen, 2008; Banks-Leite, 2009), onde poucos fragmentos seriam capazes de sustentar populações viáveis da espécie. Nesse sentido, estratégias conservacionistas devem ser focadas na restauração florestal de forma a aumentar a quantidade de habitat disponível nas paisagens (*e.g.* ampliando os fragmentos). Isso permite o estabelecimento de populações mais estáveis nestas regiões, ao mesmo tempo em que aumentaria o fluxo de indivíduos, por tornar os fragmentos mais próximos entre si. Além disso, Castéllon & Sieving, 2006 verificaram que a implementação de

corredores florestais ou o manejo da matriz, tornando-a mais permeável (*e.g.* matriz de capoeira), pode ser uma ótima medida para promover um aumento das taxas dispersivas de uma espécie de ave (*S. rubecula*) em áreas fragmentadas. Desde que confirmada sua eficiência para *P. leucoptera*, esta estratégia seria importante principalmente para os machos pela redução que proporcionaria nas taxas de mortalidade durante o movimento.

Apesar de não ser possível extrapolar nossos dados para outras espécies de aves, é muito provável que estas estratégias também beneficiem espécies de sensibilidade intermediária e com capacidades dispersivas similares às de *P. leucoptera*. No entanto, são necessários mais estudos, com outras espécies e considerando diferentes grupos funcionais, a fim de se obter uma noção mais ampla dos efeitos da conectividade para as aves em geral, permitindo que propostas conservacionistas mais abrangentes sejam desenvolvidas.

4.3. Considerações finais

Este estudo confirma que a dispersão é um processo de extrema complexidade, porém essencial para se compreender a conectividade funcional em regiões fragmentadas. A dispersão é motivada por causas diversas (*e.g.* dispersão natal vs dispersão condicionada pelo ambiente), é afetada pelas características espaciais da paisagem (*e.g.* isolamento entre os fragmentos) e é executada por meio de estratégias que estão sujeitas à seleção natural, as quais evoluem em diversas escalas temporais (Clobert *et al.*, 2001; Bowler & Benton, 2005). A habilidade dispersiva não é um atributo fixo de uma espécie, já que pode ser modificada, dentre outros fatores, em resposta às características estruturais da paisagem (Fahrig, 2007). Ademais, desconsiderar a possibilidade de variações intra-específicas no comportamento dispersivo pode ser perigoso, já que esta é uma premissa facilmente violável, ao menos para aves em geral. Aqui, focamos na constatação de

diferenças em relação ao sexo do indivíduo dispersor, mas o comportamento dispersivo também pode variar conforme a idade (*i.e.* jovem *vs* adulto) e/ou a origem (*i.e.* área de habitat contínuo *vs* área fragmentada) do animal, dentre muitos outros fatores (Paradis *et al.*, 1998; Bayne & Hobson, 2001; Merckx & Van Dick, 2007). Portanto, os efeitos desses fatores e suas interações merecem ser investigados em estudos futuros, a fim de que possam ser desenvolvidos modelos mais refinados para descrever a dinâmica populacional de uma espécie.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acharya, L. 1995. Sex-biased predation on moths by insectivorous bats. *Animal Behaviour* **49** (6):1461-1468.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**:719-723.
- Baguette, M. & Van Dyck, H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: Functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* **22** (8):1117-1129.
- Banks-Leite, C. 2009. Conservação da comunidade de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas da Floresta Atlântica. *Tese de Doutorado*, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Bayne, E.M. & Hobson, K.A. 2001. Movement patterns of adult male ovenbirds during the post-fledging period in fragmented and forested boreal landscapes. *Condor* **103** (2):343-351.
- Bélisle, M., Desbochers, A. & Fortin, M.-J. 2001. Influence of forest cover on the movements of forest birds: A homing experiment. *Ecology* **82** (7):1893-1904.
- Bélisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86** (8):1988-1995.
- Boscolo, D. 2007. Influência da estrutura da paisagem sobre a persistência de três espécies de aves em paisagens fragmentadas da Mata Atlântica. *Tese de Doutorado*, Universidade de São Paulo, São Paulo. Disponível em: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-13022008-180423/>.
- Boscolo, D., Candia-Gallardo, C., Awade, M. & Metzger, J.P. 2008. Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for lesser woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic forest, Brazil. *Biotropica* **40** (3):273-276.

- Bowler, D.E. & Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **80** (2):205 - 225.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. 2009. Impact of dispersal on population growth: The role of inter-patch distance. *Oikos* **118** (3):403-412.
- Brito, D. & da Fonseca, G.A.B. 2007. Demographic consequences of population subdivision on the long-furred woolly mouse opossum (*Micoureus paraguayanus*) from the Atlantic Forest. *Acta Oecologica* **31** (1):60-68.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**:445 - 449.
- Burnham, P.B. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2 ed. Nova Iorque: Springer-Verlag, Inc., 748 p.
- Castellón, T.D. & Sieving, K.E. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* **20** (1):135-145.
- Christe, P., Keller, L. & Roulin, A. 2006. The predation cost of being a male: Implications for sex-specific rates of ageing. *Oikos* **114** (2):381-384.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press, 480 p.
- Cooke, F., MacInnes, C.D. & Pevett, J.P. 1975. Gene flow between breeding populations of Lesser Snow Geese. *Auk* **92**:493-510.
- Costantini, D., Bruner, E., Fanfani, A. & Dell'Omo, G. 2007. Male-biased predation of western green lizards by Eurasian kestrels. *Naturwissenschaften* **94** (12):1015-1020.
- Crawley, M.J. 2007. *The R book*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 950 p.
- Creagan, H.P. & Osborne, P.E. 2005. Gap-crossing decisions of woodland songbirds in Scotland: An experimental approach. *Journal of Applied Ecology* **42** (4):678-687.
- D'Eon, R.G., Glenn, S.M., Parfitt, I. & Fortin, M.J. 2002. Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conservation Ecology* **6** (2):art.10.
- Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser, W. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* **14** (3):88-90.
- Dixon, J.D., Oli, M.K., Wooten, M.C., Eason, T.H., McCown, J.W. & Cunningham, M.W. 2007. Genetic consequences of habitat fragmentation and loss: The case of the Florida black bear (*Ursus americanus floridanus*). *Conservation Genetics* **8** (2):455-464.

- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* **21** (6):1003-1015.
- Falls, J.B. 1981. Mapping territories with playback: an accurate census method for songbirds. *Studies in Avian Biology* **6**:86-91.
- Forsman, A. & Appelqvist, S. 1998. Visual predators impose correlational selection on prey color pattern and behavior. *Behavioral Ecology* **9** (4):409-413.
- Gandon, S. 1999. Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of Theoretical Biology* **200** (4):345-364.
- Gobeil, J.F. & Villard, M.-A. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* **98**:447-458.
- Götmark, F. 1993. Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **253** (1337):143-146.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28** (4):1140-1162.
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of ecology and systematics. Volume 13*:1-21.
- Grubb, J., T.C. & Doherty, J., P.F. 1999. On home-range gap-crossing. *The Auk* **116** (3):618-628.
- Hansbauer, M.M. & Pimentel, R.G. 2008. A comparison of five techniques for attaching radio-transmitters to tropical passerine birds. *Revista Brasileira de Ornitologia* **16** (2):131-136.
- Hansbauer, M.M., Storch, I., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. 2008. Comparative range use by three Atlantic Forest understorey bird species in relation to forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology* **24** (3):291-299.
- Hanski, I. & Gilpin, M.E. 1996. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego: Academic Press, 528 p.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42** (1-2):89-103.
- Hinsley, S.A. 2000. The costs of multiple patch use by birds. *Landscape Ecology* **15** (8):765-775.
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. & Spiegel, O. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19060-19065.
- Howard, W.E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* **63**:152-161.

- Huhta, E., Rytkönen, S. & Solonen, T. 2003. Plumage brightness of prey increases predation risk: An among-species comparison. *Ecology* **84** (7):1793-1799.
- Hurvich, C.M. & Tsai, C.-L. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* **76** (2):297-307.
- Ims, R.A. & Yoccoz, N.G. 1996. Studying transfer process in metapopulations: emigration, migration, and colonization. In: Hanski, I. and Gilpin, M.E. (Eds), *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*, San Diego: Academic Press. pp. 247-265.
- Jenkins, D.G., Brescacin, C.R., Duxbury, C.V., Elliott, J.A., Evans, J.A., Grablow, K.R., Hillegass, M., Lyon, B.N., Metzger, G.A., Olandese, M.L., Pepe, D., Silvers, G.A., Suresch, H.N., Thompson, T.N., Trexler, C.M., Williams, G.E., Williams, N.C. & Williams, S.E. 2007. Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography* **16** (4):415-425.
- Kenward, R.E. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. Londres: Academic Press, 320 p.
- Lacy, R.C. 1987. Loss of genetic diversity from managed populations: Interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conservation Biology* **1**:143-158.
- Lacy, R.C. & Lindenmayer, D.B. 1995. A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangeridae: Marsupialia), in south-eastern Australia. II. Loss of genetic variation within and between subpopulations. *Biological Conservation* **73** (2):131-142.
- Lande, R. 1988. Genetics and Demography in Biological Conservation. *Science* **241** (4872):1455-1460.
- Lenth, R.V. 1981. On finding the source of a signal. *Technometrics* **23** (2):149-154.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68** (4):619-640.
- Lima, S.L. & Zollner, P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11** (3):131-135.
- Lindenmayer, D.B. & Lacy, R.C. 1995. A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangeridae: Marsupialia) in south-eastern Australia. I. Demographic stability and population persistence. *Biological Conservation* **73** (2):119-129.
- Machin, D., Cheung, Y.B. & Parmar, M.K.B. 2006. *Survival analysis: a practical approach*. 2 ed. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 277 p.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* **6** (6):183-186.

- Manel, S., Gaggiotti, O.E. & Waples, R.S. 2005. Assignment methods: Matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* **20** (3):136-142.
- Martensen, A.C. 2008. Conservação de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas: Importância da cobertura e da configuração do habitat. *Dissertação de Mestrado*, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. Disponível em: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-26092008-133514>.
- Mech, S.G. & Zollner, P.A. 2002. Using body size to predict perceptual range. *Oikos* **98** (1):47-52.
- Merckx, T. & Van Dyck, H. 2007. Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour* **74**:1029-1037.
- Moore, R.P., Robinson, W.D., Lovette, I.J. & Robinson, T.R. 2008. Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters* **11** (9):960-968.
- Möller, A.P. & Nielsen, J.T. 2006. Prey vulnerability in relation to sexual coloration of prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60** (2):227-233.
- Naef-Daenzer, B., Früh, D., Stalder, M., Wetli, P. & Weise, E. 2005. Miniaturization (0.2 g) and evaluation of attachment techniques of telemetry transmitters. *Journal of Experimental Biology* **208** (21):4063-4068.
- Nams, V.O. 2006. Locate III User's Guide. Pacer Computer Software, Tatamagouche. Disponível em:
- Ness, J.H., Bronstein, J.L., Andersen, A.N. & Holland, J.N. 2004. Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: Implications of small-ant invasions. *Ecology* **85** (5):1244-1250.
- Norris, D.R. & Stutchbury, J.M. 2002. Sexual differences in gap-crossing ability of a forest songbird in a fragmented landscape revealed through radiotracking. *The Auk* **119** (2):528 - 532.
- Olden, J.D., Schooley, R.L., Monroe, J.B. & Poff, N.L. 2004. Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology* **73** (6):1190-1194.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* **67** (4):518-536.
- Pusey, A.E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* **2** (10):295-299.
- Pusey, A. & Wolf, M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* **11** (5):201-206.
- R, D.C.T. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation

for Statistical Computing, Viena. *Disponível em:* <http://www.R-project.org>

- Raim, A. 1978. A radio transmitter attachment for small passerine birds. *Bird-Banding* **49**:326-332.
- Rodríguez, A., Andrén, H. & Jansson, G. 2001. Habitat-mediated predation risk and decision making of small birds at forest edges. *Oikos* **95** (3):383-396.
- Schtickzelle, N., Mennechez, G. & Baguette, M. 2006. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology* **87** (4):1057-1065.
- Serrano, D. & Tella, J.L. 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: The role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* **72** (3):400-410.
- Smallwood, J.A. 1989. Prey preferences of free-ranging American kestrels, *Falco sparverius*. *Animal Behaviour* **38** (4):712-714.
- Sperry, J.H. & Weatherhead, P.J. 2009. Sex differences in behavior associated with sex-biased mortality in an oviparous snake species. *Oikos* **118** (4):627-633.
- Stamps, J.A. & Gon III, S.M. 1983. Sex-biased pattern variation in the prey of birds. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 14:231-253.
- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Marshall, N.J. & Owens, I.P.F. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: Visual modeling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour* **66** (3):541-550.
- Sutherland, W.J., Harestad, A.S., Price, K. & Lertzman, K.P. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* **4** (1):art. 16.
- Sykes Jr, P.W., Carpenter, J.W., Holzman, S. & Geissler, P.H. 1990. Evaluation of three miniature radio transmitter attachment methods for small passerines. *Wildlife Society Bulletin* **18** (1):41-48.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90** (1):7-19.
- Zimmer, K. & Isler, M. 2003. In: del Hoyo, J., Elliot, A. and Christie, D.A. (Eds), *Handbook of the birds of the world - vol.8*. pp.
- Zollner, P.A. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **15** (6):523-533.
- Zollner, P.A. & Lima, S.L. 2005. Behavioral tradeoffs when dispersing across a patchy landscape. *Oikos* **108** (2):219-230.

Capítulo 4

DISCUSSÃO GERAL

1. DISCUSSÃO GERAL

A redução na conectividade entre as manchas de habitat é apontada como um fator crucial para se compreender os efeitos da fragmentação do habitat na distribuição espacial das espécies e na dinâmica de suas populações (Fahrig & Merriam, 1985; Saunders *et al.*, 1991; Taylor *et al.*, 1993; Wiens, 1994). Nesse sentido, os resultados apresentados nesta dissertação evidenciam e confirmam a importância de se considerar a movimentação animal explicitamente para se definir a conectividade do habitat para uma espécie em determinada paisagem. Apesar desta relevância, muito pouco se sabe sobre os padrões de movimentação das espécies de florestas tropicais, dificultando a elaboração de modelos holísticos para prever os efeitos da fragmentação da paisagem e da sua dinâmica para a biota. Por consequência, isso limita a elaboração de medidas conservacionistas eficientes que abranjam um grande número de espécies, as quais são urgentes em biomas altamente ameaçados, como a Mata Atlântica.

Aqui, foi possível averiguar como movimentos rotineiros e movimentos dispersivos podem afetar a conectividade da paisagem para uma espécie de ave. Estes dois tipos de movimentação atuam em escalas espaciais e temporais distintas (van Dyck & Baguette, 2005), afetando diferentemente os parâmetros que regulam a dinâmica de uma população. Os movimentos rotineiros estão associados à obtenção de recursos dentro do espaço de vida usual do animal (*e.g.* dentro de seu território), influenciando veementemente as taxas de crescimento e a densidade das populações em determinada área, primordialmente em seus estágios iniciais de estabelecimento. Assumindo que a incidência de uma espécie em um fragmento florestal indica a existência de uma população neste local (ver Hanski, 1994; Hanski & Gilpin, 1996), os resultados do capítulo 2 mostram que a conectividade entre as manchas de habitat, decorrente de movimentos rotineiros entre elas, é um fator fundamental para se entender a distribuição

de populações de *P. leucoptera* em paisagens fragmentadas. Fragmentos muito distantes entre si (*i.e.* 25 – 45 m, aproximadamente) formam zonas de baixa conectividade na paisagem, não disponibilizando habitat em quantidade suficiente para manter populações da espécie. Espera-se que o mesmo ocorra com outras aves da Mata Atlântica (Martensen *et al.*, 2008), sendo que os efeitos da distância entre os fragmentos florestais variam conforme a espécie (Awade & Metzger, 2008; Lees & Peres, 2009) e ainda precisam ser estudados para a maioria delas.

Por outro lado, os movimentos dispersivos, por estarem atrelados à mudança na área de uso de um indivíduo, agem em escalas maiores, uma vez que são ocasionais e, em geral, envolvem grandes distâncias. Assim, é um movimento que influencia mais fortemente a dinâmica entre populações, através, principalmente, do intercâmbio de *pools* genéticos diferenciados entre elas. Apesar de serem menos frequentes, estes movimentos permitem a fundação de novas populações em locais desabitados e também podem afetar a demografia tanto das populações que doam, quanto das que recebem indivíduos dispersores, dependendo das taxas de dispersão entre estas populações e de suas características iniciais (Lindenmayer & Lacy, 1995; Hanski & Gilpin, 1996; Brito & da Fonseca, 2007). A dispersão é um processo afetado por diversas variáveis (Hansson, 1991; Bowler & Benton, 2005), sendo a distância entre os fragmentos florestais uma das mais importantes. No capítulo 3, verificou-se que esta variável afeta não só a probabilidade de emigração, mas também o sucesso na movimentação pela matriz, principalmente para os machos de *P. leucoptera*. Em conjunto, constatou-se que o movimento dispersivo é enviesado para as fêmeas, as quais possuem um maior ímpeto emigratório, além de serem mais eficientes durante a transferência pela matriz (*i.e.* baixo risco de predação). Isso implica em diferentes conectividades da paisagem

conforme o sexo considerado, o que pode ser prejudicial para a sobrevivência da espécie em paisagens altamente fragmentadas.

Assim, o manejo e o planejamento ambiental de paisagens fragmentadas devem contemplar estas duas escalas que influenciam a dinâmica das populações (Doak *et al.*, 1992), pelo menos para garantir a conservação de espécies que são afetadas pela conectividade do habitat, o que parece ser muito comum para Passeriformes da Mata Atlântica (Martensen *et al.*, 2008). Cale (2003) propõe que, nestes casos, modelos hierárquicos de estrutura populacional sejam desenvolvidos. Desta forma, um modelo com dois níveis de organização, semelhante ao proposto por Scheiman *et al.* (2007), pode ser elaborado para *P. leucoptera*.

Em um primeiro nível, os movimentos rotineiros promovem a formação de sub-grafos (SG_I, onde I se refere ao nível inferior; *i.e.* conjunto de fragmentos conectados), os quais definem uma área onde a interação entre os indivíduos é intensa. Então, SG_I pode ser interpretado como um espaço potencial para o desenvolvimento de uma população local, em que a presença efetiva desta dependerá das características deste sub-grafo (*e.g.* índice PCS, ver capítulo 2). Definida as populações neste nível hierárquico inferior, uma outra estrutura de conectividade pode ser definida um nível acima, por meio dos movimentos dispersivos. Assim, formam-se novos sub-grafos (SG_S, onde S se refere ao nível superior), cujos nós passam a ser representados pelas populações locais definidas anteriormente por SG_I e onde a interação entre os indivíduos é mais esporádica. Portanto, enquanto no nível inferior são delimitadas as populações locais, no nível superior são delimitadas as metapopulações (fig. 1; ver Cale, 2003). A estrutura deste modelo pode ser validada por meio de técnicas de biologia molecular, como análises de micro ou minissatélites, as quais permitem inferir o fluxo

genético, intra e inter-populacional, por meio do grau de parentesco entre os indivíduos (Veit *et al.*, 2005; Manel *et al.*, 2005).

Fig. 1. Esquema representando o modelo hierárquico proposto, adaptado de Cale *et al.* (2003). Conjuntos de fragmentos conectados por movimentos rotineiros determinam os sub-grafos de nível inferior (SG_i ; elipses cinzas contínuas), onde as conexões entre os fragmentos (manchas cinzas) são representadas por linhas contínuas ligando os nós (pontos). Estes sub-grafos, portanto, delimitam as populações da espécie. Já os conjuntos de SG_i conectados por movimentos dispersivos determinam os sub-grafos de nível superior (SG_s ; elipses cinzas tracejadas), delimitando, assim, as metapopulações. As conexões entre SG_i estão indicadas por linhas tracejadas.

Uma representação espacial destes modelos permite localizar áreas importantes para a restauração ambiental, auxiliando a elaboração de estratégias conservacionistas condizentes com a situação de fragmentação e de perda de habitat da região de interesse. Por exemplo, em regiões altamente fragmentadas e com pouco habitat (*e.g.* paisagem de Ribeirão Grande; ver capítulo 2), formam-se muitos SG_i , porém a maioria não sustenta populações de *P. leucoptera* devido a suas baixas conectividades (*i.e.* baixo PCS). Então, SG_i 's com maiores probabilidades de sustentar uma população são mais

importantes para a conservação da espécie, sendo que seu manejo deve ser privilegiado quando os recursos existentes para restauração são limitados. Nesses casos, sugere-se que as medidas de restauração sejam focadas principalmente: **i)** no aumento da quantidade de habitat disponível, através da ampliação dos fragmentos florestais constituintes do SG_I de interesse ou por meio da formação de novos fragmentos ao seu redor e **ii)** no aumento do fluxo de indivíduos entre populações locais, através da implementação de corredores florestais ligando SG_I's importantes ou do manejo da matriz entre estes SG_I's, de forma a torná-la mais permeável. Espera-se que estas medidas se reflitam em aumentos demográficos e no fluxo gênico das populações existentes, assim como podem permitir o estabelecimento de novas populações na região. Já em paisagens menos fragmentadas e com maior quantidade de habitat (*e.g.* paisagem de Tapiraí; ver capítulo 2), a situação de *P. leucoptera* é mais confortável, visto que grande parte dos SG_I tem alta probabilidade de sustentar uma população da espécie. Neste caso, as estratégias de manejo podem ser focadas apenas no aumento da conectividade no nível superior (*i.e.* SG_S's). Desta forma, apenas a implementação de corredores ligando SG_I's importantes seriam suficientes para manter as populações da espécie nessas áreas, desde que seja demonstrada a eficiência destes elementos lineares.

Uma característica importante desta abordagem hierárquica é que ela não é limitada pela extensão da paisagem mapeada, podendo ser aplicada tanto no planejamento local (*e.g.* como as paisagens de cerca de 10800 ha usadas no capítulo 2), quanto num nível regional (*e.g.* como a região CB, estudada no capítulo 3). Entretanto, a resolução destes mapeamentos (*i.e.* tamanho do pixel) deve ser compatível com as distâncias que a espécie é capaz de atravessar em áreas abertas em seus movimentos rotineiros. Para *P. leucoptera*, estas distâncias são pequenas (*i.e.* ≤ 45 m), recomendando-se o uso de mapas com resolução mínima de 10 m, caso contrário a

interpretação dos resultados pode ser distorcida, pois fragmentos muito próximos entre si tenderiam a ser agregados (Moody & Woodcock, 1995).

Portanto, a modelagem hierárquica de estrutura populacional pode ser uma boa maneira de integrar os dois tipos de movimentação em uma estrutura única, capaz de nortear as estratégias conservacionistas. O modelo proposto nesta dissertação é bastante simplificado, levando em conta apenas dados de incidência da espécie, e abordando apenas alguns aspectos de seus movimentos rotineiros e dispersivos. Deve-se salientar, no entanto, que esses modelos fornecem um embasamento mínimo para o planejamento ambiental, pois não consideram explicitamente a dinâmica das populações (*e.g.* seus tamanhos e/ou suas taxas de crescimento), apenas sua presença ou ausência. Um maior detalhamento nesse sentido pode ser obtido por meio de modelos de viabilidade populacional baseados em simulações de Monte Carlo (Lindenmayer *et al.*, 1995; Brito & da Fonseca, 2007, Yang *et al.*, 2007; Duca *et al.*, 2009). Entretanto, eles dependem do conhecimento prévio de alguns parâmetros ecológicos e populacionais (*e.g.* como a taxa de natalidade e mortalidade da população, o sucesso reprodutivo dos indivíduos e capacidade suporte dos sub-grafos), os quais são desconhecidos para a maioria das espécies de aves de floresta tropical. Ademais, a acurácia destes modelos pode ser aumentada com a inclusão de informações sobre o padrão de movimentação dos indivíduos em situações diferentes das que foram estudadas aqui. Assim, são sugeridos estudos que investiguem aspectos da dispersão natal da espécie ou mesmo do seu comportamento dispersivo e rotineiro em outros tipos de matriz.

Por fim, é preciso enfatizar que o crescente conhecimento na área de ecologia do movimento que se vivencia atualmente só é possível graças ao avanço tecnológico na fabricação de equipamentos de radiotelemetria, ao desenvolvimento de técnicas mais precisas de biologia molecular para o estudo de populações e à elaboração de

sofisticados modelos estatísticos para analisar padrões complexos de movimentação dos indivíduos (Mossman & Waser, 1999; Prugnolle & de Meeus, 2002; Revilla *et al.*, 2004; Morales *et al.*, 2004; Manel *et al.*, 2005; Heinz *et al.*, 2007; Gurarie *et al.*, 2009; Fryxell *et al.*, 2008; Getz & Saltz, 2008; Nathan *et al.*, 2008; Revilla & Wiegand, 2008; Pavlacky *et al.*, 2009). O acesso a essas novas técnicas é fundamental para que esta área do conhecimento seja desenvolvida em países que abrigam florestas tropicais em seu território. Somente assim poderemos compreender melhor diversos aspectos da biologia e história natural das espécies tropicais, os quais são essenciais para um entendimento mais claro da dinâmica de suas populações em paisagens fragmentadas.

2. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em uma perspectiva mais geral, esta dissertação contribuiu para ampliar o conhecimento a respeito dos efeitos da conectividade do habitat em paisagens fragmentadas na distribuição de uma espécie de ave florestal da Mata Atlântica. Em consideração às dificuldades de se estudar a movimentação animal, este estudo mostrou uma maneira simples de se acessar os movimentos desempenhados pela espécie, utilizando-se para isso a técnica de *playback* e equipamentos de radiotelemetria. Verificamos que em áreas fragmentadas a distância entre os fragmentos exerce um papel preponderante para a efetivação de movimentos entre fragmentos florestais. Da mesma forma, variações sexuais na capacidade dispersiva devem ser averiguadas, visto que as consequências deste viés para a dinâmica das populações dependem das características da paisagem considerada. Com isso, pudemos propor um modelo capaz de integrar as informações obtidas por ambos os tipos de movimento estudados, o qual pode auxiliar num planejamento ambiental mais eficiente de paisagens fragmentadas.

Portanto, visto que informações como as obtidas nesta dissertação são raras para outras espécies, recomenda-se fortemente que pesquisas nesta área sejam desenvolvidas.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Awade, M. & Metzger, J.P. 2008. Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecology* **33** (7):863-871.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **80** (2):205 - 225.
- Brito, D. & da Fonseca, G.A.B. 2007. Demographic consequences of population subdivision on the long-furred woolly mouse opossum (*Micoureus paraguayanus*) from the Atlantic Forest. *Acta Oecologica* **31** (1):60-68.
- Cale, P.G. 2003. The influence of social behaviour, dispersal and landscape fragmentation on population structure in a sedentary bird. *Biological Conservation* **109**:237 - 248.
- Doak, D.F., Marino, P.C. & Kareiva, P.M. 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: Implications for conservation. *Theoretical Population Biology* **41** (3):315-336.
- Duca, C., Yokomizo, H., Marini, M.A. & Possingham, H.P. 2009. Cost-efficient conservation for the white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*) in the Cerrado, central Brazil. *Biological Conservation* **142** (3):563-574.
- Fahrig, L. & Merriam, G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* **66** (6):1762 - 1768.
- Fryxell, J.M., Hazell, M., Börger, L., Dalziel, B.D., Haydon, D.T., Morales, J.M., McIntosh, T. & Rosatte, R.C. 2008. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19114-19119.
- Getz, W.M. & Saltz, D. 2008. A framework for generating and analyzing movement paths on ecological landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19066-19071.
- Gurarie, E., Andrews, R.D. & Laidre, K.L. 2009. A novel method for identifying behavioural changes in animal movement data. *Ecology Letters* **12** (5):395-408.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151 - 162.

- Hanski, I. & Gilpin, M.E. 1996. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego: Academic Press, 528 p.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42** (1-2):89-103.
- Heinz, S.K., Wissel, C., Conradt, L. & Frank, K. 2007. Integrating individual movement behaviour into dispersal functions. *Journal of Theoretical Biology* **245** (4):601-609.
- Lees, A.C. & Peres, C.A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* **118** (2):280-290.
- Lindenmayer, D.B. & Lacy, R.C. 1995. A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangeridae: Marsupialia) in south-eastern Australia. I. Demographic stability and population persistence. *Biological Conservation* **73** (2):119-129.
- Lindenmayer, D.B., Burgman, M.A., Akcakaya, H.R., Lacy, R.C. & Possingham, H.P. 1995. A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. *Ecological Modelling* **82** (2):161-174.
- Manel, S., Gaggiotti, O.E. & Waples, R.S. 2005. Assignment methods: Matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* **20** (3):136-142.
- Martensen, A.C., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* **141** (9):2184-2192.
- Moody, A. & Woodcock, C.E. 1995. The influence of scale and the spatial characteristics of landscapes on land-cover mapping using remote sensing. *Landscape Ecology* **10** (6):363-379.
- Morales, J.M., Haydon, D.T., Frair, J., Holsinger, K.E. & Fryxell, J.M. 2004. Extracting more out of relocation data: Building movement models as mixtures of random walks. *Ecology* **85** (9):2436-2445.
- Mossman, C.A. & Waser, P.M. 1999. Genetic detection of sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* **8** (6):1063-1067.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19052-19059.
- Pavlacky Jr., D.C., Goldizen, A.W., Prentis, P.J., Nicholls, J.A. & Lowe, A.J. 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology* **18** (14):2945-2960.

- Prugnolle, F. & De Meeus, T. 2002. Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: A review. *Heredity* **88** (3):161-165.
- Revilla, E., Wiegand, T., Palomares, F., Ferreras, P. & Delibes, M. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *The American naturalist* **164** (5).
- Revilla, E. & Wiegand, T. 2008. Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (49):19120-19125.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5** (1):18-32.
- Scheiman, D.M., Dunning Jr., J.B. & With, K.A. 2007. Metapopulation dynamics of bobolinks occupying agricultural grasslands in the Midwestern United States. *American Midland Naturalist* **158** (2):415-423.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68** (3):571 - 573.
- Van Dyck, H. & Baguette, M. 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* **6** (6):535-545.
- Veit, M.L., Robertson, R.J., Hamel, P.B. & Friesen, V.L. 2005. Population genetic structure and dispersal across a fragmented landscape in cerulean warblers (*Dendroica cerulea*). *Conservation Genetics* **6** (2):159-174.
- Wiens, A.W. 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:S97 - S104.
- Yang, Z., Hu, J. & Liu, N. 2007. The influence of dispersal on the metapopulation viability of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) in the Minshan Mountains. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **53** (2):169-184.

Resumo

Um dos maiores impactos antrópicos aos ecossistemas terrestres é a fragmentação do habitat. Este processo afeta fortemente os padrões de movimentação das espécies, implicando em alterações consideráveis na conectividade entre as manchas de habitat remanescentes. Por sua vez, isso interfere na distribuição espacial e na dinâmica das populações de uma espécie. Nesta dissertação, foram estudados alguns aspectos dos movimentos rotineiros e dispersivo de *Pyriglena leucoptera*, uma espécie de ave endêmica da Mata Atlântica. Estes dois tipos de movimentação atuam em escalas distintas, afetando diferentemente os parâmetros que regulam a estrutura das populações. Com o uso da técnica de *playback*, foi verificado se a capacidade desta espécie atravessar áreas abertas, em movimentos rotineiros entre fragmentos, é afetada pela distância entre eles. A partir desta relação, foram obtidas probabilidades de cruzar áreas abertas, as quais foram usadas para parametrizar índices de conectividade funcional (um binário e outro probabilístico) baseados na teoria dos grafos. Em uma abordagem de seleção de modelos, estes dois índices de conectividade mais um outro estrutural (*i.e.* área do fragmento) foram comparados para se estabelecer qual deles melhor prediz a incidência de *P. leucoptera* em fragmentos florestais. Quanto aos movimentos dispersivos, foram realizados experimentos de translocação e telemetria para verificar se a dispersão desta espécie em áreas fragmentadas é afetada pela distância entre os fragmentos, assim como para averiguar se este efeito é diferente entre os sexos. Os resultados mostraram que distância entre os fragmentos florestais limita tanto a movimentação rotineira, quanto a dispersiva para esta espécie. Na escala dos movimentos rotineiros, verificou-se que fragmentos distanciados a mais de 45 m estão totalmente isolados. A incidência da espécie foi melhor descrita pelo índice de conectividade funcional probabilístico (PCS), mostrando que a conectividade é fundamental para se compreender a distribuição espacial da espécie, sendo que este atributo da paisagem deve ser visto de forma probabilística. Ademais, a dispersão foi enviesada para fêmeas, as quais possuíram maior propensão a emigrar, assim como foram mais eficientes em sua movimentação pela matriz. As consequências deste viés foram discutidas, destacando-se que, em áreas altamente fragmentadas, a probabilidade de colonização de áreas desocupadas diminui, bem como o fluxo gênico entre as populações da espécie pode estar comprometido. Portanto, ambos os tipos de movimento devem ser considerados para que se possa compreender mais precisamente os efeitos da conectividade do habitat para a sobrevivência de uma espécie em paisagens fragmentadas. Por fim, foi sugerido um modelo hierárquico de estrutura populacional, a fim de integrar as informações obtidas pelos dois tipos de movimentação em uma única estrutura conceitual. Esse modelo possui um grande potencial para ser usado no planejamento e manejo ambiental.

Abstract

Habitat fragmentation is one of the major human impacts on terrestrial ecosystems. This process highly affects the species movement pattern, implying in considerable alterations on the connectivity between the remaining habitat patches. Consequently, it interferes in the spatial distribution and in the population dynamics of species. In this dissertation, some aspects of the routine and dispersal movements of *Pyriglena leucoptera*, an endemic bird of the Atlantic rainforest, were studied. These two movement types act in distinct scales, affecting, differently, the parameter regulating the structure of the populations. Using the playback technique, we verified if the gap-crossing capacity of this species, by routine movements, is affected by gap width. From this relation, we obtained gap-crossing probabilities, which were used to parameterize functional connectivity indices (one binary and one probabilistic) based on graph theory. In a model selection approach, these two indices plus another structural one (*i.e.* patch area) were compared to establish which one is the best to predict *P. leucoptera*'s incidence in forest fragments. About the dispersal movements, we done translocation and telemetry experiments to investigate if the species dispersal ability in fragmented landscapes is affected by the distance between forest patches, and to verify if there are sexual differences in this effect. The results showed that distance between forest patches limits both the routine movements and the dispersal one to this species. In the routine movements scale, we verified that patches are completely isolated when the gap width is higher than 45 m. The species incidence was better described by the probabilistic connectivity index (PCS), evincing that it is essential to consider connectivity to understand the spatial distribution of *P. leucoptera*, and this attribute must be viewed in its probabilistic form. Furthermore, dispersal is female-biased, since females are more prone to emigrate and were more efficient in their movement in the matrix. We discussed the consequences of this sex-bias, highlighting that, in severely fragmented landscapes, the colonization probability of empty patches is decreased and the genetic flux between populations should be imperiled. Thus, to comprehend the effects of habitat connectivity on species survival in fragmented landscapes, both movement types must be considered. Finally, we suggested a hierarchically structured population model in order to integrate the two movement type information in one conceptual framework. This model has a great potential to be used in environmental planning and management.