Danilo Boscolo

**Influência da estrutura da
paisagem sobre a persistência
de três espécies de aves em
paisagens fragmentadas da
Mata Atlântica**

São Paulo

2007

Danilo Boscolo

Influência da estrutura da paisagem sobre a
persistência de três espécies de aves em
paisagens fragmentadas da Mata Atlântica

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

Orientador: Jean Paul W. Metzger

São Paulo

2007

Ficha Catalográfica

Boscolo, Danilo

Influência da estrutura da paisagem sobre a persistência de três espécies de aves em paisagens fragmentadas da Mata Atlântica

Número de páginas: 237

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Estrutura da paisagem 2. Modelagem ecológica 3. Aves
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Jean Paul W. Metzger

Orientador

Dedicatória

Ao Axel
Irmão gêmeo desta tese
e meu mais importante incentivo

Existe uma teoria que diz que, se um dia alguém descobrir exatamente para que serve o Universo e por que ele está aqui, ele desaparecerá instantaneamente e será substituído por algo ainda mais estranho e inexplicável.

Existe uma segunda teoria que diz que isso já aconteceu.

Douglas Adams
em “O Restaurante no Fim do Universo”, 1980
(trad. Carlos Irineu da Costa)

Sonogramas dos cantos de *C. caudata* e *P. leucoptera*

Agradecimentos

Concluir uma tese é mais que resumir em poucas centenas de páginas parte do que nos ocorreu nos últimos quatro anos. Uma tese é uma incursão insólita às expectativas que temos de nós mesmos. É o ápice do prélio interno entre o cabresto de nossas inseguranças e a perseverança de um viajante sonhador que nos motiva a continuar. Concluir uma tese significa, simplesmente, que o viajante ganhou. Essa vitória não é, porém, solitária. Muitos são os que nos dão armas, subsídios ou simplesmente incentivo a persistir.....

Obrigado NI, por sempre me incentivar, apoiar, acompanhar, aconselhar, reconfortar, ouvir, agüentar, temer, esperar, pirar, viajar, gerar nós dois em um, ser parte de mim tanto quanto sou de você.....

Agradeço ao Prof. Dr. Jean Paul Walter Metzger, pela orientação, apoio, idéias discussões, paciência e confiança ao longo desses nove longos anos, desde a graduação, mestrado e doutorado, essenciais para minha formação científica e profissional.

Obrigado também a:

Todos os colegas do LEPac e do Departamento de Ecologia que de uma forma ou outra me auxiliaram a concluir este trabalho, especialmente Milton, Carlos Marcelo, Alexandre e Cristina. Aos proprietários das áreas de estudo que permitiram que eu entrasse em suas terras, notadamente ao Sr. Eli e Dna. Jacinta pelas conversas, queijos e boas histórias entre uma coleta e outra. A Richard Hobbs, Gary Fry, Bärbel e Gunther Tress por suas construtivas revisões do anexo 2 e conselhos durante uma ótima semana em Laggan vendo ovelhas e montanhas.

Ich danke auch Tamara, Sandro, Roland, Carlos, Volker, Gabi, Stephy und alle von ÖSA und UFZ für seine Gastfreundschaft und wissenschaftliche Hilfe, in besonders Dr. Karin Frank für die Betreuung und anregende Diskussionen, ohne die diese Arbeit würde nicht möglich. Danke auch für Henning und Christoph (dois alemães tropicalizados); immer gutte Freunde. Ich danke auch Dr. Ilse Storch und Miriam für die Gastfreundschaft und die Fernmesstechnikmaterial bereitstellen. Danke für die Freunde in Hannover Netty, Andy, Kathrin und Elfride.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e ao Deutscher Akademischer Austauschdienst - DAAD, pela concessão das bolsas de doutorado, doutorado sanduíche no exterior e aperfeiçoamento lingüístico de alemão em Leipzig.

Aos amigos do Wohnheim em Leipzig, por suportar uns aos outros durante quatro nada fáceis meses e por continuarem bons amigos ao longo de 2006 e adiante.

Agradeço incondicionalmente aos amigos que sempre me incentivaram e tiveram de conviver com minha ausência: João, Carlão, Dani, Déia, Jorge, Mano, Maira, Isa, Gabi, Thor e Nina, Nã, César, Zibilão e Chuão, Rose e Fátima. Ao Manuel, padrinho agregado, por apoiar e incentivar desde cedo essa minha insana mania de querer fazer ciência.

Á Tonha, pela inominável contribuição á pessoa que sou.

Aos meus pais por apoiarem minhas decisões, mesmo sem nem sempre concordar ou entendê-las por completo. Devo também um agradecimento a Ivani P.B., mãe e auxiliar notívaga de impressão.

A todos aqueles que me ajudaram de forma direta ou indireta com ferramentas, idéias, possibilidades, apoio e amizade.

Índice

Resumo	01
Abstract	02
Capítulo 1. Introdução Geral	03
Capítulo 2. Determinação da Probabilidade de Ocorrência das Espécies de acordo com a Estrutura da Paisagem	29
Capítulo 3. Quantificação da Capacidade de Dispersão das Aves entre Manchas de Floresta em Regiões de Habitat Fragmentado	41
Capítulo 4. Análise da persistência das espécies a partir de um modelo espacialmente explícito	51
Capítulo 5. Discussão Geral e Conclusões	69
 ANEXOS.	
Anexo 1: “How spatial scale influences the accuracy of bird incidence models in the fragmented Brazilian Atlantic Forest?”	95
Anexo 2: “Influence of landscape structure on birds’ incidence pattern in the fragmented Brazilian Atlantic forest”	125
Anexo 3: “Effects of inter-habitat field matrices of different widths on the movement pattern of <i>Xiphorhynchus fuscus</i> (Aves, Passeriformes, Dendrocolaptidae) in fragmented Atlantic forest”	161
Anexo 4: “Analyzing the extinction probabilities of small forest birds in landscapes with different habitat cover and aggregation degrees through an ecologically scaled spatially explicit modeling framework”	187

Resumo

A perda e fragmentação de habitats são, atualmente, as principais ameaças à conservação da biodiversidade. Espécies que outrora tinham sua distribuição contínua são forçadas a sobreviver de forma segmentada, em populações menores e mais susceptíveis à extinção. Segundo a teoria de metapopulações, se extinções locais em fragmentos específicos puderem ser compensadas por recolonizações provenientes de populações adjacentes, uma espécie pode persistir apesar da fragmentação. Extinções e recolonizações são processos que dependem da estrutura da paisagem. Fragmentos pequenos e com baixa qualidade de habitat possuem maior probabilidade de extinção, assim como paisagens pouco conectadas e com alta resistência à dispersão de indivíduos têm menores taxas de recolonização. Modelos de dinâmica populacional espacialmente explícitos (MVPEE) possibilitam a análise da influência de diferentes tipos de paisagens sobre a persistência de espécies, contribuindo na decisão de estratégias para sua conservação. Esta tese teve o objetivo de identificar os fatores que afetam a persistência de três espécies de aves florestais endêmicas à Mata Atlântica (*Chiroxiphia caudata*, *Xiphorhynchus fuscus* e *Pyriglena leucoptera*) através de um MVPEE. Foram estudadas quatro paisagens do Planalto Atlântico de São Paulo que possuem florestas fragmentadas. A técnica de *play-back* foi utilizada para atestar a presença ou ausência das aves em 80 fragmentos dispersos por essas paisagens. Esses dados foram utilizados para gerar modelos logísticos de incidência capazes de estimar sua probabilidade de ocorrência de acordo com a cobertura e arranjo espacial da paisagem circundante. Ademais, o padrão de movimentação das aves entre fragmentos florestais foi determinado através de experimentos de *play-back* que as induziu a transpor a matriz, e pela translocação de indivíduos acompanhados por radio-telemetria. Os modelos de incidência indicaram que a probabilidade de ocorrência das aves em locais de matas fragmentadas depende em larga escala da distribuição espacial dos remanescentes florestais, sendo maior em locais onde o isolamento dos fragmentos é baixo. Esse efeito torna-se ainda mais importante em locais onde os fragmentos não são grandes o suficiente para prover as aves com todos os recursos necessários, forçando-as a buscá-los em matas adjacentes, mas não muito distantes entre si a ponto de coibir sua movimentação. Essa capacidade das aves de transpor a matriz inter-habitat, alcançando florestas próximas, foi confirmada pelos estudos de movimentação. As espécies estudadas são capazes de se movimentar entre fragmentos florestais próximos, mostrando-se ainda capazes de utilizar corredores de habitat ou árvores isoladas para facilitar sua passagem pela paisagem. Esses resultados indicam que os territórios das espécies estudadas podem incluir fragmentos isolados, porém funcionalmente conectados pela movimentação das aves, sendo que as condições mínimas para o estabelecimento destes territórios em termos de quantidade e espaçamento das florestas variam em função da espécie. Esses resultados, somados às informações bibliográficas sobre a biologia das espécies estudadas, foram utilizados para guiar a construção de um MVPEE ecologicamente calibrado, onde as células da paisagem foram definidas como sendo os territórios potenciais das aves. Esse modelo de viabilidade se mostrou de grande utilidade para avaliar os efeitos de variações estruturais da paisagem sobre a persistência de populações de pequenas aves territoriais. Simulações conduzidas tanto com paisagens artificiais como reais indicaram que, em uma escala espacial ampla, a persistência dessas espécies está em grande parte sujeita à quantidade de territórios que a paisagem pode suportar, mas não à sua agregação. No entanto, o aumento da densidade de florestas na paisagem leva a um aumento na quantidade de territórios possíveis, afetando positivamente a persistência das espécies. O MVPEE desenvolvido para esta tese permitiu conciliar uma análise estrutural de paisagens com a modelagem de dinâmicas populacionais, o que é considerado como um dos assuntos prioritários de pesquisa em ecologia de paisagens.

Abstract

Habitat loss and fragmentation are currently the most important threats to the conservation of biodiversity. These processes may generate patchy landscapes where several species are forced to survive in small and isolated populations, which are very susceptible to local extinctions. According to the metapopulation theory, if local extinctions in specific patches can be compensated by re-colonization from surrounding populations, a species can persist despite fragmentation. Extinctions and re-colonizations are processes that depend directly on landscape structure. Small patches with low habitat quality have increased extinction probabilities, while poorly connected landscapes with high resistance to the dispersal of individuals have decreased re-colonization rates. Spatially explicit population viability models (SEPVM) allow analyses of the influence of different types of landscapes on the persistence of species, contributing to conservation strategies decision making. The objective of the current thesis was to identify the factors which affect the persistence of three forest bird species endemic to the Atlantic forest (*Chiroxiphia caudata*, *Xiphorhynchus fuscus* and *Pyriglena leucoptera*) through a SEPVM. Four different fragmented landscapes of the Atlantic plateau of São Paulo were chosen for this study. The playback technique was used to assess the incidence of the birds inside 80 forest fragments in these landscapes. These data were used to derive logistic incidence models to estimate their occurrence probabilities according to the cover and spatial pattern of the surrounding landscape. Furthermore, the movement pattern of the birds between forest fragments was inferred from playback experiments which induced birds to overcome the matrix, and through the translocation of individual birds which were followed by radio-telemetry. The incidence models indicated that the occurrence probability of the birds in places of fragmented habitat depends in large scale on the spatial distribution of forest remnants, being higher where patch isolation is low. This effect becomes even more important in places where habitat patches are not big enough to provided the birds with sufficient resources, forcing them to search for it in nearby forests, which shall not be further away than the birds' aptitude to move through the landscape. Their ability to overcome the inter-habitat matrix, reaching close by forests, was confirmed by the experiments on individuals' movements. The studied species are able to move between nearby forest patches, being even able to use habitat corridors or isolated trees to ease their passage through the landscape. These results indicate that the territories of the studied species can include isolated patches which are connected by birds' movement. Also, the minimum conditions to the establishment of these territories in terms of amount and aggregation of forests varies according to the species. These results, added to bibliographical information on the studied birds' biology, were used to guide the development of an ecologically scaled SEPVM, in which the landscape cells were defined as potential bird territories. This viability model was greatly useful to assess the effects of landscape structural changes on the persistence of small territorial birds' populations. Simulations using both artificial and real landscapes indicated that, in a wide landscape scale, the persistence of these species is largely subjected to the amount of territories the landscape can bear, but not to its aggregation. Nevertheless, increases of forest density lead to a higher amount of possible territories, positively affecting the persistence of the species. The SEPVM developed for the current thesis allowed the reconciliation of a structural analysis of the landscape to dynamical population modeling, what is considered as a top priority research subject in landscape ecology.

Capítulo 1

Introdução Geral

1.1 – Influência da estrutura da paisagem sobre a persistência das espécies

A perda de habitat e sua fragmentação são atualmente grandes causas de extinções no mundo (Henle *et al.* 2004). Ambos os processos possuem fundamentalmente a mesma origem: a substituição sucessiva de elementos nativos ou originais da paisagem por outro com características distintas (por exemplo, florestas por pastos). No entanto, os efeitos destes processos sobre a biodiversidade e disposição espacial do habitat são diferentes (Fahrig 2003). A simples perda de habitat implica na redução de sua área total sem necessariamente subdividi-lo. Já a fragmentação *stricto sensu* leva à diminuição de tamanho e aumento da quantidade e isolamento das manchas remanescentes, mas não à imperativa remoção de grande quantidade de habitat (Fig. 1.1). Em paisagens reais, esses processos ocorrem freqüentemente correlacionados (Jaeger 2000), modificando conjuntamente a estrutura espacial da paisagem e afetando diretamente a persistência de diversas espécies (Saunders *et al.* 1991).

São cada vez mais comuns espécies que tenham seu padrão de distribuição espacial modificado devido a esses processos. Populações que se distribuíam de forma contínua são forçadas a existir de forma descontínua, gerando populações locais de menor tamanho e isoladas entre si por uma matriz inóspita (Hobbs 1993, Wiens 1995, Metzger 1998, Debinski & Holt 2000). Andrén (1994) demonstrou que em paisagens com grande quantidade de habitat as principais conseqüências da fragmentação são provenientes diretamente da diminuição de sua área total. Mas, em paisagens com uma proporção de habitat menor que 30%, os efeitos da fragmentação devem ser principalmente determinados pelo tamanho dos fragmentos e seu isolamento. Outros trabalhos identificam limiares semelhantes para esse mesmo processo. Metzger e Décamps (1997) sugerem que a proporção crítica seja aproximadamente de 40%.

Ainda não existem, no entanto, evidências empíricas que suportem tais previsões (Fahrig 2003).

O tamanho e isolamento dos fragmentos são fatores importantes para a sobrevivência das espécies, principalmente para aquelas que apresentam dinâmicas de metapopulação (Levins 1969 e 1970, Hanski 1994). Uma metapopulação pode ser definida como um conjunto de populações locais, espacialmente isoladas entre si, porém funcionalmente conectadas através de fluxos biológicos eventuais. Esse conceito fundamenta-se na existência de fragmentos de habitat tanto ocupados quanto desocupados por uma espécie, onde extinções locais podem ser compensadas por recolonizações provenientes de populações adjacentes, garantindo a persistência da espécie na paisagem.

Figura 1.1: Diferentes padrões de remoção de habitat podem levar a organizações espaciais distintas dos remanescentes. Enquanto que a simples perda de habitat conduz apenas a uma diminuição em sua área total, a fragmentação leva à sua subdivisão, criando fragmentos ainda menores e isolados entre si. Em ambientes naturais, ambos os processos costumam ocorrer de forma conjunta.

Estudos constataam que a redução no tamanho dos fragmentos pode ter efeitos deletérios sobre as populações presentes. Beier *et al.* (2002), ao analisarem o efeito da fragmentação em florestas africanas, constataram que diversas espécies de aves tinham sua abundância reduzida ou tornavam-se extintas à medida que os remanescentes florestais diminuíaam em área. Herkert *et al.* (2003) detectaram que a taxa de predação de ninhos de quatro espécies de aves norte-americanas era significativamente maior em fragmentos pequenos quando comparada a fragmentos médios e grandes. Contudo, o aumento nas taxas de predação não é o único efeito da redução de área sobre as populações. O acréscimo do efeito de borda e a redução da qualidade do habitat e da quantidade de recursos disponíveis fazem com que as populações existentes em fragmentos pequenos sejam cada vez menores e mais susceptíveis à extinção local (Murcia 1995, Major *et al.* 1999, Stratford & Stouffer 1999, Fleishman *et al.* 2002).

O isolamento e a conectividade (Merriam 1984, Taylor *et al.* 1993) são também aspectos importantes que influenciam a persistência de espécies em ambientes fragmentados. Enquanto que o isolamento refere-se apenas à distância existente entre os fragmentos de habitat, a conectividade foi definida por Taylor *et al.* (1993) como o grau que uma paisagem facilita ou impede o movimento de indivíduos entre esses fragmentos. A conectividade pode ser avaliada de duas formas distintas: a conectividade estrutural, que se refere exclusivamente à disposição espacial e à continuidade física de certo habitat; e a conectividade funcional, que leva em conta as características biológicas de uma espécie para estimar a facilidade com a qual seus indivíduos movimentam-se por diversas unidades da paisagem (Hobbs 1993, Metzger 1998). Apesar de distintos, os conceitos de conectividade e isolamento são bastante correlacionados, já que mudanças da paisagem com aumentos nas distâncias entre

remanescentes de habitat levam à conseqüente diminuição de sua conectividade estrutural (Goodwin & Fahrig 2002).

Diversos autores demonstraram que variações na conectividade podem afetar a dinâmica populacional de muitas espécies (van Dorp & Opdam 1987, Wiens 1995, Brooker & Brooker 2001, Donaldson *et al.* 2002, Tomimatsu & Ohara 2002, Smith & Hellmann 2002). Brooker e Brooker (2001) sugerem que a diminuição da conectividade da paisagem afeta diretamente o movimento de indivíduos e o estabelecimento de territórios de uma pequena ave (*Malurus pulcherrimus*) no oeste australiano. Clergeau e Burel (1997), entre outros, verificaram também que a estrutura da paisagem circundante como um todo tem influência sobre a capacidade de dispersão da avifauna e sobre o estabelecimento e sobrevivência de várias populações (Mazerolle & Villard 1999, Bakker *et al.* 2002). Bélisle e Clair (2001) revelam que a presença de pequenas áreas descampadas entre fragmentos florestais pode diminuir a capacidade de certas aves de retornarem a seus territórios após translocamentos. Outros elementos da paisagem, tais como diferentes tipos de matrizes ou até mesmo pequenas estradas podem, também, alterar o padrão de movimentação de muitas espécies (Rejinfo 2001, Develey & Stouffer 2001). Isso pode ter grande influência sobre sua capacidade de dispersão na paisagem, reduzindo as chances de recolonização de fragmentos desocupados e aumentando a probabilidade de extinção regional de diversas populações (Hanski 1994, Lindenmayer *et al.* 1999)

Uma das formas de compreender esses processos de extinção é através de modelos de análise de viabilidade populacional (MVP), existentes desde a década de 1980 (Grier 1980, Gilpin & Soulé 1986, Shaffer 1990). Esses modelos simulam a dinâmica populacional de certa espécie com o intuito de avaliar quais suas chances de sobrevivência dentro de um determinado período (Burgman *et al.* 1988, Possingham

et al. 1992, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000). Por possibilitar projeções de persistência das espécies perante diferentes situações ambientais, os MVPs são considerados ferramentas úteis na definição de regras ou diretrizes para a conservação da biodiversidade (Boyce 1992). Ao longo das últimas duas décadas, diversos estudos utilizaram e desenvolveram MVPs para avaliar as chances de sobrevivência e auxiliar na conservação de diversas espécies (Lande & Orzack 1988, Haig *et al.* 1993, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Brito & Fernandez 2000).

Nos últimos anos, vários autores propuseram modelos de análise de viabilidade populacional espacialmente explícitos (Akçakaya *et al.* 1995, Frank & Wissel 1998, Lindenmayer *et al.* 2001). Esses modelos diferem dos primeiros MVPs, por incluir em sua estrutura, informações espaciais sobre os diversos elementos da paisagem e sua relação com a espécie em estudo (Frank & Wissel 1998, Moilanen & Hanski 1998, Brachet *et al.* 1999, Vandermeer & Carvajal 2001, Urban & Keitt 2001, Frank & Wissel 2002). Assim, abordagens espacialmente explícitas trazem a possibilidade de gerar ferramentas de análise capazes de avaliar a viabilidade das populações perante variações na quantidade e conectividade de seu habitat (Wiegand *et al.* 2004, Kramer-Schadt *et al.* 2005). Por possibilitar a inclusão de informações espaciais reais, a influência de diferentes tipos de paisagens sobre a persistência de diversas espécies pode ser assim comparada, contribuindo na decisão de estratégias para sua conservação.

1.2 – Contextualização e Objetivos da Tese.

Devido principalmente à expansão agrícola, restam apenas cerca de 7% da extensão original da Mata Atlântica (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 1998). Essa proporção está muito abaixo dos limiares propostos por Andrén (1994) e Metzger e Décamps (1997). Assim sendo, os fatores mais importantes a influenciar a sobrevivência de diversas espécies, nesse bioma, devem estar tanto relacionados à perda de habitat, quanto a processos relativos à complexidade estrutural da paisagem. Portanto, a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica depende, até certo ponto, da compreensão da influência da configuração espacial das matas remanescentes na paisagem sobre o padrão de distribuição, capacidade de dispersão e chances de persistência em longo prazo das espécies ali presentes. Estudos sobre o efeito da fragmentação são, desta forma, de grande importância para a conservação.

As aves podem ser consideradas bons modelos para a compreensão dos efeitos da perda de habitat e fragmentação. Segundo (Hilton-Taylor 2000), de todas as espécies de aves atualmente em risco de extinção, mais de 80% são principalmente ameaçadas por esses fatores. Aves são, ainda, fáceis de serem observadas e estudadas em campo (Wiens 1995). Esse grupo apresenta diferentes tipos de hábitos de vida e de reações à fragmentação de seu habitat (Temple & Wilcox 1986, Bierregaard Jr. & Lovejoy 1989, Rolstad 1991, Lynch & Saunders 1991). Devido a sua diversidade, algumas aves podem ser utilizadas como espécies guarda-chuva (Lambeck 1997), auxiliando na conservação de outras espécies.

Assim, o principal objetivo deste trabalho foi identificar que fatores estruturais da paisagem influenciam a ocorrência e movimentação de três espécies de aves florestais em regiões onde seu habitat encontra-se reduzido e fragmentado, utilizando essas informações para gerar um modelo espacialmente explícito capaz de simular a

persistência dessas espécies em paisagens com diferentes configurações espaciais, gerando dados relevantes para sua conservação.

Mais especificamente, os objetivos desta tese foram:

1 - Definir a probabilidade de ocorrência das espécies estudadas de acordo com a estrutura espacial da paisagem circundante;

2 - Quantificar a capacidade dessas aves de utilizar a matriz inter-habitat e outros elementos da paisagem para movimentar-se entre manchas de floresta em regiões onde esta se encontra fragmentada;

3 – A partir das informações anteriormente coletadas, desenvolver um modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito e utilizá-lo para simular a persistência dessas espécies em paisagens com diferentes configurações espaciais.

1.3 – Esclarecimentos sobre a Organização Geral da Tese

Esta tese encontra-se organizada em cinco capítulos. O primeiro é esta introdução, que além de apresentar os conceitos fundamentais e os objetivos deste trabalho, irá expor adiante também as descrições das paisagens e espécies estudadas. O projeto que originou esta tese foi concebido dentro de uma estrutura sequencial. Para atingir seu objetivo final, o desenvolvimento de um modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito derivado de perfis ecológicos de espécies reais, o trabalho foi organizado em diferentes fases. A primeira foi o levantamento bibliográfico de todas as informações disponíveis sobre as espécies estudadas, apresentado a seguir. Assim foi possível definir quais aspectos da biologia e ecologia dessas aves, pertinentes ao modelo a ser proposto, necessitavam ser coletados em campo. A segunda fase refere-se aos trabalhos de campo propriamente ditos, os quais

tiveram o intuito de determinar (I) a probabilidade de ocorrência das espécies estudadas de acordo com a estrutura espacial da paisagem e (II) a capacidade de movimentação das aves através da matriz inter-habitat. Finalmente, todas essas informações foram utilizadas para desenvolver um modelo dinâmico baseado em indivíduos (Grimm & Railsback 2005) ecologicamente dimensionado e capaz de simular a persistência dessas espécies em paisagens com diferentes quantidades de habitat e graus de fragmentação.

Desta forma, cada um dos capítulos seguintes está diretamente relacionado a cada um dos objetivos gerais apresentados acima. O capítulo 2 discorre acerca dos estudos sobre a ocorrência das espécies de acordo com a distribuição espacial de florestas na paisagem circundante a partir de dados de incidência levantados em quatro paisagens do Planalto Atlântico de São Paulo. O capítulo 3 apresenta os estudos referentes à determinação da capacidade dessas aves em utilizar a matriz inter-habitat ou outros elementos da paisagem para movimentar-se entre remanescentes florestais. O quarto capítulo descreve o conceito geral e o funcionamento do modelo desenvolvido e seus resultados relativos à influência da estrutura da paisagem sobre a persistência das espécies estudadas. Por último, é feita uma discussão conjunta de todos os capítulos anteriores e são delineadas as conclusões gerais do trabalho, indicando as possibilidades futuras de pesquisa derivadas desta tese.

As metodologias, resultados e discussões detalhadas dos capítulos 2 a 4 são apresentados nos Anexos em forma de manuscritos de artigos a serem publicados em revistas científicas de grande circulação internacional. O Anexo 4, além de ser um artigo em preparação para publicação em veículo internacional, é também um documento detalhado de referência em inglês sobre a estrutura e funcionamento do

modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito desenvolvido durante esta tese, o que não seria adequado a um artigo científico. Ao ser publicada no banco digital de teses e dissertações da Universidade de São Paulo, esta tese se tornará facilmente acessível eletronicamente. Por isso, a decisão de manter uma descrição detalhada do modelo em inglês. A conexão de cada capítulo aos referentes Anexos é encontrada ao longo do texto principal da tese. Devido a essa estrutura, algumas repetições, principalmente de metodologia, tornaram-se inevitáveis.

1.4 - Áreas de estudo

Este estudo foi executado em quatro paisagens distintas do estado de São Paulo que apresentam Mata Atlântica fragmentada (ver a Figura 1 dos Anexos 1 e 2). Todas se encontram sobre o Planalto Atlântico Paulista a diferentes distâncias a oeste da cidade de São Paulo. A área total de cada paisagem estudada é de cerca de 10.000 ha e sua cobertura vegetal original é classificada como floresta ombrófila densa montana (Veloso *et al.* 1991).

A primeira paisagem está localizada no distrito de Caucaia do Alto, entre os municípios de Cotia e Ibiúna, SP (23°35'S - 23°50'S; 46°45'W - 47°15'W). Esta paisagem é composta por 31% de fragmentos florestais em estados médio e avançado de sucessão, 6% de vegetação arbustiva (estado inicial de sucessão), e 7% de reflorestamentos de Pinus e Eucaliptos (Metzger 2003). As áreas florestais estão divididas em cerca de 390 fragmentos que variam entre 1 e 300 ha. A paisagem apresenta-se com alta conectividade estrutural graças à presença de numerosos corredores florestais. O relevo da região é caracterizado principalmente por formas denudacionais de morros altos com topos aguçados e convexos, com declividades

maiores que 15% e altitudes variando entre 850 e 1.100 m (Ross & Moroz 1997). O clima é temperado e chuvoso, tipo Cwa de (Köppen 1948). O mês mais quente tem uma temperatura média de 27°C e o mais frio de 11°C, com precipitação anual de aproximadamente 1.400 mm, sendo cerca de 260 mm no mês mais úmido e 60 mm no mês mais seco (SABESP 1997).

A segunda paisagem localiza-se entre as coordenadas geográficas 23°48'S - 23°55'S; 47°25'W - 47°57'W, nos municípios de Piedade e Tapiraí (referida adiante simplesmente como Tapiraí), a cerca de 150 km a oeste da capital paulista e próxima ao Parque Estadual do Jurupará. A cobertura de florestas naturais da região é de aproximadamente 45%, sendo constituída principalmente por matas secundárias em estado avançado de regeneração. A matriz é composta principalmente por pastos e plantações de monocotiledôneas como o inhame e o gengibre e esparsas monoculturas florestais de Eucalipto. A altitude média da região é de 870 m. O relevo é composto por morros íngremes com declividades entre 20 e 30% (Ponçano *et al.* 1981). O clima é semelhante ao da paisagem de Caucaia, possuindo chuvas e névoa freqüentes e uma precipitação média anual de 1339 mm com os meses mais úmidos entre outubro e março (<http://www.ciiagro.sp.gov.br/>).

A terceira paisagem localiza-se no sudoeste do estado (24°03'S – 24°07'S; 48°18'W – 48°26'W), entre os municípios de Capão Bonito e Ribeirão Grande (referida adiante simplesmente como Ribeirão Grande) e localizada ao norte do Parque Estadual Intervales. Essa paisagem encontra-se a cerca de 250 km a oeste da cidade de São Paulo, ainda sobre o Planalto Atlântico. A região foi selecionada por possuir cerca de 14% de matas, aproximadamente a metade do existente em Caucaia do Alto. Os fragmentos de Capão Bonito são também mais isolados entre si quando comparados a Caucaia do Alto e possuem formas e tamanhos bastante diversos.

Assim, uma maior variação estrutural da paisagem pôde ser testada, auxiliando na identificação mais precisa de seus efeitos sobre a probabilidade de ocorrência e padrão de dispersão das espécies em estudo. A região possui temperatura média anual de cerca de 20°C e a precipitação total média é 1344 mm, sendo janeiro o mês mais úmido e agosto o mais seco (<http://www.ciiagro.sp.gov.br/>). Essa paisagem localiza-se no planalto de Guapiara, onde a altitude varia entre 700 e 800 m do nível do mar. Os morros são em geral baixos e possuem declividades entre 20 e 30% (Ross & Moroz 1997).

A quarta paisagem localiza-se no distrito de Apiaí-Mirim, entre os municípios de Capão Bonito, Itapeva e Guapiara (referida adiante simplesmente como Apiaí-Mirim) e está localizada a cerca de 20 km a noroeste da paisagem anterior (23°01'S – 23°06'S; 48°29'W – 48°36'W). Devido à sua proximidade, o relevo e clima são bastante semelhantes com os da paisagem de Ribeirão Grande. Esta paisagem foi escolhida por possuir aproximadamente 18% de matas remanescentes, auxiliando a formar um gradiente de cobertura florestal entre a região de Ribeirão Grande e a de Caucaia do Alto. A matriz é composta principalmente por pastos destinados ao gado bovino.

1.5 - Espécies estudadas

Este estudo avaliou de que forma a estrutura espacial de paisagens fragmentadas afeta a persistência de três pequenas espécies de aves passeriformes endêmicas de Mata Atlântica (Goerck 1999): *Chiroxiphia caudata*, *Xiphorhynchus fuscus* e *Pyriglena leucoptera*. Duas dessas espécies, *C. caudata* e *P. leucoptera*, foram intensamente estudadas em Caucaia do Alto entre os anos de 2000 e 2006. Métodos para o seu recenseamento já foram testados e consolidados durante esse

período, tornando seu estudo mais preciso e eficiente (Boscolo *et al.* 2006). As descrições que seguem têm o objetivo de apresentar as espécies estudadas, assim como suas principais características ecológicas. As informações a serem delineadas são fruto de uma extensa revisão bibliográfica e enfocam as características de maior pertinência para a presente tese, servindo como referência geral ao longo o texto.

A - *Chiroxiphia caudata*

Família: Pipridae

Nome popular: Tangará, Dançador

Possui de 13 a 15 cm de comprimento e os adultos pesam entre 15,5 e 25 g (Sick 1997, del Hoyo *et al.* 2003b). O macho adulto tem a cabeça e asas pretas, apresentando um vívido topete vermelho. O resto do corpo é composto por um azul metálico intenso. A fêmea é verde oliva e possui duas rectrizes tipicamente mais longas (de la Peña & Rumboll 1998), o que facilmente as diferencia de outras fêmeas da mesma família. Esta ave é relativamente comum na Mata Atlântica (Parker III & Goerck 1997, Christiansen & Pitter 1997, Goerck 1999, Melo-Júnior *et al.* 2001) e distribui-se no Brasil do Rio Grande do Sul à Bahia (Fig. 1.2). Costuma habitar o interior de matas úmidas e densas, sejam elas maduras ou secundárias (del Hoyo *et al.* 2003b). É uma espécie essencialmente frugívora, mas capaz de alimentar-se ocasionalmente de pequenos insetos.

Os indivíduos machos de *C. caudata* são muito conhecidos por seu comportamento peculiar de danças copulatórias, onde vários se empoleiram em um galho e exibem-se para as fêmeas com movimentos sincronizados, emitindo um som forte e muito característico (Holt 1925, Sick 1997). Esses indivíduos são altamente gregários (Goerck 1999) e passam a maior parte de seu tempo juntos, seja executando

tais danças ou em combates pela liderança do grupo. Esses grupos possuem tamanhos variados, podendo ser formados por até seis indivíduos (Foster 1976 e 1977). A área de vida média de um indivíduo é de cerca de 8 ha (Hansbauer *et al. in prep.*), mas cada um desses grupos pode ocupar conjuntamente até 35 ha (Foster 1977 e 1981). Sua estrutura social apresenta uma forte hierarquia, com apenas um macho dominante (*Alpha*). Os demais integrantes organizam-se em posições hierárquicas determinadas através de sua idade, disputas vocais e eventualmente leves confrontos físicos. A dominância de um indivíduo sobre os outros define a seqüência direta de sucessão à posição de liderança do grupo. Uma vez que um indivíduo torna-se o macho *Alpha*, sua posição não é substituída até sua morte e em geral, é o único macho a possuir o direito de copular com as fêmeas que se aproximam (Foster 1981). Jovens imaturos são também comuns nos grupos (Théry 1992). Esses indivíduos ocupam o mais baixo nível hierárquico e raramente participam das danças copulatórias, passando boa parte de seu tempo observando os machos mais velhos (Foster 1981 e 1987). Devido à forte hierarquia existente e à forma como o macho dominante é repostado, se um jovem viver tempo suficiente, ele alcançará invariavelmente tal posição, adquirindo o direito de copular (Foster 1981).

As fêmeas apresentam uma organização social mais simples que a dos machos, desagregada e sem uma estrutura hierárquica aparente. Elas são solitárias e se movimentam mais que os machos, apresentando assim áreas de vida maiores (Théry 1992). Os machos dominantes são procurados pelas fêmeas para a reprodução através de visitas aos locais onde são executadas as danças copulatórias, que possuem posição fixa de um ano para o outro. O cuidado com os filhotes é executado exclusivamente pelas fêmeas (Foster 1981, del Hoyo *et al.* 2003b), as quais tornam-se reprodutivas já no final de seu primeiro ano de vida (Foster 1987). Os ninhos podem conter até três

ovos (Foster 1976), mas o mais comum é o nascimento de duas aves por fêmea a cada estação reprodutiva (del Hoyo *et al.* 2003b). Há evidências de que os indivíduos possam viver por pelo menos três anos e meio (Lopes *et al.* 1980), mas sua vida média é provavelmente maior, já que os machos levam aproximadamente esse mesmo tempo para tornarem-se adultos (Foster 1981 e 1987).

Esta espécie é classificada por vários autores como pouco sensível à fragmentação e perda de habitat (Willis 1979, Stotz *et al.* 1996, Sick 1997, Uezu *et al.* 2005), no entanto, é aparentemente sensível ao isolamento espacial de fragmentos florestais (Anexo 2). Apesar de preferir o interior de florestas densas, pode ser eventualmente encontrada em suas bordas (Cândido Jr. 2000). Já foi observada, utilizando plantações de eucalipto para dispersar-se entre fragmentos florestais (Dario & Almeida 2000), sendo também capaz de utilizar corredores de mata e de cruzar áreas de campo aberto de 80 a 130 m de comprimento entre fragmentos de habitat próximos (Uezu *et al.* 2005, Anexo 3).

B - Xiphorhynchus fuscus

Família Dendrocolaptidae

Nome popular: Arapaçu-escamado

Possui entre 15 e 18,5 cm de comprimento e de 15,5 a 25 g de peso (Sick 1997, del Hoyo *et al.* 2003a). As aves desta espécie apresentam um bico levemente curvo. Suas costas e asas são marrons, a garganta é branca e apresenta diversas estrias na barriga e partes inferiores (de la Peña & Rumboll 1998). Não possui dimorfismo sexual aparente, sendo ambos os sexos de aspecto similar, mas os jovens imaturos apresentam o bico mais curto. No Brasil, é encontrada desde Santa Catarina ao sul do

Extraído de: de la Peña & Rumboll, 1998

Ceará (Fig. 1.2). Habita matas maduras e em regeneração, podendo ser também observada em florestas de araucária (Belton 1973, Brooke 1983, Parker III & Goerck 1997, del Hoyo *et al.* 2003a). Une-se a grupos mistos de aves (Goerck 1999), mas sua frequência em tais associações tende a diminuir durante a estação reprodutiva (Sick 1997).

Essas aves se alimentam fundamentalmente de artrópodes. Sua estratégia de forrageio consiste em galgar troncos de diversos tamanhos, ascendendo-os por uma rota espiral (Brooke 1983) e são capazes de apoiar-se apenas sobre troncos verticais, sendo praticamente inábeis de pousar no chão. Raramente podem ser avistadas seguindo formigas de correição (del Hoyo *et al.* 2003a). Os indivíduos são aparentemente solitários e possuem áreas de vida de até 6 ha (Develey 1997). Faz seus ninhos em ocos de árvores, chocando de 2 a 3 ovos por ninhada a partir de setembro. Os filhotes nascem por volta de outubro e tornam-se juvenis até dezembro (Marini *et al.* 2002, del Hoyo *et al.* 2003a). Marini *et al.* (2002) sugerem que apenas um sexo cuida do ninho durante a incubação, provavelmente a fêmea (Davis 1946). Através da análise de indivíduos recapturados em redes de neblina, sabe-se que podem viver pelo menos por cinco anos (Lopes *et al.* 1980).

Pode ser encontrada em fragmentos florestais de tamanhos moderados, principalmente se conectados a matas de maior área. No entanto, tende a desaparecer de fragmentos pequenos e isolados (dos Anjos & Boçon 1999, Maldonado-Coelho & Marini 2003, del Hoyo *et al.* 2003a, Anexo 2). É capaz de utilizar corredores de habitat, apesar de ser raramente encontrada em plantações de eucalipto, mesmo que situadas entre fragmentos de mata (Dario & Almeida 2000). Não foram encontradas informações sobre sua capacidade de cruzar áreas de campo aberto, mas presume-se que tais situações possam restringir sua movimentação em regiões de habitat

extremamente fragmentado, visto que necessitam obrigatoriamente de troncos para pousar. A busca por tal informação faz parte dos objetivos desta tese e se encontra de forma mais detalhada no Anexo 3.

C - Pyriglena leucoptera

Família Formicariidae

Nome popular: Papa-taoca-do-sul

Extraído de: de la Peña & Rumboll, 1998

Possui de 16 a 18 cm de comprimento e pesa entre 25 e 34 g (Sick 1997, del Hoyo *et al.* 2003a). O macho é todo preto com pequenas manchas brancas nas asas e dorso. A fêmea possui uma tonalidade marrom com o peito levemente mais claro. Ambos os sexos têm como característica marcante olhos de coloração vermelha intensa (de la Peña & Rumboll 1998). No Brasil, a espécie distribui-se nas florestas do Sul, Sudeste e Litoral Baiano (Fig. 1.2). Habita o sub-bosque de matas maduras e sombreadas (Sick 1997, Parker III & Goerck 1997, Goerck 1999). Pode ser encontrada eventualmente associada a bambus (del Hoyo *et al.* 2003a).

Como a maioria dos formicariídeos, alimenta-se principalmente de artrópodes, mas podem ingerir também pequenos répteis (Gomes *et al.* 2001). São facilmente encontradas associadas a correições de formigas, as quais utilizam para capturar pequenos animais em fuga (Sick 1997, Gomes *et al.* 2001, del Hoyo *et al.* 2003a). A área de vida de um indivíduo é estimada em cerca de 15 ha (Hansbauer *et al. in prep.*). Essas aves são solitárias, mas podem também ser encontradas em grupos mistos de aves (Davis 1946, Goerck 1999). Costumam formar casais estáveis durante a estação reprodutiva (Sick 1997), entre setembro e dezembro, quando depositam

cerca de dois ovos por ninho (Protomastro 2002). Ambos os sexos cuidam do ninho durante o dia, mas apenas a fêmea ali permanece à noite (del Hoyo *et al.* 2003a).

Das três espécies aqui estudadas, esta é dada como a mais ameaçada pela perda de habitat e fragmentação, já que apresenta abundância reduzida à medida que o tamanho dos remanescentes florestais onde vive diminui e estes tornam-se mais isolados (Willis 1979, Stotz *et al.* 1996, Christiansen & Pitter 1997, dos Anjos & Boçon 1999, Uezu *et al.* 2005). No entanto, parece ser indiferente a bordas florestais (Cândido Jr. 2000). Não foi observada utilizando áreas de eucaliptos, mesmo que estas possuíssem sub-bosque bem desenvolvido (Dario & Almeida 2000), mas utilizam espontaneamente matas secundárias. Podem ainda fazer uso de corredores florestais e cruzar áreas de campo aberto de até 60 metros (Uezu *et al.* 2005).

Figura 1.2: Mapas da distribuição geográfica em território brasileiro (mancha esverdeada) das três espécies estudadas, adaptado de Develey e Endrigo (2004). A localização aproximada das paisagens estudadas é indicada pela estrela negra ao sul do estado de São Paulo. Pranchas extraídas de: de la Peña e Rumboll (1998).

1.6 - Referências Bibliográficas

- Akçakaya, H. R., M. A. McCarthy e J. L. Pearce. 1995. Linking landscape data with population viability analysis: management options for the helmeted honeyeater. *Biological Conservation* **73**:169-176.
- Akçakaya, H. R. e P. Sjögren-Gulve. 2000. Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletin* **48**:9-21.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS* **71**:355-366.
- Bakker, K. K., D. E. Naugle e K. F. Higgins. 2002. Incorporating landscape attributes into models for migratory grassland bird conservation. *Conservation Biology* **16**:1638-1646.
- Beier, P., M. van Drielen e B. O. Kankam. 2002. Avifaunal collapse in west African forest fragments. *Conservation Biology* **16**:1097-1111.
- Bélisle, M. e C. C. Clair. 2001. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* **5**.
- Belton, W. 1973. Some Additional Birds for State of Rio Grande Do Sul, Brazil. *Auk* **90**:94-99.
- Bierregaard Jr., R. O. e T. E. Lovejoy. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* **19**:215-241.
- Boscolo, D., J. P. Metzger e J. M. E. Vielliard. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78**:629-644.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**:481-506.
- Brachet, S., I. Olivieri, B. Godelle, E. Klein, N. FrascariaLacoste e P. H. Gouyon. 1999. Dispersal and metapopulation viability in a heterogeneous landscape. *Journal of Theoretical Biology* **198**:479-495.
- Brito, D. e F. A. S. Fernandez. 2000. Metapopulation viability of the marsupial *Micoreus demerarae* in small atlantic forest fragments in south-eastern Brazil. *Animal Conservation* **3**:201-209.
- Brooke, M. D. 1983. Ecological Segregation of Woodcreepers (Dendrocolaptidae) in the State of Rio-De-Janeiro, Brasil. *IBIS* **125**:562-567.
- Brooker, M. e L. Brooker. 2001. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the western Australian wheatbelt. *Wildlife Research* **28**:205-214.
- Burgman, M. A., R. Akcakaya e S. S. Loew. 1988. The use of extinction models for species conservation. *Biological Conservation* **43**:9-25.
- Cândido Jr., J. F. 2000. The edge effect in a forest bird community in Rio Claro, São Paulo state, Brazil. *Ararajuba* **8**:9-16.
- Christiansen, M. B. e E. Pitter. 1997. Species loss in a forest bird community near Lagoa Santa in southeastern Brazil. *Biological Conservation* **80**:23-32.
- Clergeau, P. e F. Burel. 1997. The role of spatio-temporal patch connectivity at the landscape level: an example in a bird distribution. *Landscape and Urban Planning* **38**:37-43.
- Dario, F. R. e A. F. Almeida. 2000. Influence of forest corridor on avifauna of the Atlantic Forest. *Scientia Florestalis* **58**:99-109.

- Davis, D. E. 1946. A Seasonal Analysis of Mixed Flocks of Birds in Brazil. *Ecology* **27**:168-181.
- de la Peña M. R. e M. Rumboll. 1998. Birds of southern South America and Antarctica. Harper-Collins publishers, London, UK.
- Debinski, D. M. e R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**:342-355.
- del Hoyo J., Elliott A. e Christie D.A. 2003a. Handbook of the Birds of the World. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos. Barcelona.
- del Hoyo J., Elliott A. e Christie D.A. 2003b. Handbook of the Birds of the World. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails. Barcelona.
- Develey, P. F. 1997. Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na estação Ecológica Juréia Itatins. São Paulo, Brasil. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Develey, P. F. e P. C. Stouffer. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed- species flocks in central Amazonian Brazil. *Conservation Biology* **15**:1416-1422.
- Develey P. F. e E. Endrigo. 2004. Aves da Grande São Paulo: guia de campo. Aves e Fotos editora, São Paulo.
- Donaldson, J., I. Nänni, C. Zachariades e J. Kemper. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of south africa. *Conservation Biology* **16**:1267-1276.
- dos Anjos, L. e R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Willson Bulletin* **111**:397-414.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**:487-515.
- Fleishman, E., C. Ray, P. Sjogren-Gulve, C. L. Boggs e D. D. Murphy. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* **16**:706-716.
- Foster, M. 1976. Nesting biology of the Long-tailed Manakin. *Willson Bulletin* **104**:168-173.
- Foster, M. 1977. Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. *The American Naturalist* **111**:845-853.
- Foster, M. S. 1981. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **V9**:167-177.
- Foster, M. S. 1987. Delayed Maturation, Neoteny, and Social System Differences in 2 Manakins of the Genus *Chiroxiphia*. *Evolution* **41**:547-558.
- Frank, K. e C. Wissel. 1998. Spatial aspects of metapopulation survival: from model results to rules of thumb for landscape management. *Landscape Ecology* **13**:363-379.
- Frank, K. e C. Wissel. 2002. A formula for the mean lifetime of metapopulations in heterogeneous landscapes. *The American Naturalist* **159**:530-552.
- Fundação SOS Mata Atlântica e INPE. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no Domínio da Mata Atlântica no período de 1990-1995. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, SP.
- Gilpin, M. E. e M. E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. Pages 19-34 in M. E. Soulé editor. *Conservation biology: the*

- science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Goerck, J. M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* **9**:235-253.
- Gomes, V. S. M., V. S. Alves e J. R. I. Ribeiro. 2001. Ítens alimentares encontrados em amostras de regurgitação de *Pyriglena leucoptera* (Vieillot) (Aves, *Thamnophilidae*) em uma floresta secundária no Estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**:1073-1079.
- Goodwin, B. J. e L. Fahrig. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* **99**:552-570.
- Grier, J. W. 1980. Ecology: a simulation model for small population of animals. *Creative Computing* **6**:116-121.
- Grimm V. e S. F. Railsback. 2005. *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Haig, S. M., J. R. Belthoff e D. H. Allen. 1993. Population viability analysis for a small population of red-cockaded woodpeckers and an evaluation of enhancement strategies. *Conservation Biology* **7**:289-301.
- Hansbauer M., Knauer F., Borntraeger R., Hettich U., Pilz S., Küchenhoff H., Pimentel R., Metzger J.P. & Storch I. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of gray. *In prep.*
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Henle, K., D. B. Lindenmayer, C. R. Margules, D. A. Saunders e C. Wissel. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodiversity and Conservation* **13**:1-8.
- Herkert, J. R., D. L. Reinking, D. A. Wiedenfeld, M. Winter, J. L. Zimmerman, W. E. Jensen, E. J. Finck, R. R. Koford, D. H. Wolfe, S. K. Sherrod, M. A. Jenkins, J. Faaborg e S. K. Robinson. 2003. Effects of prairie fragmentation on the nest success of breeding birds in the midcontinental United States. *Conservation Biology* **16**:706-716.
- Hilton-Taylor C. 2000 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Cambridge, UK.
- Hobbs R.J. Landscape ecology. 1993. CSIRO, Division of Wildlife & Ecology, Australia.
- Holt, E. G. 1925. The dance of the Tangara (*Chiroxiphia caudata* (Shaw)). *Auk* **42**:588-590.
- Jaeger, J. A. G. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology* **15**:115-130.
- Köppen W. 1948. *Climatologia*. Ed. Fondo Cultura Economica, Mexico City.
- Kramer-Schadt, S., E. Revilla e T. Wiegand. 2005. Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biological Conservation* **125**:169-182.
- Lambeck, R. J. 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* **11**:849-856.
- Lande, R. e S. H. Orzack. 1988. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **85**:7418-7421.

- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* **15**:237-240.
- Levins, R. 1970. Extinction. Pages 75-107 in M. Gerstenhaber editor. *Some Mathematical Questions in Biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy e M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Lindenmayer, D. B., I. Ball, H. P. Possingham, M. A. McCarthy e M. L. Pope. 2001. A landscape-scale test of the predictive ability of a spatially explicit model for population viability analysis. *Journal of Applied Ecology* **38**:36-48.
- Lopes, O. S., L. A. Sacchetta e E. Dente. 1980. Longevity of wild birds obtained during a banding program in São Paulo, Brasil. *Journal of Field Ornithology* **51**:144-148.
- Lynch, J. F. e D. A. Saunders. 1991. Responses of bird species to habitat fragmentation in the wheatbelt of Western Australia: interiors, edges and corridors. Pages 143-158 in D. A. Saunders, and R. J. Hobbs editors. *Nature Conservation 2: The Role of Corridors*. Surrey Beatty & Sons.
- Major, R. E., F. J. Christie, G. Gowing e T. J. Ivison. 1999. Age structure and density of red-capped robin populations vary with habitat size and shape. *Journal of Applied Ecology* **36**:901-908.
- Maldonado-Coelho, M. e M. Â. Marini. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de mata atlântica no sudeste do Brasil. *Papeis avulsos de Zoologia* **43**:31-54.
- Marini, M. Â., L. E. Lopes, A. M. Fernandes e F. Sebaio. 2002. Descrição de um ninho de *Lepidocolaptes fuscus* (Dendrocolaptidae) do nordeste de Minas Gerais, com dados sobre sua dieta e pterilose dos ninhegos. *Ararajuba* **10**:95-98.
- Mazerolle, M. J. e M.-A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* **6**:117-124.
- Melo-Júnior, T. A., T. A. Melo-Júnior e T. A. Melo-Júnior. 2001. Bird species distribution and conservation in serra do cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Life International* **11**:189-204.
- Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. Pages 5-15 in Brandt, J. e P. Agger editors. *Methodology in landscape ecological research and planning - Proceedings of the 1st international seminar of the International Association of Landscape Ecology (IALE)*, organized at Roskilde Univ., Denmark October 15 - 19 1984. Universitetsforlag GeoRuc, Roskilde.
- Metzger, J. P. 1998. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **71**:445-463.
- Metzger J.P. (coord.). 2003. Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo. Relatório científico apresentado ao programa BIOTA-FAPESP. São Paulo, SP.
- Metzger, J. P. e H. Décamps. 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Ecologica* **18**:1-12.

- Moilanen, A. e I. Hanski. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**:2503-2515.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:58-62.
- Parker III, T. A. e J. M. Goerck. 1997. The importance of national parks and biological reserves to bird conservation in the atlantic forest region of Brazil. *Ornithological Monographs* **48**:527-541.
- Ponçano W. L., C. D. R. Carneiro, C. A. Bistrichi, F. F. M. Almeida e F. L. Prandini. 1981. Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo. Instituto de Pesquisas Tecnológicas do estado de São Paulo, São Paulo.
- Possingham, H. P., I. Davies, I. R. Noble e T. W. Norton. 1992. A metapopulation simulation model for assessing the likelihood of plant and animal extinctions. *Math.Comp.Simul.* **33**:367-372.
- Protomastro, J. J. 2002. Notes on the nesting of White-shouldered Fire-eye *Pyriglena leucoptera*. *Cotinga* **17**:73-75.
- Rejinfo, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Applications* **11**:14-31.
- Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**:149-163.
- Ross J. L. S. e I. C. Moroz. 1997. Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo, escala 1:500.000. Volume 1. Geografia-FFLCH-USP, IPT & Fapesp, São Paulo.
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável. São Paulo.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs e C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**:18-32.
- Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology* **4**:39-40.
- Sick H. 1997. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira. Rio de Janeiro, RJ
- Smith, J. N. M. e J. J. Hellmann. 2002. Population persistence in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:397-399.
- Stotz D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III e D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: Ecology and conservation. The University of Chicago Press, Chicago.
- Stratford, J. A. e P. C. Stouffer. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology* **13**:1416-1423.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein e G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**:571-573.
- Temple, S. A. e B. A. Wilcox. 1986. Introduction: Predicting effects of habitat patchiness and fragmentation. Pages 261-262 in J. Verner, M. L. Morrison e C. J. Ralph editors. *Wildlife 2000 : Modeling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- Théry, M. 1992. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **30**:227-237.

- Tomimatsu, H. e M. Ohara. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* **16**:1277-1285.
- Uezu, A., J. P. Metzger e J. M. E. Vielliard. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123**:507-519.
- Urban, D. e T. Keitt. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* **82**:1205-1218.
- van Dorp, D. e P. F. M. Opdam. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* **1**:59-73.
- Vandermeer, J. e R. Carvajal. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist* **158**:211-220.
- Veloso H. P., A. L. R. Rangel Filho e J. C. A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Wiegand, T., F. Knauer, P. Kaczensky e J. Naves. 2004. Expansion of brown bears (*Ursus arctos*) into the eastern Alps: a spatially explicit population model. *Biodiversity and Conservation* **13**:79-114.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:97-104.
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in three remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis avulsos de Zoologia* **33**:1-25.

Capítulo 2

Determinação da Probabilidade de Ocorrência das Espécies de Acordo com a Estrutura da Paisagem

Objetivo Principal: Definir a probabilidade de ocorrência das espécies estudadas de acordo com a estrutura espacial da paisagem circundante.

Objetivos parciais:

1. Determinar quais escalas de medida da estrutura da paisagem são mais adequadas para descrever o padrão de incidência de três espécies de aves.
2. Compreender a influencia do tamanho dos fragmentos, conectividade e estrutura de paisagens fragmentadas sobre a ocorrência de três espécies de aves de Mata Atlântica.

Anexos relacionados:

- Anexo 1: “How spatial scale influences the accuracy of bird incidence models in the fragmented Brazilian Atlantic Forest?”
- Anexo 2: “Influence of landscape structure on birds’ incidence pattern in the fragmented Brazilian Atlantic forest”

2.1 – Modelando a probabilidade de ocorrência das aves em paisagens fragmentadas

Com o intuito de simular a persistência das três espécies de aves em locais com diferentes graus de fragmentação, foi necessário, numa primeira etapa, determinar quais os arranjos estruturais da paisagem que possibilitam o estabelecimento dessas espécies em florestas fragmentadas. Para tanto, deve-se analisar se seu padrão de ocupação em fragmentos florestais pode ser explicado a partir da quantidade de habitat, conectividade e outras características da estrutura espacial da paisagem ao redor dos pontos de ocorrências das espécies.

Com esse intuito foram amostrados 80 fragmentos florestais dispersos pelas quatro paisagens citadas no capítulo 1. Em cada paisagem, foram selecionados 20 diferentes fragmentos com estrutura de vegetação semelhante, variando apenas seu tamanho e grau de isolamento em relação às matas existentes em seu entorno. A escolha foi planejada para que em todas as paisagens houvesse fragmentos pequenos, médios e grandes. Essas classes foram definidas respeitando-se as características de cada paisagem em relação ao tamanho máximo dos fragmentos disponíveis, sendo que dentro de cada classe de tamanho buscou-se selecionar áreas de mata com diferentes graus de conectividade estrutural. Essa seleção baseou-se no tamanho e na estrutura espacial da paisagem em um raio de 800 metros ao redor do ponto central de cada fragmento, analisada de forma quantitativa com o uso do programa FRAGSTATS (McGarigal & Marks 1995) e descrita em termos de quatro diferentes índices (Tab. 2.1): (1) área do fragmento; (2) porcentagem de cobertura florestal do entorno (Pforest); (3) índice de proximidade médio (Prox_MN); e (4) quantidade de fragmentos florestais presentes na paisagem (NP_F). Descrições detalhadas desses índices podem ser encontradas nos Anexos 1 e 2.

O padrão de distribuição espacial das aves nos fragmentos (referido adiante apenas como “padrão de incidência”) foi atestado através da técnica de *play-back*. A metodologia, específica para duas dessas espécies (*C. caudata* e *P. leucoptera*), desenvolvida por Boscolo *et al.* (2006), garante que uma grande quantidade de fragmentos seja avaliada em relação à presença ou ausência das aves com alta precisão e em pouco tempo. O método consiste em executar o canto dos indivíduos machos, previamente gravado, na mata nos momentos em que a probabilidade de detecção das aves é maior. No caso das espécies estudadas, isso ocorre logo ao amanhecer e por volta do meio dia. Para que se tivesse a certeza de sua ausência, os levantamentos foram executados em pelo menos três ocasiões não consecutivas (dias diferentes), em pontos de amostragem posicionados próximos ao centro de cada fragmento escolhido (Anexos 1 e 2).

As informações de presença das espécies foram então relacionadas com diferentes características da paisagem através de regressões logísticas. Foram consideradas como variáveis dependentes a presença ou ausência de cada espécie, atestada pelo *play-back*, e como variáveis explicativas as características dos fragmentos e da paisagem circundante. Assim, foi possível avaliar de que forma o padrão de incidência das aves está relacionado a essas características.

Tabela 2.1: Características estruturais das paisagens em um raio de 800 metros ao redor dos pontos centrais de cada fragmento estudado (divididos por classe de tamanho) nas regiões de Caucaia do Alto, Tapiraí, Ribeirão Grande e Apiaí-Mirim. Ver texto para o significado das siglas utilizadas.

Caucaia do Alto						Tapiraí					
	Fragmento	Área (ha)	Pforest (%)	Prox_MN (m)	NP_F		Fragmento	Área (ha)	Pforest (%)	Prox_MN (m)	NP_F
Pequenos	Teresa	1,96	22,26	19,25	8		Octagésimo	2,52	31,56	60,51	15
	Maria	3,81	33,67	37,13	8		Antenor	3,00	49,25	163,17	6
	Japonês	4,57	25,91	45,22	7		Torres	3,10	13,95	9,72	14
	Alcides	4,75	22,64	28,98	17		JeanZinho	3,46	20,46	14,51	16
	Dito	4,98	12,96	7,58	11		Pacman	3,72	16,84	10,30	18
	Carmo Messias	5,48	8,27	7,80	16		Ivone	3,73	17,08	7,92	18
Médios	Godoy	12,92	25,85	21,80	14		Vagão	4,05	19,94	13,66	22
	Lacerda	14,00	19,68	18,32	15		Baleia	4,25	27,63	34,30	14
	Beto Jamil	14,08	21,29	21,89	14		Professor	6,75	37,11	70,71	19
	Reizinho	18,33	18,27	9,26	11		Linha	14,40	21,78	42,02	11
	Dito André	18,78	19,76	21,11	19		NoeMio	16,70	22,89	20,08	15
	Sr, Jorge	20,3	21,83	22,40	15		Alce	17,72	10,54	4,32	11
	Lila	28,88	15,77	15,02	16		Fussue	21,22	20,31	17,29	16
	Nelson	31,22	28,81	54,20	10		Bicudinho	24,50	17,76	19,11	15
	Agostinho	47,88	35,33	97,84	6		JeanZão	27,90	23,90	22,85	15
	Myoko	52,17	27,78	49,75	11		Osasco	29,00	26,63	45,96	6
Grandes	Pedro	53,08	34,10	75,29	8		Médico	91,60	48,67	164,01	10
	Takimoto	99,39	38,93	46,50	4		Cristo	103,54	31,40	24,95	11
	Pedroso	175,10	55,07	209,13	6		Teomar	132,29	39,19	73,54	10
	Zezinho	274,34	59,55	113,57	3		Odorico	145,35	51,73	217,15	5

Tabela 2.1: Continuação.

Ribeirão Grande						Apiáí-Mirim				
Pequenos	Fragmento	Área (ha)	Pforest (%)	Prox_MN (m)	NP_F	Fragmento	Área (ha)	Pforest (%)	Prox_MN (m)	NP_F
	Coroinha	1,18	4,37	0,81	3	Neto 102	2,74	13,33	9,75	11
	P. Onório	2,51	9,48	10,70	3	Sr. Eli	3,14	6,23	4,50	8
	Harpa	4,63	10,40	3,87	5	Zé do Neto	3,53	10,48	1,26	5
	Piramba	5,96	6,89	1,94	6	Edson	5,02	6,84	1,47	5
	Meninas	7,84	8,47	5,83	7	ItapevaDistal	5,41	6,32	4,89	10
	Radialista	8,86	7,88	1,41	7	Apiáí-mirim	5,49	7,93	3,12	6
Médios	J. Boiadeiro	11,21	5,06	5,62	7	Zé Augusto	6,04	9,74	5,56	10
	P. Pedro	12,15	9,49	5,76	8	Jacinta	11,21	13,22	14,90	8
	Lira	13,33	5,11	0,83	3	Japão	11,21	5,87	2,75	6
	Radji	13,88	9,85	13,81	7	Novo	13,48	11,60	11,61	6
	Pascoal	13,96	11,43	7,44	11	Joel	13,72	25,60	43,80	9
	J. Pedroso	14,97	6,92	9,63	5	Recortado	14,58	25,16	39,72	15
	Cromossomo	41,40	16,69	11,44	6	Anésio	15,76	13,64	14,82	7
Grandes	Bojado	46,26	15,37	7,60	3	Lemes	23,36	12,12	16,94	8
	Alteres	52,14	18,10	17,80	4	Nelore	25,48	15,43	7,44	7
	Falópio	55,19	22,5	50,03	6	Zé Antonio	32,54	16,27	33,22	5
	Citadini	62,25	29,33	46,79	11	Roque	40,00	28,76	72,89	8
	Divisa	97,61	21,97	43,94	2	Gilberto	40,85	27,06	99,40	6
	Sossussego	4,47	11,20	7,20	7	Angelino	48,53	18,79	27,75	3
	Yoko	15,60	10,23	2,92	2	Lauro	59,82	35,56	95,39	10

Para determinar a probabilidade de ocorrência dessas espécies a partir da estrutura da paisagem, primeiro era necessário determinar qual a melhor escala de análise para compreender os efeitos da fragmentação sobre sua ocorrência. Assim, estudei em que escala de medida a estrutura da paisagem melhor descreve a incidência dessas três espécies de aves em áreas de Mata Atlântica fragmentada e verifiquei se abordagens multi-escalares são mais indicadas que as uni-escalares (Anexo 1). A estrutura da paisagem ao redor de cada ponto de amostragem foi descrita através de quatro índices diretamente afetados por mudanças na escala de medida. Para cada índice, foram selecionadas quatro escalas espaciais a serem comparadas: 400, 600, 800 e 1000 metros de raio ao redor dos pontos da amostragem. Para identificar qual escala melhor explica o padrão de incidência das aves, foi calculado o poder explanatório de regressões logísticas com variáveis estruturais da paisagem em cada escala, assim como as melhores combinações entre escalas distintas. Os melhores modelos foram identificados através da análise de sua acurácia e quantidade de variação explicada (AUC e R^2 , Anexo 1). Assim, foi possível selecionar para cada uma das espécies a escala com maior significado biológico (Anexo 1) e empregar essas informações em uma etapa seguinte do estudo.

Em continuação, as redondezas de cada um dos 80 pontos amostrados foi descrita através de 9 índices capazes de mensurar diferentes características estruturais da paisagem, tais como o tamanho dos fragmentos e seu grau de conectividade (ver a tabela 1 do Anexo 2 para uma descrição detalhada dos índices). Essas informações foram relacionadas aos dados de presença e ausência de cada espécie através de regressões logísticas multivariadas com cada índice na escala mais apropriada para cada espécie, quando cabível. Para estas regressões, foi aplicado o método “*Backward stepwise*” de remoção sequencial de variáveis, selecionando-se para cada espécie o

melhor modelo de acordo com o mais baixo valor do Critério de Informação de Akaike (AIC, Anexo 2).

A melhor escala de medida da paisagem para descrever o padrão de incidência das aves estudadas variou de uma espécie para outra. Essas variações estão diretamente relacionadas às características biológicas, estratégias de forrageio e à extensão com que cada espécie percebe o ambiente circundante (Anexo 1). A espécie com maiores territórios (*P. leucoptera*) teve sua incidência melhor explicada pela maior escala estudada, 1000 metros de raio, enquanto que escalas de 800 e 600 metros foram mais indicadas para descrever a distribuição de *X. fuscus* e *C. caudata*, respectivamente. Adicionalmente, o uso de modelos multi-escalares incorreu em melhores resultados para todas as espécies. Isso ocorre provavelmente pois cada uma das variáveis testadas afeta diferentes processos relacionados às suas biologias (Anexo 1).

Portanto, para aumentar seu poder explanatório, os modelos desenvolvidos para descrever a ocorrência das aves através da relação entre o padrão de incidência de cada espécie e a estrutura espacial da paisagem foram gerados de forma multi-escalar. Os modelos minimamente adequados obtidos para cada espécie incluíram em sua estrutura duas (*C. caudata* e *P. leucoptera*) ou três (*X. fuscus*) das nove variáveis originalmente utilizadas (Anexo 2). A probabilidade de ocorrência das aves foi positivamente afetada por maiores quantidades de mata e menores distâncias entre os fragmentos de habitat. Esses resultados indicam que as espécies estudadas são capazes de suplantam pequenos trechos de matriz, de modo a incluir em sua área de vida vários fragmentos florestais próximos entre si, com a finalidade de suprir suas necessidades mínimas de recursos em regiões de habitat fragmentado (Anexo 2). Assim, estratégias para a conservação de aves de pequeno porte em regiões de Mata

Atlântica fragmentada devem ter especial atenção à recomposição da conectividade da paisagem e aumento da densidade da malha florestal. Isso teria o intuito de reduzir a distância média entre os fragmentos, fator essencial para a sobrevivência de várias espécies (Anexo 2).

2.2 - Considerações adicionais sobre a probabilidade de ocorrência das aves

Os modelos de incidência desenvolvidos neste estudo têm a finalidade de servir como uma ferramenta capaz de estimar a probabilidade de ocorrência dessas espécies a partir da organização estrutural da paisagem (ver a figura 4 do Anexo 2). No entanto, esse padrão de incidência é derivado não só das propriedades estáticas da paisagem, mas também das interações entre estas e as dinâmicas populacionais de cada espécie. Parte dos resultados apresentados nos Anexos 1 e 2 pode ser explicada também por processos dinâmicos tais como extinções locais e a movimentação de indivíduos entre fragmentos. Discussões mais aprofundadas sobre esses assuntos necessitam do uso de modelos que avaliem a dinâmica populacional das aves de forma espacialmente explícita (Anexo 4).

Os resultados expostos neste capítulo podem servir de subsídio para tais tipos de avaliação. As regressões logísticas apresentadas carregam em sua estrutura interna informações sobre a relação de cada uma das aves estudadas com diferentes aspectos dos ambientes fragmentados em que vivem. A interpretação desses modelos indica que os indivíduos dessas espécies são capazes de utilizar simultaneamente diversos trechos de floresta estruturalmente isolados entre si por diferentes distâncias e tipos de ambientes. Essa idéia remete ao conceito de conectividade funcional, apresentado na introdução geral, pois demonstra que essas aves não restringem o uso da paisagem

apenas a áreas florestais, mas podem se relacionar de diferentes formas também com a matriz entre os fragmentos ao incluí-la dentro de seus territórios. Isso significa que para essas aves seu habitat não se compõe necessariamente de um trecho contínuo de mata. A área de vida de um indivíduo é, assim, a união de diferentes ambientes que juntos garantem os recursos mínimos para sua sobrevivência.

Esse conceito é de grande importância para as análises populacionais espacialmente explícitas citadas acima, pois indica a necessidade de se incluir as informações espaciais do ambiente de forma funcional em sua estrutura interna. Os modelos de incidência apresentados neste capítulo podem auxiliar nessa abordagem ao possibilitar o mapeamento das áreas de maior probabilidade de incidência das aves com o intuito de definir funcionalmente os locais onde as mesmas podem estabelecer seus territórios. Essa informação pode então ser utilizada em análises de dinâmica populacional espacialmente explícitas para gerar mapas de paisagens ecologicamente calibrados onde tanto o habitat quanto sua resolução espacial são definidos a partir do ponto de vista dessas espécies

2.3 - Referências Bibliográficas

- Boscolo, D., J. P. Metzger e J. M. E. Vielliard. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78**:629-644.
- McGarigal K. e Marks B.J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-351.

Capítulo 3

Quantificação da Capacidade de Dispersão das Aves entre Manchas de Floresta em Regiões de Habitat Fragmentado

Objetivo Principal: Quantificar a capacidade das aves de utilizar a matriz inter-habitat e outros elementos da paisagem para movimentar-se entre manchas de floresta.

Objetivos parciais: Determinar a capacidade de movimentação entre fragmentos florestais de: i) *C. caudata*; e ii) *X. fuscus*.

Anexos relacionados:

- Anexo 3: “Effects of inter-habitat field matrices of different widths on the movement pattern of *Xiphorhynchus fuscus* (Aves, Passeriformes, Dendrocolaptidae) in fragmented Atlantic forest.”

3.1 – Introdução

Em paisagens fragmentadas, os trechos restantes de habitat são usualmente isolados entre si por uma matriz inóspita a diversos organismos (Wiens 1995), levando à redução de sua conectividade. O aumento do isolamento pode impedir a movimentação de indivíduos entre populações, aumentando os riscos de extinções locais e diminuindo as chances de persistência das espécies (Lindenmayer *et al.* 1999). Esses processos são ligados às capacidades dos organismos em sobrepor trechos de matriz para alcançar fragmentos próximos de habitat. No entanto, esse tipo de conhecimento não é disponível para diversas espécies (Brooker & Brooker 2001)

Com as informações obtidas através do levantamento bibliográfico sobre a biologia das espécies em estudo, apresentado no primeiro capítulo, foi possível identificar quais dados deveriam ser adquiridos em campo para complementar os conhecimentos necessários aos objetivos desta tese. Esse levantamento indicou que para duas espécies, *C. caudata* e *P. leucoptera*, existem referências bibliográficas que trazem à luz informações sobre sua capacidade de movimentação. Ainda assim, durante o desenvolvimento dos trabalhos de campo referentes a esta tese, foi executado um pequeno estudo em cooperação com Marcelo Awade, também membro da equipe do Laboratório de Ecologia de Paisagens e Conservação – LEPaC, Instituto de Biociências, USP. Nesse estudo, que será apresentado abaixo, buscamos identificar limiares da capacidade de *C. caudata* em atravessar matrizes campestres utilizando, novamente, técnicas de *play-back*.

Além disso, durante o levantamento bibliográfico, não foram encontradas informações sobre a capacidade de movimentação em áreas fragmentadas para *X. fuscus*. Assim, essa espécie foi selecionada para a execução de experimentos de

translocação de indivíduos pela paisagem, os quais serão apresentados em um segundo momento deste capítulo.

3.2 – Capacidade de movimentação de *C. caudata* entre fragmentos florestais.

Este estudo foi conduzido nas paisagens de Ribeirão Grande e Apiaí-Mirim. Foram executados experimentos utilizando a técnica de *play-back* com o intuito de avaliar a capacidade de *C. caudata* para cruzar trechos de campos ou pastos entre fragmentos posicionados a diferentes distâncias entre si.

Foram estudadas treze áreas compostas por dois fragmentos próximos e isolados entre si por trechos de matriz campestre que variaram entre 7 e 92 m de extensão. Em cada área, foi escolhido um fragmento de origem. Na sua borda foi realizada uma seção prévia de *play-back*, sempre no período da manhã (Boscolo *et al.* 2006), para detectar se a espécie estava presente, funcionando também como um estímulo à sua aproximação ao observador. Atingidas essas condições, a fonte sonora (um gravador modelo Sony TCM5000) era posicionada na borda do fragmento oposto e reiniciada a reprodução dos cantos para atrair as aves e verificar se teriam a capacidade de cruzar a matriz. As aves foram consideradas capazes de transpor a matriz quando se observou o deslocamento de indivíduos entre os dois fragmentos dentro de um intervalo de 15 minutos após o início do *play-back*. Os dados obtidos foram analisados por meio de regressões logísticas (Jongman *et al.* 1997, Hosmer & Lemeshow 2000), sendo considerada como variável explicativa a distância a ser percorrida entre os fragmentos e como variável dependente a ocorrência ou não de deslocamentos.

A regressão logística identificou um efeito significativo da distância entre fragmentos sobre a capacidade das aves em cruzar a matriz ($\chi^2_{df=1} = 7,02$, $p = 0,008$). Os resultados indicaram que as aves testadas foram capazes de transpor até cerca de 80 metros de matriz quando estimuladas por *play-back*. Acima dessa distância, a probabilidade de cruzamento estimada pela função logística foi abaixo de 0,5 (Fig. 3.1). No entanto, a capacidade máxima de deslocamento pela matriz pode ser ainda maior. Na região de Caucaia do Alto, indivíduos de *C. caudata* foram observados cruzando espontaneamente falhas florestais de até 130 metros de largura (Uezu *et al.* 2005). Estes trabalhos indicam que o aumento na distância entre os fragmentos florestais pode impedir a movimentação dessa espécie em paisagens com matrizes campestres, com possíveis efeitos negativos sobre sua dispersão e estabelecimento em regiões com reduzida disponibilidade de habitat.

Figura 3.1: Probabilidade de indivíduos de *C. caudata* atravessarem áreas de matriz campestre em relação à distância entre fragmentos, depois de estimulados por *play-back*. Os pontos representam os dados observados durante o experimento e a linha a probabilidade prevista pela equação logística, apresentada logo acima do gráfico.

3.3 - Análise da influência de diferentes elementos estruturais da paisagem sobre o padrão de movimentação de *Xiphorhynchus fuscus*.

Diversos indivíduos de *X. fuscus* foram capturados com o uso de redes de neblina em fragmentos florestais da paisagem de Tapiraí. Essa paisagem foi escolhida para esta fase do projeto por apresentar diversos pares de fragmentos florestais em configuração ideal para a condução desse experimento. Após a captura, foram instalados no dorso das aves pequenos rádio-transmissores, com cuidado para não prejudicar sua capacidade de movimentação. Esses indivíduos foram libertos a diferentes distâncias (32 e 260 metros) de seu ponto de captura, num experimento pareado, composto por dois grupos de aves: i) um no qual o translocamento foi feito para o interior do fragmento de captura (controle); e ii) outro composto por aves translocadas para fragmentos vizinhos, a distâncias equivalentes ao primeiro grupo. Esses fragmentos vizinhos eram de menor tamanho e isolados fisicamente por áreas não-florestadas. Após esses procedimentos, as aves foram monitoradas por três dias ou até que retornassem às proximidades de seu local de captura. Isso trouxe informações sobre a distância máxima de matriz inter-habitat cruzada e sobre os elementos da paisagem que indivíduos de *X. fuscus* são capazes de utilizar ao se movimentar entre fragmentos (Anexo 3).

As aves translocadas para o interior da mata retornaram rapidamente às proximidades dos locais onde foram instaladas as redes de neblina. O tempo médio de retorno das aves levadas a fragmentos isolados foi significativamente maior que o das aves translocadas dentro da floresta (Anexo 3). No entanto, uma análise mais aprofundada dos dados indicou que essa diferença só é real para aves translocadas através de trechos de matriz mais largos que 100 metros. As aves foram capazes de

sobrepôr em um único vôo falhas na continuidade de seu habitat de até 145 metros. Distâncias maiores foram vencidas somente com o uso de pontos de ligação existentes na matriz, tais como árvores isoladas ou pequenos agrupamentos de bambus (Anexo 3). Visto que essa espécie não é capaz de pousar no chão ou sobre vegetação rasteira, esses elementos são essenciais para a movimentação de *X. fuscus* em regiões de habitat fragmentado, pois auxiliam a reduzir a distância de matriz a ser vencida em um único vôo.

Os resultados obtidos indicam que, pelo menos dentro das condições testadas, os indivíduos dessa espécie são capazes de movimentar-se em meio a fragmentos de habitat estruturalmente isolados. No entanto, o aumento da distância entre as manchas de mata imprime dificuldades crescentes à sua dispersão. Em paisagens onde os remanescentes florestais encontram-se muito distantes entre si, essas habilidades de movimentação podem ser bastante prejudicadas caso a matriz seja desprovida de elementos arbóreos que aumentem sua permeabilidade. Em médio prazo, isso pode significar o isolamento funcional de diversas populações sujeitas a eventos de extinções locais, sem a possibilidade de recolonização, diminuindo regionalmente as chances de persistência da espécie.

3.4 – Considerações adicionais sobre a movimentação das aves

Os estudos apresentados acima proporcionam indicações razoáveis sobre a capacidade de movimentação dessas aves em ambientes fragmentados. No entanto, o resultado mais relevante ao objetivo final desta tese é a confirmação de que os indivíduos dessas espécies são capazes de movimentar-se entre fragmentos florestais, ainda que para isso tenham que atravessar pequenas áreas de matriz inóspita à sua

permanência ou utilizar outros elementos esparsos na paisagem, indicando a necessidade de inclusão dessa característica no modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito.

Outro fator importante derivado da experiência em campo é que essas espécies não aparentam apresentar padrões de movimentação diários altamente direcionados. O estudo de telemetria indicou movimentações cotidianas relativamente aleatórias para *X. fuscus*. Não é comum a essas aves abandonar seus territórios por longos períodos, conferindo-as o caráter de espécies residentes. Padrão semelhante foi encontrado para as outras duas espécies estudadas (Hansbauer *et al.* 2007 e comunicação pessoal).

3.5 - Referências Bibliográficas

- Boscolo, D., J. P. Metzger e J. M. E. Vielliard. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78**:629-644.
- Brooker, M. e L. Brooker. 2001. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the western Australian wheatbelt. *Wildlife Research* **28**:205-214.
- Hansbauer M., Knauer F., Borntraeger R., Hettich U., Pilz S., Küchenhoff H., Pimentel R., Metzger J.P. e Storch I. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of gray. *In prep.*
- Hosmer D. W. e S. Lemeshow. 2000. *Applied Logistic Regression*. Wiley, New York.
- Jongman R. H. G., C. J. F. Ter Braak e O. F. R. Van Tongeren. 1997. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy e M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Uezu, A., J. P. Metzger e J. M. E. Vielliard. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123**:507-519.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:97-104.

Capítulo 4

Análise da persistência das espécies a partir de um modelo espacialmente explícito

Objetivo Principal: Desenvolver um modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito capaz de simular a persistência dessas espécies em paisagens com diferentes configurações espaciais.

Objetivos parciais:

1. Avaliar os efeitos de variações na cobertura e agregação de territórios sobre a persistência de três espécies de aves com o uso de paisagens artificiais.
2. Avaliar, com o uso de um modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito, as chances de persistência dessas três espécies de aves nas quatro paisagens reais apresentadas no capítulo 1.

Anexos relacionados:

- Anexo 4: “Analyzing the extinction probabilities of small forest birds in landscapes with different habitat cover and fragmentation degrees through a spatially explicit modeling framework”

4.1- Conceito geral do modelo de dinâmica populacional espacialmente explícito

A partir do conhecimento adquirido nos três capítulos anteriores, a persistência das aves em paisagens fragmentadas foi analisada através de um modelo simulatório espacialmente explícito desenvolvido especificamente para esta tese. Os conceitos fundamentais aplicados na construção do modelo derivam diretamente das informações disponíveis sobre a biologia de cada uma das espécies em estudo. O modelo aqui apresentado tem como finalidade responder a questões relativas à contribuição ou influência de diferentes aspectos da estrutura espacial da paisagem sobre a persistência de espécies de aves com diferentes características biológicas.

Esse modelo foi estruturado em dois níveis distintos. O primeiro nível refere-se à distribuição espacial na paisagem dos territórios das aves, representada através de mapas matriciais com duas classes de cobertura, territórios e não-territórios. A idéia de utilizar territórios potenciais, ao invés de simplesmente cobertura florestal, como unidade mínima da paisagem é derivada das conclusões apresentadas no capítulo 1 (Anexos 1 e 2). Esses territórios representam os locais com alta probabilidade de ocorrência das espécies e podem ser compreendidos como áreas de floresta funcionalmente conectadas de forma a possibilitar o estabelecimento das aves (ver capítulo 1 e Anexo 2). O segundo nível descreve as espécies estudadas a partir de perfis ecológicos derivados de dados coletados em campo sobre o padrão de movimentação de indivíduos (capítulo 3 e Anexo 3), e revisões bibliográficas sobre sua biologia (capítulo 1). Os dois níveis influenciam-se mutuamente na estrutura do modelo de forma a permitir uma análise de dinâmica populacional espacialmente explícita e ecologicamente calibrada (Anexo 4). Isso nos traz a possibilidade de acessar questões mais diretamente relacionadas à persistência e conservação de aves em paisagens fragmentadas.

4.1.1 - Estrutura do modelo:

A espécie *C. caudata* é, entre as aves estudadas, a que possui a maior complexidade social, apresentando uma estrutura formada por grupos conspícuos de indivíduos organizados em uma rigorosa hierarquia (ver capítulo 1 e Anexo 4). Tal estrutura confere a esses grupos uma organização espacial agregada aparentemente mais complexa que a das outras duas espécies. Por esse motivo, *C. caudata* foi escolhida como a espécie base para definir a estrutura geral do modelo de dinâmica populacional. Tal modelo, no entanto, foi desenvolvido para que pudesse ser facilmente adaptado às outras espécies através do controle de alguns parâmetros e detalhes de sua arquitetura interna (Anexo 4).

O modelo desenvolvido para este estudo foi programado em microcomputador utilizando a linguagem Borland Delphi 5[®]. As paisagens são representadas por grades binárias (mapas das paisagens) onde cada célula pode ser considerada como matriz (não habitat) ou “território potencial”, local onde a quantidade e arranjo espacial de florestas permitem a existência de um grupo de aves macho apto à reprodução. O fato de uma célula ser considerada matriz não significa que não possa conter trechos de mata em seu interior, mas esses não ocorrem na quantidade ou densidade necessária para permitir o estabelecimento de um território (ver o capítulo 1 e os Anexos 2 e 4 para uma melhor definição desse conceito). No entanto, essas poucas matas podem eventualmente ser utilizadas para dispersão das aves, já que estas possuem capacidades para transitar por áreas pouco florestadas (ver capítulos 1 e 3). Esses movimentos são incluídos no modelo de forma implícita através da “percepção ambiental” dos indivíduos (Anexo 4).

A população é composta por quatro tipos básicos de indivíduos: adultos e juvenis de ambos os sexos. Já que as espécies estudadas são residentes em seus

territórios, a movimentação das aves no interior de cada célula é considerada de forma implícita. Apenas os deslocamentos ocorridos mensalmente entre uma célula e outra são explicitamente incluídos no modelo. Cada célula comporta um número máximo de machos e fêmeas, o que limita o tamanho dos grupos e a quantidade de ninhos disponíveis para a reprodução. As fêmeas adultas possuem seu ninho em local fixo, mas podem ir durante a fase reprodutiva para células de habitat próximas em busca de machos para copular. Os juvenis são os únicos indivíduos que podem se movimentar livremente pela paisagem. O objetivo destes indivíduos é procurar por territórios onde a capacidade máxima de adultos ainda não foi alcançada para poderem assim se estabelecer nesses locais.

Esse conceito geral permite a inclusão da distribuição espacial tanto do habitat, definido funcionalmente como “territórios potenciais”, quanto das aves, ao mesmo tempo em que mantém simples e implícito o movimento diário dos indivíduos, sem perder sentido biológico. A regulação da quantidade de indivíduos permitidos nos grupos de aves possibilita, também, uma representação simples e razoável da dinâmica populacional dentro de cada território.

4.1.2 - Adaptação do modelo à *X. fuscus* e *P. leucoptera*

O mesmo conceito de cada célula da paisagem ser considerada como um território potencial apresentado acima para *C. caudata* é aplicado a *X. fuscus* e *P. leucoptera*. As maiores diferenças entre cada espécie são a dimensão de cada célula do mapa, pois seu tamanho deve estar de acordo com as áreas médias de vida das aves, o número máximo de aves por célula e a dinâmica reprodutiva. Devido ao fato dessas duas últimas espécies não apresentarem estrutura gregária, a densidade máxima de aves por célula é igual a dois, sendo um macho e uma fêmea. As aves em

dispersão podem, portanto, fixar-se apenas em células sem nenhum indivíduo de seu próprio sexo.

Devido às características encontradas para a espécie, a reprodução de *X. fuscus* ocorre no modelo de forma semelhante à já descrita para *C. caudata*. A única diferença é que são os machos que buscam pelas fêmeas em seus territórios. Já a biologia reprodutiva de *P. leucoptera* é distinta e cria a necessidade de adaptação da estrutura do modelo. No caso desta espécie, as fêmeas conservam sua posição fixa e são os machos que as procuram, mudando-se para seus territórios para formarem pares monogâmicos estáveis pelo menos durante uma estação reprodutiva (Anexo 4).

4.1.3 – Simulação da persistência dessas espécies utilizando paisagens artificiais.

Para avaliar a influência de diferentes configurações espaciais da paisagem sobre o risco de extinção das aves através do modelo proposto, foram geradas paisagens artificiais em computador. Essa abordagem foi escolhida, pois permite maior controle sobre a estrutura das paisagens a serem testadas, proporcionando uma melhor compreensão de seus efeitos sobre a persistência dessas aves.

Para cada espécie, 400 diferentes paisagens foram criadas. O tamanho das células foi ajustado de acordo com suas características biológicas e área de vida (Anexo 4). Essas paisagens possuíam uma proporção de territórios potenciais entre 5% e 100%. Além disso, a disposição espacial dos territórios variou de aleatório a completamente agregado. Esses dois tipos de variação na estrutura das paisagens foram planejados com o intuito de replicar ambos de forma cruzada, possibilitando uma melhor compreensão de seus efeitos sobre a persistência dessas aves. Cada mapa de paisagem foi utilizado em simulações replicadas 100 vezes. A probabilidade de extinção das aves em certa paisagem foi calculada como a proporção de vezes dentre

essas réplicas em que todos os indivíduos existentes na paisagem morreram. A estrutura espacial de cada paisagem foi avaliada de acordo com diferentes índices relacionados à quantidade ou agregação dos territórios. Esses índices foram gerados de forma a reduzir o grau de correlação entre essas duas características da paisagem, possibilitando que sua influência sobre a probabilidade de extinção das espécies fosse analisada independentemente (Anexo 4).

As simulações indicaram que a característica da paisagem de maior influência sobre a persistência dessas espécies é a quantidade de territórios existentes. O aumento na proporção de territórios disponíveis causou, em geral, uma diminuição das probabilidades médias de extinção até certo valor de cobertura, acima do qual as populações não mais se extinguiram (Fig. 4.1). Esse efeito é uma simples decorrência do aumento na população total que a paisagem pode suportar. Uma maior quantidade de territórios significa maior quantidade de indivíduos e maior eficiência reprodutiva. Assim, a morte de muitas aves pode ser compensada pela reposição por juvenis, o que evita em grande parte sua extinção, especialmente em paisagens com alta cobertura de territórios.

No entanto, as características individuais de cada espécie geram variações de resposta à estrutura da paisagem de acordo com seu perfil ecológico (Fig. 4.1). Para espécies que ocorrem em baixa densidade e apresentam estratégias reprodutivas mais restritivas (e.g. monogâmicos como *P. leucoptera*), o que as torna mais propensas ao colapso populacional, os valores de cobertura acima dos quais as probabilidades de extinção são quase nulas tendem a ser mais altos. Abaixo dessas quantidades críticas de territórios as chances de persistência dessas aves caem rapidamente (Fig. 4.1). Porém, para essas espécies mais sensíveis, os sistemas de reposição de indivíduos citados acima acabam por limitar a um valor máximo as probabilidades de extinção

em paisagens com menor quantidade de territórios (Fig 4.1). Já, aves que vivem em maior densidade e que se reproduzem facilmente (como *C. caudata*) possuem sistemas de reposição de indivíduos tão eficientes que essa faixa onde as probabilidades de extinção param de aumentar nem se evidencia.

No entanto, apesar dessas diferenças entre as espécies, ao se analisar as curvas de resposta à perda de territórios, pode-se perceber que na realidade elas possuem formatos muito semelhantes, independente do perfil ecológico considerado (Fig. 4.1). O que ocorre é uma mudança de posição do mesmo padrão básico de resposta em relação à quantidade de territórios disponíveis de acordo com as características biológicas das espécies. Aves mais resistentes à extinção levam essa curva a se mover para a esquerda, diminuindo o valor de cobertura acima do qual as aves não mais se extinguem (Fig. 4.1), enquanto que as aves mais sensíveis levam essa relação para a direita, aumentando suas chances de extinção. Para visualizar resultados detalhados e uma discussão mais aprofundada sobre esse assunto, ver o Anexo 4

4.2– Simulação da persistência dessas espécies utilizando paisagens reais.

4.2.1 - Objetivo

Após compreender a influência de variações controladas na estrutura da paisagem sobre a persistência das aves, a etapa seguinte deste estudo foi aplicar o modelo a paisagens reais. Este experimento final da tese tem como objetivo avaliar qual as chances de persistência das espécies estudadas nas quatro paisagens apresentadas no capítulo 1. Neste momento, essas paisagens foram utilizadas como fonte de dados espaciais a serem utilizados no modelo de dinâmica populacional. Para tanto, fez-se uso dos modelos logísticos desenvolvidos no capítulo 2 (Anexos 1 e 2)

Figura 4.1: Probabilidades de extinção de acordo com a proporção de territórios na paisagem para aves com perfis ecológicos distintos. A linha vermelha representa a espécie mais sensível à perda de territórios e a verde a mais resistente. As linhas tracejadas indicam, para cada espécie, os valores de cobertura acima dos quais as probabilidades de extinção são quase nulas. Abaixo desses valores as chances de colapso populacional aumentam até se estabilizar. Note que as três curvas são bastante semelhantes, mas deslocadas uma em relação à outra e que o perfil mais resistente nem chega a apresentar a faixa de estabilidade.

para identificar em toda extensão dessas quatro paisagens onde se localizam os territórios potenciais dessas espécies baseado na distribuição espacial de florestas. Esses modelos foram utilizados pois descrevem de forma sintética e funcional qual a probabilidade de ocorrência das aves em cada ponto das paisagens. Essas informações permitiram gerar os mapas de territórios utilizados nas simulações de forma ecologicamente calibrada, assim como sugerido no final do capítulo 2.

4.2.2 - Metodologia

Para cada espécie, as variáveis utilizadas nessa análise foram as mesmas selecionadas nos melhores modelos logísticos de incidência apresentados no Anexo 2. Para cada uma dessas variáveis, foi gerada uma matriz com a mesma resolução dos mapas de cobertura florestal através da função “Moving Window” do aplicativo Fragstats (McGarigal & Marks 1995), com os valores resultantes posicionados célula

a célula. Os modelos apresentados no Anexo 2 foram aplicados sobre essas matrizes com o uso do aplicativo estatístico R (R Development Core Team 2005), utilizando-as como dados de entrada. Assim, foram gerados mapas de probabilidade de ocorrência de cada espécie em cada uma das paisagens estudadas. Esses mapas foram importados para o Sistema de Informações Geográficas (SIG) SPRING (Sistema para Processamento de Informações Georeferenciadas, (Câmara *et al.* 1996)), onde tiveram o tamanho de suas células alterado de acordo com a espécie, utilizando interpolação bicúbica, para o tamanho de território potencial a ser utilizado no modelo de dinâmica populacional. A partir dos modelos logísticos obtidos com os dados de presença/ausência de cada espécie, foi identificada, em cada paisagem, a célula (território) a apresentar a menor probabilidade de ocorrência de cada espécie. A probabilidade de ocorrência dessa célula foi selecionada como valor de corte. Todas as células dos mapas a possuir probabilidade de ocorrência maior que o valor de corte foram classificadas como territórios potenciais (probabilidade alta de ocorrência) e as restantes como matriz (Fig. 4.2). A estrutura espacial desses mapas finais foi avaliada em termos da proporção de territórios na paisagem e sua agregação, medida através do índice Clumpy (ver Anexos 2 e 4, (McGarigal & Marks 1995)). Esse índice é apontado por (Neel *et al.* 2004) como uma das melhores medidas existentes de agregação na paisagem, independentemente da cobertura de territórios.

Esses mapas foram então carregados um a um no modelo de dinâmica populacional e utilizados em novas simulações. Os parâmetros utilizados no modelo seguiram aqueles apresentados para cada espécie no Anexo 4. Cada simulação teve a duração de 150 estações reprodutivas, sendo replicada 250 vezes para calcular a probabilidade de extinção das aves. Esse procedimento foi repetido 20 vezes por paisagem para possibilitar o cálculo de sua probabilidade média de extinção.

4.2.3 – Resultados

Para todas as espécies, os mapas de territórios potenciais utilizados para as simulações seguiram a mesma tendência de quantidade de habitat dos mapas de cobertura originais. As paisagens menos florestadas foram também aquelas que apresentaram menor quantidade de territórios potenciais (Tab. 4.1). A agregação dos territórios variou pouco entre as paisagens e não estava diretamente relacionada com a proporção de territórios, independente da espécie considerada. No entanto, os valores de cobertura florestal das paisagens não são exatamente os mesmos que os de proporção de territórios, os quais se apresentaram em geral mais baixos. Isso é reflexo da forma como os mapas de territórios foram gerados. Os modelos logísticos de incidência calculam altas probabilidades de ocorrência apenas para alguns locais na paisagem. Em outros trechos, apesar da existência de florestas, sua quantidade e densidade são menores que o necessário para se categorizar como um território funcionalmente viável. Sendo assim, diversas células acabam sendo consideradas como matriz apesar de possuírem matas em seu interior.

As respostas de persistência variaram de acordo com a espécie simulada (Fig. 4.3). Para *C. caudata*, as probabilidades de extinção em 150 anos foram iguais para as paisagens de Ribeirão Grande e Apiaí-Mirim, mas sofreram um decréscimo monotônico à medida que mais territórios potenciais estavam disponíveis (Fig. 4.3). Já *X. fuscus* apresentou um alto pico de extinção na paisagem de Apiaí-Mirim, que possui pouco mais de 10% de sua área ocupada por territórios (Fig. 4.3), sofrendo

Figura 4.2: Mapas de cobertura florestal de cada uma das quatro paisagens estudadas (Originais) e respectivos mapas de territórios potenciais para cada uma das três espécies de aves gerados de acordo com o procedimento descrito na seção 4.2.2. A linha “célula” indica a área representada por cada célula dos mapas de acordo com a espécie. RG: Ribeirão Grande; AM: Apiaí-Mirim; CA: Caucaia do Alto; TP: Tapiraí.

uma forte queda nas paisagens de Caucaia e Tapiraí. Uma queda linear das probabilidades médias de extinção em relação à quantidade de territórios foi encontrada para *P. leucoptera*, mas esse decréscimo foi pequeno se comparado com as outras espécies. Essa foi também a única espécie a apresentar um padrão razoavelmente consistente de queda nas extinções de acordo com a agregação (Fig 4.3). Para as outras espécies esse padrão não foi encontrado.

Tabela 4.1: Características estruturais dos mapas de territórios gerados a partir de paisagens reais, de acordo com a espécie. RG: Ribeirão Grande; AM: Apiaí-Mirim; CA: Caucaia do Alto; TP: Tapiraí; Pterrit: proporção da paisagem coberta por territórios potenciais; Clumpy: índice que descreve a agregação dos territórios. Ver o Anexo 4 para uma descrição mais detalhada desses índices.

	Paisagem	Pterrit	CLUMPY
<i>C. caudata</i>	RG (14%)	9.33	0.099
	AM (18%)	14.81	0.172
	CA (31%)	28.19	0.163
	TP (45%)	45.60	0.204
<i>X. fuscus</i>	RG (14%)	7.89	0.137
	AM (18%)	11.92	0.285
	CA (31%)	18.05	0.394
	TP (45%)	30.21	0.340
<i>P. leucoptera</i>	RG (14%)	6.62	0.207
	AM (18%)	8.82	0.262
	CA (31%)	15.06	0.339
	TP (45%)	25.34	0.297

4.2.4 – Discussão

Como observado no Anexo 4, todas as espécies mostraram-se mais sensíveis à perda de territórios potenciais que à agregação dos mesmos. Altas probabilidades de extinção foram encontradas para *X. fuscus* nas paisagens com menos territórios. Isso

indica que com exceção da paisagem de Tapiraí, esses locais não garantem sua persistência em longo prazo se considerarmos que a mesma estaria segura com probabilidades de extinção abaixo de 10%. O mesmo pode ser dito para *P. leucoptera*,

Figura 4.3: Probabilidade média de extinção das espécies de acordo com a proporção ou agregação de territórios nas paisagens testadas (valores em parênteses). RG: Ribeirão Grande; AM: Apiaí-Mirim; CA: Caucaia do Alto; TP: Tapiraí.

que apesar de apresentar uma curva de resposta linear não esteve sujeita a chances de extinção menores que cerca de 20%.

A única espécie a apresentar probabilidades de extinção abaixo de 5% foi *C. caudata*. Devido a isso, essa é a espécie com maiores chances de persistência nessas paisagens. No entanto, as duas paisagens menos florestadas apresentaram probabilidades de extinção semelhantemente altas, isolando-se das outras duas. Efeito análogo já havia sido observado em relação à incidência dessa espécie no Anexo 2 desta tese, onde foi constatada maior ocorrência das aves nas duas paisagens com maior cobertura florestal (Anexo 2, figura 2) em relação às duas com menos matas. Esse efeito está provavelmente relacionado a um limiar de sensibilidade da espécie. Em paisagens com muitos territórios, a extinção é evitada pela grande quantidade de indivíduos e sua capacidade de se dispersar (Hanski 1994, Foley 1997). No entanto, à medida que poucos territórios estão disponíveis, além de existirem menos indivíduos a conectividade diminui, até um ponto crítico em que grande parte dos territórios torna-se funcionalmente isolada. Nessa situação a persistência da população está sujeita apenas à capacidade de grupos independentes se manterem, pois não há mais como recuperar extinções locais por meio da dispersão de indivíduos (efeito de resgate, Hanski 1999).

De fato, ao se observar a figura 4.2, pode-se perceber que as paisagens de Caucaia e Tapiraí possuem quase todos os territórios funcionalmente conectados, pois poucos estão isolados por uma distância maior que a percepção ambiental dos juvenis (Anexo 4). Já nas duas paisagens remanescentes, muitos fragmentos estão funcionalmente isolados e as aves não conseguem mais se dispersar entre eles. Outros autores (Andrén 1994, Metzger & Décamps 1997) citaram a possível existência de um limiar de cobertura da paisagem abaixo do qual a rápida perda de conectividade

levaria a um aumento das extinções. O padrão demonstrado por *C. caudata* dá suporte a essa idéia, mas seu limiar aparentemente próximo de 15% é um pouco mais baixo que o previsto pelos outros autores (20 – 30% de cobertura), o que pode estar diretamente relacionado ao perfil de baixa sensibilidade à fragmentação apresentado pela espécie (Anexos 2 e 4). Para as outras duas espécies, mesmo a paisagem de Apiaí-Mirim ainda apresenta-se funcionalmente conectada. Assim, nenhum limiar se evidenciou para essas aves, pois o aumento em suas probabilidades de extinção ainda está mais sujeito à simples perda de territórios. Isso sugere que a existência e valor desses limiares podem estar diretamente ligados ao perfil apresentado por cada espécie, constituindo-se em um processo mais funcional que estrutural.

Apesar disso, *C. caudata* tem maiores chances de persistência apenas em Caucaia e Tapiraí, uma situação um pouco melhor que as outras duas espécies, pois nem essas paisagens permitem que suas populações se mantenham por um longo período. Em conclusão, a estrutura espacial das paisagens testadas não garante sozinha a persistência dessas espécies por um período indeterminado. Para que isso aconteça, seriam necessárias medidas que venham reduzir as probabilidades de extinções locais, como o aumento da qualidade interna do habitat, e que aumentem a conectividade funcional da paisagem. Essas alterações podem também ser testadas por modelos de dinâmica populacional espacialmente explícitos, desde que devidamente adaptadas à sua estrutura interna.

4.2.5 - Referências Bibliográficas

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS* **71**:355-366.
- Câmara, G., R. C. M. Souza, U. M. Freitas e J. Garrido. 1996. SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modeling. Pages 395-403 *in*: Proceedings of VI Brazilian Symposium on Computer Graphics.
- Foley, P. 1997. Extinction models for local populations. Pages 215-246 *in* I. A. Hanski, and M. E. Gilpin editors. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego, London.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- McGarigal K. e Marks B.J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-351.
- Metzger, J. P. e H. Décamps. 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Ecologica* **18**:1-12.
- Neel, M. C., K. McGarigal e S. A. Cushman. 2004. Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape Ecology* **19**:435-455.
- R Development Core Team. R: 2005. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Capítulo 5

Discussão Geral e Conclusões

5.1 – Discussão geral

Esta tese proporcionou a geração de novos conhecimentos sobre alguns padrões ecológicos das espécies estudadas, os quais estão diretamente relacionados com a organização espacial de paisagens fragmentadas dentro do domínio da Mata Atlântica. O modelo de dinâmica populacional apresentado se mostrou de grande utilidade para avaliar os efeitos de variações estruturais da paisagem sobre a persistência de populações de pequenas aves territoriais.

Mesmo sem incluir *a priori* qualquer premissa sobre a sensibilidade dessas espécies à fragmentação e perda de habitat, os resultados obtidos indicam que o modelo foi capaz de reproduzir com razoável fidelidade algumas diferenças funcionais entre as aves (ver a discussão do Anexo 4). Isso se deve ao fato do modelo ter sido construído de forma seqüencial e com forte embasamento ecológico. Sua criação baseou-se primordialmente na busca prévia por padrões naturais relacionados às espécies para somente depois determinar qual deveria ser a estrutura do modelo, um processo chamado Modelagem Orientada por Padrões (POM, do inglês: “Pattern Oriented Modelling”). Segundo Grimm *et al.* (2005), os padrões ecológicos emergem das características fundamentais de um sistema e compreendê-los pode indicar quais são os processos e estruturas essenciais a reger seu funcionamento. Assim, a Modelagem Orientada por Padrões fundamenta-se na idéia de utilizar a observação da natureza para definir e ajustar os eventos mais relevantes ao modelo com o intuito de reduzir suas incertezas estruturais (Wiegand *et al.* 2004a). Garante-se, desta forma, a inclusão em sua arquitetura interna não só dos processos, mas também das entidades e escalas espaciais e temporais mais adequadas aos objetivos propostos (Wiegand *et al.* 2003). Como resultado, evita-se que modelos desenvolvidos através de POM dependam de decisões *ad hoc* ou tornem-se demasiadamente complexos por agregar

mais informações que as necessárias ao entendimento do sistema (Grimm *et al.* 1996), o que gera incertezas e dificulta sua compreensão.

A busca por esses padrões pode ser feita de duas formas: revisões bibliográficas com o objetivo de agregar sistematicamente informações já disponíveis; ou investigações diretas na natureza. O uso conjunto de ambos os tipos de informação, como o que foi feito no presente estudo, já foi empregado com êxito por outros autores para a construção de modelos populacionais espacialmente explícitos (Wiegand *et al.* 2004a). Os trabalhos conduzidos em campo para esta tese tiveram o intuito de coletar dados não disponíveis na literatura científica, mas que eram necessários ao desenvolvimento de um Modelo de Viabilidade Populacional Espacialmente Explícito e Ecologicamente Calibrado que pudesse identificar como a estrutura da paisagem influencia a viabilidade das aves estudadas. Diversos autores chamam atenção à necessidade do uso de tais modelos como ferramentas de auxílio à conservação da biodiversidade (Wiegand *et al.* 1999, Pelletier 2000, Lindenmayer *et al.* 2001, Kramer-Schadt *et al.* 2004, Wiegand *et al.* 2004a, Kramer-Schadt *et al.* 2005, Bretagnolle & Inchausti 2005), empregando-os a diferentes grupos taxonômicos em variadas condições ambientais.

Visto que o modelo de viabilidade proposto deveria considerar a paisagem de forma explícita, a primeira etapa em seu processo de concepção foi definir como as informações espaciais seriam nele incluídas. Para tanto, foi necessário elucidar de que forma diferentes características da paisagem influenciam o padrão de distribuição das aves, revelando como a configuração espacial de seu habitat modifica suas chances de ocorrência (capítulo 2 e Anexos 1 e 2). Essa configuração espacial foi descrita através de diferentes índices relacionados tanto às características estruturais dos fragmentos florestais em si, quanto às da paisagem circundante.

Mesmo possuindo características biológicas um tanto distintas, as espécies estudadas apresentaram mais congruências que peculiaridades específicas de resposta acerca de suas relações gerais com a estrutura da paisagem circundante. Em princípio, esperava-se que o tamanho dos fragmentos florestais fosse um forte determinante sobre o estabelecimento e sobrevivência das aves (Christiansen & Pitter 1997, Beier *et al.* 2002, Maldonado-Coelho & Marini 2003, Herkert *et al.* 2003), porém esse não foi o resultado obtido. Das três espécies estudadas, a única a ter seu padrão espacial notavelmente modificado pela área dos remanescentes florestais foi *C. Caudata*, mas esse efeito só apresentou-se importante para trechos de mata menores que 10 ha e somente se os mesmos estivessem consideravelmente isolados de outras matas por ambientes campestres (Anexo 2).

Ao considerar os resultados obtidos, a ocorrência pontual das aves foi mais afetada pelo contexto da paisagem circundante que por características dos fragmentos. A existência de territórios ocupados por aves responsivas ao *play-back* estava sujeita principalmente à quantidade total de habitat e à proximidade média entre os fragmentos mais próximos nos arredores dos pontos de coleta. Esses dois fatores da paisagem são correlacionados, visto que locais com maior cobertura florestal tendem a apresentar fragmentos mais próximos entre si (Fahrig 2003). Tendências similares foram encontradas para outras espécies de aves tropicais (Price *et al.* 1999). A densidade de florestas na paisagem beneficiou todas as três espécies estudadas consistentemente e a redução de incidência das aves à medida que os remanescentes florestais tornaram-se mais isolados foi um efeito recorrente da estrutura da paisagem circundante em um raio de até 1000 metros, dependendo da espécie. Considerando que essas aves possuem capacidade de movimentação externa a ambientes florestais de até 150 metros (Uezu *et al.* 2005, Capítulo 3, Anexo 3), é compreensível que áreas

de mata isoladas por distâncias maiores que essa tornem-se desprovidas dessas espécies, pois após extinções locais dificilmente novos indivíduos serão capazes de alcançá-las em quantidade suficiente para estabelecer uma nova população (Brown & Kodric-Brown 1977, van Dorp & Opdam 1987, Hanski 1994 e 1999, Lindenmayer *et al.* 1999).

Porém, os métodos utilizados para definir as distâncias máximas de cruzamento não foram capazes de detectar movimentos dispersivos de longo alcance. As distâncias de deslocamento das aves nos experimentos de translocação podem ter sido pequenas em relação ao tamanho de suas áreas de vida, sendo que parte dos indivíduos possivelmente nem foi retirada de seus territórios (Develey 1997). Talvez seja esse o motivo pelo qual não foram encontradas diferenças entre as aves translocadas entre fragmentos com aquelas translocadas dentro da mata em relação ao tempo de retorno para deslocamentos de até 100 metros de distância. Ao analisar a literatura correlata a esse assunto, percebe-se que há grande variação entre espécies de aves em relação à sua capacidade de retornar a seus territórios após translocamentos (St Clair *et al.* 1998, Bélisle & Clair 2001, Gobeil & Villard 2002, Jones & Neelson 2003, Tweed *et al.* 2003). No caso de *X. fuscus*, distâncias maiores que as utilizadas poderiam potencialmente trazer maiores informações sobre as aptidões dispersivas da espécie em ambientes fragmentados. Para tanto, experimentos complementares poderiam ser conduzidos que aplicassem as mesmas metodologias entre fragmentos ainda mais isolados e a uma maior quantidade de indivíduos, especialmente jovens em idade de dispersão, ou que testassem diretamente o uso de elementos específicos da paisagem, tais como corredores ou diferentes tipos de matriz (Bélisle 2005). Ainda assim, o estudo conduzido para *X. fuscus* nesta tese foi inovador pois gerou uma quantidade mínima de informação sobre como se movimenta essa espécie em

paisagens fragmentadas, conhecimento previamente não disponível na literatura científica.

Já as informações provenientes do uso do *play-back* para incentivar as aves a adentrar na matriz estão amplamente ligadas a comportamentos de defesa territorial de curto alcance. O fato de um indivíduo responder agressivamente e seguir a fonte sonora dos cantos gravados até o fragmento oposto pode significar que seu território se estende sobre a matriz, chegando a englobar a mata considerada como destino no experimento (Milligan 1966, MØller 1992, Galeotti & Pavan 1993, Catchpole & Slater 1995). Isso não significa que a matriz seja utilizada como habitat, mas simplesmente que pequenas interrupções na continuidade do mesmo não impedem o estabelecimento de territórios viáveis. Essa parece ser uma característica comum às três espécies de aves estudadas.

A união dos padrões de ocorrência e de movimentação das espécies discutidos acima permite inferir sobre o processo de estabelecimento de territórios. Este é independente da área do fragmento e está diretamente relacionado à capacidade dos indivíduos de cruzar pequenos trechos de matriz para acessar recursos florestais necessários para sua sobrevivência. Esse processo foi previamente descrito por Dunning *et al.* (1992) e é conhecido como suplementação de habitat. Sendo assim, territórios com quantidades suficientes de recursos podem existir mesmo em uma paisagem composta por fragmentos pequenos, desde que estes não estejam muito distantes entre si. O mesmo efeito foi observado por outros autores não só para aves, mas também para pequenos mamíferos (Diffendorfer *et al.* 1995). Esse conceito indica, também, que do ponto de vista das aves seu território ou área de vida não são necessariamente restritos a um trecho contínuo de mata, mas podem ser compostos por um conjunto de fragmentos florestais estruturalmente isolados, mas que são

facilmente acessíveis para os indivíduos de certa espécie. Funcionalmente isso significa que um território é determinado não só pela estrutura física da paisagem, mas também pelas características biológicas de cada organismo.

Desta forma, trechos da paisagem com baixas densidades florestais podem não ser suficientes para o estabelecimento de territórios viáveis (Anexo 2), mas potencialmente facilitam a dispersão de indivíduos. A capacidade das espécies estudadas de utilizar diferentes elementos da paisagem para se movimentar entre os fragmentos, tais como corredores e pequenos pontos de ligação florestais dispersos pelos campos (Anexo 3), indica que muitas vezes a matriz inter-habitat talvez não seja completamente inóspita a esses organismos. Essa característica do sistema permite que, ao se dispersarem pela paisagem, as aves possam movimentar-se por áreas pouco florestadas para alcançar locais onde é possível estabelecer novos territórios. Isso acaba por conectar agrupamentos locais de aves, promovendo a possibilidade de troca de indivíduos entre áreas próximas, reduzindo seu isolamento e aumentando a conectividade funcional da paisagem (Hobbs 1993, Metzger 1998).

O conjunto dos padrões discutidos acima influenciou a decisão sobre como as paisagens deveriam ser incluídas no modelo de viabilidade populacional e de que forma os indivíduos deveriam se movimentar por esse espaço. Esses estudos indicaram que, apesar do modelo proposto ser espacialmente explícito, os mapas sobre os quais as simulações de viabilidade deveriam ocorrer não careciam de um grau de resolução tão grande quanto aquele obtido diretamente de imagens de satélite (capítulo 2). Os padrões encontrados na natureza permitiram um rearranjo da escala espacial, levando à simplificação da paisagem e diminuição do número de parâmetros necessários para descrever a movimentação das aves. Esse tipo de simplificação já foi aplicado a outros organismos (Wiegand *et al.* 1998, Lindenmayer *et al.* 2001, Kramer-

Schadt *et al.* 2004, Frank *et al.* 2005) e traz vantagens ao modelo por reduzir a complexidade de sua estrutura, facilitando a compreensão de seus resultados. Assim, as células dos mapas utilizados no modelo não representam áreas somente de floresta, mas sim territórios potenciais. Cada território do modelo pode ser definido como uma área contínua de mata ou como a representação de um conjunto de diferentes fragmentos isolados, mas não muito distantes entre si a ponto de impedir o trânsito das aves entre eles. Isso significa que os territórios considerados são unidades funcionais que resumem a relação da estrutura espacial da paisagem com a biologia das espécies.

Assim, para se inserir uma paisagem real no modelo de viabilidade, o mapa pode ser gerado utilizando-se os modelos de incidência desenvolvidos no capítulo 2 desta tese (Anexos 1 e 2) para definir quais células devem ser classificadas como habitat e quais como matriz, de acordo com o procedimento utilizado no final do capítulo 4. Esse conceito permite a inclusão da distribuição espacial do habitat no formato de territórios potenciais, acrescentando valor biológico ao mapa, pois os territórios são definidos através das necessidades particulares de cada espécie.

Da mesma forma, a escala de movimentação dos indivíduos foi adaptada a esse conceito. Por serem as espécies estudadas residentes e com comportamentos territoriais, seu deslocamento dentro de cada célula da paisagem não necessitava ser explicitamente considerado, o que levaria a uma maior complexidade estrutural e quantidade de parâmetros necessários às simulações (Verboom *et al.* 1993, Tluk von Toschanowitz 2002, Kramer-Schadt *et al.* 2004, Revilla *et al.* 2004, Jaeger *et al.* 2005), dificultando o ajuste do modelo e compreensão de seus resultados. Assim, somente os movimentos entre territórios foram incluídos no modelo, os quais são controlados exclusivamente pela percepção ambiental dos indivíduos (Zollner & Lima

1997, Zollner 2000, Anexo 4). Assim, as aves têm a possibilidade de cruzar pequenos trechos considerados como matriz para alcançar territórios próximos, mas estruturalmente isolados, o que representa sua capacidade de utilizar corredores e outros elementos da paisagem. Devido a isso, agrupamentos de territórios podem ser considerados como fragmentos funcionais, os quais não possuem necessariamente apenas matas, mas garantem dispersão facilitada de indivíduos pela paisagem.

Os resultados obtidos nas simulações do modelo de viabilidade utilizando tanto paisagens artificiais como as reais indicam uma maior influência da cobertura da paisagem que da agregação dos territórios sobre a persistência dessas aves. Isso é aparentemente contraditório com a análise de incidência das espécies, que indica a disposição espacial das florestas como o fator determinante de sua probabilidade de ocorrência. No entanto, esses resultados não são conflitantes, pois os modelos estatísticos do capítulo 1 descrevem processos que ocorrem em uma escala espacial muito menor que a do modelo de viabilidade. Diferenças de resposta à fragmentação de acordo com a escala da paisagem em estudo já foram documentadas na natureza para pequenos roedores (Bowers & Dooley Jr 1999). Esses autores identificaram diferenças de densidade populacional entre paisagens com diferentes graus de fragmentação, mas não entre fragmentos de diferentes tamanhos dentro dessas paisagens.

Segundo as regressões logísticas apresentadas no Anexo 2, a incidência das aves aumenta com a densidade de florestas dentro de um raio máximo de 1000 metros, dependendo da espécie. Essa escala é pelo menos uma ordem de grandeza menor que a da paisagem utilizada no modelo de viabilidade. Assim, os processos que permitem o estabelecimento de territórios pelas aves estão sujeitos à distribuição espacial das matas imediatamente circundantes, enquanto que a viabilidade das

espécies em paisagens de maior tamanho depende da existência de locais suficientes para o estabelecimento desses territórios. Obviamente, uma quantidade maior de florestas em paisagens de 10,000 ha, como as utilizadas no modelo de viabilidade, levam a padrões espaciais mais agregados em uma escala menor (Fahrig 2003), aumentando a quantidade de locais disponíveis para as aves estabelecerem territórios. É necessário compreender, no entanto, que o conceito de territórios potenciais utilizado nas análises de viabilidade carrega implicitamente esse efeito da densidade de fragmentos florestais. Apesar da agregação dos territórios não ter se evidenciado como importante para a viabilidade das espécies estudadas, o isolamento e densidade de florestas afetam sim sua persistência ao controlar as chances dessas aves de se estabelecer na paisagem, um processo que ocorre na escala dos indivíduos. Esse processo foi incluído de forma funcional no modelo dinâmico através da definição de quais locais seriam ou não considerados como territórios potenciais, controlando de forma indireta as variações na probabilidade de extinção das aves em paisagens fragmentadas.

Portanto, ao combinar todas essas informações, esse modelo dinâmico espacialmente explícito acabou por considerar diversas entidades e processos relativos à dinâmica populacional das aves na paisagem com diferentes graus de detalhamento, os quais foram ajustados de acordo com a escala espaço-temporal mais apropriada a cada um (Wiegand *et al.* 2003). Isso só foi possível pois o modelo foi idealizado desde o início a partir da análise e compreensão de padrões apresentados pelas aves na natureza e que são diretamente relacionados à distribuição espacial de seu habitat. Desta forma, ele congrega subsídios derivados de diferentes disciplinas ao unir elementos tanto de ecologia de paisagens quanto da modelagem e análise de dinâmicas populacionais.

Trabalhos anteriores já indicavam a necessidade de encontrar meios para estabelecer tal relação (Akçakaya *et al.* 1995, Wiegand *et al.* 1999, Wu & Hobbs 2007). Wu & Hobbs (2002), ao resumir os acontecimentos de um simpósio sobre ecologia de paisagens ocorrido no ano de 2001, identificaram que em geral, pesquisas relacionadas à quantificação estrutural da paisagem falhavam em relacionar padrões espaciais a processos ecológicos. Segundo esses autores, para corrigir essa falha no conhecimento seria necessário uma mudança de abordagem por parte dos ecólogos de paisagem (e de outras disciplinas) que levasse à conciliação mais eficiente de estudos empíricos e teóricos, com o intuito de compreender as reais implicações ecológicas desses padrões. A abordagem aqui adotada possibilitou essa união ao associar a modelagem de processos dinâmicos diretamente ligados à biologia das espécies e a quantificação ecologicamente calibrada da paisagem (Vos *et al.* 2001).

Além disso, a forma de construção adotada para o modelo diminui seu grau de “incerteza estrutural”, definida por Wiegand *et al.* (2004b) como a inclusão de processos biológicos incertos que acabam por prejudicar a confiabilidade de seus resultados. Isso possibilita que o modelo seja confiavelmente utilizado para identificar formas de alteração da estrutura de paisagens fragmentadas que visem aumentar as chances de persistência de pequenas espécies de aves. No entanto, Akçakaya *et al.* (1995) advertem que os resultados gerados não devem ser tomados como absolutos, pois nem todos os parâmetros podem ser determinados com exatidão em relação a seus valores na natureza. Ainda assim, os mesmos autores afirmam que um modelo como o aqui apresentado é útil para explorar diferentes estratégias de manejo e guiar esforços empíricos no sentido de gerar dados relevantes à conservação da biodiversidade.

Os trabalhos aqui desenvolvidos indicam que para garantir, em regiões de florestas fragmentadas, a conservação em longo prazo das espécies estudadas, há três medidas de alteração na estrutura da paisagem que são necessárias: (1) a ampliação do tamanho médio dos fragmentos florestais; (2) o aumento de sua densidade na paisagem; e (3) a redução de seu isolamento, seja este pela instalação de corredores e/ou outros elementos com características florestais na matriz, seja pela simples redução da distância média entre os remanescentes (o que está intimamente ligado às medidas 1 e 2). O intuito principal dessas ações seria o de possibilitar um aumento real no número de territórios potenciais existentes na paisagem. Segundo os resultados obtidos através do modelo de viabilidade populacional espacialmente explícito, uma maior quantidade de territórios levaria à diminuição, ou pelo menos estabilização, no risco de extinção dessas espécies. Obviamente, outros fatores não relacionados à estrutura da paisagem, tais como variações na qualidade interna do habitat ou a possibilidade de catástrofes ambientais, entre outros (Mazerolle & Villard 1999, Rodríguez & Bustamente 2003), têm também influência sobre a viabilidade das aves e devem ser considerados conjuntamente ao se planejar regras práticas para a conservação da avifauna na Mata Atlântica.

Uma implicação importante das medidas propostas acima é a noção que a conservação de algumas espécies pode ser executada de forma eficiente em paisagens com alto grau de influência antrópica. O aumento da conectividade de ambientes naturais pela implantação de corredores de habitat foi demonstrado compatível com a ocupação humana tanto em paisagens agrícolas como em semi-urbanas (Linehan *et al.* 1995, Mason *et al.* 2006). Padrões difusos de recomposição florestal podem possibilitar melhores chances de persistência para aves encontradas em regiões onde áreas de mata são intercaladas por pastos ou até mesmo estradas e pequenas

instalações humanas, tais como as comumente encontradas nas paisagens estudadas. Mas, para uma melhor compreensão dos efeitos dessas e outras unidades da paisagem sobre a persistência das aves, novos estudos que considerem sua influência sobre a movimentação e estabelecimento de indivíduos são necessários.

Esses tipos de estudos já foram executados com sucesso para outras espécies, como por exemplo, o Lince europeu (Kramer-Schadt *et al.* 2004, Revilla *et al.* 2004), roedores na Patagônia (Walker *et al.* 2003), ursos (Wiegand *et al.* 2004a) e galos selvagens nos Alpes (Graf *et al.* 2007) e aves amazônicas de sub-bosque (Develey & Stouffer 2001). Apesar de terem estudados organismos bastante distintos, todos esses trabalhos concordam que a diversidade da matriz e a existência de barreiras físicas (estradas, rios ou montanhas) na paisagem podem alterar o padrão de movimentação dos indivíduos. Enquanto que as barreiras aumentam o risco de extinção por aumentar o isolamento entre populações, matrizes heterogêneas oferecem maiores chances de apresentar ambientes que facilitem a movimentação entre fragmentos para várias espécies.

Revilla *et al.* (2004) indicaram que a inclusão da heterogeneidade da matriz e até mesmo da qualidade do habitat melhora as estimativas de conectividade funcional em modelos espacialmente explícitos, aumentando o valor de seus resultados para a conservação. O teste do modelo utilizando as quatro paisagens estudadas nos capítulos 2 e 3 indicou que, em geral, as mesmas não são adequadas para garantir a persistência de *X. fuscus* e *P. leucoptera* e apenas a paisagem de Tapiraí permite probabilidades de extinção realmente baixas para *C. caudata* (capítulo 4). No entanto, essas simulações não consideraram a heterogeneidade do habitat ou da matriz como proposto por Revilla *et al.* (2004). Desta forma, é provável que estimativas mais precisas sobre a viabilidade dessas espécies em ambientes fragmentados possam ser

obtidas ao incluir no modelo esse tipo de complexidade. Uma forma de fazer isso é deixar de considerar a paisagem de forma binária (território ou matriz) e passar a utilizar diferentes valores de probabilidade de ocupação de cada célula em função do tipo de matriz ou da qualidade do habitat, formando um ambiente em “escalas de cinza” ao invés de “preto e branco”. De fato, (Hansbauer *et al.* in prep.) indicam que pelo menos duas das espécies estudadas (*C. caudata* e *P.leucoptera*) percebem paisagens fragmentadas exatamente dessa forma. Isso permitiria variar a qualidade interna dos territórios e até mesmo a resistência que as células de matriz impõem à dispersão de indivíduos (conectividade funcional). Assim, cada célula do mapa possuiria diferentes valores dentro de certo intervalo, os quais modificariam as chances de estabelecimento de territórios pelas aves e até mesmo sua percepção ambiental, a qual aumentaria ou diminuiria em locais com diferentes valores de conectividade. Essas alterações aumentariam a complexidade da paisagem, mas não teriam influência sobre a arquitetura do modelo, que permaneceria biológica e estruturalmente simples.

Uma abordagem semelhante a essa foi adotada para avaliar a eficácia de programas de conservação do Lince europeu (*Lynx lynx*) na Alemanha. O modelo de viabilidade e dispersão de indivíduos utilizado por esses autores mostrou-se como uma ferramenta útil de comparação entre diferentes estratégias de conservação (Kramer-Schadt *et al.* 2005). Desta forma, pesquisas que façam uso do modelo aqui proposto incluindo uma maior complexidade qualitativa de diferentes paisagens para verificar sua aptidão à manutenção em longo prazo de aves territoriais também são de grande importância para fomentar a conservação da biodiversidade, desde que mantenham a perspectiva de orientar o processo de modelagem, parametrização e criação de novos experimentos a partir de padrões encontrados em ambientes naturais.

Da mesma forma, estudos de viabilidade em paisagens reais tornam-se ainda mais úteis para estudar a aplicação de diversas estratégias de conservação (Akçakaya *et al.* 1995). Uma sugestão de pesquisa futura nesse sentido é utilizar o modelo aqui desenvolvido para verificar as implicações de diferentes cenários de alteração de certa paisagem sobre a viabilidade das aves. A partir de uma paisagem inicial, modificações controladas, tais como a inclusão ou exclusão de corredores, pontos de ligação florestal ou até fragmentos inteiros, poderiam ser utilizadas para verificar como diferentes estratégias de modificação da paisagem afetariam a persistência das espécies.

Um estudo semelhante a esse proposto foi executado utilizando paisagens artificiais que foram sistematicamente modificadas (Wiegand *et al.* 1999). Nesse trabalho, os autores alteraram a qualidade do habitat e fizeram diversas modificações na posição e composição de fragmentos, aplicando sobre elas um modelo de dispersão e viabilidade populacional de ursos europeus onde cada célula da paisagem era considerada como a área de vida de um indivíduo fêmea. Além do desenvolvimento de um modelo capaz de avaliar a viabilidade e capacidade de dispersão dessa espécie, um dos principais resultados obtido por esses autores foi a criação de um novo índice ecologicamente calibrado (Vos *et al.* 2001) para medir a estrutura de paisagens com diferentes composições de habitat. O modelo proposto nesta tese pode também servir ao mesmo propósito, já que foi estruturado a partir de padrões ecológicos de espécies reais e pode ser facilmente modificado para simular os perfis de outras espécies territoriais com o intuito de encontrar padrões gerais da paisagem capazes de prever a viabilidade de diferentes populações.

Em síntese, a abordagem proposta por esta tese foi inovadora por abrir novos caminhos no sentido de conectar análises estruturais de Ecologia de Paisagens com

Análises de Viabilidade Populacional de forma espacialmente explícita. Além disso, o modelo de viabilidade proposto possibilita contemplar novas questões cientificamente interessantes que fogem ao escopo desta tese (ver perspectivas futuras), mas que pretendo executar futuramente. Por possuir uma estrutura interna simples, diferentes cenários e experimentos podem ser facilmente planejados e executados através de modificações pontuais em suas características internas. Enquanto esses experimentos forem conduzidos à luz de estudos empíricos que buscam a compreensão de padrões existentes na natureza, novas questões relativas às relações entre a complexidade da paisagem e a viabilidade das espécies podem surgir e ser quantitativamente avaliadas.

5.2 – Conclusões gerais

- ✓ As espécies estudadas apresentam respostas à fragmentação de seu habitat em múltiplas escalas. Essas diferenças estão relacionadas com a percepção que as aves têm de seu ambiente e são regidas por características biológicas relacionadas a seus hábitos alimentares e estratégias de forrageio.
- ✓ Localmente, as características estruturais da paisagem que mais influenciam a probabilidade de ocorrência dessas espécies são a quantidade de habitat e o isolamento dos remanescentes florestais existentes na paisagem circundante.
- ✓ As aves estudadas são capazes de transpor pequenos trechos de matriz não florestal existente entre fragmentos de habitat e até mesmo fazer uso de outros elementos da paisagem, tais como corredores de mata e árvores isoladas na matriz, ao se movimentar em regiões de habitat fragmentado.

- ✓ A incidência das aves em regiões de habitat fragmentado está relacionada à capacidade dos indivíduos de acessar recursos suficientes para sua sobrevivência, mesmo que para tanto tenham que incluir em suas áreas de vida diversos fragmentos florestais não muito distantes entre si.
- ✓ O desenvolvimento do Modelo de Viabilidade Populacional Espacialmente Explícito foi orientado pela compreensão de padrões ecológicos encontrados na natureza. Assim, sua estrutura interna reproduz de forma simples e funcional as relações entre a dinâmica populacional das espécies estudadas e a estrutura espacial da paisagem.
- ✓ Modelos de incidência podem ser facilmente utilizados para inserir no Modelo de Viabilidade paisagens reais, possibilitando a execução de diversos experimentos sobre a capacidade dessas paisagens em manter as populações de pequenas aves territoriais.
- ✓ Os modelos desenvolvidos nesta tese indicam que variações das probabilidades de extinção das aves estudadas em regiões de habitat fragmentado provêm da interação de processos que ocorrem em diferentes escalas espaciais. A densidade de fragmentos e isolamento florestal na escala da percepção ambiental dos indivíduos (algumas centenas de hectares) determina as chances dos mesmos em estabelecer territórios viáveis. A quantidade total desses territórios em paisagens de milhares de hectares afeta, por sua vez, as chances de extinção regional dessas espécies.
- ✓ O Modelo de Viabilidade proposto é útil para a biologia da conservação, mas devido à dificuldade de parametrização inerente desse tipo de estudo, seus

resultados não devem ser analisados como valores absolutos, mas utilizados como base de comparação entre diferentes cenários possíveis.

- ✓ Considerando apenas a quantidade e distribuição espacial de florestas, as quatro paisagens estudadas no Planalto Atlântico de São Paulo não garantem a persistência dessas espécies de aves em longo prazo, com exceção da paisagem de Tapiraí no caso de *C. caudata*.
- ✓ Os resultados indicam a existência de três medidas principais a serem tomadas em relação à conservação de pequenas aves encontradas em Mata Atlântica fragmentada:
 - Aumento da área média dos remanescentes florestais;
 - Aumento da densidade na paisagem de fragmentos e elementos florestais tais como corredores de mata e pequenos agrupamentos de árvores na matriz;
 - Redução do isolamento entre os remanescentes florestais.
- ✓ Essas medidas visam melhorar as chances de persistência das espécies estudadas através do aumento da quantidade de indivíduos que uma paisagem pode suportar. Sua maior vantagem é a facilidade e eficiência de execução em locais com ocupação humana, onde a implantação de grandes áreas de preservação não é possível.
- ✓ Por agregar de forma concisa e ecologicamente calibrada informações espaciais e processos dinâmicos, esse modelo possibilita a conexão direta entre análises estruturais provenientes da Ecologia de Paisagem com Análises de Viabilidade Populacional, auxiliando a diminuir o abismo conceitual existente entre essas duas disciplinas.

5.3 – Perspectivas futuras

- ✓ Ampliação dos estudos sobre a capacidade de movimentação das aves com o intuito de melhor compreender processos de dispersão de longa distância em paisagens com diferentes graus de fragmentação.
- ✓ A inclusão no Modelo de Viabilidade Populacional Espacialmente Explícito de variações de heterogeneidade do habitat e da matriz de forma a melhor controlar as probabilidades de estabelecimento de territórios e padrões de dispersão das aves, visando obter estimativas mais precisas sobre a viabilidade de diferentes espécies em ambientes fragmentados.
- ✓ A partir do contexto apresentado no item anterior, estudar os efeitos de barreiras à dispersão das aves na paisagem.
- ✓ Utilizar o Modelo de Viabilidade para verificar as implicações de diferentes cenários de alteração da paisagem, tais como a inclusão ou supressão de elementos específicos, sobre a viabilidade das aves, seja utilizando paisagens artificiais, seja comparando diferentes estratégias de conservação em paisagens reais.

5.4 - Referências Bibliográficas

- Akçakaya, H. R., M. A. McCarthy, and J. L. Pearce. 1995. Linking landscape data with population viability analysis: management options for the helmeted honeyeater. *Biological Conservation* **73**:169-176.
- Beier, P., M. van Drielen, and B. O. Kankam. 2002. Avifaunal collapse in west African forest fragments. *Conservation Biology* **16**:1097-1111.
- Bélisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86**:1988-1995.
- Bélisle, M., and C. C. Clair. 2001. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* **5**.
- Bowers, M. A., and J. L. Dooley Jr. 1999. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch, and landscape scale. *Landscape Ecology* **14**:381-389.
- Bretagnolle, V., and P. Inchausti. 2005. Modelling population reinforcement at a large spatial scale as a conservation strategy for the declining little bustard (*Tetrax tetrax*) in agricultural habitats. *Animal Conservation* **8**:59-68.
- Brown, J. H., and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**:445-449.
- Catchpole C. K., and P. J. B. Slater. 1995. Bird Song: Biological themes and variations., Second edition edition. Academic Press, San Diego, California.
- Christiansen, M. B., and E. Pitter. 1997. Species loss in a forest bird community near Lagoa Santa in southeastern Brazil. *Biological Conservation* **80**:23-32.
- Develey, P. F. 1997. Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na estação Ecológica Juréia Itatins. São Paulo, Brasil. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Develey, P. F., and P. C. Stouffer. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in central amazonian Brazil. *Conservation Biology* **15**:1416-1422.
- Diffendorfer, J. E., M. S. Gaines, and R. D. Holt. 1995. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*). *Ecology* **76**:827-839.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Frank, K., K. Tluk von Toschanowitz, and S. Kramer-Schadt. 2005. Straßen- und Wildtierpopulationen in Modellen. Zwei Beispiele für den Beitrag der Modellierung zur Erforschung der Landschaftszerschneidung. *GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society* **14**:107-112.
- Galeotti, P., and G. Pavan. 1993. Differential responses of territorial Tawny Owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. *IBIS* **135**:300-304.
- Gobeil, J. F., and M. A. Villard. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *OIKOS* **98**:447-458.
- Graf, R. F., S. Kramer-Schadt, N. Fernández, and V. Grimm. 2007. What you see is where you go? Modeling dispersal in mountainous landscapes. *Landscape Ecology*. *Submetido*.
- Grimm, V., K. Frank, F. Jeltsch, R. Brandl, J. Uchmanski, and C. Wissel. 1996. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total Environment* **183**:151-166.

- Grimm, V., E. Revilla, U. Berger, F. Jeltsch, W. M. Mooij, S. F. Railsback, H.-H. Thulke, J. Weiner, T. Wiegand, and D. L. DeAngelis. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* **310**:987-991.
- Hansbauer M., Knauer F., Borntraeger R., Hettich U., Pilz S., Küchenhoff H., Pimentel R., Metzger J.P. & Storch I. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of gray. *In prep.*
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Herkert, J. R., D. L. Reinking, D. A. Wiedenfeld, M. Winter, J. L. Zimmerman, W. E. Jensen, E. J. Finck, R. R. Koford, D. H. Wolfe, S. K. Sherrod, M. A. Jenkins, J. Faaborg, and S. K. Robinson. 2003. Effects of prairie fragmentation on the nest success of breeding birds in the midcontinental United States. *Conservation Biology* **16**:706-716.
- Hobbs R.J. *Landscape ecology*.1993. CSIRO, Division of Wildlife & Ecology, Australia.
- Jaeger, J. A. G., J. Bowman, J. Brennan, L. Fahrig, D. Bert, J. Bouchard, N. Charbonneau, K. Frank, B. Gruber, and K. Tluk von Toschanowitz. 2005. Predicting when animal populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modelling* **185**:329-348.
- Jones, D. N., and T. Neelson. 2003. Management of aggressive Australian magpies by translocation. *Wildlife Research* **30**:167-177.
- Kramer-Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, and U. Breitenmoser. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* **41**:711-723.
- Kramer-Schadt, S., E. Revilla, and T. Wiegand. 2005. Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biological Conservation* **125**:169-182.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, and M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, H. P. Possingham, and S. Legg. 2001. A simple landscape-scale test of a spatially explicit population model: patch occupancy in fragmented south-eastern Australian forests. *Oikos* **92**:445-458.
- Linehan, J., M. Gross, and J. Finn. 1995. Greenway planning: developing a landscape ecological network approach. *Landscape and Urban Planning* **33**:179-193.
- Maldonado-Coelho, M., and M. Â. Marini. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de mata atlântica no sudeste do Brasil. *Papeis avulsos de Zoologia* **43**:31-54.
- Mason, J., C. Moorman, G. Hess, and K. Sinclair. 2006. Designing suburban greenways to provide habitat for forest-breeding birds. *Landscape and Urban Planning* **80**:153-164.
- Mazerolle, M. J., and M.-A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* **6**:117-124.

- Metzger, J. P. 1998. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **71**:445-463.
- Milligan, M. 1966. Vocal responses of the white-crowned sparrows to recorded songs of their own and another species. *Animal Behaviour* **14**:356-361.
- MØller, A. P. 1992. Interspecific response to playback of bird song. *Ethology* **90**:315-320.
- Pelletier, J. D. 2000. Model assessments of the optimal design of nature reserves for maximizing species longevity. *Journal of Theoretical Biology* **202**:25-32.
- Revilla, E., T. Wiegand, F. Palomares, P. Ferreras, and M. Delibes. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: From individual behavior to metapopulation-level parameters. *American Naturalist* **164**:E130-E153.
- Rodríguez, C., and J. Bustamente. 2003. The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology* **72**:793-810.
- St Clair, C. C., M. Bélisle, A. Desrochers, and S. Hannon. 1998. Winter responses of forest birds to habitat corridors and gaps. *Conservation Ecology* **2**:13.
- Tluk von Toschanowitz, K. 2002. Der Einfluss von Straßennetz und Verkehrsfluss auf die Überlebensfähigkeit von territorialen Wildtierpopulationen - eine Modellanalyse. Diplomarbeit. Fachbereich Mathematik/Informatik/Systemwissenschaft der Universität Osnabrück.
- Tweed, E. J., J. T. Foster, B. L. Woodworth, P. Oesterle, C. Kuehler, A. A. Liberman, A. T. Powers, K. Whitaker, W. B. Mohanan, J. Kellerman, and T. Telfer. 2003. Survival, dispersal, and home-range establishment of reintroduced captive-bred puaiohi, *Myadestes palmeri*. *Biological Conservation* **111**:1-9.
- van Dorp, D., and P. Opdam. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* **1**:59-73.
- Verboom, J., J. A. J. Metz, and E. Meelis. 1993. Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. Pages 172-192 in C. C. Vos, and P. Opdam editors. *Landscape Ecology of a Stressed Environment*. Chapman & Hall, London, Glasgow, New York.
- Vos, C. C., J. Verboom, P. F. M. Opdam, and C. J. F. Ter Braak. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* **157**:24-41.
- Walker, R. S., A. J. Novaro, and L. C. Branch. 2003. Effects of patch attributes, barriers, and distance between patches on the distribution of a rock-dwelling rodent (*Lagidium viscacia*). *Landscape Ecology* **18**:187-194.
- Wiegand, T., J. Naves, T. Stephan, and A. Fernandez. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs* **68**:539-570.
- Wiegand, T., K. Moloney, J. Naves, and F. Knauer. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *American Naturalist* **154**:605-627.
- Wiegand, T., F. Jeltsch, I. Hanski, and V. Grimm. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* **100**:209-222.
- Wiegand, T., F. Knauer, P. Kaczensky, and J. Naves. 2004a. Expansion of brown bears (*Ursus arctos*) into the eastern Alps: a spatially explicit population model. *Biodiversity and Conservation* **13**:79-114.
- Wiegand, T., E. Revilla, and F. Knauer. 2004b. Dealing with uncertainty in spatially explicit population models. *Biodiversity and Conservation* **13**:53-78.

- Wu, J. G., and R. Hobbs. 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology* **17**:355-365.
- Wu J. P., and R. J. Hobbs. 2007. *Key topics in Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zollner, P. A. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **15**:523-533.
- Zollner, P. A., and S. L. Lima. 1997. Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice: perceptual range and the detection of forested habitat. *Oikos* **80**:51-60.

ANEXOS

Anexo 1

How spatial scale influences the accuracy of bird incidence models in the fragmented Brazilian Atlantic Forest?

Anexo ao capítulo 2

Manuscrito em preparação para publicação em revista científica internacional.

How spatial scale influences the accuracy of bird incidence models in the fragmented Brazilian Atlantic Forest?

Authors: Danilo BOSCOLO and Jean Paul METZGER

Ecology Department, Bioscience Institute, University of São Paulo - USP, Rua do Matão, trav. 14, nº 321, Cid. Universitaria, São Paulo, Brazil, zip: 05508-900.

correspondence author: Danilo Boscolo.
e-mail: danilob@ib.usp.br

ABSTRACT

The degree to which habitat fragmentation affects the incidence of birds is species specific and may depend on varying spatial scales. Selecting the correct measurement scale is essential to assess the effects of habitat fragmentation on bird occurrence. The present study aimed to determine which spatial scale of landscape measurement best describe the incidence of three bird species (*Pyriglena leucoptera*, *Xiphorhynchus fuscus* and *Chiroxiphia caudata*) in the fragmented Brazilian Atlantic forest and test if multi-scale approaches perform better than single-scale ones. Bird's incidence was assessed at 80 forest fragments of the Atlantic Plateau of São Paulo. The surrounding landscape structure was described with four landscape indices measured at four spatial scales (400, 600, 800 and 1000 meters radiuses around the sample points). The explanatory power of each scale in predicting birds' incidence was assessed with multivariate logistic regressions, bootstrapped with a 1000 repetitions. The best results varied according the species (1000 m radius for *P. leucoptera*; 800 m for *X. fuscus* and 600 m for *C. caudata*). These differences are probably related to distinct feeding habits and foraging strategies adopted by each species. As expected from previous studies, the use of multi-scale models resulted in better results for all species. Studies assessing the effect of landscape structure on small passerine birds should consider all possible scale combinations as potentially relevant when trying to model their incidence pattern.

Keywords: Landscape structure; Spatial scale; Logistic regression; Accuracy assessment *Chiroxiphia caudata*; *Xiphorhynchus fuscus*; *Pyriglena leucoptera*.

1 – INTRODUCTION

Birds living in fragmented habitats are frequently subjected to higher extinction risks than those encountered in continuous environment (Wiens 1995, Stratford & Stouffer 1999, Brooker & Brooker 2001). This occurs because fragmentation usually leads to reduced habitat availability and spatially disrupts bird populations (Clergeau & Burel 1997, Metzger 1998). Some authors suggest that in landscapes with very low proportion of suitable habitat (less than 40% of habitat cover), survival may depend mainly on the size and isolation of the remaining patches (Andrn 1994, Metzger & Dcamps 1997) and small changes on the spatial structure of such remnants may severely influence the overall occurrence pattern of some species.

Several studies relate bird species' distribution to landscape structure (Christiansen & Pitter 1997, Aleixo 1999, GIMENES & dos Anjos 2000, Bakker *et al.* 2002, Lens *et al.* 2002, Brotons *et al.* 2004, Uezu *et al.* 2005, Martnez-Morales 2005, Castelletta *et al.* 2005), but relatively few take into account the spatial scale to which this aspect of the environment is measured (Schneider & Yodzis 1994, Rahbek & Graves 2001, Lawler & Edwards Jr. 2002, van Rensburg *et al.* 2002, Fuhlendorf *et al.* 2002, Meyer & Thuiller 2006). The degree to which the landscape structure influences the incidence of a species can depend on processes happening on varying spatial scales (Gutzwiller & Anderson 1987, Wiens 1989, Levin 1992, Lindenmayer 2000, Cushman & McGarigal 2004). These scales may be specific for each measured variable. Some authors indicate that using multi-scale approaches to produce habitat models of different species (mammals and birds) can even yield in better results than single scaled ones (Jaquet 1996, Lindenmayer 2000, Graf *et al.* 2005). This occurs because the influence of each variable is directly dependent on the species' biological

characteristics and on the extent to which they can perceive or be affected by the surrounding landscape (Ewers & Didham 2006). Considering each factor at its most appropriate scale may help to better describe the species relationship to the surrounding environment. Therefore, choosing the wrong scale of measurement can hide important processes which modify the observed system at coarser or more refined levels. The selection of the correct spatial scale to measure landscape structure is, thus, essential to assess how habitat fragmentation is affecting the incidence and persistence of different bird species. It should, consequently, be taken into account when constructing habitat models which relates bird incidence and landscape structure data (Thompson & McGarigal 2002, Graf *et al.* 2005).

The objective of the present study was to (1) determine which spatial scale of measurement best describes the occurrence pattern of three passerine bird species found in the fragmented Atlantic forest in south-eastern Brazil and (2) test if multi-scale approaches result in better predictions than the single-scale ones. Due to severe deforestation, the Brazilian Atlantic forest is nowadays composed by extremely fragmented remnants (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 1998) and the processes affecting species survival in such an environment are expected to be caused mainly by changes in landscape structure (Goodwin & Fahrig 2002). The correct understanding of their effects on forest birds' persistence and incidence consequently depends on assessing the influence of varying scales on the accuracy and explanatory power of landscape structure measurements.

2 –METHODS

2.1-Study sites

In order to assess the explanatory power of landscape structure variables measured at varying scales on the occurrence of bird species, we selected 80 Atlantic forest fragments located at distinct landscapes of the Atlantic Plateau of São Paulo, Brazil (Fig. 1). These landscapes were selected in order to include a wide range of forest cover (14 - 45%) in a similar abiotic condition. All studied landscapes are located at the southwest portion of the state, have about 10,000 ha and present the same climatic and geomorphologic characteristics. Their relief is largely characterised by convex hills with low density of deep valleys (Ross & Moroz 1997). The climate is predominantly temperate warm and rainy. Original forest cover in the region was classified as “dense montane ombrophylous forests” (Veloso *et al.* 1991), but the conversion of natural wooded area into agricultural fields, logging and charcoal production has lead to a severely fragmented situation. In present days, most of the forest fragments found on the Atlantic Plateau are composed by second growth forests of varying ages and size.

Twenty forest fragments were chosen at each landscape (Fig. 1) in order to cover a wide range of forest cover and connectivity degrees (measured with the proximity index; (McGarigal & Marks 1995). In each landscape forest fragments were situated in places with varying surrounding amount of forest cover (5 to 70%) and neighbouring structural connectivity (proximity index varying between 1.5 and 250.0) within an 800 meters buffer around forest edges.

2.2-Selected species

We selected for the present study three passerine bird species: (a) *Pyriglena leucoptera*, (b) *Xiphoryncus fuscus* and (c) *Chiroxiphia caudata* (Tab. 1). All of them are year round residents and strictly associated with forest but cover a wide range of

ecological characteristics. They are of three different families with very distinct biological traits. The only frugivorous species is *C. caudata*. *Pyriglena leucoptera* is a facultative ant-follower and *X. fuscus* is commonly seen at mixed bird flocks. Because of these differences, they are expected to perceive and react to the structure of the surrounding landscape with distinct sensitivity and at different scales (Sick 1997, dos Anjos & Boçon 1999, Goerck 1999, Melo-Júnior *et al.* 2001). Methods to census for the presence/absence pattern of some of them (a and c) have been studied and are consolidated, making their survey more precise and efficient (Boscolo *et al.* 2006).

2.3 - Bird surveys

Birds' presence/absence data was collected with the use of playback census techniques at 80 sample points, located inside the forest and near the centre of each fragment. The employed survey method was adapted from Boscolo *et al.* (2006) and consists of actively stimulating the birds using the playback of a male individual of the same species in order to increase detection rates. In this manner, it was possible to assess bird occurrence with reduced risks of "false absence" records (Thompson 2002), resulting in very precise presence/absence data for the studied species. The surveys took place from April 2004 to November 2005. The playback was not carried out during rainy days due to noise interference on bird detection.

According to Boscolo *et al.* (2006), the playback may be used to detect the occurrence of these birds all year long with equal efficiency, but care should be taken regarding the time of the day at which the survey is conducted. For that reason, the occurrence data of each bird species was checked at five minutes playback sessions at each sample point during early morning and in the two hours around noon, which are

termed to be the periods of the day of highest bird detection rates when using song playbacks (Boscolo *et al.* 2006). After the playback ended, five more minutes of silent observation were completed for each species in order to account for late responsive birds. Each species was noted as present in a given point if at least one individual was heard or seen during or after the survey periods. The playbacks were repeated at all fragments for three non-consecutive days within two months from the first survey of each sample point. If after this time no bird was detected at a certain point, we assumed the species as absent at this location.

2.4 - Landscape structure

Maps of forest cover were generated for each of the four studied landscapes using ground-truth field observations, conducted together with the study sites selection, and subsequent supervised classification of Landsat TM5 satellite images (bands 3, 4 and 5) from 2001. All maps' accuracies were higher than 90%. Final maps were classified into only two classes: forest and non-forest. We conducted the image classification using the SPRING – GIS software (Câmara *et al.* 1996). The final classifications were imported to ERDAS Imaginetm format and consisted of raster files with 30 meters pixel size for all landscapes.

Bird sampling points were plotted on the digital maps and used as the central reference to define concentric circles of varying radii, representing distinct spatial scales. Such circles were then used to subset the original classified images, generating new circular landscape maps with varying size. We systematically grouped these new maps according to the spatial scales they represented. In further stages of the study, each circle was treated as a single local landscape and their internal forest spatial structure analysed using FRAGSTATSTM (McGarigal & Marks 1995), a specific

software for landscape metrics evaluation. The landscape structure around each sample point was initially described with four indices (Tab. 2).

We selected four different spatial scales (circle radius) to be compared in the present study: 400, 600, 800 and 1000 meters of radius. The total landscape area of each scale was correspondingly: 50.26, 113.10, 201.06 and 314.16 ha. We did not use smaller scales because they were too restrictive and not all indices could be correctly measured. It was also set an upper scale limit of 1000 meters to avoid the problem of strong spatial autocorrelation of the circular local landscapes.

2.5 - Scale comparison

We used logistic regressions (Harrell 2001) to evaluate at which spatial scale the landscape structure variables best explained the birds' occurrence pattern. This kind of regression is ideal for analysing presence/absence data, which are composed by only two fixed values (normally 0's and 1's), and does not expect them to be normally distributed (Guisan & Zimmermann 2000). The dependent variables were the presence or absence of each species in each sample point, as attested by the playback, and the explanatory variables the calculated landscape indices at each scale.

We built multivariate logistic regressions including at least two landscape indices (Tab. 2) at each of the four studied spatial scales using binomial generalized linear models (GLM; Harrell 2001), which were considered significant when $p < 0.05$. The multivariate regressions were generated as single or multi-scale models. Single-scale regressions were those in which all explanatory variables belonged to the same spatial scale. Multi-scale refers to the regressions containing independent variables of distinct scales in its structure. For all regressions, to avoid high correlations between the independent variables they were pairwise selected based on the significance of the

Spearman correlation rank “ r_s ”, removing one of them from further analyses (Green 1979, Fielding & Haworth 1995). For each species, all multivariate models were generated using the same set of independent variables. This was done to standardise the model’s structure in order to maintain comparability among them.

We assessed the accuracy of the multivariate models using the Receiver Operating Characteristic (ROC, Deleo 1993). From this analysis it was possible to calculate the area under the ROC function curve (AUC). The AUC is a widely used threshold-independent measure of overall model accuracy and can be used to compare model strength between scales (Brotons *et al.* 2004, Graf *et al.* 2005). For instance, an AUC value of 0.8 indicates that, for 80% of the time a random selection of a point in which we observed the birds, the model will result in a predicted occurrence probability higher than a random point in which the birds were absent. Along with this analysis, we also calculated the R^2 value of the multivariate models in order to check which one could better explain the birds’ incidence pattern. With the aim of determining for each of the studied species which of the models among all single and multi-scale logistic regressions was the best, we used the Bootstrap procedure (Efron 1979) to calculate the models’ accuracy and explanatory power for all possible scale combinations among all the variables included in the multivariate models. The Bootstrap procedure consisted in randomly selecting for each index and spatial scale included in the models only 60 of the 80 existing points, repeating this selection 1000 times with repositions. In this manner we were able to generate large distributions of AUC and R^2 values for each possible logistic regression. In this way, it was feasible to statistically compare all possible models and check if the multi-scale approach can yield in better results than the single-scale. The resulting Bootstrap distributions of all single-scale and the better explanatory multi-scale regression were compared using a

single-factor Analysis of Variance (ANOVA). Between groups effects were assessed *a posteriori* through the Tukey *post hoc* test. All statistical analyses were conducted with the R statistical package (R Development Core Team 2005) using the “Hmisc” (version 3.0-1) and “Design” (version 2.0-9) libraries (Harrell 2001).

3 - RESULTS

All variables were positively correlated with each other, except for the Euclidian distance to the nearest patch (ENNMN), which was negatively correlated to every other variable, regardless of the scale considered (Tab. 3). Most of the variables were significantly correlated. Only the correlations of the mean patch area (AREAMN) with ENNMN and of the proportion of forest (PFOREST) and patch density (PD) were in general lowly correlated (Tab. 3). For this reason, only bivariate regressions containing either AREAMN and ENNMN or PFOREST and PD were selected to be used in further analysis. We selected which of the two types of regressions would be used for each species based on the mean best explanatory model (highest mean R^2) between these two combinations, regardless of the scale. To allow better comparability, the subsequent four models of each species regressions contained the same indices of the best one. The indices selected for *P. leucoptera* and *X. fuscus* were PFOREST and PD. For *C. caudata* the analyzed models included AREAMN and ENNMN as explanatory variables.

Among all four indices, the birds' incidence pattern was negatively related only to ENNMN. Except for *C. caudata*'s 400 meters scale, all models were in average significant (Tab. 4). For all three species, the models with the highest mean R^2 and accuracy (AUC) values were multi-scalar. However, the scales included in these models varied from one species to another (Tab. 4). In the case of the single-

scale regressions, mean AUC seemed to increase with local landscape size for *P. leucoptera* and *X. fuscus*, reaching its highest values for local landscapes defined with 1000 and 800 meters radius around the sample points, respectively (Fig. 2). The best single-scale model to predict the incidence of *C. caudata* was achieved with 600 meters (Fig. 2). It is interesting to notice that all mean AUC, R^2 and significance values resultant from the Bootstrap procedure incurred in consistently low standard deviations (Tab. 4), indicating low variation and good reliability of the models generated from randomly selecting the data points.

The Analysis of Variance indicated that both AUC and R^2 values presented significant differences between scales within each species. According to the Tukey test, the accuracy (AUC) of all scales from *P. leucoptera* and *C. caudata* were significantly different. Nevertheless, the 600 and 1000 meters scales of *X. fuscus* had equal accuracies (Fig 2) and explanatory power (R^2), but these were significantly lower than the 800 m scale. The R^2 's for *P. leucoptera* at the 800 and 1000 meters scales were also similar and could not be told apart by the Tukey test, as well as these same scales for *C. caudata*. The multivariate approach resulted always in significantly higher model accuracy and explanatory power for all species ($p < 0.01$), even when the differences were apparently small. This indicates better general performance of such approach when compared to the single-scalar regressions.

4 – DISCUSSION

A previous work suggests that measuring the landscape at a scale of 800 m of radius would be reasonable to study small understory birds (Develey & Metzger 2006). However, this is a general assumption for community level researches and do not account for detailed differences between peculiar species. Our results show that

variations of the scale at which the landscape structure of fragmented Atlantic forest is measured seemed to be a key factor for the power of logistic regression models to predict the presence/absence of all three studied bird species. The explanatory power of landscape structure variables measured at different spatial scales was specific for each one of the species. This specificity is directly related to the extent at which each species perceives its environment and arises from their individual biological characteristics (Levin 1992, Meyer & Thuiller 2006).

Considering only the single-scale models, the best spatial scale to predict the incidence of *X. fuscus* was the 800 m and for *C. caudata* one scale lower (600 m). For *P. leucoptera*, even though the explanatory power of the 800 and 1000 m scales were significantly similar, because the accuracy of the latter was higher with 1000 m radius, we suggest that this scale should be preferably used to generate single-scale incidence models for this species. These inter-specific variations may be primarily linked to the range of activity of each species. It is expected that the occurrence pattern of birds with larger habitat requirements should be affected by larger spatial scales than of the ones with smaller area needs (Wiens 1989, Lawler & Edwards Jr. 2002, Thompson & McGarigal 2002, Graf *et al.* 2005). In fact, radio-telemetry studies developed in the study region showed that the mean home-range size of *P. leucoptera* in fragmented landscapes is approximately 15 ha, about double the size observed at the same study for *C. caudata* (8 ha; Hansbauer *et al. unpublished*). However, the home-range of *X. fuscus* (for which the better scale was larger than for *C. caudata*) is expected to be approximately 6 ha (Develey 1997).

Functionally, the differences in the best scale may be related to feeding characteristics of the birds. The two species with larger better scales are insectivores, in opposition to *C. caudata*, which is omnivorous, feeding mainly on fruits but also on

insects (Sick 1997, del Hoyo *et al.* 2003a and b). According to some studies in tropical forests (Davis 1945, Roberts *et al.* 2000, Develey & Peres 2000), the availability of arthropods resources in the forest may vary considerably in time and space, reducing the feeding resources to insectivorous birds depending on the season and landscape structure. This would force them to periodically increase their range of activity in search for available food. On the other hand, *C. caudata* can probably avoid local resources scarcity by shifting between insects and fruits (Snow 1976), what would provide a stable availability of food throughout the year, reducing the need to wander much in search for resources, thus leading the influence of landscape structure over the species to a lesser extent. However, (Hansbauer *et al. unpublished*) did not find seasonal home-range differences for *C. caudata* and this variation was also not verified for *P. leucoptera*.

Nevertheless, another hypothesis to explain the better performance of larger scales for the two insectivorous birds is related to its foraging strategies. For instance, *P.leucoptera* is constantly found following ant swarms in order to feed on fleeing small animals (Willis & Oniki 1978, Sick 1997, Gomes *et al.* 2001, del Hoyo *et al.* 2003a). Because these are moving resources constantly dispersing over large areas and different habitat types (Roberts *et al.* 2000), *P. leucoptera* is probably compelled to follow it, becoming subjected to resource availability at larger scales compared to the other species.

On the other hand, in the case of *X. fuscus*, which is a trunk insectivore (Brooke 1983, del Hoyo *et al.* 2003a), feeding resources are less mobile. Nevertheless, this species is extremely common at mixed bird flocks (Goerck 1999, Maldonado-Coelho & Marini 2000, Develey & Peres 2000). Maldonado-Coelho & Marini (2003) even suggest that the survival of *X. fuscus* might be directly related to

such associations. Because mixed flocks are determined by an assemblage of several individuals of more than one species, its existence is probably dependent on the spatial distribution of these forest birds' territories (Develey 1997, Maldonado-Coelho & Marini 2000), what may encompass an area much larger than the mean home-range of *X. fuscus*. In this manner, the influence of landscape structure on the incidence of this species would take place at bigger scales, for it follows the needs of the whole flock and not merely of a single species. This process also explains why the incidence of *X. fuscus* was better predicted by a larger scale compared to *C. caudata*, even though this last species presents a larger home-range.

In addition to these characteristics, because the forest spatial structure was measured using areas considerably larger than the mean home ranges of the birds, the pattern found in the present study may also be related to the aptitude of these species to move among habitat remnants and maintain viable populations in fragmented landscapes. Some studies indicate that these three species have limited abilities to disperse through fragmented habitats (Uezu *et al.* 2005, Boscolo *et al.* 2007), being able to overcome inter-patch matrices no wider than 150 meters. At this level, the persistence of a species is subjected to local extinction rates and patch accessibility (Hanski 1994, Lindenmayer *et al.* 1999, Brooker & Brooker 2001, Bakker *et al.* 2002, Sekercioglu *et al.* 2002), which are processes that might happen at varying scales. While local extinction is more related to forest fragments characteristics (Major *et al.* 1999, Stratford & Stouffer 1999, Beier *et al.* 2002), patch accessibility depends on the spatial arrangement of several pieces of habitat in the landscape, what alters forest connectivity (Taylor *et al.* 1993, Wiens 1995, Brooker & Brooker 2001, Heinz *et al.* 2005).

This is probably the reason why the multi-scale models were more accurate and presented higher explained variance than the best single-scale ones for all three birds. Such trend was also found by other authors for different species (Thompson & McGarigal 2002, Fuhlendorf *et al.* 2002, Graf *et al.* 2005, Manning *et al.* 2006). Evidences of multi-scale responses to landscape structure were found for an Australian possum which presented metapopulation dynamics (Lindenmayer 2000). Manning *et al.* (2006) showed that the abundance of an Australian parrot was also dependent on processes at varying scales. The same was verified by Thompson and McGarigal (2002) for the American eagle, which chooses its habitat depending on resource selection or environmental disturbance at multiple scales. Some of these authors also included internal habitat variables at a finer scale in their models which were not considered here. However, our aim was to provide information useful for studies focusing on a broader landscape level, which is expected to be more adequate to analyze presence/absence data and to influence species distribution at coarser scales (Thompson & McGarigal 2002).

Nonetheless, our results confirm that the multi-scalar approach is more adequate to describe the occurrence pattern of the birds than the single-scale ones. To illustrate a possible reason for that, we can think on the variables used for *C. caudata*'s models as an example. At the same time that land cover is more related to the amount of available habitat, which might be important to provide birds with feeding and breeding sites, isolation may be related to landscape restrictions to bird movements. If the incidence pattern of the species is dependent to these or other processes happening at different scales, models that include each factor at its most appropriate scale would be better to identify in which places birds have higher chances to occur.

In conclusion, the present study provided a good indication of the spatial scale at which the three studied species best respond to forest spatial structure at the landscape level. The optimal scale was not equal among them, but was related to the birds' specific biology and spatial requirements. Our results also agree to other studies which indicate that the use of variables at multiple scales is a reasonable procedure to optimize the accuracy and explanatory power of bird incidence models. Because the relationships between bird biology, population processes and landscape structure might function on a multi-scalar way, studies which aim to assess the multivariate effect of landscape structure on small passerine birds found in fragmented forests should carefully consider each spatial scale as potentially relevant and use more than a single one when possible.

5 – ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the Helmholtz Institut für Umweltforschung – UFZ for institutional support, Roland Graf, Milton Cezar Ribeiro and the staff from LEPaC for their assistance in the data analysis and comments on previous versions of this manuscript and Milton Cezar Ribeiro for aiding us with the images classifications and GIS procedures. This research was supported by CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, an institution of the Brazilian government dedicated to the development of science.

TABLES

Table 1: Biological characteristics of the three bird species selected for this study. In: insectivorous; Fr: frugivorous.

Species	<i>Pyriglena leucoptera</i>	<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	<i>Chiroxiphia caudata</i>
Common names	White-shouldered Fire-eye	Lesser Woodcreeper	Blue Manakin
Family	Formicariidae	Dendrocolaptidae	Pipridae
Length ^a	16 - 18 cm	15 - 18.5 cm	14 -15 cm
Weigh ^a	25 - 34g	15.5 - 25g	15.5 - 25g
Feeding habits ^{a+b}	In	In	Fr + In
Sensitivity to fragmentation	high ^{c+d}	medium ^d	low ^c

^a del Hoyo et al. 2003a&b; ^b Sick 1997; ^c Uezu *et al.* 2005; ^d dos Anjos and Boçon 1999

Table 2: Indices used to describe the landscape structure around each sampled point at three different spatial scales.

Variable code	Variable name	Description
PFOREST	Proportion of forest	Proportion of the landscape covered by forest
PD	Patch density	Number fragments in the circular landscapes divided by total landscape area
AREAMN	Mean patch area	Mean area of all forest patches in the landscape
ENNMN	Mean Euclidean nearest-neighbour distance	Mean Euclidian distance to the nearest neighbour patch averaged for all patches in the landscape

Table 3: Spearman r correlation index and p values between all variables in the four spatial scales (N= 80 for each variable and scale). The numbers in parentheses indicate the scale (Radius, in meters) of each variable. See table 2 for variable names and codes.

	PD ⁽⁴⁰⁰⁾	PD ⁽⁶⁰⁰⁾	PD ⁽⁸⁰⁰⁾	PD ⁽¹⁰⁰⁰⁾	AREAMN ⁽⁴⁰⁰⁾	AREAMN ⁽⁶⁰⁰⁾	AREAMN ⁽⁸⁰⁰⁾	AREAMN ⁽¹⁰⁰⁰⁾	ENNMN ⁽⁴⁰⁰⁾	ENNMN ⁽⁶⁰⁰⁾	ENNMN ⁽⁸⁰⁰⁾	ENNMN ⁽¹⁰⁰⁰⁾
PFOREST ⁽⁴⁰⁰⁾	-0.1923	-0.1268	0.0222	-0.1220	0.6855	0.5708	0.6196	0.4420	-0.3858	-0.4081	-0.4532	-0.2993
	p=0.087	p=0.262	p=0.845	p=0.281	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p=0.007*
PFOREST ⁽⁶⁰⁰⁾	-.0549	-0.0124	0.1319	0.0116	0.5929	0.6119	0.6063	0.5244	-0.3456	-0.4514	-0.5473	-0.4199
	p=0.628	p=0.913	p=0.243	p=0.919	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p=0.002*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*
PFOREST ⁽⁸⁰⁰⁾	0.0619	0.1231	0.2439	0.1543	0.4766	0.5247	0.5364	0.5252	-0.3271	-0.4595	-0.5806	-0.4981
	p=.586	p=0.277	p=0.029	p=0.172	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p=0.003*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*
PFOREST ⁽¹⁰⁰⁰⁾	0.1413	0.2113	0.3498	0.2773	0.3831	0.4632	0.4506	0.4974	-0.3211	-0.4622	-0.5909	-0.5319
	p=0.211	p=0.060	p=0.001*	p=0.013*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p=0.004*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*
PD ⁽⁴⁰⁰⁾					-0.5654	-0.3160	-0.3579	-0.1702	-0.2942	-0.3019	-0.3400	-0.3361
					p<0.001*	p=.004*	p=0.001*	p=0.131	p=0.008*	p=0.006*	p=0.002*	p=0.002*
PD ⁽⁶⁰⁰⁾					-0.4350	-0.4125	-0.4188	-0.2657	-0.2732	-0.4064	-0.4457	-0.5041
					p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p=0.017*	p=0.014*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*
PD ⁽⁸⁰⁰⁾					-0.2697	-0.2037	-0.4497	-0.2242	-0.3305	-0.4117	-0.5243	-0.5516
					p=0.016*	p=0.070	p<0.001*	p=0.046*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*	p<0.001*
PD ⁽¹⁰⁰⁰⁾					-0.3964	-0.3062	-0.4267	-0.2426	-0.2564	-0.3709	-0.4544	-0.6242
					p<0.001*	p=0.006*	p<0.001*	p=0.030*	p=0.022*	p=0.001*	p<0.001*	p<0.001*
AREAMN ⁽⁴⁰⁰⁾									0.0136	-0.0674	-0.1406	-0.0219
									p=0.905	p=0.552	p=0.214	p=0.847
AREAMN ⁽⁶⁰⁰⁾									-0.0213	-0.0428	-0.1695	-0.0561
									p=0.851	p=0.706	p=0.133	p=0.621
AREAMN ⁽⁸⁰⁰⁾									-0.0561	-0.1477	-0.1190	-0.0133
									p=0.621	p=0.191	p=0.293	p=0.907
AREAMN ⁽¹⁰⁰⁰⁾									-0.1256	-0.1675	-0.1907	-0.0570
									p=0.267	p=0.137	p=0.090	p=0.616

Table 5: Results of the bootstrap procedure with 1000 repetitions for each species' multivariate logistic regressions at all four scales and best explanatory multi-scale model (used scale in parentheses). N= 60 for each variable and repetition. β : mean regression coefficient; AUC: mean model accuracy; R^2 : mean model's predictive power; χ^2 : mean Log likelihood test (df = 2 for all regressions). All mean values are presented with $\pm$ standard deviations. p: significance values. See table 2 for variables names and codes.

Species	scale	Multivariate models	β	AUC	R2	χ^2
<i>P. leucoptera</i>	400	PFOREST PD	0.0491 $\pm$ 0.008 0.0700 $\pm$ 0.031	0.782 $\pm$ 0.03	0.296 $\pm$ 0.06	15.10 $\pm$ 3.5 ***
	600	PFOREST PD	0.0767 $\pm$ 0.012 0.4131 $\pm$ 0.250	0.815 $\pm$ 0.03	0.373 $\pm$ 0.06	19.73 $\pm$ 3.9 ***
	800	PFOREST PD	0.0867 $\pm$ 0.016 0.1206 $\pm$ 0.051	0.821 $\pm$ 0.03	0.388 $\pm$ 0.07	20.73 $\pm$ 4.3 ***
	1000	PFOREST PD	0.0944 $\pm$ 0.018 0.6854 $\pm$ 0.410	0.825 $\pm$ 0.03	0.384 $\pm$ 0.06	20.47 $\pm$ 4.3 ***
	Multi-scale	PFOREST (600) PD (1000)	0.0776 $\pm$ 0.012 1.8464 $\pm$ 0.449	0.831 $\pm$ 0.03	0.432 $\pm$ 0.06	23.52 $\pm$ 4.1 ***
<i>X. fuscus</i>	400	PFOREST PD	0.0414 $\pm$ 0.013 0.1023 $\pm$ 0.030	0.747 $\pm$ 0.04	0.215 $\pm$ 0.07	9.45 $\pm$ 3.3 **
	600	PFOREST PD	0.0513 $\pm$ 0.017 0.2046 $\pm$ 0.051	0.800 $\pm$ 0.03	0.307 $\pm$ 0.06	13.99 $\pm$ 3.3 ***
	800	PFOREST PD	0.0591 $\pm$ 0.02 0.3617 $\pm$ 0.080	0.836 $\pm$ 0.03	0.383 $\pm$ 0.06	18.00 $\pm$ 3.6 ***
	1000	PFOREST PD	0.0886 $\pm$ 0.029 0.9652 $\pm$ 0.582	0.800 $\pm$ 0.03	0.314 $\pm$ 0.06	14.36 $\pm$ 3.5 ***
	Multi-scale	PFOREST (400) PD (800)	0.0369 $\pm$ 0.012 0.4710 $\pm$ 0.082	0.841 $\pm$ 0.03	0.402 $\pm$ 0.06	19.02 $\pm$ 3.8 ***
<i>C. caudata</i>	400	AREAMN ENNMN	0.0875 $\pm$ 0.117 -0.0123 $\pm$ 0.006	0.675 $\pm$ 0.06	0.136 $\pm$ 0.08	4.44 $\pm$ 2.60
	600	AREAMN ENNMN	0.1030 $\pm$ 0.152 -0.0295 $\pm$ 0.007	0.818 $\pm$ 0.04	0.418 $\pm$ 0.10	17.06 $\pm$ 4.7 ***
	800	AREAMN ENNMN	0.1695 $\pm$ 0.129 -0.0120 $\pm$ 0.004	0.758 $\pm$ 0.05	0.185 $\pm$ 0.08	7.20 $\pm$ 3.5*
	1000	AREAMN ENNMN	0.2425 $\pm$ 0.142 -0.0104 $\pm$ 0.005	0.784 $\pm$ 0.04	0.186 $\pm$ 0.09	7.26 $\pm$ 3.7*
	Multi-scale	AREAMN (400) ENNMN (600)	0.1621 $\pm$ 0.107 -0.0322 $\pm$ 0.008	0.854 $\pm$ 0.05	0.469 $\pm$ 0.09	19.51 $\pm$ 4.5 ***

*p< 0.05; **p<0.01; ***p<0.001

FIGURES CAPTIONS

Figure 1: Location of the 80 studied forest fragments located on the Atlantic plateau of São Paulo, Brazil. (a) Map of Brazil; (b) Map of the state of São Paulo; (c) to (f): landscapes (with geographic coordinates) containing the selected fragments highlighted in black and remaining forests in grey.

Figure 2: Mean model accuracy (AUC) of the bivariate single-scale and best multi-scale models, with standard deviation bars, for each of the species. The spatial scale is represented as the radius from the sample points used to define each circular local landscape. N=1000 for each scale and species. For each species, different letters above mean plots indicate significant differences as verified by the Tukey *ad hoc* test.

FIGURE 1

FIGURE 2

REFERENCES

- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *The Condor* **101**:537-548.
- Andrn, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS* **71**:355-366.
- Bakker, K. K., D. E. Naugle, and K. F. Higgins. 2002. Incorporating landscape attributes into models for migratory grassland bird conservation. *Conservation Biology* **16**:1638-1646.
- Beier, P., M. van Drielen, and B. O. Kankam. 2002. Avifaunal collapse in west African forest fragments. *Conservation Biology* **16**:1097-1111.
- Boscolo, D., J. P. Metzger, and J. M. E. Vielliard. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Cincias* **78**:629-644.
- Boscolo D., J.P. Metzger and K. Frank. 2007. Modelling the influence of landscape structure on the incidence pattern of bird species living in fragmented Brazilian Atlantic forest. *Proceedings of the 7th IALE World Congress* 8-12 July, Wageningen **1**: 347-348.
- Brooke, M. D. 1983. Ecological Segregation of Woodcreepers (Dendrocolaptidae) in the State of Rio-De-Janeiro, Brasil. *IBIS* **125**:562-567.
- Brooker, M., and L. Brooker. 2001. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the western Australian wheatbelt. *Wildlife Research* **28**:205-214.
- Brotons, L., W. Thuiller, M. B. Araujo, and A. H. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* **27**:437-448.
- Cmara, G., R. C. M. Souza, U. M. Freitas e J. Garrido. 1996. SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modeling. Pages 395-403 *in*: *Proceedings of VI Brazilian Symposium on Computer Graphics*.
- Castelletta, M., J. M. Thiollay, and N. S. Sodhi. 2005. The effects of extreme forest fragmentation on the bird community of Singapore Island. *Biological Conservation* **121**:135-155.
- Christiansen, M. B., and E. Pitter. 1997. Species loss in a forest bird community near Lagoa Santa in southeastern Brazil. *Biological Conservation* **80**:23-32.
- Clergeau, P., and F. Burel. 1997. The role of spatio-temporal patch connectivity at the landscape level: an example in a bird distribution. *Landscape and Urban Planning* **38**:37-43.
- Cushman, S. A., and K. McGarigal. 2004. Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos* **105**:117-124.
- Davis, D. E. 1945. The Annual Cycle of Plants, Mosquitoes, Birds, and Mammals in 2 Brazilian Forests. *Ecological Monographs* **15**:243-295.
- del Hoyo J., Elliott A., and Christie D.A. 2003a. Handbook of the Birds of the World. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos. Barcelona.
- del Hoyo J., Elliott A., and Christie D.A. 2003b. Handbook of the Birds of the World. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails. Barcelona.

- Deleo, J. M. 1993. Receiver operating characteristic laboratory (ROCLAB): software for developing decision strategies that account for uncertainty. *in* IEE editor. Computer Society Press, College Park.
- Develey, P. F. 1997. Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na estação Ecológica Juréia Itatins. São Paulo, Brasil. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Develey, P. F., and C. A. Peres. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **16**:33-53.
- Develey, P. F., and J. P. Metzger. 2006. Emerging threats to birds in Brazilian Atlantic forests: the roles of forest loss and configuration in a severely fragmented ecosystem. Pages 269-290 *in* W. F. Laurance, and C. A. Peres editors. *Emerging Threats to Tropical Forests*. University of Chicago Press, Chicago.
- dos Anjos, L., and R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Willson Bulletin* **111**:397-414.
- Efron, B. 1979. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. *The Annals of Statistics* **7**:1-26.
- Ewers, R. M., and R. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**:117-142.
- Fielding, A. H., and P. F. Haworth. 1995. Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology* **9**:1466-1481.
- Fuhendorf, S. D., A. J. W. Woodward, D. M. Leslie, and J. S. Shackford. 2002. Multi-scale effects of habitat loss and fragmentation on lesser prairie-chicken populations of the US Southern Great Plains. *Landscape Ecology* **17**:617-628.
- Fundação SOS Mata Atlântica, and INPE. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no Domínio da Mata Atlântica no período de 1990-1995. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, SP.
- Gimenes, M. R., and L. dos Anjos. 2000. Distribuição espacial de aves em um fragmento florestal do campus da Universidade Estadual de Londrina, Norte do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **17**:263-271.
- Goerck, J. M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* **9**:235-253.
- Gomes, V. S. M., V. S. Alves, and J. R. I. Ribeiro. 2001. Ítens alimentares encontrados em amostras de regurgitação de *Pyriglena leucoptera* (Vieillot) (Aves, *Thamnophilidae*) em uma floresta secundária no Estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**:1073-1079.
- Goodwin, B. J., and L. Fahrig. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* **99**:552-570.
- Graf, R. F., K. Bollmann, W. Suter, and H. Bugmann. 2005. The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landscape Ecology* **20**:703-717.
- Green R. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. Wiley, New York.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.

- Gutzwiller, K. J., and S. H. Anderson. 1987. Multiscale associations between cavity-nesting birds and features of Wyoming streamside woodlands. *The Condor* **89**:534-548.
- Hansbauer M., Knauer F., Borntraeger R., Hettich U., Pilz S., Küchenhoff H., Pimentel R., Metzger J.P. & Storch I. *Unpublished*. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of gray.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Harrell F. E. 2001. *Regression Modeling Strategies*. Springer, Berlin.
- Heinz, S. K., L. Conradt, C. Wissel, and K. Frank. 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Deriving a practical formula for patch accessibility. *Landscape Ecology* **20**:83-99.
- Jaquet, N. 1996. How spatial and temporal scales influence understanding of Sperm Whale distribution: a review. *Mammal Review* **26**:51-65.
- Lawler, J. J., and T. C. Edwards Jr. 2002. Landscape patterns as habitat predictors: building and testing models for cavity-nesting birds in the Uinta Mountains of Utah, USA. *Landscape Ecology* **17**:233-245.
- Lens, L., S. Van Dongen, K. Norris, M. Githiru, and E. Matthysen. 2002. Avian Persistence in Fragmented Rainforest. *Science* **298**:1236-1238.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**:1943-1967.
- Lindenmayer, D. B. 2000. Factors at multiple scales affecting distribution patterns and their implications for animal conservation - Leadbeater's Possum as a case study. *Biodiversity and Conservation* **9**:15-35.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, and M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Major, R. E., F. J. Christie, G. Gowing, and T. J. Ivison. 1999. Age structure and density of red-capped robin populations vary with habitat size and shape. *Journal of Applied Ecology* **36**:901-908.
- Maldonado-Coelho, M., and M. Â. Marini. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *The Condor* **102**:585-594.
- Maldonado-Coelho, M., and M. Â. Marini. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de mata atlântica no sudeste do Brasil. *Papeis avulsos de Zoologia* **43**:31-54.
- Manning, A. D., B. D. Lindenmayer, S. C. Barry, and H. A. Nix. 2006. Multi-scale site and landscape effects on the vulnerable superb parrot of south-eastern Australia during the breeding season. *Landscape Ecology* **21**:1119-1133.
- Martínez-Morales, M. A. 2005. Landscape patterns influencing bird assemblages in a fragmented neotropical cloud forest. *Biological Conservation* **121**:117-126.
- McGarigal K. & Marks B.J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-351.
- Melo-Júnior, T. A., T. A. Melo-Júnior, and T. A. Melo-Júnior. 2001. Bird species distribution and conservation in serra do cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Life International* **11**:189-204.

- Metzger, J. P. 1998. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **71**:445-463.
- Metzger, J. P., and H. Décamps. 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Ecologica* **18**:1-12.
- Meyer, C. B., and W. Thuiller. 2006. Accuracy of resource selection functions across spatial scales. *Diversity and Distributions* **12**:288-297.
- R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahbek, C., and G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS* **98**:4534-4539.
- Roberts, D. L., R. J. Cooper, and L. J. Petit. 2000. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. *Conservation Biology* **14**:192-199.
- Ross J. L. S., and I. C. Moroz. 1997. Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo, escala 1:500.000. Volume 1. Geografia-FFLCH-USP, IPT & Fapesp, São Paulo.
- Schneider, R. R., and P. Yodzis. 1994. Extinction dynamics in the American Marten (*Martes americana*). *Conservation Biology* **8**:1058-1068.
- Sekercioglu, Ç. H., P. R. Ehrlich, G. C. Daily, D. Aygen, D. Goehring, and R. F. Sandi. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *PNAS* **99**:263-267.
- Sick H. 1997. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, RJ.
- Snow D. W. 1976. The web of adaptation. Quadrangle/The New York Times Book Co., New York, USA.
- Stratford, J. A., and P. C. Stouffer. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology* **13**:1416-1423.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**:571-573.
- Thompson, C. M., and K. McGarigal. 2002. The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology* **17**:569-586.
- Thompson, W. L. 2002. Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but not detected. *Auk* **119**:18-25.
- Uezu, A., J. P. Metzger, and J. M. E. Vielliard. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123**:507-519.
- van Rensburg, B. J., S. L. Chown, and K. J. Gaston. 2002. Species richness, environmental correlates, and spatial scale: A test using South African birds. *American Naturalist* **159**:566-577.
- Veloso H. P., A. L. R. Rangel Filho, and J. C. A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:97-104.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**:385-397.
- Willis, E. O., and Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**:243-263.

Anexo 2

Influence of landscape structure on birds' incidence pattern in the fragmented Brazilian Atlantic forest.

Anexo ao capítulo 2

Manuscrito em preparação para publicação em revista científica internacional.

Influence of landscape structure on birds' incidence pattern in the fragmented Brazilian Atlantic forest.

Authors: Danilo BOSCOLO¹, Jean Paul METZGER² and Karin FRANK³

^{1, 2}-Ecology Department, Bioscience Institute, University of São Paulo - USP, Rua do Matão, trav. 14, nº 321, Cid. Universitaria, São Paulo, Brazil, zip: 05508-900.

³ - UFZ-Umweltforschungszentrum, OESA - Department of Ecological Modelling, PF 500135, 04301 Leipzig, Germany.

correspondence author: Danilo Boscolo.

Ecology Department, Bioscience Institute, University of São Paulo - USP, Rua do Matão, trav. 14, nº 321, Cid. Universitaria, São Paulo, Brazil, zip: 05508-900.

e-mail: danilob@ib.usp.br

ABSTRACT

Habitat loss and fragmentation are among the most important threats to biodiversity conservation. They reduce habitat availability, increase isolation and generate patchy environments. In highly fragmented landscapes, changes in habitat spatial structure may profoundly affect species survival, leading several populations to higher chances of local extinction. Proposing efficient conservation strategies for such species relies initially on understanding how the structure of fragmented landscapes may influence their incidence pattern. The objective of the current study was to identify which landscape factors influence the incidence of three forest bird species (*Chiroxiphia caudata*, *Xiphorhynchus fuscus* and *Pyriglena leucoptera*) found in fragmented Atlantic forest regions in south-eastern Brazil. Playback techniques were used to collect presence/absence data of these species inside 80 forest fragments of the Atlantic plateau of São Paulo (Brazil). Logistic regressions were used to explain the relationship between the birds' incidence patterns and 9 distinct variables describing the landscape structure. Bird incidence was in general positively affected by habitat connectivity and negatively affected by inter-patch distances. The results indicate that these species are able to overcome short distances through the matrix in order to complement their habitat needs in highly fragmented landscapes by including several nearby patches in their home-ranges. Conservation strategies should focus on increasing patch density and connectivity, in order to reduce the average distance between forest remnants. The models generated can also be used to produce habitat maps based on the birds' perception of the landscape, which can then be applied in spatially explicit population viability analysis.

Keywords: Fragmentation, Isolation effect, logistic modelling, Atlantic plateau, São Paulo.

1 – INTRODUCTION

Habitat loss and fragmentation are the main threats to the conservation of biodiversity in present days. Several species that used to be continuously distributed over a given landscape might be forced to survive in smaller local populations, isolated from each other by an inhospitable inter-habitat matrix (Hobbs 1993, Wiens 1995, Metzger 1998, Debinski & Holt 2000, Fahrig 2003). Fragment size, isolation and the surrounding landscape structure may be key factors for species survival, especially for those showing metapopulation dynamics (Levins 1969, 1970).

Some studies showed that reduction in fragment size might lead to harmful consequences for present populations. Beier *et al.* (2002), studied the effects of fragmentation in African forests, and showed that several bird species had lower abundance or became extinct as forest remnant area decreased. Herkert *et al.* (2003) detected that nest predation rates of four north American bird species were significantly higher in small fragments (<100 ha) when compared to medium (100 to 1,000 ha) and big (>1,000 ha) ones. But increased predation rates are not the only effect of reduced fragment area on species populations. The increase of edge effect and the reduction of resource availability also make populations living in small fragments more susceptible to local extinction (Murcia 1995, Major *et al.* 1999, Stratford & Stouffer 1999, Fleishman *et al.* 2002).

Isolation and connectivity (the capacity of the landscape to impede or facilitate the movement of individuals, Taylor *et al.* (1993) among fragments are also important influences on the persistence of species in fragmented environments (van Dorp & Opdam 1987, Donaldson *et al.* 2002, Tomimatsu & Ohara 2002). Studies have demonstrated that variations in connectivity may affect the population dynamics of

some bird species (Wiens 1995, Brooker & Brooker 2001, Smith & Hellmann 2002). Brooker & Brooker (2001) suggest that decreasing landscape connectivity directly affects individual movement pattern and territory establishment of a small wren species (*Malurus pulcherrimus*) in west Australia. This might have a strong influence on species' persistence at the landscape level, reducing the possibility of re-colonization of unoccupied fragments and increasing the probability of regional extinction (Hanski 1994, Lindenmayer *et al.* 1999b).

Not only the inter-patch distance but also the structure of the surrounding landscape has an influence over avifaunal dispersion ability and incidence (Clergeau & Burel 1997, Rejinfo 2001, Develey & Stouffer 2001). Bélisle & Clair (2001) found that the presence of small non-forested areas between forest fragments could significantly reduce the ability of translocated individuals to return to their territories. Several authors also indicate that characteristics of the landscape around a habitat patch might be of great importance to the survival of a bird species (Bakker *et al.* 2002, Meyer & Cameron 2003). According to Price *et al.* (1999), the incidence of frugivorous birds in the Australian monsoon rainforest was strongly related to the landscape structure in a radius of 50 km around the sampled patches. Bellamy *et al.* (1998) studied the distribution of a British woodland nuthatch (*Sitta europea*) and found that even though the internal quality of the existing habitat patches was sufficient to support viable nuthatch populations, the presence and density of the birds were limited mainly by the spatial distribution and surrounding amount of forest. In addition, Cushman & McGarigal (2004) stress that landscape structure measures are more useful to analyse bird presence/absence data than other types of environmental information.

Within this framework, the main objective of the present study was to understand the influence of forest spatial distribution on the occurrence of three Brazilian Atlantic Forest bird species found in fragmented environments in order to model their incidence pattern based on patch size, connectivity and surrounding landscape structure.

2 – METHODS

2.1-Study region

Four landscapes from the Atlantic plateau of São Paulo, Brazil, that contain fragmented Atlantic Forest were used for the current study (Fig. 1). The Brazilian Atlantic Forest is recognized worldwide as being extremely threatened by deforestation and fragmentation. Due mostly to agricultural expansion there is only around 7% left of its original extent (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 1998). All landscapes present the same climatic and geomorphologic characteristics and are about 10,000 ha in size. The Atlantic Plateau of São Paulo is composed of metamorphic and intrusive soils. The relief is dominated by convex hills with low density of deep valleys (Ross & Moroz 1997). The climate is predominantly temperate warm and rainy. Mean annual precipitation is 1,400 mm and the temperature may vary from 11C° to 27C° (SABESP 1997). Original forest was classified as “dense montane ombrophylous forests” (Veloso *et al.* 1991) and the main reasons for its fragmentation were conversion to agricultural fields, logging and charcoal production. Nowadays, second growth forests comprise most of the fragments found in the Atlantic Plateau.

2.2- Landscape and fragment selections

The landscapes were selected in order to encompass a wide range of forest cover at intermediary to advanced successional stages (Fig. 1). The first landscape is located at the far southwest of São Paulo state (Brazil) at the municipality of Ribeirão Grande (24°04'S, 48°20'W). This site was selected because it contains approximately 14% of forest, which is just about the minimum forest cover proportion found over the Atlantic Plateau of São Paulo. The second landscape is about 20 km northwest of the first one, at the Apiai-Mirim district (Capão Bonito, 24°04'S, 48°32'W). It contains 18% of remaining forest and the surrounding matrix is dominated by pastures. The third landscape is situated near Caucaia do Alto district, within Cotia and Ibiúna municipalities (23°43' S, 47°04' W). It contains 31% of forest with a high structural connectivity (Metzger 2003). The matrix is composed mostly of vegetable plantations. The fourth landscape comprises part of Tapiraí and Piedade municipalities (23°52' S, 47°27' W), and has the highest amount of forest (45%).

In each landscape, 20 forest fragments were selected in order to consider the whole range of fragment size and connectivity, measured with the proximity index (McGarigal & Cushman 2002), present in each situation. In total, 80 different fragments were surveyed (Fig. 1). Fragment sizes ranged from 1 to 300 ha and the structural connectivity in their neighbourhood from low to highly connected (proximity index varying between 1.5 and 250.0).

2.3-Selected species

Three strictly forest bird species were selected for the present study. The species chosen cover a wide range of life histories and present distinct sensitivity to habitat fragmentation (Sick 1997, dos Anjos & Boçon 1999, Goerck 1999, Melo-Júnior *et al.*

2001). They are distributed in three different families with very peculiar but distinct biology. In this way, the general characteristics of each species can be taken as a specific ecological profile and extrapolated to similar groups. The species are:

a) *Chiroxiphia caudata* (Pipridae), the Blue Manakin. It is a common Atlantic forest bird that inhabits dense forests. Like all species of its family, it is a small frugivorous bird approximately 13 cm in length. It is usually found living in groups with a strong hierarchical structure and presents a very complex matting behaviour with several males engaged in intricate leks for one single female (Foster 1981, Sick 1997). Its average home-range size is suggested to be about 6 to 8 ha (Hansbauer *et al. unpublished*). Males have black head and wings with a vivid red cap. The rest of the body is of intense metallic blue. The female is olive green and a little smaller than the male (de la Peña & Rumboll 1998).

b) *Xiphorhynchus fuscus* (Dendrocolaptidae), the Lesser Woodcreeper. It is a 16 cm long understory bird which, like most of the species in its family, can only land on upright logs (Brooke 1983, Soares & dos Anjos 1999). An individual crossing open matrix between forest patches must, therefore, do it in a single flight, which might limit the bird's dispersal ability. The species' expected home range is around 6 ha (Develey 1997). It has long and slightly curved beak. Its back is brownish, the throat is white and it has several brown spots on the belly and under parts (de la Peña & Rumboll 1998).

c) *Pyriglena leucoptera* (Formicariidae), the White-shouldered Fire-eye. It is an ant following bird that inhabits the under storey of dense forests. These birds are commonly seen following army ants near the ground to capture fleeing arthropods or even small reptiles (Willis & Oniki 1992, Sick 1997, Gomes *et al.* 2001). It is expected to be the most sensitive species to habitat loss and fragmentation dos (dos

Anjos & Boçon 1999), having a home-range size of about 15 ha (Hansbauer *et al. unpublished*). Approximately 18 cm in length, the individuals are all black with small white spots on the wings and back. It also has a distinctive vivid-red eye (de la Peña & Rumboll 1998).

Two of these species (*Chiroxiphia caudata* and *Pyriglena leucoptera*) have already been studied for several years in the Caucaia do Alto region (Uezu *et al.* 2005, Boscolo *et al.* 2006). Methods to census them have been tested during this period and are consolidated, making their survey more precise and efficient.

2.4 - Bird surveys

The incidence pattern of the birds was determined in the 80 fragments studied with the use of playback census techniques. The methodology developed by Boscolo *et al.* (2006) enables a large number of fragments to be surveyed for the presence or absence of the birds with great precision and in a short time. Such methodology consists of broadcasting the playback inside the forest at the periods of the day in which there is a bigger probability to detect the birds, reducing the risk of false absence records. For the chosen species the best time of the day to conduct playback surveys was right after sunrise and during two hours around noontime. To ensure that the birds were absent at a given fragment the surveys were executed at least three times (in different non consecutive days) in each one of them. If after these three survey days no bird was heard or seen, the species was noted as absent at that location. All fragments were surveyed near their central point.

2.5 - Landscape structure

Satellite images with 30 m resolution (Landsat TM5) were used to generate maps of forest cover for all landscapes. Images classifications were done using remote sensing techniques of the SPRING-GIS computer package (Câmara *et al.* 1996) and field validation (all maps have accuracies > 90%).

Landscape characteristics were measured from the classified forest maps using FRAGSTATSTM (McGarigal & Marks 1995). Characteristics of the surrounding landscape and of the sampled patch were described in terms of 9 distinct indices (Tab. 1). Patches were defined using a 4-cell orthogonal neighbours' rule (McGarigal & Marks 1995). In order to describe the structure of the local surrounding landscape, circles around the sample point of each fragment were delimited. Each circle was treated as a single landscape from which the indices were calculated. Circle radiuses ranged from 400 to 1000 meters, in steps of 200 m. According to Boscolo *et al.* (*unpublished*), a multi-scalar approach which includes each variable at its best spatial scale is the most appropriate framework to describe the incidence of these species based on landscape structure data. Thus, landscape measures were computed for the four defined radiuses, but for each species only the most explanatory scale of each variable was selected for further analyses. The connectance index (McGarigal & Marks 1995), namely the percentage of possible patch connections for a species able to cross a specified distance through the matrix (Tab. 2), was calculated for all species with a 800 m radius and threshold distances varying from 100 to 400 meters.

2.6 - Incidence model building

In order to generate models that could describe the incidence of each species based on landscape structure, the information collected on the birds' occurrence pattern was correlated to the characteristics of the surrounding landscape and sampled patch using

logistic regressions (Jongman *et al.* 1997, Harrell 2001). The dependent variables were the presence or absence of each species in each sample point, attested by the playback, and the explanatory variables were the calculated landscape indices at its best explanatory spatial scale, when needed.

All statistical analyses were conducted using R statistical package (R Development Core Team 2005). Firstly, univariate logistic models were independently generated for each species and explanatory variables for all spatial scales (Harrell 2001, Binzenhöfer *et al.* 2005). Such models were created using binomial generalized linear models (GLM) and were considered significant when $p < 0.05$. As a result, it was possible for us to test how these factors were related to the occurrence of each bird species. Non significant variables were then removed from the subsequent analysis (Hosmer & Lemeshow 2000, Binzenhöfer *et al.* 2005). In order to avoid multicollinearity, the remaining variables were compared using Spearman correlation ranks. In the case of strong correlation (Spearman rank $r_s > 0.7$), one of the variables was removed from further analysis, leaving only the variable most significantly related with the species occurrence (Green 1979, Fielding & Haworth 1995).

For each species, the corresponding selected variables were grouped in a multivariate GLM model. Variables were then sequentially excluded from the model using a stepwise backward regression (Hosmer & Lemeshow 2000, Harrell 2001). The best models for each species were selected based on the lowest Akaike's Information Criterion (AIC) index (Burnham & Anderson 1998). These best models were then used to calculate the occurrence probability of the species at each sample point, which could be directly compared to the observed presence/absence data, generating a confusion matrix. Such matrixes were used to access the models'

accuracy through AUC and κ values (Landis & Koch 1977, Deleo & Campbell 1990, Deleo 1993). The accuracy of the models is termed to be good if AUC values are higher than 0.8 (Hosmer & Lemeshow 2000). Monserud & Leemans (1992) suggested that a good agreement level between predicted and observed data is reached if κ is higher than 0.55. Models were validated using the Bootstrap procedure with 1000 iterations (Harrell 2001).

3 - RESULTS

3.1 - Species incidence

Chiroxiphia caudata was the most incident species of all three, with overall incidence reaching 82.5%, while *X. fuscus* presented intermediate incidences (75%) and *P. leucoptera* was the less incident of all (54%). When considering each one of the studied landscapes separately, the species' incidence seems to be divided in two groups: in the first group, which includes the two less forested landscapes (Ribeirão Grande and Apiaí-Mirim), the incidence of the three species was lower (Fig: 2); in the second group (Caucaia and Tapirai), the incidence and the proportion of remaining habitat were higher. Only *X. fuscus* showed a regular increase in its incidence with the increase in forest cover from one landscape to another (Fig: 2). All species also seemed to disappear from the more isolated patches. Patches where the birds were absent had larger distances to the nearest forest when compared to places where they were found to be present (Fig. 3). An analysis of variance (ANOVA) indicated that these differences were significant for *C. caudata* ($F= 13.43, p< 0.001$), *X. fuscus* ($F= 20.88, p< 0.001$) and *P. leucoptera* ($F= 16.19, p< 0.001$).

3.2 - Univariate models

In the univariate models, the best scales of measure for *P. leucoptera* and *X. fuscus* were acquired with 800 and 1000 m radiuses, while for *C. caudata* an approach using the scale of 600 and 800 meters was more appropriate. *Chiroxiphia caudata* was affected by both sampled patch and surrounding landscape characteristics. The species' incidence was positively related to patch area. The largest patch where the species was absent had about 25 ha, but 80% of the species absences were located in patches smaller than 10 ha. The species was also affected by the surrounding landscape structure, showing a negative effect of isolation (Euclidian Nearest Neighbour indices) and positive effects of forest cover, patch density and connectance index with a threshold distance of 150 m (Tab. 2).

On the other side, *X. fuscus* incidence was affected by the surrounding landscape structure, but not by patch area (Tab. 2). Again the indices based on the Euclidian Distance to the Nearest Neighbour were the only ones to show a negative relationship (negative β) to the incidence pattern of the species. Species incidence was particularly affected by isolation, proximity, forest cover and by the connectance index up to a critical distance of 200 meters (Tab. 2). *Pyrglena leucoptera*'s incidence was related to almost all variables, except the mean patch area and the connectance index with 200 m threshold distance. The most significant indices were the proportion of forest, and the isolation and proximity indices.

3.3 - Correlation between variables

After analysing the univariate effect of each single variable, the significant ones were subjected, at its best scale, to a re-selection procedure in order to avoid multicollinearity. Forest cover was highly correlated to the proximity index (PROX)

at all scales ($r_s > 0.89$) and to the Euclidian Distance to the nearest patch (ENN) at the 600 and 800 m ($r_s = -0.72$) scales. Patch density and the landscape shape index also presented a high correlation between each other for all scales ($r_s > 0.71$). For further analyses, only the most significant variables were pair wise selected to be included in the multivariate models of each species (Tab. 2). The correlation between the two isolation indices (ENN and ENN_MN) was always below the exclusion threshold of 0.7, allowing the inclusion of both in the initial multivariate model of *C. caudata* and *X. fuscus* (Tab. 3). The isolation indices were also negatively correlated to all other variables (Tab. 3), showing a general decrease as connectivity and patch area increased. In addition, patch density was very lowly correlated to the connectance index, regardless of the threshold distance considered (Tab. 3).

3.4 - Multivariate models

The initial multivariate model for all species contained five distinct variables (Tab. 3). The saturated model for *C. caudata* presented an AIC value of 63.774 ($p < 0.001$, χ^2). The best model produced by the stepwise backward regressions contained only two of the original explanatory variables (Tab. 4), patch area (AREA) and mean nearest neighbour distance (ENN_MN) in the surrounding landscape. The incidence of the species strongly increased with patch size and was negatively influenced by increasing patch isolation (Fig. 4).

The initial model for *X. fuscus* (Tab. 3) had an AIC value of 67.449 ($p < 0.001$). Even though CONNECT 100 was more significant in the univariate models, the best multivariate result was acquired when CONNECT 150 was included in the initial model. After the stepwise backward regression, the AIC value dropped to 64.984 ($p < 0.001$), leaving three explanatory variables (Tab. 4), all related to the

surrounding landscape structure. These variables were patch density (PD), the connectance index with 150 meters threshold distance and the mean Euclidian distance to the nearest neighbour (ENN_MN), which showed a negative effect on bird incidence (Fig. 4), all at the 800 m scale.

For *P. leucoptera*, the initial multivariate model's AIC value was 88.568 ($p < 0.001$). The best model was obtained by firstly removing patch area and then sequentially removing the other variables in search for the lowest AIC. The end model contained only two variables, both also related to the surrounding landscape structure. These variables were the percentage of forest cover (PFOREST) and the mean Euclidian distance to the nearest neighbour (ENN_MN), both measured in a 1000 m radius from the sample point (Fig. 4).

The best models for all species presented a good agreement level between predicted probabilities and observed data, since the κ values were always higher than 0.55 (Tab. 4). These models were also reasonably accurate to discriminate the occurrence pattern of all species, as can be verified by the high AUC values. According to the Bootstrap procedure, the models are apparently robust as shown by the high discrimination index (D_{xy}) and low maximum error in predicted probabilities (E_{max}) (Tab. 4).

4 - DISCUSSION

The incidence pattern of all three species studied was, to some extent, influenced by variations in landscape structure. The only species to show a higher influence of patch area was *C. caudata*. This is contrary to a previous study conducted in Caucaia do Alto, which showed no relation of this species' abundance to patch size (Uezu *et al.* 2005). However, the present study included three other landscapes not analysed by

Uezu et al. (2005), and our findings show that the effect of patch size for *C. caudata* was clearly important only for small sized patches, since most of the species' absences were located in forests with less than 10 ha. Many authors also attest that *P. leucoptera* is unable to persist in small forest fragments (Willis & Oniki 1992, dos Anjos & Boçon 1999), but even though patch area alone was significant for the species, its final multivariate model did not contain this variable. Forest size was also not important for *X. fuscus*. This indicates that the characteristics of the patch alone were not enough to predict the bird's occurrence.

In fact, bird occurrence was generally more affected by the landscape context in which sampled patches were included than by the characteristics of the patch itself. For instance, the best predictor of *P. leucoptera*'s occurrence was the percentage of forest in the surrounding landscape. This variable brings information on landscape composition (McGarigal & Marks 1995) and higher values indicate dominance of forest, but not necessarily the existence of large patches. Even though *P. leucoptera* is suggested to have larger home-range sizes than the other species studied, it seems that its incidence is mainly influenced by the density and amount of available forest in the surrounding landscape, rather than the size of single patches. Similar trends were found for other bird species in tropical forests (Price *et al.* 1999). However, according to the correlation between variables, higher habitat cover in the surrounding landscape also indicates that patches are generally closer to each other, an effect previously predicted by Fahrig (2003).

Actually, an overall outcome observed for all species was the tendency of showing lower incidence with increasing forest isolation. This is clear when analysing the final multivariate models of all species, which point to increased bird occurrence probabilities as the forest remnants become more aggregated. According to other

authors, the species studied here actually seem to be negatively influenced by increased distances between neighbouring patches (dos Anjos & Boçon 1999, Uezu *et al.* 2005). Some studies also indicate that some species of different taxa (mammals, insects) tend to present reduced abundance or even disappear from isolated habitat remnants (Pardini *et al.* 2005, Ewers & Didham 2006). This might be related to lower re-colonisation chances after local extinction events. Because these are strictly forest birds, their reduced abilities to disperse through open matrix may hinder the reestablishment of extinct populations in very isolated patches (Hanski 1994, Hinsley 1994, Bellamy *et al.* 1998, Lindenmayer *et al.* 1999a).

However, patch isolation may impact not only the rate to which extinct populations are restored by dispersing individuals, but can also lead to harmful effects on the simple ability of birds to establish themselves in some forest remnants. This is especially important if patches are not big enough to support the minimum area requirements of a given species (Goldingay & Possingham 1995). This effect can be easily seen in the case of *C. caudata*. In the present study, this species was positively affected by patch area, a variable negatively correlated to patch isolation. Its average home-range size is suggested to be about 8 ha (Hansbauer *et al. unpublished*) and the species was absent from 11 of the 30 sampled patches which were smaller than 10 ha. These places were also more isolated when compared to patches where the species was present. This indicates that individuals of *C. caudata* inhabiting very small forest fragments are probably able to supply their habitat needs by including nearby patches in their territories. As a result, sets of patches which are close to each other could be used by the birds to guarantee their minimum habitat requirements even though individual forest fragments are not big enough for them, a process called landscape supplementation (Dunning *et al.* 1992). Such behaviour was also detected for other

bird species (Whitcomb *et al.* 1977, Price *et al.* 1999). Price *et al.* (1999) attest that frugivorous birds in fragmented Australian rainforest were able to use even isolated trees in the matrix to search for available food resources. This implies that, biologically, patches in fragmented landscapes can not be defined merely as continuous segments of forest. From the birds' perspective, a patch may be defined essentially as a cluster of forest fragments which comprises the minimal resource needs of an individual.

Experiments that employed song playbacks to induce birds to cross open areas show that individuals of *P. leucoptera* and *C. caudata* can use small forest corridors and overcome open matrix distances from 60 to 130 meters, respectively (Uezu *et al.* 2005, Awade *et al.* *unpublished*). Similarly, *X. fuscus* seems to be able to fly between habitat patches which are up to about 150 meters distant from each other (Boscolo *et al.* *unpublished*), the same threshold distance of the calculated connectance index used for this species in the multivariate model. This indicates that all studied species are able to easily access neighbour patches, provided that they are within the bird's dispersal range. Consequently, not only *C. caudata*, but also the other two species seem able to include more than one patch in its territory in order to supplement their habitat needs. However, the inter-patch movement of individual birds implies knowledge of the distance and position of nearby forests, which is expected to be restricted for more isolated habitat fragments. This might be the reason why birds were more incident in the two more forested landscapes, where patches are naturally expected to occur closer together and in higher density (Fahrig 2003).

Conclusions and implications for conservation

All three species studied showed several similarities in their responses to landscape structure. The general influence of patch isolation indicates that all species are favoured by connectivity and smaller inter-patch distances. This is directly related to their reduced abilities to disperse through the matrix, which may prevent new individuals of reaching more isolated patches. Nonetheless, not only long term re-colonisation dispersals appeared to be important for the species. Inter-patch distance also emerged as a key factor for resident individuals, particularly those living in low forested environments, dominated by very small habitat fragments. In such cases, single birds' territories may include sets of nearby patches in order to increase the effective habitat area. Increased distances between habitat remnants may, as a result, impede the establishment of new individuals even if they manage to reach these forests.

Despite these similar responses to isolation presented by the different birds, the existence of species specific response patterns to forest fragmentation can still be derived from the models presented. Even if isolation was similarly harmful for all species, the final multivariate models consist of important ecological information about them and can be extrapolated as sensitivity profiles for similar birds. Although the underlying processes are analogous, the fine relationship of each species to the landscape structure is subjected to specific biological characteristics. Understanding these patterns is important in order to generate habitat maps based on the birds' perception of the landscape, which are useful for more complex spatially explicit viability models.

The results presented here also indicate that simple landscape measures such as the percentage of habitat cover or the mean inter-patch distance are enough to

explain most of the incidence pattern of birds in fragmented habitats. Broad conservation strategies concerning small passerine birds living in fragmented Atlantic forest should focus firstly, but not exclusively, on restoring connectivity. The increase of habitat cover and clumpiness in low forested landscapes is essential for the protection of a wide range of species. This is especially important for places where human activity is more intense and the implementation of large reserves is not possible. In such cases, the promotion of forest networks and stepping-stones between patches might be more effective than unplanned reforestation.

5 – Acknowledgments

We would like to thank Birgit Reger, Gary Fry and Richard Hobbs for useful comments on previous versions of this manuscript and Tamara Münkemüller for comments and assistance with the data analysis. This research was supported by CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, an institution of the Brazilian government dedicated to the development of science.

TABLES

Table 1: Indexes used to describe the characteristics of the sampled patches (Pc) and the structure of the surrounding landscape (Sl) in an 800 meters radius around each sampled point.

Variable code	Variable name	Type	Description
AREA	Patch area	Pc	Total area of the focus patch
PROX	Proximity index	Sl	Sum of the ratio between patch area to the nearest edge-to-edge distance squared between the patch and the focal patch of all forest patches whose edges are within 800 meters of the focal patch
ENN	Euclidean Nearest-Neighbour Distance	Sl	Euclidian distance of the focus patch to its nearest neighbour patch
PFOREST	Proportion of forest	Sl	Proportion of the landscape covered by forest
PD	Patch density	Sl	Amount of forest fragments divided by total landscape area
LSI	Landscape shape index	Sl	Total forest perimeter length in the landscape divided by the minimum perimeter length for a maximally aggregated forest patch of the same total forest area
AREA_MN	Mean patch area	Sl	Mean area of all forest patches in the landscape
ENN_MN	Mean Euclidean nearest-neighbour distance	Sl	Mean Euclidian distance to the nearest neighbour patch for all patches in the landscape
CONNECT	Forest connectance	Sl	Percentage of forest fragments connected to the focal patch connections for a species able to cross a specified distance through the matrix

Table 2: Best univariate models, among measure scales, that presented significant results. β : regression coefficient; χ^2 : F test values; p : significance values; **MV**: variables selected to be included in the initial multivariate models for each species. The numbers in brackets indicate the search radius used to calculate the indices See table 1 for variables names and codes.

Variable	<i>C. caudata</i>				<i>X. fuscus</i>				<i>P. leucoptera</i>			
	β	χ^2	p		β	χ^2	p		β	χ^2	p	
AREA	0.13027	15.93	<0.001	MV					0.02388	8.74	0.003	MV
PROX					0.00502	14.46	<0.001		0.00158	14.77	<0.001	
ENN	-0.01463	9.68	0.002	MV	-0.01899	15.67	<0.001	MV	-0.02234	16.58	<0.001	
PFOREST	0.06252	8.67	0.003		0.10200	17.08	<0.001	MV ⁽¹⁰⁰⁰⁾	0.10250	26.01	<0.001	MV ⁽¹⁰⁰⁰⁾
PD	0.20170	3.92	0.048	MV ⁽⁸⁰⁰⁾	0.46838	17.65	<0.001	MV ⁽⁸⁰⁰⁾	0.21001	8.35	0.003	MV
LSI					0.72737	8.64	0.003	⁽⁸⁰⁰⁾	0.57627	7.48	0.006	⁽⁸⁰⁰⁾
AREA_MN												
ENN_MN	-0.02689	20.95	<0.001	MV ⁽⁶⁰⁰⁾	-0.01700	13.84	<0.001	MV ⁽⁸⁰⁰⁾	-0.02409	20.02	<0.001	MV ⁽¹⁰⁰⁰⁾
CONNECT 100					0.17242	14.27	<0.001		0.07036	7.86	0.005	MV ⁽⁸⁰⁰⁾
CONNECT 150	0.05463	3.92	0.048	MV	0.09173	10.34	0.001	MV	0.04625	6.47	0.011	
CONNECT 200					0.05255	5.67	0.017					

Table 3: Spearman correlation values between the variables included in the initial multivariate models for each studied species. The numbers in
5 brackets indicate the search radius used to calculate the indices for each species.

		AREA	ENN	PFOREST	PD	ENNMN	CONNECT 100	CONNECT 150
<i>C. caudata</i>								
	AREA	-	-0.43		-0.14	-0.30		0.41
	ENN		-		-0.42	0.47		-0.44
	PD ⁽⁸⁰⁰⁾				-	-0.38		-0.08
	ENN_MN ⁽⁶⁰⁰⁾					-		-0.44
	CONNECT 150 ⁽⁸⁰⁰⁾							-
<i>X. fuscus</i>								
	PFOREST ⁽¹⁰⁰⁰⁾		-0.69	-	0.50	-0.68		0.48
	ENN		-		-0.42	0.58		-0.44
	PD ⁽⁸⁰⁰⁾				-	-0.55		-0.08
	ENN_MN ⁽⁸⁰⁰⁾					-		-0.60
	CONNECT 150							-
<i>P. leucoptera</i>								
	AREA	-		0.38	-0.14	-0.14	0.40	
	PFOREST ⁽¹⁰⁰⁰⁾			-	0.50	-0.70	0.54	
	PD ⁽⁸⁰⁰⁾				-	-0.67	0.03	
	ENN_MN ⁽¹⁰⁰⁰⁾					-	-0.35	
	CONNECT100						-	

Table 4: Final multivariate models and validation results for all species. β : regression coefficient for each selected variable; χ^2 : test values with significance in brackets; AIC: Akaike's information criterion vales; AUC and κ : accuracy assessment values, R^2 : model's predictive power; D_{xy} : validation discrimination index; $E_{\max}$: maximum error in predicted probabilities. See table 1 for variables names and codes.

Species	Final model variables	β	$\chi^2(p)$	AIC	AUC	κ	Bootstrap		
							R^2	D_{xy}	$E_{\max}$
<i>C. caudata</i>	AREA	0.15972	32.32 (<0.001)	46.289	0.903	0.58	0.563	0.805	0.08
	ENN_MN(600)	-0.03247							
<i>X. fuscus</i>	PD(800)	0.80862	30.18 (<0.001)	64.984	0.87	0.60	0.475	0.747	0.064
	ENNMN(800)	0.02111							
	CONNECT 150	0.19082							
<i>P. leucoptera</i>	PFOREST(1000)	0.07488	28.94 (<0.001)	87.516	0.83	0.58	0.405	0.655	0.000
	ENNMN(1000)	-0.01099							

FIGURES CAPTIONS

Figure 1: Location of the landscapes studied, showing the 80 selected forest patches (20 per landscape) in black and remaining forests in grey. (a) Map of Brazil; (b) Map of the state of São Paulo; (c) Apiai-Mirim (am – 18% of forest cover); (d) Ribeirão Grande (rg – 14%); (e) Tapiraí (tp - 45%); (f) Caucaia do Alto (ca – 31%).

Figure 2: Observed incidence of each species in each one of the studied landscapes. **rg**: Ribeirão Grande (14% of forest cover); **am**: Apiai-Mirim (18%); **ca**: Caucaia do Alto (31%); **tp**: Tapiraí (45%).

Figure 3: Average distance to the nearest forest (points) and standard deviation (bars) of all patches where each species was found to be present or absent after three days of playback surveys.

Figure 4: Fitted logistic regression functions for each species and variables included in the best multivariate models. Circles: observed presence (1) or absence (0) of the species. Triangles: values predicted by the multivariate models for each sampled point and species. The numbers in brackets indicate the search radius used to calculate each index. See table 1 for variables names and codes.

FIGURE 1

FIGURE 2

FIGURE 3

FIGURE 4

REFERENCES

- Bakker, K. K., D. E. Naugle, and K. F. Higgins. 2002. Incorporating landscape attributes into models for migratory grassland bird conservation. *Conservation Biology* **16**:1638-1646.
- Beier, P., M. van Drielen, and B. O. Kankam. 2002. Avifaunal collapse in west African forest fragments. *Conservation Biology* **16**:1097-1111.
- Bélisle, M., and C. C. Clair. 2001. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* **5**.
- Bellamy, P. E., N. J. Brown, B. Enoksson, L. G. Firbank, R. J. Fuller, S. A. Hinsley, and A. G. M. Schotman. 1998. The influences of habitat, landscape structure and climate on local distribution patterns of the nuthatch (*Sitta europaea* L.). *Oecologia* **115**:127-136.
- Binzenhöfer, B., B. Schröder, B. Strauss, R. Biedermann, and J. Settele. 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* **126**:247-259.
- Boscolo, D., J. P. Metzger, and J. M. E. Vielliard. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78**:629-644.
- Brooke, M. L. 1983. Ecological segregation of woodcreepers (Dendrocolaptidae) in the state of Rio de Janeiro, Brasil. *IBIS* **125**:562-567.
- Brooker, M., and L. Brooker. 2001. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the western Australian wheatbelt. *Wildlife Research* **28**:205-214.
- Burnham K. P., and D. R. Anderson. 1998. *Model Selection and Inference*. Springer, New York.
- Câmara, G., R. C. M. Souza, U. M. Freitas e J. Garrido. 1996. SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modeling. Pages 395-403 *in*: Proceedings of VI Brazilian Symposium on Computer Graphics.
- Clergeau, P., and F. Burel. 1997. The role of spatio-temporal patch connectivity at the landscape level: an example in a bird distribution. *Landscape and Urban Planning* **38**:37-43.
- Cushman, S. A., and K. McGarigal. 2004. Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos* **105**:117-124.
- de la Peña M. R., and M. Rumboll. 1998. *Birds of southern South America and Antarctica*. London, UK.
- Debinski, D. M., and R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**:342-355.
- Deleo, J. M. 1993. Receiver operating characteristic laboratory (ROCLAB): software for developing decision strategies that account for uncertainty. *in* IEE editor. Computer Society Press, College Park.
- Deleo, J. M. and G. Campbell. 1990. The fuzzy receiver operating characteristic function and medical decisions with uncertainty. *in* Proceedings of the First International Symposium on Uncertainty Modelling and analysis editor. IEEE, Computer Society Press, College Park, MD.

- Develey, P. F. 1997. Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na estação Ecológica Juréia Itatins. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- Develey, P. F., and P. C. Stouffer. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in central amazonian Brazil. *Conservation Biology* **15**:1416-1422.
- Donaldson, J., I. Nänni, C. Zachariades, and J. Kemper. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of south africa. *Conservation Biology* **16**:1267-1276.
- dos Anjos, L., and R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Willson Bulletin* **111**:397-414.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, and H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *OIKOS* **65**:169-175.
- Ewers, R. M., and R. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**:117-142.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Fielding, A. H., and P. F. Haworth. 1995. Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology* **9**:1466-1481.
- Fleishman, E., C. Ray, P. Sjogren-Gulve, C. L. Boggs, and D. D. Murphy. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* **16**:706-716.
- Foster, M. 1981. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **9**:167-177.
- Fundação SOS Mata Atlântica, and INPE. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no Domínio da Mata Atlântica no período de 1990-1995. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, SP.
- Goerck, J. M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* **9**:235-253.
- Goldingay, R., and H. Possingham. 1995. Area requirements for viable populations of the Australian gliding marsupial *Petaurus australis*. *Biological Conservation* **73**:161-167.
- Gomes, V. S. M., V. S. Alves, and J. R. I. Ribeiro. 2001. Íntens alimentares encontrados em amostras de regurgitação de *Pyriglena leucoptera* (Vieillot) (Aves, Thamnophilidae) em uma floresta secundária no Estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**:1073-1079.
- Green R. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. Wiley, New York.
- Hansbauer M., Knauer F., Borntraeger R., Hettich U., Pilz S., Küchenhoff H., Pimentel R., Metzger J.P. & Storch I. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of gray. *Unpublished Work*
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Harrell F. E. 2001. Regression Modeling Strategies. Springer, Berlin.
- Herkert, J. R., D. L. Reinking, D. A. Wiedenfeld, M. Winter, J. L. Zimmerman, W. E. Jensen, E. J. Finck, R. R. Koford, D. H. Wolfe, S. K. Sherrod, M. A. Jenkins,

- J. Faaborg, and S. K. Robinson. 2003. Effects of prairie fragmentation on the nest success of breeding birds in the midcontinental United States. *Conservation Biology* **16**:706-716.
- Hinsley, S. A. 1994. Daily time budgets and activity patterns of sandgrouse (Pteroclididae) in contrasting arid habitats in Spain and Israel. *Journal of Arid Environments* **26**:373-382.
- Hobbs R.J. Landscape ecology. 1993. CSIRO, Division of Wildlife & Ecology, Australia.
- Hosmer D. W., and S. Lemeshow. 2000. *Applied Logistic Regression*. Wiley, New York.
- Jongman R. H. G., C. J. F. Ter Braak, and O. F. R. Van Tongeren. 1997. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Landis, J. R., and G. C. Koch. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* **33**:159-174.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**:237-240.
- Levins, R. 1970. Extinction. Pages 75-107 in M. Gerstenhaber editor. *Some Mathematical Questions in Biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.
- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, and M. L. Pope. 1999a. A large-scale "experiment" to examine the effects of landscape context and habitat fragmentation on mammals. *Biological Conservation* **88**:387-403.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, and M. L. Pope. 1999b. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Major, R. E., F. J. Christie, G. Gowing, and T. J. Ivison. 1999. Age structure and density of red-capped robin populations vary with habitat size and shape. *Journal of Applied Ecology* **36**:901-908.
- McGarigal K. & Marks B.J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-351.
- McGarigal, K., and S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* **12**:335-345.
- Melo-Júnior, T. A., T. A. Melo-Júnior, and T. A. Melo-Júnior. 2001. Bird species distribution and conservation in serra do cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Life International* **11**:189-204.
- Metzger, J. P. 1998. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **71**:445-463.
- Metzger J.P. (Coord.). 2003. *Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo*. Relatório científico apresentado ao programa BIOTA-FAPESP. Metzger, J. P.. São Paulo, SP.
- Meyer, A. L., and G. N. Cameron. 2003. Landscape characteristics, spatial extent, and breeding bird diversity in Ohio, USA. *Diversity and Distribution* **9**:297-311.
- Monserud, R. A., and R. Leemans. 1992. Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic. *Ecological Modelling* **62**:275-293.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *TREE* **10**:58-62.
- Pardini, R., S. M. Souza, R. Braga-Neto, and J. P. Metzger. 2005. The role of structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* **124**:253-266.
- Price, O. F., J. C. Z. Woinarski, and D. Robinson. 1999. Very large requirements for frugivorous birds in monsoon rainforests of the Northern Territory, Australia. *Biological Conservation* **91**:169-180.
- R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rejinfo, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Applications* **11**:14-31.
- Ross J. L. S., and I. C. Moroz. 1997. Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo, escala 1:500.000. Volume 1. Geografia-FFLCH-USP, IPT & Fapesp, São Paulo.
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável. São Paulo.
- Sick H. 1997. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, RJ.
- Smith, J. N. M., and J. J. Hellmann. 2002. Population persistence in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:397-399.
- Soares, E. S., and L. dos Anjos. 1999. Efeito da fragmentação florestal sobre aves escaladoras de tronco e galho na região de Londrina, norte do estado do Paraná, Brasil. *Ornitologia Neotropical* **10**:61-68.
- Stratford, J. A., and P. C. Stouffer. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology* **13**:1416-1423.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *OIKOS* **68**:571-573.
- Tomimatsu, H., and M. Ohara. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* **16**:1277-1285.
- Uezu, A., J. P. Metzger, and J. M. E. Vielliard. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123**:507-519.
- van Dorp, D., and P. F. M. Opdam. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* **1**:59-73.
- Veloso H. P., A. L. R. Rangel Filho, and J. C. A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Whitcomb, B. L., R. F. Whitcomb, and D. Bystrak. 1977. Island biogeography and "habitat islands" of eastern forest. III. Long-term turnover and effects of selective logging on the avifauna of forest fragments. *American Birds* **31**:17-23.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:97-104.
- Willis, E. O., and Y. Oniki. 1992. As aves e as formigas de correição. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* **8**:123-150.

Anexo 3

Effects of inter-habitat field matrices of different widths on the movement pattern of *Xiphorhynchus fuscus* (Aves, Passeriformes, Dendrocolaptidae) in fragmented Atlantic forest.

Anexo ao capítulo 3

Manuscrito em preparação para publicação em revista científica internacional.

**Effects of inter-habitat field matrices of different widths on
the movement pattern of *Xiphorhynchus fuscus* (Aves,
Passeriformes, Dendrocolaptidae) in fragmented Atlantic
forest.**

Danilo BOSCOLO, Carlos CANDIA-GALLARDO, Marcelo AWADE
and Jean Paul METZGER

Ecology Department, Bioscience Institute, University of São Paulo - USP, Rua do
Matão, trav. 14, nº 321, Cid. Universitaria, São Paulo, Brazil, zip: 05508-900.

correspondence author: Danilo Boscolo.
e-mail: danilob@ib.usp.br

ABSTRACT

In fragmented landscapes, reduced connectivity may hinder individuals' movements, leading to unsuccessful recolonisations and increased extinction rates. These processes are linked to the ability of individuals to move between patches and overcome the inter-habitat matrix. Our objective was to assess how inter-habitat gaps of different widths influence the flux of *Xiphorhynchus fuscus*, a forest bird species found in fragmented Atlantic forest (Brazil). Birds were captured inside forest patches through mist nets. After tagging them with telemetry micro radio transmitters, they were translocated to varying distances (50 to 260 m) across the landscape considering two paired treatments: translocation inside the forest and to a neighbouring patch. Individuals were followed for three days or until they returned to the surroundings of their capture point. The homing time (e.g. time taken to return) of birds translocated across the matrix was significantly higher than of the group within forests, especially for birds displaced further than 100 m away from their capture patch. One of them was observed making use of small stepping-stones (isolated trees), reducing the maximum open field width to be crossed in a single flight from 230 to 145 m. In a Cox regression analysis, the variable that better predicted the homing times was the distances from the patches to stepping-stones in the matrix, rather than simple translocation distance. The studied species is able to disperse through fragmented landscapes, but this ability is limited by increasing inter-patch distances. The implementation of stepping-stones in open matrix may enhance landscape connectivity for *X. fuscus*.

Keywords: Translocations; Radio telemetry; Gap-crossing abilities; stepping-stones; South-eastern Brazil.

1-Introduction

Habitat patches in fragmented landscapes are commonly isolated from each other by a matrix environment which is not suitable for several species (Hobbs 1993, Wiens 1995, Metzger 1998, Debinski & Holt 2000). The distance between these patches tend to increase as habitat is continuously lost. This may lead to severe isolation and reduction in habitat structural connectivity (Fahrig 2003), what may hinder the movement of individual birds between remaining habitat patches (Brooker & Brooker 2001), leading to unsuccessful recolonisation events, increased extinction rates and reduced species persistence time (Hanski 1994, Lindenmayer *et al.* 1999, Brooker & Brooker 2001). These processes are directly linked to the ability of dispersing individuals to move between patches and overcome the inter-habitat matrix. However, this ability is not known for several species living in fragmented habitats, especially in the Neotropics.

One way to assess the aptitude of birds to move through fragmented habitats is to make use of individuals' translocation experiments (Bowman & Fahrig 2002). Such method tends to provide fine indication of birds' moving abilities due to their good location skills and usually strong territoriality, which induces birds to move through the landscape back to their home territories. Some authors recorded homing behavior of birds translocated up to 20 km from their original capture places (Jones & Neelson 2003, Tweed *et al.* 2003). Nevertheless, not only long range dispersal can be detected from birds' translocations, but also inter-patch movements at smaller scales. This can bring especially useful information on the spatial behaviour of birds in anthropogenic fragmented landscapes. For instance, several studies revealed that the existence of small non-habitat areas between habitat fragments can reduce the ability of certain bird species to return to their home territories after being translocated to structurally

isolated habitat patches (St Clair *et al.* 1998, Bélisle & Clair 2001, Gobeil & Villard 2002, Bélisle 2005). Translocation experiments can indicate the way birds might use several landscape elements and are fundamental to enhance our understanding of the effects of habitat fragmentation on the persistence of birds, aiding in their conservation (Bélisle 2005).

The objective of the present study was to collect information on how inter-habitat gaps of different widths may reduce the flux of birds among remaining fragments of the Brazilian Atlantic forest. This forest is extremely endangered by fragmentation, with only 7% of its original extent left (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 1998) and comprehending the relationship between species biology and habitat loss and isolation is mandatory to derive useful conservation strategies. For this study, we consider a woodcreeper bird species, *Xiphorhynchus fuscus*, sensitive to forest fragmentation and for which no information on matrix crossing abilities is available.

2-Methods

2.1-Study region

The study region was located at the fragmented agricultural landscape between Piedade and Tapirai municipalities (23°48'S; 47°57'W), about 150 km west of São Paulo city, South-eastern Brazil. Such landscape, is situated over the Atlantic Plateau of São Paulo (Ross & Moroz 1997). The climate is temperate warm and rainy. Mean annual precipitation is 1,339 mm and the temperature may vary from 6C° to 28C° (<http://www.ciiagro.sp.gov.br/>). Original forest cover was classified as “dense montane ombrophylous forests” (Veloso *et al.* 1991). Due mostly to logging and conversion of natural forests into agricultural fields, the studied landscape is presently

covered by approximately 45% of second growth Atlantic forest in advanced successional state. The matrix between forest fragments is composed mainly by pasture and open field vegetable plantations.

We selected six sites for the present study (Tab. 1). Each study site was composed by two forest patches of distinct size but with similar internal vegetation structure. In order to guarantee that the birds were not translocated to a better patch from where they wouldn't be motivated to leave, we always captured them inside the larger patch and took to the smaller one. Patches were isolated from each other by either pasture or vegetable plantation fields. The distance between the patches of each selected pair varied from 32 to 260 m among sites. This distance was calculated between the two closest patch edges. Whenever possible we tried to select sites which had a homogeneous inert-patch matrix, but this was not always possible because stepping-stones were rather frequent at the studied landscape. For that reason, we also decided to include the longest distances from the patches to the stepping-stones in the analyses. A "stepping-stone" was defined as any isolated or small group of trees in the matrices between the release and origin patches on which the birds could perch vertically.

2.2-Study species

The lesser woodcreeper, *Xiphorhynchus fuscus*, is approximately 16 cm long, weights 15.5 – 25 g and presents no apparent sexual dimorphism (del Hoyo *et al.* 2003). It presents a slightly curved beak, brown back and wings, a white throat and striped belly and underparts (de la Peña & Rumboll 1998). This bird inhabits mature and second growth Atlantic forests (Brooke 1983, Parker III & Goerck 1997, Goerck 1999, Melo-Júnior *et al.* 2001, del Hoyo *et al.* 2003) and seems to be reasonably

affected by isolation (dos Anjos & Boçon 1999, Boscolo *et al.* 2007). It feeds on arthropods, foraging on trunks (13 ± 9 cm thick) while climbing it in a spiral upwards route (Brooke 1983).

We selected this species for the present study because of its sensitivity to fragmentation (Maldonado-Coelho & Marini 2000) and due to its habit of landing only on upright logs and trees, being practically unable to perch at horizontal branches or on the ground (Brooke 1983, Sick 1997). Because of that, it was expected to be reluctant in crossing large areas of open fields and, in doing so, this movement should be concluded in a single flight, suggesting reduced dispersion abilities in places with several structurally isolated fragments.

2.3-Field methods

We evaluated the ability of *X. fuscus* individuals to overcome inter-patch field matrices through birds' translocation experiments, which motivated them to leave forest and cross open fields in order to return to their original territories. These experiments occurred between March and November 2006. We tracked the birds by radio-telemetry in order to record not only their homing time (e.g. how long it took them to return to the capture point or fragment, if so) and homing success (the rate of return), but also to register the path and landscape elements (such as forest corridors or stepping-stones) which they used during these movements. A corridor was defined as any narrow (< 50 m wide) and elongated piece of forest in the landscape.

In order to capture the birds, we installed seven mist nets (2 x 12 m, 36 mm mesh size) inside the largest forest patch of each selected fragment pair. The nets were mounted always right after sunrise and closed when a bird was captured. To guarantee enough time to manipulate and translocate the birds before nightfall, if no

individual was found in the nets until 12 00 AM, the capture was suspended until the next day. With the purpose of increasing the capture rate, we applied playback techniques to attract the birds to the nets (Bélisle & Clair 2001, Boscolo *et al.* 2006). After captured, we tagged the birds with Biotrack[®] PIP3 micro radio transmitters, which weighed no more than 5% of the birds' weight. Transmitters were glued to the bird's back using neutral eyelash glue according to the manufacturer's indication, allowing the free movement of the wings and feathers (Kenward 2001). Each individual was manipulated with care, but as quick as possible, to avoid any unnecessary wounds or additional stress.

We captured two individuals at each study site and divided them into two paired treatments. One of the birds was translocated to the smaller isolated fragment, forcing it to cross the open field matrix to return to its origin patch ("Gap" treatment). The second bird was released within the capture fragment ("Interior" treatment) at a distance from the nets equivalent to the gap size between the two forest patches of each site. In this manner, we were able to compare the response pattern presented by the individuals which should cross areas of open matrix to return to their fragment of origin against the ones which could come back to the capture point without leaving the forest. For the birds translocated across the matrix, not only the inter-patch distance was measured, but also the longest open field distance between either of the two study patches and a "stepping-stone" when it occurred in the matrix. This distance was included because birds could potentially use such elements to reduce the maximum distance to be crossed in a single flight.

We determined the position of each bird every 50 to 70 minutes from 06 00 AM to 18 30 PM through triangulation techniques (Kenward 2001) using a four element directional antenna linked to a Telonics[®] TR-2 radio receiver set to work

between 148.0 and 149.9 MHz. We estimated each bird's position from compass bearings towards the strongest transmitter signal taken from three different stand-points within walking distance from each other. All three bearings were always taken within time intervals smaller than 15 minutes to reduce location errors due to birds' movement. Birds translocated across the matrix were followed until they successfully returned to their fragment of origin. For the interior group we recorded the homing success only if the tracked bird returned to where the capture nets were mounted or further away. For both groups, if no arrival at the origin fragment or capture point was detected after three complete days from the release time, the experiment was finished and the bird recorded as not returned. Because it is a diurnal species, the birds were not tracked between sunset and sunrise, when they were not expected to move.

The homing times of the birds were analysed using a one-tailed t test and a Cox Proportional Hazards survival analysis (Cox 1972, Fox 1993, Moya-Laraño & Wise 2000). Birds which did not return after three tracking days or lost the transmitter were considered as right censored (incomplete) data (Cox 1972). We compared the two treatments using Cox Proportional Hazards regressions. We generated the regressions using as explanatory variables either the interior treatment translocation distances vs. gap distances, or the interior translocation distances vs. the largest matrix distances to be crossed considering the use of stepping-stones.

4-Results

A total of 12 birds were captured at the six selected sites, 6 birds belonging to each translocation treatment (gap or interior). Of all birds, only the individual taken to the patch isolated by 260 m lost its transmitter before the end of the experiment, with 26.0 hours after the release time (Tab. 2). The maximum translocation distance with

detected return was 230 m. The only bird recorded using stepping-stones during the observation time was the one taken 260 m across the matrix. This bird did not overcome the inter-patch habitat gap in a single flight, being observed landing on different landscape elements in the matrix, such as isolated trees, and using thin habitat corridors on its way back to its origin patch (Fig. 1). This behaviour reduced the maximum open matrix distance crossed in a single flight to about 145 m. The bird taken 75 m across the matrix took only about two hours to return to its origin patch (Tab. 2). However, this individual was later detected back at the release patch, as well as moving to and from another nearby patch which was isolated by no more than 55 m from both forest patches used for the translocation experiment.

The detected homing success of the birds displaced within the forest (5/6) was slightly higher than of those translocated across the matrix (4/6). None of the two Cox regressions showed significant overall effects of distance, regardless of the pair of distance types considered as independent factors (Tab. 3). However, only when the largest distance to be crossed with the use of stepping-stones was considered, the regression model could significantly discriminate the interior from the gap treatment (Tab. 3). This difference was marginally significant when the “interior vs. gap” distances were used in the regression. In fact, when the treatments were analysed regardless of the distances, the birds took in general longer to return when translocated across the matrix compared to the other group (Fig. 2). According to a one-tailed t test, the mean homing time of the Interior treatment (2.8 ± 1.4 hours, $N=5$) was significantly shorter ($t = -1.96$; $df = 7$; $p = 0.046$) than of the Gap treatment (13.4 ± 10.5 hours, $N=4$).

5-Discussion

For both tested treatments, distances up to 230 m were not enough to prevent the individuals of *X. fuscus* from returning to their source locations. The birds translocated within the forest had no apparent problem to move back to their capture place, presenting low return times and no clear effect of the translocation distance over it. This reflects, as expected, the ability of birds to move across its natural breeding and feeding habitat, as observed for other species in boreal forests (Gobeil & Villard 2002). Inside the forest there are enough upright trunks and branches, providing the birds with plenty of close by landing places. This makes it easy for them to fly between trees with low risk and effort, since this is the common movement pattern of the species, which forages at small trees and bushes (Brooke 1983, Soares & dos Anjos 1999). Because of that, some birds from the interior treatment may not have been taken to outside of their own territories, which consists of about 6 ha (Develey 1997).

However, the disruption of forest habitat increased the difficulty of bird movement through the landscape, and consequently the time taken to overcome the matrix and go back to their origin patches as well. Similar patterns were also observed for other South-American forest birds in Chile and central Amazonia (Laurance & Gomez 2005, Castellón & Sieving 2006). Castellón and Sieving (2006) stated that translocated Chucao Tapaculos appeared to be gradually more reluctant to cross open habitat as forest gaps increased in width, a trend also verified for other bird species of different habitats (Gobeil & Villard 2002, Bosschieter & Goedhart 2005). The same seems to be true for *X. fuscus*, which returned very quickly when translocated to 32 and 75 m across the matrix, but took much longer to come back when inter-patch distances were larger than 100 m. This is probably linked to a natural avoidance of the

species to make lengthy flights. According to Bélisle (2005), forest birds which venture in open habitats are exposed to higher costs, including physical stress and increased predation risks, hindering, or at least delaying, their decision to face the matrix (see also Desrochers *et al.* 2002).

Nevertheless, distances up to 80 m, seemed not to hinder *X. fuscus* daily movements, since at least one of the individuals was observed habitually shifting between the capture and release patches and a third nearby isolated one. This could be a bias of the translocation procedure, which potentially changes the displaced individual's natural behaviour, but can also indicate that these birds might actually assume the risks of crossing small areas of field matrix on a daily basis and include more than one nearby patch in its own home ranges, as predicted at previous works (Boscolo *et al.* 2007). This behaviour would function to fulfil their resource requirements when patches are too small or have low habitat quality (Dunning *et al.* 1992). Birds living in such conditions probably do not perceive their habitat as exceedingly fragmented when fragments are close by because, in principle, they would notice the nearby patches as functionally connected. Of course, this perception would function differently in extremely fragmented landscapes, where the closest habitat patches might be so far from each other that the birds would probably be unable to reach them. Also, that kind of short range movement is strongly related to within home-range explorative behaviour and has low effect on between population dispersal movements (Dyck & Baguette 2005). In these cases, it is possible that some individuals of the gap treatment that were translocated to short distances (< 80 m) were also not displaced to outside of their home ranges. Conversely, larger gap sizes, > 100 m, were not observed to be daily crossed. Our results suggest that an inter-patch distance of about 100 m may configure an important limiting threshold for the species

dispersal through fragmented landscapes, but this still needs to be confirmed by further, more detailed research.

Another important fact observed in the field was the use of stepping-stones by the bird translocated 230 m across the matrix, apparently with the aim of reducing the distance to be flown without landing, facilitating inter-patch movements. The importance of stepping-stones can also be inferred from the Cox regressions, which could significantly discriminate the return times of one treatment from the other only if the distances to stepping-stones were included in the model. In addition, even though the individual taken 180 meters from its origin patch was not observed using stepping-stones, this does not mean that it didn't or was unable to. Similar behaviour has also been recorded for other bird species at fragmented habitats (Price *et al.* 1999). The existence of nearby corridors or even isolated trees might have functioned to ease the movement of these individuals as it probably increased the matrix permeability (Gobeil & Villard 2002, Castellón & Sieving 2006).

Dario & Almeida (2000) previously observed that *X. fuscus* is able to make use of forest corridors or even abandoned Eucalyptus plantations with dense understorey to move between fragments, but the present work brings important information on the gap-crossing abilities of the species in fragmented landscapes dominated by open field matrices. We show that habitat gaps of increasing width can modify the path and pace at which birds move through the landscape, a behavioural pattern associated to cost/benefit evaluations made by each one of them (Bélisle 2005). Still, individuals of the studied species are apparently able to disperse through fragmented landscapes, but this ability seems to be limited by increasing inter-patch distances. The implementation of stepping-stones in the open matrix as an action to

increase landscape permeability in sparsely forested areas may beneficially add to conservation efforts by enhancing functional landscape connectivity for this species.

6-Acknowledgements

This research was supported by CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, an institution of the Brazilian government dedicated to the development of science. Permissions to capture and translocate birds were given by the National Center for Research and Conservation of Wild Birds (Cemave) of the National Institute of the environment and renewable resources (Ibama), Brazil. Special thanks to Dr. Ilse Storch and the BIOCASP (*Biodiversity conservation in fragmented landscapes at the Atlantic Plateau of São Paulo*), a joint project funded by CNPq (Brazil) and BMBF (Germany), who provided us with the radio-telemetry equipment used in this research. We also thank several landowners who allowed us to work on their lands.

Tables

Table 1: Description of the six selected study sites in terms of the capture and release patch sizes, the inter-patch field matrix distances and the largest matrix distance to be crossed considering the use of stepping-stones (MaxSs). Sizes in hectares, distances in meters.

site number	size (ha)		distance (m)	
	capture patch	release patch	inter-patch	MaxSs
1	20.6	1.0	32	32
2	27.5	1.4	75	40
3	21.2	6.7	100	95
4	21.2	0.6	180	100
5	174.1	1.0	230	145
6	37.1	5.6	260	90

Table 2: Tracking time of each bird until the end of the experiment. The time is expressed in hours after release. MaxSs: largest matrix distance to be crossed considering the use of stepping-stones; ^R: birds with observed return event; ^{NR}: birds which did not return after three days of tracking (right censored); ^{TL}: bird which lost the transmitter (right censored). See table 1 for more detailed information on the study sites.

Treatment	study site	Distance (m)		Tracking time (h)
INTERIOR	1	50		2.66 ^R
	2	75		3.45 ^R
	3	100		2.83 ^R
	4	180		0.33 ^R
	5	230		4.75 ^R
	6	260		72.0 ^{NR}
			<u>MaxSs (m)</u>	
MATRIX	1	32	32	5.53 ^R
	2	75	40	2.08 ^R
	3	100	95	72.0 ^{NR}
	4	180	100	50.83 ^R
	5	230	145	28.93 ^R
	6	260	90	26.0 ^{TL}

Table 3: Relationships between bird homing times and the “within forest translocation vs. gap distance” (**int vs. gap**) or the “within forest translocation distance vs. the largest matrix distance to be crossed considering the use of stepping-stones” (**int vs. MaxSs**), obtained with Cox Proportional Hazard regressions, including the between treatment significance tests for each pair of explanatory distance variables. Significant results are marked with a *. For both regressions N=12 with 3 censored cases and degrees of freedom equals 1.

Distance variable	overall regression model				between treatments	
	β	SE	t	p	χ^2 (p)	df
int vs. gap	-0.0087	0.0055	-1.5786	0.114	2.939 (0.087)	1
int vs. MaxSs	-0.0140	0.0085	-1.6417	0.101	3.983 (0.046)*	1

FIGURES CAPTIONS

Figure 1: Return path (continuous line, arrows indicate the direction of movement) of the individual translocated 230 meters (**gap distance**) across the matrix, evidencing the use of small isolated trees as “stepping-stones” and a forest corridor connected to the origin patch. At this given case, the largest matrix distance to be crossed considering the use of stepping-stones (**MaxSs**) is 145 m, and the shortest distance between a stepping-stone and the tested patches (**MinSs**) is 30 m. Shaded areas correspond to forest and light areas to open matrix.

Figure 2: Kaplan-Meier plot of cumulative proportion of bird return for each of the two considered treatments. Continuous line: birds translocated within the forest; hatched line: birds translocated across the open matrix to an isolated patch; dots: return time; crosses: right censored data.

Figure 1

Figure 2

REFERENCES

- Bélisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86**:1988-1995.
- Bélisle, M., and C. C. Clair. 2001. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* **5**: 9. <http://www.consecol.org/vol5/iss2/art9/>.
- Boscolo, D., J. P. Metzger, and J. M. E. Vielliard. 2006. Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78**:629-644.
- Boscolo D., Metzger J.P. & Frank K. 2007. Modelling the influence of landscape structure on the incidence pattern of bird species living in fragmented Brazilian Atlantic forest. *Proceedings of the 7th IALE World Congress* 8-12 July, Wageningen **1**: 347-348.
- Bosschieter, L., and P. W. Goedhart. 2005. Gap crossing decisions by reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **20**:455-468.
- Bowman, J., and L. Fahrig. 2002. Gap crossing by chipmunks: an experimental test of landscape connectivity. *Canadian Journal of Zoology* **80**:1556-1561.
- Brooke, M. L. 1983. Ecological segregation of woodcreepers (Dendrocolaptidae) in the state of Rio de Janeiro, Brasil. *IBIS* **125**:562-567.
- Brooker, M., and L. Brooker. 2001. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the western Australian wheatbelt. *Wildlife Research* **28**:205-214.
- Castellón, T. D., and K. E. Sieving. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* **20**:135-145.
- Cox, D. R. 1972. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society* **34**:187-220.
- Dario, F. R., and A. F. Almeida. 2000. Influence of forest corridor on avifauna of the Atlantic Forest. *Scientia Florestalis* **58**:99-109.
- de la Peña M. R., and M. Rumboll. 1998. *Birds of southern South America and Antartica*. London, UK.
- Debinski, D. M., and R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**:342-355.
- del Hoyo J., Elliott A., and Christie D.A. 2003. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos. Barcelona.
- Desrochers, A., M. Bélisle, and J. Bourque. 2002. Do mobbing calls affect the perception of predation risk by forest birds? *Animal Behaviour* **64**:709-714.
- Develey, P. F. 1997. *Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na estação Ecológica Juréia Itatins*. São Paulo, Brasil. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- dos Anjos, L., and R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Willson Bulletin* **111**:397-414.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, and H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *OIKOS* **65**:169-175.
- Dyck, H. V., and M. Baguette. 2005. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Basisc and Applied Ecology* **6**:535-545.

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Fox, G. A. 1993. Failure time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times. Pages 253-289 in S. M. Scheiner, and J. Gurevitch editors. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.
- Fundação SOS Mata Atlântica, and INPE. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no Domínio da Mata Atlântica no período de 1990-1995. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, SP.
- Gobeil, J. F., and M. A. Villard. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *OIKOS* **98**:447-458.
- Goerck, J. M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* **9**:235-253.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Hobbs R.J. Landscape ecology. 1993. CSIRO, Division of Wildlife & Ecology, Australia.
- Jones, D. N., and T. Neelson. 2003. Management of aggressive Australian magpies by translocation. *Wildlife Research* **30**:167-177.
- Kenward R. E. 2001. A manual for wildlife radio tagging. Academic Press, London, UK.
- Laurance, S. G. W., and M. S. Gomez. 2005. Clearing width and movements of understory rainforest birds. *Biotropica* **37**:149-152.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, and M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Maldonado-Coelho, M., and M. Â. Marini. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *The Condor* **102**:585-594.
- Melo-Júnior, T. A., T. A. Melo-Júnior, and T. A. Melo-Júnior. 2001. Bird species distribution and conservation in serra do cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Life International* **11**:189-204.
- Metzger, J. P. 1998. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **71**:445-463.
- Moya-Laraño, J., and D. H. Wise. 2000. Survival regression analysis: a powerful tool for evaluating fighting and assessment. *Animal Behaviour* **60**:307-313.
- Parker III, T. A., and J. M. Goerck. 1997. The importance of national parks and biological reserves to bird conservation in the atlantic forest region of Brazil. *Ornithological Monographs* **48**:527-541.
- Price, O. F., J. C. Z. Woinarski, and D. Robinson. 1999. Very large requirements for frugivorous birds in monsoon rainforests of the Northern Territory, Australia. *Biological Conservation* **91**:169-180.
- Ross J. L. S., and I. C. Moroz. 1997. Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo, escala 1:500.000. Volume 1. Geografia-FFLCH-USP, IPT & Fapesp, São Paulo.
- Sick H. 1997. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, RJ.

- Soares, E. S., and L. dos Anjos. 1999. Efeito da fragmentação florestal sobre aves escaladoras de tronco e galho na região de Londrina, norte do estado do Paraná, Brasil. *Ornitologia Neotropical* **10**:61-68.
- St Clair, C. C., M. Bélisle, A. Desrochers, and S. Hannon. 1998. Winter responses of forest birds to habitat corridors and gaps. *Conservation Ecology* **2**:13. <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art13/>.
- Tweed, E. J., J. T. Foster, B. L. Woodworth, P. Oesterle, C. Kuehler, A. A. Liberman, A. T. Powers, K. Whitaker, W. B. Mohanan, J. Kellerman, and T. Telfer. 2003. Survival, dispersal, and home-range establishment of reintroduced captive-bred puaiohi, *Myadestes palmeri*. *Biological Conservation* **111**:1-9.
- Veloso H. P., A. L. R. Rangel Filho, and J. C. A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:97-104.

Anexo 4

Analyzing the extinction probabilities of small forest birds in landscapes with different habitat cover and aggregation degrees through an ecologically scaled spatially explicit modeling framework.

Anexo ao capítulo 4

Manuscrito em preparação para publicação em revista científica internacional.

**Analyzing the extinction probabilities of small forest birds in
landscapes with different habitat cover and aggregation degrees
through an ecologically scaled spatially explicit modeling framework.**

Authors: Danilo BOSCOLO¹; Karin FRANK² and Jean Paul METZGER³

^{1, 3}-Ecology Department, Bioscience Institute, University of São Paulo - USP, Rua do Matão, trav. 14, nº 321, Cid. Universitaria, São Paulo, Brazil, zip: 05508-900.

² - UFZ-Umweltforschungszentrum, OESA - Department of Ecological Modelling, PF 500135, 04301 Leipzig, Germany.

correspondence author: Danilo Boscolo.

Ecology Department, Bioscience Institute, University of São Paulo - USP, Rua do Matão, trav. 14, nº 321, Cid. Universitaria, São Paulo, Brazil, zip: 05508-900.

e-mail: danilob@ib.usp.br

ABSTRACT

The survival of several species in fragmented habitats may depend on processes linked to the spatial structure of the landscape. Low habitat cover and increased isolation can disrupt populations, leading them to high extinction chances. One approach to understand these processes is through spatially explicit models for population viability analysis (SEPVA), which assimilate information of landscapes' spatial structure and test their effects on species survival. Our objective was to assess the influence of different degrees of habitat loss and aggregation on the extinction risk of small forest birds of the fragmented Brazilian Atlantic forest using an ecologically designed SEPVA. We developed a simulation model that could incorporate not only the spatial distribution of bird territories in a landscape, but also the position, dispersal pattern and population dynamics of three bird species with different ecological profiles. Their viability was simulated in artificial landscapes with different proportion of territory cover and aggregation. Results indicated that while territory aggregation has a weak effect on these species, cover is the most important feature to influence the birds' extinction probabilities at the landscape level. Although the responses of these birds to territory loss slightly differ among species, they are all related to the same underlying mechanisms of bird replacement after individuals' deaths, what buffers the population from extinction. The species with lower density and a restrictive mating system was more sensitive to habitat loss because of lower population sizes and reproductive fitness. Assuring the proper buffering mechanisms for sensitive species will guarantee the same for others, increasing the long term persistence of a greater number of organisms.

Keywords: Simulation models; Spatially explicit viability analysis; Ecological profiles; Dispersal dynamics; Atlantic Forest Fragmentation; *C. caudata*; *Xiphorhynchus fuscus*; *Pyriglena leucoptera*.

1 – INTRODUCTION

The size and isolation of habitat patches are key factors for the persistence of several species living in fragmented habitats. At such environments, the landscape structure around remaining patches might actually be of great importance to the survival of a species (Bakker *et al.* 2002) and changes in the habitat spatial structure may lead several populations to higher chances of local and regional extinction (Wiens 1995, Lindenmayer *et al.* 1999). This is controlled by a balance between local patches' extinction rates, which tend to increase with reduced patch size and resources availability, and the abilities of dispersing individuals to reach and colonize isolated empty patches (Opdam 1991, Hanski 1994, Burkey 1997). Some studies even call attention to the importance of the landscape context in which species are inserted, attesting that variations on the amount and distribution of habitat may influence landscape connectivity (Taylor *et al.* 1993), directly affecting the probability of several species of reaching isolated patches (Goodwin & Fahrig 2002, Mazerolle & Villard 2004), hindering their persistence.

One approach to better understand these processes is to make use of spatially explicit models, which can assimilate detailed information of landscapes' spatial structure. Münkemüller & Johst (2006), for instance, studied the effects of density regulation on the dispersal patterns of spatially explicit metapopulations (Hanski 1994). Heinz *et al.* (2006) used theoretical simulations to derive the degree of connectivity of artificial landscapes based on the distance between all patches of a landscape and different individual dispersal strategies, showing that not only inter-patch distance, but also patch context might be important for species movement and persistence. On the other hand, Tischendorf *et al.* (2003) used hypothetical organisms to test the performance of patch isolation metrics as a substitute of animal dispersal

models in general spatially explicit Population Viability Analysis (PVA), and found that area-based isolation metrics are better predictors of immigration than distance-based ones

Through the last years, several authors proposed spatially explicit PVA models that can incorporate landscapes' structural complexity (Akçakaya *et al.* 1995, Frank & Wissel 1998, Moilanen & Hanski 1998, Brachet *et al.* 1999, Vandermeer & Carvajal 2001, Lindenmayer *et al.* 2001, Urban & Keitt 2001, Frank & Wissel 2002, Baguette & Schtickzelle 2003, Alderman *et al.* 2005, Linkie *et al.* 2006). Based on different kinds of simulations, these models can be used to estimate the regional extinction probability of a species at a given landscape within a certain time interval (100 years for example).

However, some of these models derive from theoretical studies, which do not directly incorporate real species data. In order to bring biological reality into such a modeling framework, it is needed to use available ecological information throughout the modeling process, beginning with its initial concept. The use of observed patterns to generate more realistic models enables scientists to adjust their structure and parameters with a stronger ecological meaning (Grimm *et al.* 2005a), making the modeling approach more useful to analyze ongoing conservation problems (Kramers-Schadt *et al.* 2004). By enabling the inclusion of spatial information tied to biological knowledge, the influence of different types of fragmented landscapes on the persistence of several species may be compared through these models, contributing to link landscape analyses to biological processes (Wu & Hobbs 2007).

Associated with a spatially explicit PVA point of view, such ecological scaled models can assist to increase the comprehension of the effects of landscape structure variations and fragmentation status on the persistence of different species

(Lindenmayer & Possingham 1995, Geertsema *et al.* 2002). Models designed for specific ecological groups, such as small forest birds, can bring important functional understanding of the effects of fragmented landscapes for particular ecological profiles. This leads to better predictions of population's viability in such environments, helping landscape management planning and biodiversity conservation.

The objective of the present study was to evaluate the effects of landscape structure modifications, especially in forest cover and aggregation, on the persistence of small passerine forest birds of the fragmented Brazilian Atlantic forest. The spatially explicit model developed for this analysis derived from available ecological data on three bird species and was constructed from the beginning focusing on their social structures and known relationships with the surrounding fragmented landscapes in which they can be found. Such model permits landscapes' characteristics to be easily modified, allowing systematic changes to generate distinct simulation scenarios. Artificial landscapes with different degrees of forest aggregation and cover were used to assess how landscape structure could modify the extinction probabilities of these birds' populations.

2 – METHODS

I – The spatially explicit Population Viability model

The model presented in the current study consists in a time discrete agent based computer simulation, built using the Borland Delphi 5[®] programming platform. It was designed to evaluate the persistence and viability of selected bird species populations of the Brazilian Atlantic Forest, which is worldwide recognized of being extremely threatened by deforestation and fragmentation. Most of the landscape matrix surrounding Atlantic Forest remnants is composed of pastures and open

agricultural fields (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 1998). Because of high fragmentation, the most important factors to influence the persistence of several species must be associated not only to the simple loss of habitat area but also to processes related with the structural complexity of the landscape (Andrén 1994). Therefore, understanding the influence of landscape structure variations on bird species persistence may be crucial for their long term conservation.

The proposed model was structured into two distinct levels which represent (I) bird individuals and their population dynamics and (II) the spatial distribution of potential bird habitat (forest) in the landscape. Both population dynamics and the way the landscape information is included in the model were derived from available bibliographical information on the ecological characteristics of three different bird species: *Chiroxiphia caudata*, the Blue Manakin; *Xiphorhynchus fuscus*, the Lesser Woodcreeper; *Pyriglena leucoptera*, the White-shouldered Fire-eye. These species share some common characteristics, even though they present different degrees of sensitivity to habitat fragmentation (Stotz *et al.* 1996, Sick 1997, Goerck 1999, dos Anjos & Boçon 1999, Melo-Júnior *et al.* 2001) and have distinct habits and natural histories (Tab. 1). All three species are year round resident birds and severely depend on the existence of forests to feed and reproduce, being unable to live in open field habitats (Sick 1997, Goerck 1999, del Hoyo *et al.* 2003a,b). Nevertheless, they can cross, to some extent, forest gaps of different sizes in order to reach neighboring habitat patches (Tab. 1), being able even to include several nearby forest patches in their home-ranges (Boscolo *et al.* 2007).

Biological background

The biological characteristics presented here are the product of an extensive bibliographic review on the selected birds' ecology. Due to a more complex social system in comparison to the other studied birds, the main concept of the model was initially derived from the biology of *C. caudata* and afterwards adapted for the two remaining species.

Males of *C. caudata* are gregarious (Goerck 1999) and spend most of their time together, either displaying on breeding leks or fighting for the dominance of the group (Foster 1977). The male groups present a strong hierarchical structure and can contain up to six adult individuals (Foster 1976). The dominant (alpha) male is never replaced until it dies and is usually the only male to copulate (Foster 1981). First year and sub-adult males are also common in the groups. Females are reproductive after their first year of life (Foster 1987). They live and care for the fledglings alone, placing their nests away from the males' display sites (the center of the male group, which has a constant position from one year to another), where they go in search for males to copulate (Foster 1981). Because of the hierarchical structure of the male group and the way to which the dominant male is replaced, if a bird lives long enough, it will most certainly become an alpha individual and gain the right to copulate (Foster 1981).

The other two species are not gregarious and each territory holds maximally only one pair of birds. It is thus expected from each bird or reproductive pair to have its own territory, even though the between pairs home-ranges might overlap to some extent (Develey 1997). *Pyriglena leucoptera* is a solitary species during most of the year but seems to form stable monogamous reproductive pairs, since both sexes present brood patch and take care of the nest, probably holding together their territory

at least during the reproductive season (Sick 1997). In the case of *X. fuscus* there is no evident sexual dimorphism, but Marini *et al.* (2002) suggested that only one sex takes care of the nest, probably the female (generality of the family, Davis 1945). This species seems not to be monogamous and the males may have no bound to the nests.

Landscapes and types of individuals

The landscapes of the model are composed of binary grid-based maps, in which each cell can be considered as non-habitat or “potential territory” for a bird group (*C. caudata*) or breeding pair (other two species). A territory is defined as an area which contains the minimum habitat size and resource requirements to maintain reproductive birds. This means, for fragmented landscapes, that one territory can be composed of more than one habitat fragment provided that these patches are close enough to be included by the birds in their home-ranges (Boscolo *et al.* 2007). Spatial overlaps between territories are ignored for simplification. The potential territories can be occupied by four basic types of individuals (adults and juveniles of both sexes). The movement behavior of the birds inside each cell is considered implicitly. Only displacements occurring between cells are explicitly included in the model.

According to the species, each cell can contain a maximum number of males and females (Tab. 2), what limits the amount of nests available for reproduction. Adults have, for most of the time, their position fixed in a single territory cell of the map, being able to move from there only during the reproductive season. The females have the place of their nests fixed, but they can also move only during the breeding season to nearby territories to search for reproductive males (depending on the species, see below), returning to their nests to produce their offspring. The juveniles are the only individuals able to freely move among potential territory cells. These

individuals are not yet ready for reproduction and their main objective is to search for places where the maximum density of adults belonging to their own sex has not yet been reached.

This general concept allows the inclusion of the spatial distribution of both the potential territories and the individual birds, while maintaining in an implicit way their daily movements, which tend to be relatively random in nature (Hansbauer *et al. unpublished*) and are not of interest for the purpose of the model, without losing biological meaning. The density regulation inside each territory also allows a simple and reasonable representation of within territories population dynamics. The biggest differences of model structure and parameters among species are the size of the map's cells representing the potential territories (which should be set to the mean bird's home-range or area occupied by a male group), the maximum number of birds allowed per cell, the perceptual range of floating juveniles (see the "dispersal of juveniles" in the session below) and the adults reproductive dynamics.

Scheduling, fundamental processes and model rules

The model is composed of several processes which occur sequentially. Each process is controlled by rules that drive the behavior of the simulated birds. These rules are presented below:

A – Temporal scales

The model presents two distinct temporal scales: months and years. Each year begins at the end of the reproductive season, when surviving juveniles leave their birth nests and start to disperse through the landscape. The subsequent processes take place on a monthly basis in the following order: adult mortality, dispersion of floating juveniles and mortality of juveniles (Fig. 1). These three processes are repeated

twelve times in this sequence, until the next reproductive season. The status of the individuals in each cell is monthly updated, what makes possible for birds to die or move to another cell (only juveniles) within this period.

B - Reproduction

The reproduction procedure is the first event of the simulation and occurs once a year in a sequential manner (Fig. 1). Initially all potential territory cells of the landscape (habitat cells) are verified for the presence of adult males and/or females. Reproduction is only possible when both types of adult individuals are close enough to each other. Because of biological differences between species, the reproduction rules are slightly different for each one of them.

In the case of *C. caudata*, the males have fixed positions (Foster 1977) and only females move searching for a mate. Consequently, the reproduction begins in the cells which contain at least one female in it. Each female in this cell has to look for available male groups in its neighborhood. This search is possible only inside habitat cells and up to a maximum distance from the females' origin point, counted in number of adjacent territories. If adult males are found within this range, each female can copulate with only one of them, considered as the Alpha individual of a male's group. In the event of that happening, each female is able to generate, with decreasing probabilities, from one to three juvenile birds (Foster 1976, Protomastro 2002, Marini *et al.* 2002), which are born already with their sex defined based on a fixed sex ratio, which was set to 50% due to lack of available information on natural values. In the model, the fact that these juveniles are successfully generated indicates that they were able to survive the first part of their lives, becoming able to leave their birth nests and begin to disperse through the landscape.

For *X. fuscus*, because probably only the females care for the nests and there is no indication of monogamist pairs, it is possible that, for this species, the males are able to copulate with more than one female during a given reproductive season. Consequently the reproduction of *X. fuscus* occurs in the model in a similar way described above for *C. caudata*. The only difference is that it is the adult males who leave their territories in search for female mates, returning to their origin home-range after copulating. Male birds of this species have random probabilities of mating with more than one close by female in one reproductive season. Each female bird can also produce from one to three offspring per year (Marini *et al.* 2002).

Because of the species monogamy, the reproductive biology of *P. leucoptera* requires a deeper change of the model processes (Fig. 1). The females are the individuals with fixed positions and the males have to search in nearby cells for available mates. However, in this case males can copulate with only one female in each reproductive season and this female must not have already mated in the current year. Once this female is found, the searching male moves towards the female territory and stays there at least until the next breeding season. In this moment, every cell where there is a “ready to mate couple” is considered to be the territory of only one breeding pair, which can produce up to two juveniles (Sick 1997) and is not allowed to mate with other birds until their offspring leave the nest.

C – Adults mortality

After the end of the reproductive season, the monthly steps of the simulation are initiated. The first monthly procedure refers to the mortality of adults. At this moment, all adult individuals of the population are sequentially checked. Using a ground mortality rate, defined before the simulation started, each individual can be maintained available in its territory for the next time step or dies, being instantly

removed from the population (Fig. 1). This ground mortality reflects the mean mortality rate in the landscape and can be defined as the death probability (ranging between 0 and 1) of any individual throughout a whole month, independently of the cause of death. A similar process happens for the juveniles after a monthly dispersal cycle. The main difference lies in the fact that these individuals are subjected to their own ground mortality rate, distinct from the adults. This is included in the model because young birds tend to be more cryptic than the adults, making them less subjected to die from predation (Vitz & Rodewald 2007).

D – Dispersal of juveniles

The next process of the simulation is the dispersal of all juvenile birds. The juveniles move between habitat cells searching for territories where the number of adults of their own sex is below the maximum allowed density. The movements considered in the model represent the changes in their position from a month to another, keeping the daily movements implicitly. These individuals can perceive the existence of habitat cells in the surrounding landscape only within a critical distance that can be controlled. This distance is termed as the species' "perceptual range". Because the maps had a coarse resolution, we assumed that the non-habitat cells could possibly present forest elements, such as corridors or stepping-stones, which were not big enough to support a territory (hence not represented in the maps), but could be used to facilitate the movement of dispersing individuals. The perceptual range takes this into account by being the representation of the maximum amount of non-habitat cells the juveniles are able to cross in one monthly time step in order to reach nearby territory cells, what directly influences the birds' dispersion pattern. As a result, habitat cells which are too isolated become increasingly inaccessible as the juveniles' perceptual range is reduced. At each monthly step, the destination cell of a juvenile

bird can be any territory inside its perceptual range (counted in number of cells), including the origin point (Fig. 2). If during dispersal a bird reaches a territory cell with an adult density below the maximum permitted for the species, the model stops to consider this individual as a dispersing juvenile, which becomes part of the social hierarchy in the case of males or establishes a new nest if it is a female.

The dispersal process does not occur without risks to the birds. There is an intrinsic mortality rate linked to each step of the dispersion which represents the inherent costs of wandering through the forest while searching for a place to settle. This mortality rate is proportional to the species' ground mortality of juveniles and its' perceptual range, taken as a measure of mean traveled distance, and can be defined as:

$$M_{disp} = \frac{Y_{dr}}{\alpha} \times (Pr + 0.5) \quad (a)$$

where M_{disp} corresponds to the mortality of juveniles during dispersal, Y_{dr} the ground mortality of juveniles independent of dispersal and Pr the birds' perceptual range. The variable α serves to adjust Y_{dr} to a lower value, since M_{disp} should correspond to only a fraction of the ground juvenile's mortality, but is not a part of it.

E – Juvenile mortality

The death of juveniles does not occur only due to inherent dispersal risks. There is also a ground mortality rate (Y_{dr} in equation (a)) which is applied even when the birds do not move. This rate refers to death causes similar to those of the adults and functions in an analogous way. The exact moment of death during a single month can not be tracked by the model because it is considered implicitly, similarly to the birds' daily movements. Only after a successful dispersal event without death can a juvenile settle at a vacant territory. This assures that the juvenile mortality process is

sequentially placed after bird dispersal, but before its decision of settling in a given territory (Fig. 1). In this way, all individuals have a chance of moving, even if they end up dying due to other reasons, in which case the juveniles are removed from the population without even becoming adults.

II – Testing the influence of territory cover and aggregation on bird persistence.

Landscape maps and persistence simulations

To analyze the influence of territory cover and aggregation in the landscape on the persistence of these birds, a set of 400 different artificial landscape maps were independently created for each species profile. The size of the cells was adjusted according to their known home-range size or male group area requirements (Tab. 1 and 2). All maps represented approximately 10,000 ha in area and were composed only by potential territories and non-habitat cells. The percentage of potential territory cover varied between landscapes from 5.0 to 100.0% in steps of 5.0%. For each territory cover value, there were 20 different landscapes in which habitat cells were spatially distributed from random to a completely aggregated pattern.

At the beginning of the simulations, all available territories were occupied by the maximum possible number of adult birds. No juvenile existed in the initial population, but reproduction was always the first event (Fig. 1). In order to calculate the population's probability of extinction, each landscape was tested 100 times. The extinction probability (P_{ext}) in a given landscape was defined as the proportion of simulations in which the entire bird population went extinct within 200 simulated years.

Defining model parameters

According to (Grimm *et al.* 2005b), PVA models are not made to assess extinction risks in an absolute way, what is in principal impossible. This is because the complete parameterization of such models is generally unfeasible, since available data is usually scarce and imprecise. This was the condition we had to parameterize our model, as we did not have the real values in nature of some model parameters (adult mortality, juveniles mortality and birth rates), which had to be derived from a sensitivity analysis. This evaluation was done by varying one parameter at a time in order to track its influence on the model's behavior, considering a single landscape with 20% of potential territory cover which allows a wide variation in spatial structure. Each parameter was tested together with the variation of a second one in order to check for interactions. Parameter values were chosen by selecting the ones which did not incur in too low either too high probabilities of extinction, a method adopted by other authors with similar problems (Vos *et al.* 2001). This was done with the aim of letting the viability simulations to be more sensitive to landscape structure than to parameters values.

The species perceptual ranges were derived from available bibliographic data on these birds' abilities of crossing forest gaps (Tab. 1). Because it reflects the monthly displacement of a bird rather than a single inter habitat movement, the perceptual ranges should represent several possible gap-crossing events. For this reason, this parameter was calculated as the maximum gap-crossing distance found for the species divided by the size of a map's cell (expressed as the length of one cell's side) and rounded to the next upper integer. This value corresponds to the maximum number of non-territory cells that a bird can leap in its monthly search movement (Fig. 2).

Statistical analysis of simulations

Each of the 1,200 used landscapes was described in terms of 7 different landscape structure measures related either to total potential territory cover or aggregation (Tab. 3). Because all landscape indices were significantly related to the proportion of territory cover, the first step of the analysis was to verify the effects of this landscape parameter alone on the mean extinction probability of each species. From this analysis it was possible for us to identify which ranges of territory cover incurred in the largest standard deviations of extinction probabilities, what indicates that there must be other factors apart of cover influencing bird persistence. The ranges of territory cover with higher variance of extinction probability were then selected for further analyses. These data were grouped into different classes of every 5% of territory cover, which were compared between each other using a single factor analysis of variance (ANOVA) and a Tukey *post hoc* test (Zar 1998).

For each species, all landscape indices were then calculated for the above selected landscapes. Because all of them were still much correlated (Tab. 4), they were used together in a Principal Components Analysis (PCA) according to the procedure proposed by (Develey & Metzger 2006) in order to extract independent factors related only to territory cover or aggregation. The first and second axes of the PCA were correlated to all original variables. With this analysis, we could verify what kind of landscape information (territory cover or aggregation) was best represented in each of the two first PCA axes. The axis better related to cover was regressed against the Clumpy index, a measure strongly linked to the spatial aggregation (Neel *et al.* 2004), and the axis better related to territory aggregation regressed against territory cover (Pterrit). The residuals of these regressions were used as new less correlated indices containing either more territory cover or aggregation information. These new indices were used as explanatory variables and regressed against the extinction

probabilities of the birds. In this way, the influence of these landscape characteristics on the birds' viability could be separately analyzed.

3 – RESULTS

I - Sensitivity analysis

The first parameter to be tested was the death rate of adults (A_{dr} , see table 2 for parameter ranges), which seemed to be the parameter with higher influence on bird viability, with a strong negative effect on the populations, leading to a steep increase of the birds' extinction probabilities (P_{ext} , Fig. 3). This effect is due to the fact that A_{dr} is a monthly acting index which directly controls the lifespan of the reproductive individuals. Increases of the birth rate (Br) were able to compensate part of the A_{dr} 's effects by consistently reducing P_{ext} (Fig. 3). Nevertheless, the influence of Br on P_{ext} was smoother and not strong enough to completely neutralize A_{dr} , since adult death probabilities above 0.1 always incurred in complete extinction, regardless of Br . In contrast, Br works in a distinct scale of values when compared to A_{dr} . Raising Br leads to reduced P_{ext} and its effects can be perceived by using values that range up to its maximum, depending on A_{dr} (Fig. 3). However, P_{ext} does not achieve its maximum value unless A_{dr} is more than 0.02. The juveniles' death rate (Y_{dr}) has also a negative effect on the birds' populations. However, increases in this parameter do not completely hinder their persistence unless A_{dr} is, again, close or higher than 0.02. Below that, there is a tendency to stabilization of P_{ext} when Y_{dr} is above 0.05, but this effect is less evident if A_{dr} is low enough (Fig. 3).

Based on the information above, we were able to set these parameters values for all simulations (Tab. 2). Considering that all parameters interact between each other, for the model to run a reasonable viability analysis, A_{dr} should be set to values

between 0.01 and 0.02, so we used 0.015. Within this range, we set Br to 0.3 in order to allow a not too low but also not too high probability of extinction. Also, the mortality of juveniles was set to a value somewhat higher than A_{dr} in order to provide a slightly positive population increase in the reproductive season.

II – Viability simulations and landscape analysis

For all three species there were large variations of extinction probabilities related to territory cover, but there was a general tendency of decline when its availability was high. The species with the lowest P_{ext} was *C. caudata*, presenting a monotonical decrease along with cover up to 65%, above which there was no more extinction (Fig. 4). Similar trends were verified for the other two species. For *X. fuscus*, the extinction probabilities declined with cover, reaching a significantly null value with about 70% of territories in the landscape. Equally, *P. leucoptera* was not threatened by extinction in landscapes with more than 75% of territories, a threshold below which the extinction probabilities sharply increased.

However, the relationship of extinction probabilities and landscape cover was monotonical only for *C. caudata*. For *X. fuscus*, small increases of very low cover values incurred in an increase in P_{ext} up to a peak at about 20% territory cover. However, the extinction probabilities up to 30% cover were not significantly different according to the Tukey test (Tab. 5), excluding the 20% cover class, which had significant higher P_{ext} . Only above this range was the decrease of the birds' extinction chances evident (Fig. 4). Analogous effect was observed for *P. leucoptera*. The probabilities of extinction for this species had an apparent slow increase with cover up to 45%, but differences between these categories were not consistently significant

(Tab. 5). However, beyond a threshold of 50% of cover, P_{ext} suffered a steep decrease, reaching its lowest mean value with 80% of territories in the landscape (Fig. 4).

Because high cover consistently led to no extinction at all, these points were not included in the PCA, remaining for each species only the landscapes where extinctions actually occurred. For *C. caudata* and *X. fuscus*, landscapes with more than 65% and 70% of cover were correspondingly removed. In the case of *P. leucoptera*, this cut was at slightly a higher land cover, with 80% of territories in the landscape.

The first axis of the PCA applied to these selected landscapes explained from 50.7% of the variance for *X. fuscus* to 53.4% for *P. leucoptera* (Tab. 6). This axis was highly correlated to territory cover and associated indices, especially to the Largest Patch Index (LPI). The second PCA axis explained between 24.7% and 29.5% of the variance (Tab. 6). For all species, the second axis was mostly correlated to the Clumpiness Index (Clumpy). The regression residuals between the first axis and Clumpy (PCA1-Clumpy) were always strong and negatively correlated to territory cover (Tab. 7). Conversely, the residuals from the regressions between the second axis and P_{territ} were highly correlated to Clumpy and, hence, to the spatial aggregation of territories (Tab. 7). For all species, increases of this index led to more aggregated patterns.

With only one exception (PCA2- P_{territ} for *C. caudata*) both indices were significantly related to the birds' probability of extinction (Tab. 8). The regressions show that increases of PCA1-Clumpy, more related to territory cover, led to high probabilities of extinction for all species. Considering that this index is negatively related to cover (Tab. 7), this pattern confirms that all populations were favored by high territory availability. Nevertheless, the shape of the relationships with cover

(PCA1-Clumpy) varied among species (Fig. 5). For *C. caudata*, there was an exponential increase of the extinction probability with decreasing territory cover. A sigmoid response pattern was found for *X. fuscus*, which tended to stabilize with high extinction probabilities for lowly covered landscapes (Fig. 5). The new cover index had a steeper trend of increase for *P. leucoptera* if compared to the other birds. This species had again an abrupt increase in P_{ext} , reaching a peak with fewer available territories, but it tended to lower a bit and stabilize after a certain territory cover (Fig. 5).

The index describing aggregation (PCA2-Pterrit) explained much less of the variance (Tab. 8). The extinction probability seemed to linearly drop at more aggregated landscapes in the case of *X. fuscus* and *P. leucoptera*, but this relationship was weak and the scatter plots showed an exceptionally dispersed distribution of the data, what explains the very low explained variance. It is probable that these regressions were significant only because of the large sample size (280 for *X. fuscus* and 320 for *P. leucoptera*, Fig. 5). The new aggregation index had also a very weak relationship to *C. caudata*'s extinction probabilities (Fig. 5), suggesting that this species might not be sensitive to this feature of landscape structure.

4 – DISCUSSION

Because of the consequent reduced inter-patch distances and higher habitat accessibility for dispersing birds, territory aggregation was expected to stimulate the colonization of empty territories (e.g. rescue effect, Brown & Kodric-Brown 1977), reducing extinction probabilities (Foley 1997). However, territory aggregation played only a feeble role in determining persistence. Nevertheless, this does not mean that

these species are not subjected to the effects of habitat aggregation. The smaller units in the landscape maps are potential territories, which were defined as functional entities dependent on the spatial organization of forest at a smaller scale. In fact, the punctual presence of these species was observed in nature to be positively affected by forest aggregation at the individuals level (Boscolo *et al.* 2007). Landscapes with sparsely distributed forests would consequently mean low territory cover, because only few parts of the environment would have habitat in sufficient density for birds to establish themselves.

The simulations show that the extinction probabilities of all three species were largely driven by cover. Populations had higher chances of survival with high amount of available territories. Beyond a certain threshold cover, which varied among species, this low extinction probabilities incurred also in diminishing variance, reaching null chances of total population collapse. At this range, the effect of territory cover is so strong, that it largely overwhelms other potential sources of variability, making populations to easily survive for more than 200 simulated years.

Several authors point out to the existence of such land cover thresholds (Andren 1994, Metzger & Décamps 1997, Fahrig 1998, Ovaskainen *et al.* 2002, Ewers & Didham 2006). They indicate that most species are probably resilient to some extent of habitat loss, below which no changes in the extinction risks can be detected. However, after a certain critical point, small losses in habitat amount lead to a quick decrease of fragments size and connectivity, making extinction probabilities to steeply rise, severely endangering the population at the landscape scale (Andrén 1994, With & King 1999). This critical point is termed as the extinction threshold. Theoretical studies on landscape structure estimate that this threshold should be

located between 20 – 30% of habitat cover, when several patches become suddenly structurally isolated (Andrén 1994, Fahrig 2003).

However, the values found at the present study are quite above this, giving strength to the idea that extinction thresholds should be defined not only based on the landscape structure but also on each species biological characteristics (Bascompte & Solé 1996, Andrén 1997). In fact, the thresholds found at the present study, as well as the shape of the increase in extinction probabilities, varied between the tested species. The birds with steeper changes of extinction near the threshold were also the ones to present the higher risks of total population collapse.

This strong effect of landscape territory cover reflects the importance of the maximum possible population size on birds' viability, since landscapes with higher proportion of available territories can hold a bigger number of individuals. (Wissel & Stöcker 1991) discuss that in discrete birth and death systems, like ours, large initial populations can substantially reduce the chances of extinction, leading to longer persistence times. Considering that our simulations began with all habitat cells fully occupied, higher territory cover automatically led to bigger initial populations. Furthermore, landscapes with low habitat cover also tend to present sparsely distributed patches (Fahrig 2003), which can easily be located further away from each other than a bird's perceptual range, making it functionally isolated. In this situation, one could argue that instead of having a single population, due to extreme isolation there would be several even smaller and independent initial populations, which could quickly become extinct (MacArthur & Wilson 1967, Hanski & Kuussaari 1995, Hanski & Gilpin 1997).

Also, larger populations may have higher reproductive power, providing a buffer system which can compensate the loss of individuals. With only a few

available territories the population might never be big enough to properly feed this buffer and any synchronized death event (the concurrent removal of several individuals from the population) would lead the birds to a dangerous small number (Palmqvist & Lundberg 1998, Hanski 1999, Johst & Drechsler 2003). (Grimm *et al.* 2005b) stress the importance of understanding the effect of buffer mechanisms on PVA's. These authors state that such systems can reduce the extinction risk of a population as habitat capacity is increased. Because our model considers habitat quality to be equal for all territory cells, habitat capacity is directly linked to its availability. In addition, bigger populations should also incur into more reproductive units in the landscape, what leads to a second kind of buffer, related to the existence of several non-breeding floating individuals (with no fixed territory) which are always ready to replace deceased adults, helping to maintain the population, a process verified by other authors (Walters *et al.* 2002, Frank *et al.* 2005).

The interplay between the bird's ecology and landscape structure can generate different buffer systems which are responsible for part of the variations found among species' profiles. For instance, the extinction peak observed for *X. fuscus* at 20% territory cover is the inflection point between two distinct buffering processes that reduce extinction. Because of their strong territoriality, what hinders high bird densities, at this peak the maximum possible population size does not provide the establishment of enough individuals to prevent high extinction probabilities. However, smaller territory cover led to slightly reduced extinction, evident at both the presented box- and scatter-plots. This happens because with cover values below this peak, territory patches are probably rather small and isolated from each other (Fahrig 2003), in a way that floating individuals would be trapped inside or in the immediate surroundings of their birth territories. After only a few reproductive seasons a local

buffer of floaters would be formed, preventing local extinctions and increasing the overall population viability. On the habitat-abundant side of the peak, the increasing proportion of available territories incurs not only in bigger populations, but can also amplify connectivity, allowing floaters to wander around and rescue empty patches, a pattern clear only for *X. fuscus*, which had a somewhat higher viability in more aggregated landscapes.

Another species, *P. leucoptera*, also had an extinction peak, but with a much higher territory cover. However, extinction probabilities tended to stabilize with lower cover. This pattern is related to the species monogamy, what forms a competition for female mates and several males are unable to breed, reducing the population's fecundity. The floaters pool is thus not big enough to rescue a sufficient number of empty territories if a high cover is not reached. Other authors call attention to the effects of monogamy (Schuiling 2003). Rossmanith *et al.* (2006) used an individual-based model to test different mating systems for the Lesser-spotted-woodpecker (*Picoides minor*) and detected that monogamy led to smaller population sizes and slower recovery after population breakdowns, when compared to more flexible mating systems.

Differently from the other two species, *C. caudata*'s profile suffered a much lower extinction risk, which had a monotonic and exponential decrease in relation to cover. This can be accounted to their clustered social organization, which creates a local buffer of adults, less dependent on the floaters pool to survive. Similar beneficial effects of a gregarious social organization have already been reported for different species (Vucetich *et al.* 1997, Grimm *et al.* 2003). In consequence the population reaches without problems sufficient individual's numbers to maintain itself even when

habitat is rare and patches are small, because even locally the death of several individuals can still be compensated.

Several authors show that ecological profiles can alter the way species respond to landscape structure (Hanski 1994, Lindenmayer *et al.* 2001, Vos *et al.* 2001, Heinz *et al.* 2005, Münkemüller & Johst 2006). Vos *et al.* (2001) state that the viability of different kinds of birds in fragmented landscapes is directly linked to higher dispersal abilities and smaller individual area requirements. This effect was to some extent observed in the present study, for the species with lower extinction probabilities was the one with the smallest per bird area needs (the size of the cell divided by the maximum allowed bird quantity) and as the area requirement increased, the extinction chances also got higher. Nonetheless, on the contrary to these previous studies, the change of the “profile/landscape structure” relationship presented here is reflected not only as altered extinction values, but in apparently very different response curves.

However, these differences may not be due to completely distinct relationships, but only an artifact imposed by variations of the species ecologies. A more careful inspection of the results shows that *C. caudata*'s responses to territory cover are very similar to the territory-rich side of the previously discussed “peak curves” found for the other species. Considering the shape of all curves, it appears that the three profiles had similar response patterns, but the position of these responses in relation to the landscape structure measures was shifted according to the species profiles and social structures. This means that the monotonic decrease presented by *C. caudata* is only a portion of a general function that moved rightwards with the species profiles. The increase in extinction probabilities from this species to the others was just a matter of reallocation of a functional relationship. This shifting curve can be clearly seen through the change of territory cover value to incur into

high extinction peaks for *X. fuscus* and *P. leucoptera*. A similar pattern of shifting curve was found by (Wissel & Stöcker 1991), but it was determined by habitat carrying capacity and not by the species profiles. To our knowledge, such an effect of species profile was not yet documented.

This process is directly related to changes in the tested species' biological characteristics. There appears to be a straight relationship between the birds' biology and the steepness relative position of the curves. Extinction probabilities got abruptly higher as potential bird density decreased and the matting system became more restrictive, what affected the species, making it more sensitive to fragmentation and habitat loss. (Davies *et al.* 2000) affirm that rare species are actually more prone to suffer with habitat loss than the abundant ones. Apparently, the relative position of the curves is linked to a balance between different buffering systems related to the maximum possible number of birds and the reproductive power of the populations. These processes still need stronger empirical verification to confirm their existence in real life systems. However, future research should be carefully conducted, because in nature uncontrolled sources of variation, such as changing habitat quality and environmental and initial conditions, may increase the system's complexity, hiding the effects predicted in the present study.

Further implications of the model

As stated above, the viability results obtained according to landscape structure by means of the presented model should not be taken as absolute values (Grimm *et al.* 2005b). Nevertheless, the tendencies found can be trusted to represent authentic trends with ecological meaning. This is supported by the fact that the model generated a species profile rank of sensitivity to territory loss and aggregation similar to the

expected from available literature (Willis 1979, Stotz *et al.* 1996, Christiansen & Pitter 1997, Goerck 1999, dos Anjos & Boçon 1999, Maldonado-Coelho & Marini 2003, Uezu *et al.* 2005) without *a priori* including this information. This pattern arose naturally from the model's inner structure, which successfully joined the static characteristics of the landscape structure with the appropriate biological information, what enabled us to replicate in computer simulations the key features needed to answer the questions the model is designed to.

Even though the model assumed several processes implicitly, because it was derived from the beginning based on hard ecological knowledge, it helped to bridge the gap between landscape structural analysis and PVAs. The need for links between these two disciplines in ecology and conservation was already mentioned by previous authors (Akçakaya *et al.* 1995, Wiegand *et al.* 1999, Wu & Hobbs 2002, Wu & Hobbs 2007). The present work shows that even simple agent based simulations with only a few state variables can help with this linkage. The search for ecological patterns before even designing the model (Grimm *et al.* 2005a) allowed us to generate simple ecologically scaled simulations that include both population dynamics and functional aspects of the landscape.

Because of that, the model could provide new mechanistic understanding of the relationships connecting landscape structure to species viability, a crucial stage to correctly understand species survival when the basic processes are naturally dependent on the spatial distribution of habitat (Wiegand *et al.* 1999). These relationships derived from each species characteristics and related buffering systems of different types. It is relevant to stress that the underlying process to influence viability was basically the same for all profiles, but specific qualities changed the point of intersection of this process and landscape structure. More sensitive and

extinction prone species, such as *P. leucoptera*, tend to better reveal this function, while resilient ones hide it. This gives strength to the concept of umbrella species as appropriate surrogates for biodiversity conservation (Lambeck 1997, Metzger 2006). Assuring the establishment of proper buffering systems for rare and less abundant species in disturbed habitats will guarantee the same for others, increasing the long term persistence of a greater number of organisms.

5 - ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Sandro Pütz and Roland Graff for their help in solving technical programming issues during model development. This research was supported by CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, an institution of the Brazilian government dedicated to the development of science.

TABLES

Table 1: Biological characteristics of the three studied species, with cited references. Fr: frugivorous; In: insectivorous; ♂: males; ♀: females.

Species (common name)	Family	Length ^a	Weigh ^a	Feeding habits ^{a+b}	Expected sensitivity to fragmentation	Social system	Gap-crossing ability	Territory size
<i>Chiroxiphia caudata</i> (Blue Manakin)	Pipridae	14 -15 cm	15.5-25 g	Fr + In	low ^c	♂ Gregarius ^c ♀ Solitary	80 - 130 m ^c	35 ha ^h (male group)
<i>Xiphorhynchus fuscus</i> (Lesser Woodcreeper)	Dendrocolaptidae	15-18.5 cm	15.5-25 g	In	medium ^d	♂ and ♀ Solitary ^f	150 m ^g	8 ha ⁱ
<i>Pyriglena leucoptera</i> (White-shouldered Fire-eye)	Formicariidae	16-18 cm	25-34 g	In	high ^{c+d}	monogamic ^b	60 m ^c	15 ha ^j

^a del Hoyo et al. 2003a&b; ^b Sick 1997; ^c Uezu *et al.* 2005; ^d dos Anjos and Boçon 1999; ^e Goerck 1999; ^f Marini *et al.* 2002; ^g Boscolo *et al.* 2007; ^h Foster 1977; ⁱ Develey 1997; ^j Hansbauer et al. unpublished

Table 2: Model and population parameters (with ranges), for each species, used in the simulations. A_{dr} : adults death rate; Y_{dr} : juveniles death rate; Br : birth rate; $MaxMale$ and $Femal$: maximum number of adult male and female birds allowed per territory; Juv_PR : juvenile's perceptual range in map cells (see figure 2 for a better description of the parameter).

Parameters	range	<i>C. caudata</i>	<i>X. fuscus</i>	<i>P. leucoptera</i>
A_{dr}	0 – 1.0	0.015	0.015	0.015
Y_{dr}	0 – 1.0	0.02	0.02	0.02
Br	0 – 1.0	0.3	0.3	0.3
$MaxMale$	integer > 0	5	1	1
$MaxFemal$	integer > 0	5	1	1
Reproductive strategy	-	males' leks	male polygamy	monogamy
Adult males move	-	no	yes	yes
Adult females move	-	yes	no	no
Nest keeper	-	female	female	both
Juv_PR	integer > 0	1	1	1
Cell size (edge length)	> 0	500 m	250 m	350 m
Landscape size (in edge cells)	integer > 0	20x20	40x40	30x30

Table 3: Indices used to describe the landscape structure of the territory maps.

According to Neel *et al.* (2004), indices marked with ^(a) can be classified as follows:

TC: index associated with territory cover; TA: index associated with territory aggregation. Mx: index with mixed association between cover and aggregation. NI: nonlinear associations with cover and aggregation. More detailed descriptions of the indices can be found in ^(a)McGarigal & Marks (1995) and ^(b)Wiegand *et al.* (1999).

Index code	Name	Unity	Description	observations
Pterrit ^(a)	Percentage of territory cover	%	Proportion of the landscape covered by potential territories	TC
PD ^(a)	Patch density	Patches/ha	Amount of forest fragments divided by total landscape area	Mx conserving the same landscape size, it increases with fragmentation
LPI ^(a)	Largest patch index	%	Percentage of the landscape covered by the largest territory patch	TC
LSI ^(a)	Landscape shape index	none	Total forest perimeter length in the landscape divided by the minimum perimeter length for a maximally aggregated forest patch of the same total habitat area	Mx decreases with territory aggregation
AREA_MN ^(a)	Mean patch area	ha	Mean area of all potential territory patches in the landscape	NI
Clumpy ^(a)	Clumpiness index	-	Overall clumpiness of all territory cells	TA increases with territory aggregation
O2 ^(b)	Ring statistic index	-	Overall probability that an arbitrary cell at a distance of two cells from any other territory cell is classified as territory	reflects the chances of finding a territory cell within the juveniles perceptual range

Table 4: Pearson correlations between all initial landscape measures and for all three species profiles. Significant correlations ($p < 0.01$) are in boldface letters. These analyses were conducted considering only the landscapes with high variance of extinction probabilities (see figure 4). Sample size for each species are in parenthesis below names. See table 3 for variable names and codes.

		Pterrit	PD	LPI	LSI	AREA_MN	CLUMPY
<i>C. caudata</i> (n=260)	Pterrit	-					
	PD	-0.59	-				
	LPI	0.96	-0.70	-			
	LSI	0.42	0.19	0.23	-		
	AREA_MN	0.77	-0.62	0.84	0.04	-	
	CLUMPY	-0.16	-0.38	-0.09	-0.62	-0.02	-
	O2	0.77	-0.69	0.75	0.19	0.58	0.38
<i>X. fuscus</i> (n=280)	Pterrit	-					
	PD	-0.68	-				
	LPI	0.96	-0.73	-			
	LSI	0.25	0.21	0.08	-		
	AREA_MN	0.75	-0.51	0.78	-0.19	-	
	CLUMPY	-0.26	-0.30	-0.22	-0.55	-0.15	-
	O2	0.77	-0.79	0.73	0.08	0.51	0.31
<i>P. leucoptera</i> (n=320)	Pterrit	-					
	PD	-0.68	-				
	LPI	0.98	-0.73	-			
	LSI	-0.06	0.31	-0.17	-		
	AREA_MN	0.84	-0.57	0.85	-0.37	-	
	CLUMPY	-0.28	-0.22	-0.26	-0.39	-0.26	-
	O2	0.76	-0.77	0.73	-0.08	0.56	0.25

Table 5: Results of the ANOVA and p values for the Tukey test considering only the landscapes with high variance of extinction probabilities of each separate species (see figure 4). N=20 for each Pterrit class (see table 3 for variable definition). Significant differences between groups (p<0.05) are marked in boldface letters.

	ANOVA	Pterrit (%)	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
F =	29.212	5	0.08	0.39	0.11	1.00	1.00	1.00	0.97	0.98	<0.01	0.60	1.00	<0.01	<0.01
DF =	13	10		1.00	1.00	0.03	0.04	0.30	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.21	0.96	<0.01
p =	<0.05	15			1.00	0.21	0.26	0.77	0.01	0.01	<0.01	<0.01	0.65	0.63	<0.01
<i>P. leucoptera</i>		20				0.04	0.06	0.36	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.26	0.94	<0.01
		25					1.00	1.00	1.00	1.00	<0.01	0.82	1.00	<0.01	<0.01
		30						1.00	0.99	0.99	<0.01	0.76	1.00	<0.01	<0.01
		35							0.78	0.79	<0.01	0.25	1.00	<0.01	<0.01
		40								1.00	0.01	1.00	0.87	<0.01	<0.01
		45									0.01	1.00	0.88	<0.01	<0.01
		50										0.12	<0.01	<0.01	<0.01
		55											0.35	<0.01	<0.01
		60												<0.01	<0.01
		65													<0.01

Table 5: continuation

	ANOVA	Pterrit (%)	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
<i>X. fuscus</i>	F =	29.212	5	0.22	0.08	<0.01	0.39	1.00	1.00	0.02	<0.01	<0.01	<0.01		
	DF =	13	10	1.00	0.98	1.00	0.07	0.02	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
	p =	<0.05	15		1.00	1.00	0.02	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			20			0.91	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			25				0.15	0.05	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			30					1.00	0.08	<0.01	<0.01	<0.01			
			35						0.22	<0.01	<0.01	<0.01			
			40							0.10	<0.01	<0.01			
			45								0.04	<0.01			
			50									0.89			
<i>C. caudata</i>	F =	29.212	5	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
	DF =	13	10	0.29	0.94	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
	p =	<0.05	15		0.98	0.24	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			20			0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			25				0.99	0.42	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			30					0.97	0.01	<0.01	<0.01	<0.01			
			35						0.27	0.00	<0.01				
			40							0.46	0.09				
			45								1.00				

Table 6: Variance explained by the two first PCA axes and their correlation with the initial landscape measures for each of the three species profiles. Significant correlations ($p < 0.05$) are in boldface letters. These analyses were conducted considering only the landscapes with high variance of extinction probabilities (see figure 4). Sample size for each species is in parenthesis after species names. See table 3 for variable names and codes.

	<i>C. caudata</i> (n=260)		<i>X. fuscus</i> (n=280)		<i>P. leucoptera</i> (n=320)	
	PCA 1	PCA 2	PCA 1	PCA 2	PCA 1	PCA 2
Explained variance	52.30%	29.50%	50.80%	27.90%	53.50%	24.70%
Pterrit	-0.86	-0.44	-0.88	-0.44	-0.9	-0.37
O2	-0.88	0.03	-0.88	0.05	-0.85	0.11
LPI	-0.91	-0.31	-0.91	-0.34	-0.92	-0.32
AREA_MN	-0.85	-0.18	-0.79	-0.19	-0.86	-0.27
PD	0.87	-0.26	0.89	-0.2	0.88	-0.19
LSI	-0.04	-0.88	0.13	-0.8	0.37	-0.6
CLUMPY	-0.25	0.89	-0.14	0.92	-0.04	0.95

Table 7: Correlation coefficients between the initial landscape measures and the new indices derived from the “PCA-Landscape measures” regression residuals for each species profile. Significant correlations ($p < 0.05$) are in boldface letters. These analyses were conducted considering only the landscapes with high variance of extinction probabilities (see figure 4). Sample size for each species is in parenthesis below names. See table 3 for variable names and codes.

		PCA1-Clumpy	PCA2-Pterrit
<i>C. caudata</i> (n=260)	Pterrit	-0.93	0.00
	PD	0.80	-0.57
	LPI	-0.97	0.13
	LSI	-0.20	-0.78
	AREA_MN	-0.88	0.18
	CLUMPY	0.00	0.92
	O2	-0.81	0.40
<i>X. fuscus</i> (n=280)	Pterrit	-0.92	0.00
	PD	0.86	-0.55
	LPI	-0.95	0.09
	LSI	0.05	-0.76
	AREA_MN	-0.82	0.15
	CLUMPY	0.00	0.90
	O2	-0.84	0.44
<i>P. leucoptera</i> (n=320)	Pterrit	-0.91	0.00
	PD	0.87	-0.48
	LPI	-0.93	0.05
	LSI	0.36	-0.67
	AREA_MN	-0.87	0.05
	CLUMPY	0.00	0.91
	O2	-0.84	0.43

Table 8: Resulting linear regression R^2 and p values between the two newly generated landscape indices and the extinction probability of each species profile. These analyses were conducted considering only the landscapes with high variance of extinction probabilities (see figure 4). Sample size for each species is in parenthesis below names. Significant relationships ($p < 0.05$) are in boldface letters.

		PCA1-Clumpy	PCA2-Pterrit
<i>C. caudata</i> (n=260)	R^2	0.71	0.00
	effect	+	-
	p	< 0.01	0.36
<i>X. fuscus</i> (n=280)	R^2	0.80	0.06
	effect	+	-
	p	< 0.01	< 0.01
<i>P. leucoptera</i> (n=320)	R^2	0.27	0.04
	effect	+	-
	p	< 0.01	< 0.01

FIGURES CAPTIONS

Figure 1: Flowchart of the simulation model's inner structure with scheduling order of processes. The reproduction of each species is presented in more details because is the only process to differ among profiles.

Figure 2: Birds perceptual range, defined as the amount of non-territory cells that an individual can leap within one monthly time step. The numbers indicate the maximum distance a bird can move at each step for the corresponding perceptual range. For instance, a perceptual range of 1 means that the bird can overcome, in one month, all 9 orthogonal cells surrounding its actual position (central cell) and reach the cells marked with "1", even if the immediate surroundings are composed of only non-territory cells.

Figure 3: Results of the model's sensitivity analysis. Each graph shows the variation of a main parameter in the abscissas according to a second parameter represented by the different lines indicated in the legends.

Figure 4: Box-plots of the mean extinction probability of each species according to the landscape proportion of territory cover. Note the low variance of the means when the extinction probabilities are equal or close to zero. These landscapes were removed from further analyses.

Figure 5: Scatter-plots of the resulting relationship between the extinction probabilities of each species profile and the two new landscape structure indices derived from the regression analyses. Data and fitting lines are: (a) Exponential; (b)

and (c) Distance-weighted *least squares*; (d) to (f) Linear. These analyses were conducted considering only the landscapes with high variance of extinction probabilities (see figure 4).

Figure 1

Figure 2

5	4	3	3	3	3	3	4	5
4	3	2	2	2	2	2	3	4
3	2	2	1	1	1	2	2	3
3	2	1	0	0	0	1	2	3
3	2	1	0		0	1	2	3
3	2	1	0	0	0	1	2	3
3	2	2	1	1	1	2	2	3
4	3	2	2	2	2	2	3	4
5	4	3	3	3	3	3	4	5

Figure 3

Figure 4

Figure 5

REFERENCES

- Akçakaya, H. R., M. A. McCarthy, and J. L. Pearce. 1995. Linking landscape data with population viability analysis: management options for the helmeted honeyeater. *Biological Conservation* **73**:169-176.
- Alderman, J., D. McCollin, S. A. Hinsley, P. E. Bellamy, P. Picton, and R. Crockett. 2005. Modelling the effects of dispersal and landscape configuration on population distribution and viability in fragmented habitat. *Landscape Ecology* **20**:857-870.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS* **71**:355-366.
- Andrén, H. 1997. Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological Bulletins* **46**:171-181.
- Baguette, M., and N. Schtickzelle. 2003. Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* **40**:404-412.
- Bakker, K. K., D. E. Naugle, and K. F. Higgins. 2002. Incorporating landscape attributes into models for migratory grassland bird conservation. *Conservation Biology* **16**:1638-1646.
- Bascompte, J., and R. V. Solé. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* **65**:465-473.
- Boscolo D., Metzger J.P. & Frank K. 2007. Modelling the influence of landscape structure on the incidence pattern of bird species living in fragmented Brazilian Atlantic forest. *Proceedings of the 7th IALE World Congress* 8-12 July, Wageningen **1**: 347-348.
- Brachet, S., I. Olivieri, B. Godelle, E. Klein, N. Frascari-Lacoste, and P. H. Gouyon. 1999. Dispersal and metapopulation viability in a heterogeneous landscape. *Journal of Theoretical Biology* **198**:479-495.
- Brown, J. H., and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**:445-449.
- Burkey, T. V. 1997. Metapopulation extinction in fragmented landscapes: using bacteria and protozoa communities as model ecosystems. *American Naturalist* **150**:568-591.
- Christiansen, M. B., and E. Pitter. 1997. Species loss in a forest bird community near Lagoa Santa in southeastern Brazil. *Biological Conservation* **80**:23-32.
- Davies, K. E., C. R. Margules, and J. E. Lawrence. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**:1450-1461.
- Davis, D. E. 1945. The Annual Cycle of Plants, Mosquitoes, Birds, and Mammals in 2 Brazilian Forests. *Ecological Monographs* **15**:243-295.
- del Hoyo J., Elliott A., and Christie D.A. 2003a. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos*. Barcelona.
- del Hoyo J., Elliott A., and Christie D.A. 2003b. *Handbook of the Birds of the World. Vol 9. Cotingas to Pipits and Wagtails*. Barcelona.
- Develey, P. F. 1997. *Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na estação Ecológica Juréia Itatins*. São Paulo, Brasil. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

- Develey, P. F., and J. P. Metzger. 2006. Emerging threats to birds in Brazilian Atlantic forests: the roles of forest loss and configuration in a severely fragmented ecosystem. Pages 269-290 in W. F. Laurance, and C. A. Peres editors. *Emerging Threats to Tropical Forests*. University of Chicago Press, Chicago.
- dos Anjos, L., and R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Willson Bulletin* **111**:397-414.
- Ewers, R. M., and R. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**:117-142.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* **105**:273-292.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Foley, P. 1997. Extinction models for local populations. Pages 215-246 in I. A. Hanski, and M. E. Gilpin editors. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego, London.
- Foster, M. 1976. Nesting biology of the Long-tailed Manakin. *Willson Bulletin* **104**:168-173.
- Foster, M. 1977. Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. *The American Naturalist* **111**:845-853.
- Foster, M. 1981. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **9**:167-177.
- Foster, M. S. 1987. Delayed Maturation, Neoteny, and Social System Differences in 2 Manakins of the Genus *Chiroxiphia*. *Evolution* **41**:547-558.
- Frank, K., and C. Wissel. 1998. Spatial aspects of metapopulation survival - from model results to rules of thumb for landscape management. *Landscape Ecology* **13**:363-379.
- Frank, K., and C. Wissel. 2002. A formula for the mean lifetime of metapopulations in heterogeneous landscapes. *The American Naturalist* **159**:530-552.
- Frank, K., K. Tluk von Toschanowitz, and S. Kramer-Schadt. 2005. Straßen- und Wildtierpopulationen in Modellen. Zwei Beispiele für den Beitrag der Modellierung zur Erforschung der Landschaftszerschneidung. *GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society* **14**:107-112.
- Fundação SOS Mata Atlântica, and INPE. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no Domínio da Mata Atlântica no período de 1990-1995. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, SP.
- Geertsema, W., P. Opdam, and M. J. Kropff. 2002. Plant strategies and agricultural landscapes: survival in spatially and temporally fragmented habitat. *Landscape Ecology* **17**:263-279.
- Goerck, J. M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* **9**:235-253.
- Goodwin, B. J., and L. Fahrig. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* **99**:552-570.
- Grimm, V., N. Dorndorf, F. Frey-Roos, C. Wissel, T. Wyszomirski, and W. Arnold. 2003. Modelling the role of social behavior in the persistence of the alpine marmot *Marmota marmota*. *Oikos* **102**:124-136.

- Grimm, V., E. Revilla, U. Berger, F. Jeltsch, W. M. Mooij, S. F. Railsback, H.-H. Thulke, J. Weiner, T. Wiegand, and D. L. DeAngelis. 2005a. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* **310**:987-991.
- Grimm, V., E. Revilla, J. Groeneveld, S. Kramer-Schadt, M. Schwager, J. Tews, M. C. Wichmann, and F. Jeltsch. 2005b. Importance of buffer mechanisms for population viability analysis. *Conservation Biology* **19**:578-580.
- Hansbauer M., Knauer F., Borntraeger R., Hettich U., Pilz S., Küchenhoff H., Pimentel R., Metzger J.P. & Storch I. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of gray. *Unpublished*
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Hanski, I., and M. Kuussaari. 1995. Butterfly metapopulation dynamics. Pages 149-172 in N. Cappuccino, and P. W. Price editors. *Population Dynamics: New approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego.
- Hanski I.A. & Gilpin M.E. 1997. *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics, and Evolution*. San Diego, London, Academic Press.
- Heinz, S. K., L. Conradt, C. Wissel, and K. Frank. 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Deriving a practical formula for patch accessibility. *Landscape Ecology* **20**:83-99.
- Heinz, S. K., C. Wissel, and K. Frank. 2006. The viability of metapopulations: individual dispersal behaviour matters. *Landscape Ecology* **21**:77-89.
- Johst, K., and M. Drechsler. 2003. Are spatially correlated or uncorrelated disturbance regimes better for the survival of species? *Oikos* **103**:449-456.
- Kramer-Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, and U. Breitenmoser. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* **41**:711-723.
- Lambeck, R. J. 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* **11**:849-856.
- Lindenmayer, D. B., and H. P. Possingham. 1995. Modelling the viability of metapopulations of the endangered Leadbeater's possum in southeastern Australia. *Biodiversity and Conservation* **4**:984-1018.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, and M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *OIKOS* **84**:99-109.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy, H. P. Possingham, and S. Legge. 2001. A simple landscape-scale test of a spatially explicit population model: patch occupancy in fragmented south Australian forests. *OIKOS* **92**:445-458.
- Linkie, M., G. Chapron, D. J. Martyr, J. Holden, and N. Leader-Williams. 2006. Assessing the viability of tiger subpopulations in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* **43**:576-586.
- MacArthur R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Maldonado-Coelho, M., and M. Â. Marini. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de mata atlântica no sudeste do Brasil. *Papeis avulsos de Zoologia* **43**:31-54.

- Marini, M. Â., L. E. Lopes, A. M. Fernandes, and F. Sebaio. 2002. Descrição de um ninho de *Lepidocolaptes fuscus* (Dendrocolaptidae) do nordeste de Minas Gerais, com dados sobre sua dieta e pterilose dos ninhegos. *Ararajuba* **10**:95-98.
- Mazerolle, M. J., and M. A. Villard. 2004. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* **6**:117-124.
- Melo-Júnior, T. A., T. A. Melo-Júnior, and T. A. Melo-Júnior. 2001. Bird species distribution and conservation in serra do cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Life International* **11**:189-204.
- Metzger, J. P. 2006. Como lidar com regras pouco óbvias para conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas. *Natureza & Conservação* **4**:11-23.
- Metzger, J. P., and H. Décamps. 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Ecologica* **18**:1-12.
- Moilanen, A., and I. Hanski. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**:2503-2515.
- Münkemüller, T., and K. Johst. 2006. Compensatory versus over-compensatory density regulation: Implications for metapopulation persistence in dynamic landscapes. *Ecological Modelling* **197**:171-178.
- Neel, M. C., K. McGarigal, and S. A. Cushman. 2004. Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape Ecology* **19**:435-455.
- Opdam, P. 1991. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology* **5**:93-106.
- Ovaskainen, O., K. Sato, J. Bascompte, and I. Hanski. 2002. Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated landscapes. *Journal of Theoretical Biology* **215**:95-108.
- Palmqvist, E., and P. Lundberg. 1998. Population extinctions in correlated environments. *Oikos* **83**:359-367.
- Protomastro, J. J. 2002. Notes on the nesting of White-shouldered Fire-eye *Pyriglena leucoptera*. *Cotinga* **17**:73-75.
- Rossmann, E., V. Grimm, N. Blaum, and F. Jeltsch. 2006. Behavioural flexibility in the mating system buffers population extinction: lessons from the Lesser Spotted Woodpecker *Picoides minor*. *Journal of Animal Ecology* **75**:540-548.
- Schuiling, G. A. 2003. The benefit and the doubt: why monogamy? *Journal of Psychosom. Obstet. Gynaecol* **24**:55-61.
- Sick H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, RJ.
- Stotz D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, and D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: Ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *OIKOS* **68**:571-573.
- Tischendorf, L., D. J. Bender, and L. Fahrig. 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* **18**:41-50.
- Uezu, A., J. P. Metzger, and J. M. E. Vielliard. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* **123**:507-519.

- Urban, D., and T. Keitt. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* **82**:1205-1218.
- Vandermeer, J., and R. Carvajal. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist* **158**:211-220.
- Vitz, A. C., and A. D. Rodewald. 2007. Vegetative and fruit resources as determinants of habitat use by mature-forest birds during the postbreeding period. *Auk* **124**:494-507.
- Vos, C. C., J. Verboom, P. F. M. Opdam, and C. J. F. Ter Braak. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist* **158**:24-41.
- Vucetich, J. A., R. O. Peterson, and T. A. Waite. 1997. Effects of social structure and prey dynamics on extinction risk in gray wolves. *Conservation Biology* **11**:957-965.
- Walters, J. R., L. B. Crowder, and J. A. Priddy. 2002. Population viability analysis for red-cockaded Woodpeckers using an individual-based model. *Ecological Applications* **12**:249-260.
- Wiegand, T., K. Moloney, J. Naves, and F. Knauer. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *American Naturalist* **154**:605-627.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *IBIS* **137**:97-104.
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in three remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis avulsos de Zoologia* **33**:1-25.
- Wissel, C., and S. Stöcker. 1991. Extinction of populations by random influences. *Theoretical Population Biology* **39**:315-328.
- With, K. A., and A. W. King. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* **13**:314-326.
- Wu, J. P., and R. J. Hobbs. 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology* **17**:355-365.
- Wu J. P., and R. J. Hobbs. 2007. Key topics in Landscape Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zar J. H. 1998. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River.