Rodolpho Credo Rodrigues

Uso de modelos de distribuição de abundância
na análise da relação entre diversidade de aves
e variáveis ambientais e antrópicas

Species abundance distribution models on
analysis of relation between bird diversity and
environmental and anthropic variables

São Paulo

2011

Rodolpho Credo Rodrigues

Uso de modelos de distribuição de abundância
na análise da relação entre diversidade de aves
e variáveis ambientais e antrópicas

Species abundance distribution models on
analysis of relation between bird diversity and
environmental and anthropic variables

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Mestre em Ecologia de ecossistemas
terrestres e aquáticos na Área de
Ecologia terrestre.

Orientador(a): Prof. Dr. Paulo Inácio de
Knecht López de Prado

Versão corrigida

Original disponível no Instituto de Biociências da USP

São Paulo

2011

Rodrigues, Rodolpho Credo

Uso de modelos de distribuição de
abundância na análise da relação entre diversidade de
aves e variáveis ambientais e antrópicas

Número de páginas: 107

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

1. Diversidade 2. Gradientes ambientais 3.
Avifauna I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Adriano Sanches Melo

Profa. Dra. Renata Pardini

Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado
Orientador

Aos meus familiares e à Lívia pela
convivência e à natureza pela inspiração

“Cada pássaro que voa, cada espécie,
tem voo diferente. Quero descobrir o que caracteriza
o voo de cada pássaro, em cada momento”

“Tudo, aliás, é a ponta de um mistério,
inclusive os fatos. Ou a ausência deles. Dúvida?
Quando nada acontece há um milagre que não estamos vendo”

João Guimarães Rosa

Agradecimentos

É com muita alegria e gratidão que me lembro das pessoas que foram importantes direta ou indiretamente para a realização deste trabalho. Devido à quantidade de pessoas que colaboraram para isto, talvez eu esqueça alguém, mas desde já agradeço a todos que participaram de alguma forma.

Para começar, gostaria de agradecer a algumas pessoas que me estimularam a iniciar este projeto. São eles: Pedro Bernardes, Renato Gaiga, Hugo Pereira, Gregório Menezes, Ricardo Claudino, Fábio da Silva, Cleber Delfino, Michel Garey, Maraysa Melo, Jackeline Mazzuchelli, Cyntia Heluany, Tiago Delforno, Ananza Rabello, Mainara Jordani e todo o grupo de ecologia de fragmentos florestais “ECOFRAG”, que foi essencial para minha formação. Em especial, três pessoas que admiro muito: Érica Hasui, minha co-orientadora por toda a empolgação e dedicação em nossos trabalhos, aos professores Flávio Ramos e Vinícius Silva pelo profissionalismo e amizade e a todos os três pelo apoio incondicional para que eu chegasse até aqui!

Na USP, agradeço aos amigos que fiz: Carlos “Kiwi” Candía-Gallardo, Marcelo “D2” Awade, Mariane Biz, Alexandre Igari, Marília Gaiarsa, Laura Rodrigues, Camila Cassano, Gustavo de Oliveira, Thaís Kubik, Bárbara Henning, Thomas Puettker, Camila Barros, Jomar Barbosa, Samuel Boff, Fábio Barros, Marco Granzinolli, Eduardo Pinto, Marcel Vaz, Ivy Chiarelli, Júlia Beneti, Denise Alves e Rafael Migotto. Agradeço aos professores: Gonçalo Ferraz, João Batista, Luís Schiesari, Paulo Sato, Carlos Navas e em especial, ao prof. Alexandre Adalardo e profa. Renata Pardini pela amizade. Outros três foram avaliadores em minha qualificação e agradeço pelas contribuições e questionamentos: prof. Sérgio Rosso, prof. José Guilherme Berlinck e prof. Sérgio Tadeu Meirelles. Outras pessoas, que tiveram participação para que tudo corresse bem: Dalva Molnár, Luís Carlos Souza, Vera Lima, Érika de Camargo e tantos outros funcionários do Instituto de Biologia e da pós graduação em Ecologia e agradeço também ao CNPQ pela bolsa de estudos concedida.

Gostaria de agradecer aos pesquisadores que disponibilizaram os dados utilizados neste trabalho, inclusive dados na íntegra ou mesmo antes de serem publicados, e por isso agradeço pela confiança e cooperação: Arthur Bispo, prof. Miguel Marini, prof. Jean Paul Metzger, Cristina Banks, Alexandre Martensen, Alexandre Uezu e Celso

Parruco. Devo muito também a Rafael Pimentel e Leandro Tambosi, que foram fundamentais para a obtenção e processamento dos dados de aves e das métricas ambientais.

Aos mais próximos, companheiros e agregados do grupo de pesquisa ao qual faço parte, aquele do amendoim com champagne na LAGE: Mathias Pires, Paula Lemos, Katie Maia, Flávia Marquitti, Mariana Vidal, Luiz Ernesto “Chê” Schmidt, Marie-Claire Chellini, Daniel “Musgo” Caetano, Gustavo “Billy” Requena, Rachel Werneck, Jean Phillipe, Murilo Rodrigues, Esthér González e aos profs. Paulo Guimarães Jr. e Glauco Machado, agradeço muito pela colaboração. Ao pessoal do LET, Camila Castanho e Renato Lima pelo ombro amigo, Camila Mandai pela ajuda indispensável e companheirismo e à Paula Condé, Marina Rillo, Gabriel Laporta e Sara Mortara pelo aprendizado. Agradeço especialmente ao Paulo Inácio Prado, meu orientador, por toda confiança e atenção desde a primeira conversa até a conclusão deste trabalho e por todo o conhecimento e exemplo transmitido.

Por fim, gostaria de agradecer aos amigos de longa data, André Cunha e Carol, Rodrigo e Paula Neri, Douglas Paiva, Matheus e Júlia Stuart e Will Etchebehere pelos momentos de descontração e a toda minha família, que desde sempre me deu força e carinho. Em especial minha mãe, Marilena, por todo o amor e doação e ao meu pai Antonio, pelo primeiro contato com a natureza e pela educação que me proporcionou. Aos meus irmãos Leandro e Arthur e suas respectivas, Lu e Bia, pela amizade e apoio e à Lívia, minha namorada, pela companhia, motivação e ternura em todos os momentos.

RESUMO	9
ABSTRACT	11
Introdução Geral	13
Capítulo 1. Effects of sampling intensity on species abundance distribution models: a simulation based study	19
<i>Abstract/Resumo</i>	20
1.1. Introduction	24
1.2. Materials and Methods	26
1.2.1. <i>Species abundance distribution models</i>	26
1.2.2. <i>Community simulations</i>	28
1.2.3. <i>Sample simulations</i>	29
1.2.4. <i>Sampling intensities values</i>	29
1.2.5. <i>Analysis</i>	30
1.2.6. <i>Model fit and model selection</i>	30
1.3. Results	32
1.4. Discussion	40
Capítulo 2. Diversidade e dominância em comunidades de aves de sub bosque e sua relação com variáveis ambientais e antrópicas	44
<i>Resumo/Abstract</i>	45
2.1. Introdução	47
2.2. Materiais e Métodos	51
2.2.1. <i>Área de estudo</i>	51
2.2.2. <i>Amostragem das comunidades de aves</i>	53
2.2.3. <i>Variável dependente: alfa de Fisher</i>	54
2.2.4. <i>Variáveis independentes</i>	56
2.2.5. <i>Análises estatísticas</i>	59
2.3. Resultados	64
2.5. Discussão	74
Discussão Geral e Conclusões	79
Referências Bibliográficas	81
Anexos	96

RESUMO

Modelos de distribuição de abundâncias relativas das espécies (DAE) representam um dos mais gerais padrões em ecologia de comunidades, denominado de curva côncava. Este padrão mostra que independente do grupo taxonômico ou ambiente, as espécies mais abundantes são poucas e a maioria das espécies é rara. Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é entender como fatores ambientais em escalas globais, regionais e locais podem determinar a riqueza e abundância de espécies dentro das comunidades. Entretanto, a ocorrência de processos em escalas diferentes dificulta a escolha de um ou mais como determinantes da diversidade. Assim, nosso objetivo foi avaliar qual a importância relativa do aumento da produtividade, biogeografia, destruição e fragmentação de habitats sobre a determinação da diversidade em comunidades de aves de sub bosque. Para isto, nós utilizamos uma das maiores bases de dados sobre estudos de aves para a região sudeste do Brasil e selecionamos 104 localidades amostradas por meio do método de rede de neblina. Porém, devido o esforço amostral realizado em cada local ser diferente, no primeiro capítulo nós comparamos o efeito da variação do esforço amostral nas estimativas de diversidade realizadas por dois modelos de distribuição de abundância de espécies, o de série logarítmica e o lognormal. A partir de simulações computacionais foram geradas comunidades fictícias e amostras destas comunidades. A partir destas amostras, nós avaliamos a frequência de detecção do modelo correto e o viés da estimativa dos parâmetros destes modelos em amostras com ou sem variação do esforço amostral. O modelo de série logarítmica foi detectado com maior eficiência a partir de amostras com intensidades variáveis e seu parâmetro sofreu menos viés em relação ao modelo lognormal e seu parâmetro. Isto mostrou que o modelo de série logarítmica foi menos sensível à variação do esforço amostral que o lognormal, o que

nos levou a escolhê-lo para analisar a relação dos fatores ambientais e antrópicos e a diversidade em comunidades no capítulo seguinte. Nossas hipóteses foram que a produtividade poderia afetar positivamente a diversidade nas comunidades de aves de sub bosque, assim como os efeitos históricos e biogeográficos em determinadas regiões. Porém, a perda e a fragmentação de habitats causada pelo homem também poderiam afetar a diversidade negativamente, de forma semelhante ou diferente em localidades mais ou menos produtivas, ou situadas em diferentes regiões. Nossos resultados mostraram um forte efeito positivo da produtividade sobre a diversidade e uma diminuição da dominância nas comunidades de aves estudadas. Este efeito, quando adicionado ou interagindo com o efeito negativo das variáveis que mediam perda e fragmentação de habitats, foi considerado tão plausível quanto o efeito isolado da produtividade sobre a diversidade. No entanto, a presença da produtividade em todas as explicações mais plausíveis aponta para a importância preponderante do efeito da produtividade, ao menos na escala analisada neste estudo. O efeito biogeográfico, por sua vez, foi menor que o efeito da produtividade, mesmo por que parte de seu efeito é causado pela produtividade. Assim, nós concluímos que apesar da produtividade ter sido mais relacionada com a diversidade em nossa área de estudo, o efeito das variáveis antrópicas em conjunto com a produtividade também pode ser importante, o que indica que ambos os fatores ou escalas analisadas podem ser determinantes da diversidade de aves nesta região.

Palavras-chave: Diversidade, série logarítmica, lognormal, produtividade, fragmentação

ABSTRACT

Species abundance distribution models (SAD) represent one of the most general patterns in community ecology, called as hollow curve. This pattern shows that regardless of taxonomic group or environment, the most abundant species are few and the majority species are rare. A major goal of community ecology is to understand how environmental factors on global, regional and local scales can determine the richness and abundance of species within communities. However, the occurrence of processes on different scales makes it difficult to choose one or more as determinants of diversity. Thus, our objective was to evaluate the relative importance of productivity, biogeography habitat destruction and fragmentation on the determination of understory bird diversity. For this, we use one of the largest databases on studies of birds to southeastern Brazil and selected 104 locations sampled by the method of mist nets. However, because the sampling effort conducted at each site is different, in the first chapter we compare the effect of varying sampling effort on diversity estimates made by two models of species abundance distribution, the lognormal and logseries. From computer simulations were generated fictitious communities and samples of these communities. From these samples, we evaluated the frequency of detection of the correct model and the bias of the estimated parameters of these models in samples with or without variation in sampling effort. The logarithmic series model was more efficiently detected from samples with varying efforts and its parameter has less bias toward the lognormal model and its parameter. This showed that the logseries model was less sensitive to variation in sampling effort than the lognormal, which led us to choose him to analyze the relationship of environmental and anthropogenic factors and diversity in communities

in the following chapter. Our hypotheses were that productivity could positively affect the diversity of understory bird communities, as well as historical and biogeographic effects in certain regions. However, the loss and fragmentation of habitats caused by human being could also adversely affect the diversity, in a similar or different way locations with more or less productivity, or in different regions. Our results showed a strong positive effect of productivity on diversity and decreased dominance in studied bird communities. This effect, when added to or interacting with the negative effect of the variables of habitat loss and fragmentation has been considered plausible as the isolated effect of productivity on diversity. However, the presence of productivity in all plausible explanations points to the overriding importance of the productivity effect, at least in the range analyzed in this study. The biogeographic effect, in turn, was lower than the productivity effect, even for that part of its effect is caused by productivity. Thus, we conclude that although productivity has been more related to diversity in our study area, the effect of anthropogenic variables together with productivity may also be important, indicating that both factors or scales may be analyzed as determinants of understory bird diversity in this region.

Key-words: Diversity, logseries, lognormal, productivity, fragmentation

A ecologia é a ciência que propõe a estudar as relações dos organismos vivos entre si e com o ambiente (Gaston 2000, Townsend *et al.* 2003). A ecologia de comunidades, por sua vez, é uma subdivisão da ecologia que estuda os padrões de diversidade, abundância e composição das espécies nas comunidades e os fatores que determinam estes padrões (Vellend 2010). Portanto, um dos principais focos da ecologia de comunidades é entender como determinados grupos de organismos se organizam e respondem às condições ambientais ou bióticas.

Uma das primeiras observações no estudo de comunidades biológicas é a de que as espécies não são igualmente representadas dentro de uma comunidade (Magurran 2004). Na maioria destas comunidades, a grande maioria das espécies são representadas por poucos indivíduos, portanto são raras, e a minoria destas espécies possuem muitos indivíduos (Fisher *et al.* 1943). Este padrão de distribuição de abundância das espécies é também chamado de curva côncava e é um dos únicos padrões gerais em ecologia de comunidades (Prado 2010).

A primeira descrição formal deste padrão de distribuição de abundância relativa das espécies (a partir de agora DAE) foi realizada em 1932 por Motomura, a partir da proposição do modelo geométrico de distribuições de abundâncias (Magurran 2004). Assim como os outros modelos propostos posteriormente, este modelo prevê uma maior probabilidade das espécies presentes em uma comunidade serem raras, e uma pequena probabilidade destas serem abundantes. Após este modelo, Fisher *et al.* (1943) propuseram o modelo de série logarítmica para explicar as abundâncias na comunidade, o qual obteve grande repercussão. Diferentemente do geométrico, que prevê o número de espécies em cada classe de abundância decai a uma taxa constante

este modelo possui um parâmetro conhecido como alfa, que representa a taxa de adição de espécies novas a cada indivíduo representado. Como o efeito do tamanho amostral foi isolado deste parâmetro, alfa pode ser uma medida interessante para comparação da diversidade entre comunidades, independente do esforço amostral (Pielou 1975).

Outro modelo, contemporâneo da série logarítmica, é o modelo lognormal de Preston (1948). Ambos são os mais conhecidos e usados modelos de DAE até hoje principalmente pela sua adequação a diversos tipos de comunidades e situações (Sugihara 1980). Preston, quando propôs o modelo lognormal, acreditava que o ajuste do modelo série logarítmica aos dados seria alcançado apenas quando o esforço amostral empregado sobre a comunidade fosse pequeno. Quando o esforço amostral fosse grande o suficiente, a maioria das espécies deveriam ter abundâncias intermediárias, o que seria evidenciado pelo surgimento de uma moda, no centro da distribuição. Por esta lógica, quando as amostras eram pequenas, as espécies mais abundantes seriam amostradas primeiro, e aquelas com abundâncias intermediárias na comunidade, apareceriam como raras nas amostras. Por outro lado, com o aumento contínuo do esforço, mais e mais espécies com abundâncias intermediárias e algumas com baixas abundâncias começariam a ser incluídas na amostra e a partir deste ponto é que a moda da distribuição das abundâncias seria revelada. Esta idéia, chamada por Preston de linha de véu, foi uma forma diferente daquela proposta por Fisher para representar o efeito do tamanho amostral sobre a distribuição de abundâncias nas amostras. Assim como Fisher, Preston acreditava que a forma da distribuição seria igual em qualquer intensidade amostral, o que garantiria a independência do parâmetro de forma, denominado sigma, em relação ao esforço. Assim, este

parâmetro, que corresponde ao desvio padrão do logaritmo das abundâncias, também poderia ser interpretado como uma medida de diversidade da comunidade.

Apesar destas duas distribuições terem sofrido muitas críticas, principalmente por não explicitarem mecanismos que expliquem o surgimento destes padrões (Hubbell 2001) e também apesar da multiplicação de modelos de DAE mecanísticos baseados em teorias ecológicas de nicho e competição entre espécies (McGill *et al.* 2007), o seu pioneirismo na incorporação do efeito amostral na representação dos padrões obtidos das comunidades é inegável (Green e Plotkin 2007). Esta inovação teórica, reconhecida hoje como Teoria da amostragem, permite a separação do efeito do processo amostral do padrão ou processo a qual se pretende amostrar, o que leva a uma separação mais clara e objetiva entre o processo de estimativa e do processo ecológico de interesse (Royle e Dorazio 2002).

Nos modelos de DAE posteriores a estes dois, esta abordagem foi padronizada pelo uso de um parâmetro escalar, que representa a fração de indivíduos amostrados na comunidade (Mackenzie *et al.* 2002). Este parâmetro, então, é multiplicado pelo número de indivíduos da espécie na comunidade, o que resulta no número de indivíduos esperado para a espécie na amostra (Prado 2010). Então, a partir da identificação do efeito da amostra sobre a tomada de estimativas de diversidade da comunidade, é possível conhecer a diversidade das espécies na comunidade, mesmo a partir de uma representação amostral desta comunidade, o que pode promover grande avanço teórico e prático no estudo da diversidade (Green e Plotkin 2007).

O grupo das aves é considerado o mais conhecido e estudado dentre todos os vertebrados (Cody 1985). Esta importância decorre da ampla distribuição do grupo em todos os continentes, facilidade de identificação e multiplicidade de métodos

adequados a seu estudo (Bibby *et al.* 2000). Este grupo é formado por 31 ordens, sendo 22 ordens ocorrem na América do Sul (Barker *et al.* 2004). Em número de espécies, são aproximadamente 9626 espécies no mundo (Grenyer *et al.* 2007) e 2600 na América do Sul (Hawkins *et al.* 2003). No Brasil, existem cerca de 1822 espécies (Gwynne *et al.* 2010), sendo que os biomas com maior riqueza de espécies são a Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado, com 1300, 1020 e 837 espécies, respectivamente (Marini e Garcia 2005). Além desta grande diversidade, as aves possuem forte relação com parâmetros ambientais e antrópicos. Por exemplo, diversos trabalhos têm mostrado uma relação da diversidade de aves com variáveis climáticas, como a produtividade (Currie 1991, Hawkins *et al.* 2003, Hurlbert 2004, Symonds e Johnson 2008), históricas ou biogeográficas (Mayr and Diamond 1975, Diamond e Gilpin 1983, Davies *et al.* 2007, Qian 2008) e mais recentemente com perturbações de origem antrópica, como perda e fragmentação de habitats (Andrén 1994, Stouffer e Bierregaard 1995, Radford *et al.* 2005, Ferraz *et al.* 2007, Banks-Leite *et al.* 2010). Portanto, este grupo é bastante indicado para o teste de teorias ecológicas ou na proposição de áreas prioritárias para conservação (Brooks *et al.* 2006).

Tão antigos quanto a própria ecologia são os estudos sobre padrões regionais ou globais de diversidade (Mittelbach *et al.* 2007). O acúmulo de espécies nas regiões tropicais, por exemplo, já havia sido notado por von Humboldt no século 19 (Hawkins 2004), enquanto que a distribuição desigual das espécies dentro dos continentes foi fruto de especulações de Darwin (Cody 1985) e, hoje em dia, a influência de perturbações humanas na distribuição das espécies têm sido foco de constantes trabalhos (Willig *et al.* 2003). O gradiente latitudinal de diversidade pode

ser observado tanto para as espécies de hoje quanto para aquelas que viveram em épocas passadas (Rosenzweig 1995). Uma das mais estudadas hipóteses para este padrão é que o clima, nas regiões tropicais, é mais favorável à produção de biomassa pelos vegetais e à sobrevivência dos animais, o que pode promover um aumento do número de indivíduos e consequentemente de espécies nestes locais (Blackburn e Gaston 2003). No entanto, algumas regiões possuem conjuntos de espécies diferentes, o que pode ser gerado por limitações de nicho ou dispersão das espécies (Gaston *et al.* 2007) ou ainda por coevolução ou interação com outros grupos durante longos períodos (Olson *et al.* 2001). Infelizmente, o impacto do homem tem submetido as espécies à diversas ameaças, como a poluição, caça e a perda e fragmentação de habitats (Gray *et al.* 1979, Ferraz *et al.* 2003). Estas influências, além de alterar a ocorrência e distribuição das espécies em diversos locais (Becker *et al.* 2007) podem afetar o homem pela redução ou perda de importantes serviços ecológicos das espécies à sociedade, como a polinização, dispersão de sementes pelos animais (Redford 1992, Steffan-Dewenter e Westphal 2008). Adicionalmente, o entendimento e integração dos mecanismos que influenciam a diversidade em diferentes escalas são fatores importantes para se alcançar uma teoria que permita generalizar o processo de determinação das espécies localmente (Whittaker *et al.* 2001).

Assim, visto a generalidade e a utilidade no uso dos modelos de distribuição de abundância relativa das espécies para a descrição de comunidades naturais, a importância central das aves como modelo de para estudo de teorias ecológicas e a urgência para minimizar os efeitos da atual crise da biodiversidade, nossa proposta nesta dissertação é avaliar a relação de variáveis climáticas, biogeográficas e antrópicas sobre as distribuições de abundâncias das espécies em comunidades de

aves de sub bosque. Desta forma, esperamos tornar possível uma compreensão maior de como processos que agem em escalas diferentes podem resultar e/ou alterar os padrões observados nas comunidades naturais.

Capítulo 1

**Effects of sampling intensity on species abundance distribution models: a
computer simulation study**

ABSTRACT

Studies focusing on improvement of methods for the inference of community parameters have increased in the last decades. One of the oldest and most general patterns in community ecology is described by models of species abundance distribution (SAD). These models have been used to compare different communities, but they assume that the species detectability across communities is always the same, which has proved unrealistic. In this context, we evaluated the effect of sampling effort on two types of potential biases involving SAD models: model selection and parameter estimation. We simulated communities using Logseries and Lognormal models and values of parameters and size of communities in a range of values previously estimated in natural communities. For each community, we simulated samples with variable and fixed sampling effort and fitted the two SAD models to sampled abundances. Model selection bias was quantified by the number of times the original model used to simulation was not selected from the sample and parameter estimation bias as deviations of the sample parameter value from the value used to simulate the community. We found no relevant effects between the two types of samples on biases analyzed. However, the models did show differences in model selection and parameter estimation biases within the range of values of parameters and size of the proposed communities. The Logseries model showed less than 10% of model selection bias and less than $\pm 10\%$ for parameter estimation bias, in all range of parameters tested. The Lognormal distribution, in turn, presented biases between 10% and 40% both in model selection as in parameter estimates, depending on the values of parameters used in simulations. Thus, we conclude that variable sampling effort did not affect model selection and parameter estimation for these models tested.

However, the Logseries was less prone to biases and therefore is more robust to make comparisons between communities.

Keywords: detectability, Logseries, Lognormal, model selection, sampling effort

RESUMO

Estudos focados no aprimoramento dos métodos de inferência e estimativas tem aumentado nas últimas décadas. Um dos mais antigos e gerais padrões em ecologia de comunidades é descrito pelos modelos de distribuição de abundância de espécies (em inglês SAD). Estes modelos têm sido usados para comparar diferentes comunidades, mas eles assumem que a detecção das diferentes espécies nas comunidades são iguais, o que tem se provado irreal. Nós avaliamos o efeito da variação do esforço amostral sobre dois tipos de potenciais vieses envolvendo modelos de SAD: viés de seleção de modelos e de estimativa de parâmetro. Nós simulamos comunidades usando os modelos série logarítmica e lognormal e valores dos parâmetros alfa e sigma, respectivamente, e tamanho das comunidades em um intervalo de valores estimados de comunidades naturais de aves de sub bosque. Para cada valor de parâmetro, nós simulamos 1000 amostras com intensidades amostrais fixas ou variáveis e ajustamos os dois modelos de SAD às amostras simuladas. O viés de seleção de modelos foi quantificado a partir do número de vezes que o modelo original não foi selecionado a partir da amostra e o viés do parâmetro foi o desvio do valor estimado na amostra em relação ao valor usado para gerar a comunidade. Nós não encontramos diferenças relevantes entre os dois tipos de amostras analisadas. Porém, os modelos mostraram diferenças nos vieses de seleção e estimativa de parâmetros dos modelos de acordo com os valores de parâmetros e tamanho das comunidades simuladas. O modelo série logarítmica mostrou vieses menores que 10% na seleção de modelos e menor $\pm 10\%$ para a estimativa do parâmetro alfa, para o intervalo proposto. O modelo lognormal, por sua vez, apresentou vieses entre 10 e 40%, tanto para seleção quanto para estimativa do parâmetro sigma, sendo que estes vieses foram maiores quando a

diversidade e tamanho das comunidades foram menores. Portanto, nós concluímos que a intensidade amostral variável, ou a detecção diferencial das espécies entre amostras não afetam a seleção e as estimativas dos parâmetros dos modelos testados. Entretanto, o modelo de série logarítmica foi menor propenso aos dois tipos de vieses e por isso, este pode ser considerado mais robusto para a comparação entre amostras.

Palavras-chave: detecção, série logarítmica, lognormal, seleção de modelos, esforço amostral.

INTRODUCTION

Applied studies focusing on improvement of methods and inference of community parameters have increased in the last decades (Williams, Nichols & Conroy 2002, Brook *et al.* 2008, Elphick 2008, Baker & King 2010). Even so, few or no methods can provide estimates of community parameters without some kind of error (Mackenzie *et al.* 2006) and differences in sampling effort are an important source of bias (Faaborg, Dugger & Arendt 2007, Brook *et al.* 2008). Thus, to find methods or analyses that allow reliable comparisons among many studies (Elphick 2008), it is imperative to evaluate the effect of sampling effort, for example, on parameter estimates between these studies (Faaborg, Dugger & Arendt 2007).

One of most general and known patterns found in community ecology is that most species have few individuals and those with higher abundances are the minority (Magurran 2004). The first author to formally describe this pattern as species abundance distribution (or simply SAD) models was Motomura (1932), but the work that first obtained the greatest repercussion was written by Fisher and colleagues in 1943, who deduced the Logseries model to describe this species abundance distribution pattern. In 1948, was Preston's turn to propose Lognormal model, which represents a SAD as a normal distribution with abundances in logarithmic scale (Dewdney 1998). These models had a great impact on ecological studies because they have parameters that are related to the degree of dominance within communities (May 1975) and incorporate the sampling effect on the observed distribution of abundances (Green & Plotkin 2007). Despite these advantages, these models assumes the premise that the capture probabilities is constant across communities. However, environmental variation, as the vertical structure of vegetation for example, can

influence the individuals catchability detectability, leading to different sampling intensity between sites, even with similar sampling effort (MacArthur & MacArthur 1974, Remsem & Good 1996).

Computer simulations have been an important tool for understanding patterns and processes which are difficult to test, replicate or follow in nature (Devours & Gras 2010) because it allows the generation of large data sets on a much shorter time than that required in empirical studies (Walther & Moore 2005). Moreover, through simulations, it is possible to calculate estimation errors accurately, because it is possible to compare the estimated values with parameters (the initial values used in the simulations), which in real situations hardly are known (Elphick 2008). Thus, computer simulations have also been successfully used to assess violation of underlying assumptions for mark-recapture methods (O'Brien, Robert, & Tiandry 2005), to compare sampling methods (Gruber *et al.* 2008) and to evaluate observers and detectability errors (Diefenbach, Brauning & Mattice 2003 , Simons *et al.* 2007).

In this work, we use computer simulations to analyze the effect of sampling intensity on two types of biases that may occur in studies involving models of species abundance distributions namely, model selection bias and parameter estimation bias. The former is related to selection of competing models. If sampling intensities vary greatly among communities, this may alter the original distribution of the community and affect the model identified as the best one among a set of competing models (*sensu* Burnham & Anderson 2002). As different SAD models correspond to different hypothesis on community dynamics, patterns and processes deduced from analyses of this distribution can be very different. The latter refers to systematic errors in the parameter estimated values of a given model. Since these parameters are related to

diversity attributes of the communities, such as species richness and dominance, estimation bias can lead to misinterpretation of trends of biodiversity across sampled communities.

MATERIALS AND METHODS

Species Abundance Distribution models

We used two most used models of species abundance distributions to evaluate sampling biases. Fishers' Logseries is a probability distribution which fits to wider cases of abundance distributions found in nature (Fisher, Corbet & Williams 1943). This probability distribution was deduced by mixing two other distributions, Gamma and Poisson, representing the distribution of species in the community and the sampling process, respectively. The resulting density distribution function is (Alonso, Ostling & Etienne 2008):

$$f(r|\alpha) = \frac{\left(\frac{N}{N+\alpha}\right)^n}{n \log\left(\frac{\alpha}{N+\alpha}\right)} \quad (1)$$

, where r represents the abundance of one species in the sample, α tends to the number of singletons (species with only one individual in the sample) when sample is large and N is the total number of individuals in the sample. Hence, this function describes the probability of one species having r individuals in the sample of N individuals taken from a community, given certain values of α . This is the only parameter of Logseries and represents the ratio at which species are added with increasing number of individuals in sample. Because of this property and sample size independence, α may be considered a diversity index and have been widely used to

compare communities, the well-known Fisher's α (May 1975, Tokeshi 1999, Hubálek 2000, Magurran 2004).

The use of the Lognormal distribution as a SAD model was came from the proposition that the abundance distributions of large sets of species would have a normal shape when represented in logarithmic scale (Preston 1948). The probability density function that describes this distribution is commonly represented by (Limpert, Stahel & Abbt 2000):

$$f(r|\mu,\sigma) = \frac{1}{r\sigma\sqrt{2\pi}} e^{\left(-\ln(r)-\mu^2/2\sigma^2\right)} \quad (2)$$

, where μ and σ are the mean and standard deviation of the data in logarithm scale, respectively. This equation, in turn, gives us the probability of a value of r is found at a given interval, considering values of μ and σ . Originally, the effect of sampling was included through an imaginary line that truncates the distribution at right, the “veil line” (Preston 1948). A more rigorous solution was suggested by Bulmer (1974), that mixed the Lognormal with the Poisson function, to represent the community abundances and the sampling process, respectively. The resulting distribution is the Poisson-lognormal distribution, that allows the fit of the lognormal model from the sample. As the Lognormal, the Poisson-lognormal has a location parameter M , which relates to the location parameter μ of the lognormal. The σ parameter of Lognormal, which represents the shape of distribution, is preserved in the Poisson-lognormal, and thus does not change with the sampling effort. Hence, σ can be interpreted as a dominance index (May 1975) and is estimated through fitting the Poisson-lognormal distribution to abundance data from a sample.

We simulated communities using the two probability distributions described above and different parameters values. Parameter values and community sizes were

compatible with values estimated from abundances of birds sampled by mist nets. For each community simulation, we simulated repeated samples with variable and fixed effort. Then, both models of abundance distribution were fitted to the samples and selection bias was estimated from the proportion of simulations where the abundance distribution model of community were not selected from the sample. Parameter values obtained from the samples were compared with the values used to generate communities and biases were calculated from these deviations.

Community simulations

Communities were simulated using a range of α (from Logseries SADs), σ , μ (from Lognormal SADs) and community sizes (for both) from empirical studies. These values were estimated (using a maximum likelihood approach) from fitted Logseries and Poisson-lognormal distributions to 60 bird inventories in southeastern Brazil. These studies were chosen because they utilized mist nets to sample bird communities that minimizes species identification and counting errors and because they represent a broad range of species richness and community sizes. The estimated range of parameters under investigation was from 3.6 to 17 for the Logserie's α , from 1.26 to 2.49 for the Lognormal's σ and was from -2.96 to 0.83 for the Lognormal's μ . These ranges were divided in pentiles and the resulting values were used to generate each community simulations scenarios. For all Lognormal's simulated scenarios we used only the maximum μ value obtained. To get the figures of community sizes to our simulations, we used a subset of samples that had recaptures history (Uezu 2006), which allowed us to calculate upper and lower confidence interval of community size estimation, by the Jolly-Seber mark-recapture method (Krebs 1989). The community sizes values used were 500, 1000, 2000, 3000 and 4000. For each simulation scenario,

a pentile value of parameter and a community size value were used. 1000 cycles were performed for each scenario and in each cycle a community was generated.

Sample simulations

The sampling process was simulated by assuming that all individuals of the communities have the same probability of being caught and that every capture is independent of the other. Consequently, the sampling process can be represented by a Poisson distribution (Green & Plotkin 2007)

$$f(k|\lambda) = e^{-\lambda} \frac{\lambda^k}{k!} \quad (3)$$

and this function gives the probability of observing k individuals of a given species, given one value of parameter λ , which represents the expected abundance which is the mean capture rate per sampling unit (Green & Plotkin 2007).

If we define sample intensity a as the fraction of individuals of the community included in the sample, the expected abundance of each species in the sample is obtained multiplying the sample intensity a by λ parameter for the species. At every simulation cycle, two samples were taken from each vector of abundances generated for the communities, one with variable sampling intensity and another with a fixed one, as described below.

Sampling intensity values

We used a beta distribution to generate random values of sample intensity because it generates values in a range between 0 and 1. This probability function has two parameters, A and B and they both alter the shape of distribution (Bolker 2008). First, we calculated empirical sampling intensity values in our empirical bird dataset dividing the number of individuals sampled by the estimated size of the community with historical data recapture by community size values estimated with historical data

recapture. The resulting values of sampling intensities ranged from 0.02 to 0.63 (mean=0.22). Then, we obtained the beta distribution parameter values by fitting a beta distribution (by maximum likelihood) to these sampling intensity values obtained empirically. For each simulation scenario, 1000 random sampling intensity values were generated from this beta distribution. These random values were used as the sampling intensities in each cycle of each scenario, thus simulating samples with variable sampling intensity. To simulate fixed sampling intensity in all 1000 cycles, we used the average of 1000 values previously generated to simulate the variable sampling intensity. Hence, each simulation scenario consisted of 1000 samples from a community with variable sampling intensity, and other 1000 samples taken from the same community, but with fixed intensity. Sampling intensity values equal to or less than 0.06 were discarded because they generated very small samples when the size of the community was small, making it difficult to fit the models.

Analyses

Model fit and model selection

We used a maximum likelihood approach to estimate parameter values and fit our models to data. This method is based on maximization of a log-likelihood function, which expresses the plausibility of each model to describe the available data (Johnson & Omland 2004). The log-likelihood function is simply the sum of the logarithm of the probabilities that a given model assigns to each observed value (Bolker 2008). Maximum likelihood estimates of the parameters of the models were found through minimization of the negative log-likelihood function with computational optimization (Bolker 2008).

For Logseries, the maximum likelihood estimates was obtained by the minimization

of a negative-maximum likelihood function code written by the authors, that uses the Logseries probability distribution function from Alonso, Ostling & Etienne Appendix (2008). For the Lognormal model, in turn, the minimization of likelihood function and likelihood parameter estimate were carried out using the function `poilogMLE` from the “`poilog`” package of R environment (Grøtan & Engen 2008).

To assess which model best fits the data we used the Akaike information criterion (AIC). This metric is derived from maximum likelihood and allows us not only to compare models, but also penalizes models with more parameters (Burnham and Anderson 2002). The model with the lowest AIC is considered the best model in relation to other if differences between AIC of two models are greater than 2. If the differences between AIC were equal or lower than 2, both models are equally plausible.

Model Selection Bias

To evaluate the bias in model selection caused by random variation of sampling intensities among communities, we calculated the proportion of simulation cycles in which the model used to generate the abundances in the communities was not selected from the data in the sample. This measure is made by comparing the AIC values of competing models. For the model selection bias used here, the number of times the original community model was not selected was divided by the number of simulation cycles. For a percentual estimate, the result was multiplied by 100.

Parameter Estimate Biases

Like model selection bias, parameter estimate biases were expressed as percentages of the 1000 cycles. For both α and σ , the bias estimate was calculated by the difference between the average of 1000 estimated values and the original values used

to generate communities in each simulation scenarios. Estimation biases were also expressed as percentage of the parameter value, multiplying the results of estimated/original parameter value fraction by 100.

RESULTS

Model selection biases

The simulations of samples with variable and fixed sample intensity did not present relevant differences between them, regardless of the model used to simulate the community. However, the model selection and parameter estimation biases for the Logseries and the Lognormal communities were markedly different. When abundances in the community followed the Logseries, the sample with a fixed sampling intensity led to slightly lower selection bias when communities were larger, going to be slightly more biased than samples with variable sampling intensities, when communities were smaller. The Logseries model was correctly identified as a plausible description of the data sampled in 90-95 % of the simulations. Increasing of the α value and community size did not represent changes in magnitude of this selection bias, which remained around 5-10% in all tested scenarios (FIG.1, first five graphs). As in model selection approach the plausibility of a model is given by the sum of probabilities that a model assigns to the observed data, the greater the number of species or abundances generated, the greater the number of replicas used to fit models. Therefore, we represent the expected number of species for each abundance and sample species richness in all scenarios, allowing the comparison between biases and quality of fit (FIG 1, last graph).

Fig. 1: Model selection biases for 1000 simulations of samples taken from species abundances distributions generated by a Logseries function. In first five graphs black symbols represents simulations results of model selection bias of samples with variable sampling intensity, which is the fraction of individuals in the community included in the sample. Red symbols represents model selection bias of fixed sampling intensity sample simulations. In each of these graphs we represented a mean community size (showed in the graph title) and the percentage of selection bias in function of the values of α used in simulations. The sixth and last graph represents the species-abundance relationships for different values of abundance. Circles represent e number of species included in samples with variable sampling intensities and triangles the number of species presented in fixed sampling intensity samples. Lines represents the expected species richness for each abundance and α , by the Logseries model and lines colors indicate the community sizes (Black = 500, Red = 1000, Green = 2000, Dark blue = 3000 and Light blue = 4000).

On the other hand, in simulations using the Lognormal model neither of two sample types did show a clear pattern of lower selection bias. However, the Lognormal

model presented a pronounced model selection bias in almost all simulated scenarios. In all community sizes used, the selection bias were minimal and remained around 10% when σ value was low, but the selection bias increased with the increase of the σ values, reaching 40% when the σ was the highest. With simulated communities around 1000 and 500 individuals, the higher values of σ led to a high degree of dominance within communities, precluding the α estimate because only one or two species were sampled and consequently, Logseries fit and comparison between models was not possible (FIG. 2, fourth and fifth graphs). When comparing the expected species richness between two models, the Lognormal presented higher maximum richness values than Logseries but the lower values of richness was equivalent among models (FIG.1 and 2, last graphs).

Fig. 2: Model selection biases for 1000 simulations of samples taken from species abundances distributions generated by a logormal function. In first five graphs black symbols represents results of simulations with variable sampling intensity, which is the fraction of individuals in the community included in the sample. Red symbols represent values for simulation of fixed sampling intensity. In each of these graphs we used a mean community size (showed in the graph title) and we represented the percentage of selection bias in function of the values of σ used in simulations. Last graph represents the species-abundance relationships for different values of abundance. Circles represent e number of species included in samples with variable sampling intensities and triangles the number of species presented in fixed sampling intensity samples. Lines represents theoretical distribution of sample species richness for each abundance and σ by the lognormal model and colors represent the community sizes (Black = 500, Red = 1000, Green = 2000, Dark blue = 3000 and Light blue = 4000).

Parameters Estimation biases

For the estimation biases of the parameters, in samples with fixed intensity, low

values of α caused larger bias, whereas with high α values, variable sampling intensity resulted in greater parameter estimation bias. Nevertheless, the difference between the biases with or without variable sampling intensity was not greater than 5% in almost all cases. For the Fisher's α , the estimation bias was low, remaining at around $\pm 5\%$. When the community abundances were generated from a Logseries with low alphas, there was an overestimation of the estimated value of alpha over the sample compared to the original. As we increased the value of α in the community, they tend to be underestimated in the sample. The underestimation bias of the α increased more rapidly when the size of the community, and consequently the size of sample, were small (FIG. 3, in first five graphs).

Fig. 3: Parameter estimation biases for 1000 simulations of samples taken from species abundances distributions generated by a logseries function. In first five graphs black symbols represents results of simulations with variable sampling intensity, which is the fraction of individuals in the community included in the sample. Red symbols represent values for simulation of fixed sampling intensity. In each of these graphs we used a mean community size (showed in the graph title) and we represented the percentage of selection bias in function of the values of α used in simulations. Last graph represents the species-abundance relationships for different values of abundance. Circles represent the number of species included in samples with variable sampling intensities and triangles the number of species presented in fixed sampling intensity samples. Lines represent theoretical distribution of sample species richness for each abundance and α by the logseries model and colors represent the community sizes (Black = 500, Red = 1000, Green = 2000, Dark blue = 3000 and Light blue = 4000).

For the Lognormal's σ parameter, in turn, the estimated biases with fixed sample intensities were smaller in all situations, but the differences between two types of sample biases increased when community sizes declined. These parameter estimation

biases were low when the values of σ in the community were also low, but increases faster when we used the two larger values of sigma for all community sizes. The size of the communities also had an effect on the parameter estimation bias. The maximum bias was -10% in communities of 4000 individuals but rose near to -30% when the size of communities was reduced to 2000. Just as in the analysis of model selection when the community size was small, very high values of σ (highest value when the size was 1000 and the two largest with 500 individuals) generated communities with a high degree of dominance. This led σ values oscillate greatly, resulting in very low, sometimes very high biases, making uninformative the expression of biases in these scenarios (FIG. 4, in first five graphs).

Fig. 4: Parameter estimation biases for 1000 simulations of samples taken from species abundances distributions generated by a lognormal function. In first five graphs black symbols represents results of simulations with variable sampling intensity, which is the fraction of individuals in the community included in the sample. Red symbols represent values for simulation of fixed sampling intensity. In each of these graphs we used a mean community size (showed in the graph title) and we represented the percentage of selection bias in function of the values of σ used in simulations. Last graph represents the species-abundance relationships for different values of abundance. Circles represent e number of species included in samples with variable sampling intensities and triangles the number of species presented in fixed sampling intensity samples. Lines represents theoretical distribution of sample species richness for each abundance and σ by the lognormal model and colors represent the community sizes (Black = 500, Red = 1000, Green = 2000, Dark blue = 3000 and Light blue = 4000).

As noted in model selection bias section, the maximum expected richness predict by Lognormal was much more higher than Logseries and minimum expected sample richness were equivalent between models, which shows equivalence between the

samples with few species and consequently the quality of the fit among the models. (FIG. 3 and 4, last graphs).

DISCUSSION

In the present study we found out that a variation in the sampling intensity among samples taken from the same community did not affect strongly the chances of identifying the correct SAD model, independently of the species abundance distribution model used to generate the abundances in the community. But when we analyze the biases of model selection, sampling with fixed intensity gives less biases when the community size is large for Logseries and the Lognormal did not had a clear tendency. For parameter bias estimate, in turn, fixed sampling intensity showed less biased estimates for Logseries when α was low and in all used values of σ for the Lognormal. In general, bias of model selection in Logseries was lower than 10% in all tested scenarios but in Lognormal community simulations, model selection biases ranged from 10% to 40% with σ value increase and community size decrease.

Parameter estimate bias follow the same tendency, remaining below 10% for α in all scenarios and ranging from 10 to 30% with the increase of σ and decrease of community size.

We conclude that fixed sampling intensity had slightly advantage on variable sampling intensity, mainly in σ parameter estimation, but this advantage did not affect consistently the model selection and parameter estimates in any of the models. As there is strong evidence that variation in sampling intensity among communities in nature (MacArthur & MacArthur 1974, Remsem & Good 1996, Faaborg, Dugger & Arendt 2007, Bonter, Brooks & Donovan, 2008), our results show that the effect of

varying sampling intensities not increase the chances of obtaining the two main types of expected errors in the model selection approach. So, the species abundance distribution models can be a useful tools in comparative studies of communities, even with different sampling intensities among communities.

The main difference in the magnitude of the biases in model selection and parameter estimates were among models. The Logseries model had a small selection and parameter estimation biases, with α parameter estimation bias slightly increased as the size of the community was reduced. In contrast, the Lognormal model showed an increase of model selection and parameter estimate biases along the increase of the σ values and decrease of community sizes. Other studies have consistently pointed that Logseries have best fits in small samples and less diverse communities and that Lognormal have better performance for large samples and to represent more diverse communities (May 1975, Hubbell 2001, Magurran 2004). As the Preston (1948) argued, with the increase of σ in the community and with the removal of samples from this community, Lognormal model lost its mode and its shape was closer to the standard inverted J, resembling more the Logseries and favoring the fit of the Fisher's model (Magurran 2005). So, we can conclude that the Logseries model is more plausible to represent the simulated communities in this work than the lognormal and this advantage increases when the communities are smaller and have higher dominance.

For parameter estimate biases, Logserie's α suffered less bias in all diversity range proposed for the simulations than σ of the Lognormal. Fisher's α had been considered an index of diversity because it provides the relationship between the number of new species added in the sample as the number of individuals increases, taken from a

infinite theoretical reservoir of species (Fisher, Corbet & Williams 1943). Despite its property, α showed slight under and overestimations depending on the value of α used in the simulated community. This may be happen because when the α value and size of the community is low, the dominance in community is high and the most abundant species dominate the sample. Then the number of species is very small and abundances of these species are very large. Then, the low chances of sample rarer species can lead to an estimation of lower dominance than actually exists. On the other hand, when the community size is large and α is high, the dominance is much lower and even if the sample is fairly representative, the number of species is great and evenness within the sample will be underestimated.

For the σ parameter, is expected that it does not suffer larger bias, because the sampling process could affect the mode of community distribution (μ parameter) but not its shape (σ parameter). So, in theory, σ is independent of sample size and could be obtained from the sample using the Poisson-lognormal equation (Bulmer 1974). However, with the increase of σ value, increase the chances of Lognormal predicts higher and lower values which, in practice, means increase of community dominance (Limpert, Stahel & Abbt 2000). Then, when we simulated communities with larger values of σ and small community sizes, this leads to higher chances of capturing only the most abundant species and lower chances of sample the rarer ones. Therefore in these situations there is a great underestimation of the dominance and hence, of the σ parameter. On the other hand, when σ is low and the size of the community is large, abundances of the most abundant species fall and rare species is more likely to be captured, decreasing the dominance within the sample and the underestimation of σ

parameter.

The influence of the sampling process on studies in ecology has long been recognized (Fisher, Corbet & Williams 1943, Preston 1948, MacArthur & MacArthur 1974). Characteristics of organisms, environments, climate, method and knowledge of the researcher may affect the final outcome of the study and the decisions to be made later (MacArthur & MacArthur 1974, Remsem & Good 1996, Elphick 2008). We tested the sensibility of two models of species abundance distribution against different sampling intensities and their applications to compare different communities. Our results showed no influence of the random variation of sampling intensity on the selection of models and estimates of their parameters, as expected when these models were proposed (Fisher, Corbet & Williams 1943, Bulmer 1974). However, we found that one of the models, the Logseries model is less prone to biases than the Lognormal model, at least in the ranges of diversities and abundances we used in this work, which are reasonable for most vertebrate communities. Thus, we conclude that the Fisher's Logseries model is more robust to perform comparisons between different communities and that can be used more safely to make inferences about the patterns and processes that determine natural communities structure.

Capítulo 2

**Diversidade e dominância em comunidades de aves de sub-bosque e sua relação
com fatores ambientais e antrópicos.**

RESUMO

Modelos de distribuição de abundância são indicados para representar a diversidade em comunidades naturais por que descrevem a relação entre o número de espécies e de indivíduos e, portanto, o grau de dominância nas comunidades. O estudo de padrões regionais ou locais de diversidade são centrais na ecologia de comunidades, porém a ocorrência e/ou interação de processos em diversas escalas é limitante para se entender a importância ou influência de cada um. No presente trabalho, nós avaliamos a relação da produtividade, biogeografia e da perda e fragmentação de habitats sobre a diversidade e dominância em comunidades de aves de sub bosque no sudeste do Brasil. Para isto, nós construímos modelos gaussianos lineares simples e múltiplos usando estas variáveis preditoras de forma isolada ou combinada, afim de escolher aquele ou aqueles modelos que melhor descrevessem a variação da diversidade observada nos dados. O melhor modelo entre os concorrentes foi o que previa uma relação entre produtividade e diversidade. A adição dos efeitos da produtividade com a perda ou fragmentação de habitats, assim como a interação entre produtividade e perda de habitats também foram explicações plausíveis. No entanto, a incerteza associada sobre a existência ou ausência de relação das variáveis antrópicas com a diversidade nestes modelos múltiplos apontam para uma maior importância da produtividade como preditora da diversidade nesta região. Portanto, a influência de fatores em escalas amplas, como a produtividade, assim como o efeito antrópico em nível da paisagem devem ser considerados no estudo da diversidade e na proposição de medidas conservacionistas.

Palavras-chave: alfa de Fisher, seleção de modelos, produtividade, fragmentação, avifauna

ABSTRACT

Species abundance distribution models are suitable to represent the diversity of natural communities because they describes the relation between number of species and individuals and, therefore, the dominance degree in communities. The study of regional or local patterns of diversity is central in community ecology, but the occurrence and/or interaction of processes at different scales is constraining to understand the role of each one. In this work, we evaluate the relation of productivity, biogeography and habitat loss and fragmentation on diversity and dominance degree in understory bird communities in southeastern Brazil. For this, we build simple and multiple linear Gaussian models using the predictor variables in isolation or combined with each other, in order to choose that or those models that best describe the diversity variation observed in the data. The best model among the competitors was one that provided a link between productivity and diversity, but the addition of the effects of productivity with the loss or fragmentation of habitats, as well as the interaction between productivity and habitat loss were also plausible explanations. However, the uncertainty about the existence or absence of anthropogenic variables effects on diversity in these multiple models point to greater importance of productivity as a predictor of diversity in this region. Therefore, the influence of factors in large scales, such as productivity, as well as the effect of anthropic landscape level should be considered in the study of diversity and in proposing measures for the conservation of species.

Key-words: Fisher's alpha, model selection, productivity, fragmentation, avian communities

INTRODUÇÃO

Assim como a riqueza de espécies, o número de indivíduos de cada espécie é uma das medidas da diversidade em comunidades de organismos (Magurran 2004). A riqueza é mais frequentemente utilizada como medida de diversidade, pela sua interpretação mais direta e rápida, e pela maior facilidade de mensuração. Porém, a abundância é muito mais relacionada com fatores demográficos e evolutivos (Tokeshi 1999, Clarke e Gaston 2006). Uma forma de combinar estas duas medidas para análise da diversidade em comunidades são as curvas de distribuição de abundâncias das espécies (DAE¹, McGill *et al.* 2007). Estas curvas são modelos ajustados à distribuição de frequências de indivíduos por espécies, portanto expressam a dominância ou equabilidade entre as espécies nesta comunidade (May 1975). A utilização destas distribuições de abundâncias das espécies para o estudo de comunidades é mais informativa por que ela não representa apenas um índice sintético, mas sim uma relação entre as duas grandezas que compõem a diversidade (riqueza e abundância relativa), maximizando o uso da informação disponível para representar a comunidade (Tokeshi 1999).

As DAE também são importantes para a teoria ecológica por revelar um dos mais antigos e gerais padrões em ecologia de comunidades, o padrão conhecido por curva côncava ou “hollow curve” (McGill *et al.* 2007). Independente do grupo de organismos ou ambiente estudado, a maioria das espécies dentro das comunidades é rara, isto é, possui poucos indivíduos, e há poucas espécies muito abundantes, o que resulta em uma distribuição de frequências côncava, ou em “J-invertido” (Fisher *et al.* 1943, Preston 1948, Pielou 1975, Dewdney 2001). Devido à generalidade deste padrão, muitos biólogos e ecólogos propuseram modelos matemáticos para explicá-lo

¹ Na literatura recente encontra-se a sigla SAD, de Species-abundance distribution

(e.g. Motomura 1932, Fisher *et al.* 1943, Preston 1948, MacArthur 1957, Sugihara 1980, Dewdney 1998, Hubbell 2001). Porém, a grande quantidade de processos apontados como geradores deste padrão e a falta de testes empíricos com procedimentos que permitam escolher entre estas múltiplas hipóteses tem dificultado o avanço deste tópico de investigação (McGill *et al.* 2007). Apesar destes fatos, a utilização de modelos de distribuição de abundância relativa de espécies tem se mostrado muito útil na identificação de padrões para comparação de comunidades distintas (Sugihara 1980, Hubalék 2000, Volkov *et al.* 2003, Gray *et al.* 2006) e para avaliação do efeito de variáveis climáticas e de perturbações sobre comunidades naturais (Gray 1979, Hill e Hamer 1998, MacNally 2006, Mc Gill *et al.* 2007).

O estudo de padrões regionais e globais de diversidade é um dos principais focos em ecologia de comunidades (e.g. Clarke e Gaston 2006, Davies *et al.* 2007, Mittelbach *et al.* 2007, Qian e Ricklefs 2008). O padrão mais conhecido é o aumento do número de espécies dos pólos em direção ao equador, conhecido como gradiente latitudinal de diversidade (Gaston 2000, Willig *et al.* 2003). Uma das principais hipóteses propostas para explicar este padrão é a de que em latitudes menores (i.e. trópicos), a produtividade é maior, o que poderia afetar positivamente os tamanhos populacionais e negativamente as taxas de extinção (Whittaker *et al.* 2003, Hawkins *et al.* 2003). Adicionalmente, uma maior produtividade poderia afetar a estrutura e disponibilidade de biomassa para os organismos consumidores, o que aumentaria a amplitude de nichos e espectro de recursos disponíveis (Hill e Hill 2001, Symonds e Johnson 2008). Por outro lado, a diversidade pode ser diferente entre determinadas regiões de uma mesma latitude devido a fatores históricos e biogeográficos (Olson *et al.* 1991, Ricklefs 2004). Perturbações climáticas (Rosenzweig 1995), eventos de

migração e radiação de linhagens (Wiens e Donoghue 2004) ou a geografia do ambiente (Ricklefs 2004) podem gerar respostas diferentes entre grupos de organismos aparentados, porém que evoluíram separadamente (Davies *et al.* 2007, Qian 2008).

Por fim, a alteração e fragmentação dos habitats pelo homem nos últimos séculos tem gerado grandes impactos sobre a diversidade (Fahrig 2001, 2003, Fonseca *et al.* 2007, MacNally 2007, Banks-Leite *et al.* 2010), o que pode levar a alterações destes padrões de diversidade biológica em escala global e regional. A perda de cobertura vegetal na paisagem, por exemplo, pode levar a uma perda grande de espécies devido à diminuição da quantidade e diversidade de habitats naturais (Andrén 1994, , Radford *et al.* 2005). Além desta perda, a fragmentação ou distribuição espacial dos remanescentes pode isolar pequenas populações e diminuir o fluxo de indivíduos entre manchas de habitat, o que contribui para a perda de espécies por estocasticidade demográfica, bem como por reduzidas taxas de colonização das manchas em longo prazo (Stouffer e Bierregaard 1995, Fahrig 2003, Sodhi *et al.* 2006).

Apesar de fatores em múltiplas escalas afetarem a diversidade, poucos estudos os analisam de forma integrada (Whittaker *et al.* 2001, Wiens e Donoghue 2004). Processos promotores da diversidade, como por exemplo origem ou dispersão de espécies, frequentemente são considerados em estudos em escalas globais ou regionais, enquanto que processos que levam às espécies à extinção, como interações competitivas ou perturbações, são considerados essencialmente em escalas menores (Ricklefs 2004). Portanto, a escala espacial analisada é importante por que pode influenciar fortemente os resultados obtidos (Hill and Hamer 2004). Por exemplo, a

produtividade pode afetar positivamente a diversidade em escala global, porém, esta pode diminuir a diversidade e aumentar a dominância de plantas em campos experimentais (Tokeshi 1999, Rosenzweig 1995). Da mesma forma, a diversidade de aves e de borboletas pode aumentar ou diminuir em paisagens perturbadas, dependendo da escala espacial amostrada (Hill and Hamer 2004). Assim, uma abordagem em múltiplas escalas poderia ajudar a esclarecer a importância e a contribuição dos processos em cada escala para explicar os padrões de diversidade observados hoje (Hill e Hill 2001). No presente trabalho, nosso objetivo foi avaliar qual a relação de variáveis climáticas, históricas e antrópicas com a distribuição de abundâncias de espécies em comunidades de aves de sub bosque. As aves formam o grupo mais conhecido e estudado dentre todos os vertebrados, principalmente pela sua ampla distribuição por todos os continentes e pela facilidade e multiplicidade de métodos disponíveis para seu estudo (Cody 1985, Bibby *et al.* 2000). Além disso, este grupo se caracteriza pela sua sensibilidade a condições e alterações ambientais, o que faz deste um dos principais modelos de estudo para entender a influência de variáveis ambientais e antrópicas sobre a diversidade (Cody 1985, Hawkins *et al.* 2003, Hill e Hamer 2004, Hurlbert 2004, Davies *et al.* 2007). Como variáveis preditoras das DAE, usamos a produtividade, ecorregiões e atributos da paisagem (quantidade de cobertura vegetal e agregação de fragmentos florestais) para avaliar a influência de fatores globais, regionais e locais sobre a diversidade e dominância nas comunidades de aves. Utilizamos uma das maiores bases de dados sobre levantamentos de aves realizados em toda a região sudeste do Brasil e compilamos inventários de aves em localidades em diferentes ecorregiões e com diferentes graus de fragmentação. Nossas hipóteses são que um aumento da produtividade primária tem um efeito

positivo sobre a diversidade e negativo sobre a dominância (Symonds e Johnson 2008), o que deve se refletir em mais espécies com uma distribuição mais equitativa de abundâncias. Também esperamos que em ecorregiões com estrutura vegetal mais complexa exista maior diversidade e menor dominância (Hurlbert 2004), e que estes efeitos positivos da produtividade e ecorregião sejam alterados em escalas menores pela perda e fragmentação de habitats, que devem levar a uma redução do número de espécies e um aumento da dominância nas comunidades de aves (Hill e Hamer 1998).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Os dados de diversidade das comunidades de aves no sudeste brasileiro foram obtidos a partir de compilação de inventários de aves publicados em artigos e teses, realizados entre os limites definidos pelas coordenadas geográficas 51°W e a costa leste brasileira e entre 19° e 28°S, englobando parte dos estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina (Hasui *in prep*). Dentro destes limites, foram escolhidas 104 localidades amostradas em diferentes estudos (Anexo 1), a partir de seis principais critérios. São eles:

- O método usado na coleta deveria ser o de rede de neblina, pela redução de erros de identificação e contagens entre observadores diferentes e pela facilidade de padronização do esforço amostral entre diferentes estudos (Remsen e Good 1996, Develey 2003). Todos os trabalhos escolhidos utilizaram redes com malha entre 30 e 38 mm, por que a inclusão de malhas muito variáveis pode fazer variar a probabilidade de captura das espécies (Piratelli 2003), o que dificultaria a comparação entre os estudos;

- O estudo deveria ter informações completas quanto à identificação das espécies e sua abundância, se possível especificando o número de capturas e/ou recapturas das espécies por localidade amostrada. Este critério foi adotado por que alguns trabalhos não especificaram o número de indivíduos ou espécies capturados em cada um dos pontos amostrais. Desta forma, a exclusão destes trabalhos foi necessária para se evitar a análise de amostras incompletas ou de amostras compostas. Adicionalmente, o modelo de distribuição de abundância das espécies usado assume amostragem com reposição, o que exige a informação de número de capturas e recapturas, ou pelo menos de que as abundâncias reportadas são capturas, e não número de indivíduos.

- Foram incluídos apenas inventários realizados em fragmentos de vegetação nativa com áreas de 2 ha ou mais, a fim de se evitar comunidades com muitas espécies de áreas antropizadas, o que afeta a composição e poderia afetar a distribuição de abundância de espécies nestas amostras (Banks-Leite *et al.* 2010) (Anexo 1).

- Os fragmentos inventariados deveriam ter pelo menos 20 anos de regeneração ou terem sido restaurados com espécies nativas há mais de 20 anos, o que foi utilizado para padronizar a estrutura vegetacional e estágio sucessional dos locais amostrados, pois a variação desta estrutura também poderia afetar a capturabilidade das espécies (Blake e Loiselle 2001);

- Os inventários deveriam ter localização exata em coordenadas geográficas (Anexo 1), pois a partir destas foram obtidas as variáveis climáticas e estruturais da paisagem em torno das amostras e;

- Foram escolhidos os trabalhos que realizaram coletas em pelo menos dois

períodos no ano e, preferencialmente, em duas estações distintas, a fim de obter uma amostra representativa da variação sazonal da avifauna no local (Boulinier *et al.* 1998).

Além destes fatores, a distância mínima entre pontos de inventário respeitada para garantir a independência das amostras foi de 100 m, sendo que amostras coletadas com distâncias menores do que isto foram somadas e consideradas amostras provenientes da mesma comunidade. A nomenclatura das espécies foi atualizada de acordo com a lista do site Avibase, que é mantido pela Bird Studies Canada, instituição filiada à Birdlife International e que conta com cerca 5000000 de registros de aproximadamente 10000 espécies ao redor de globo (disponível em: <http://avibase.bsc-eoc.org>).

Amostragem das comunidades de aves

Embora redes de neblina permitam maior padronização dos inventários (Bibby *et al.* 2000, Develey 2003), este método apresenta algumas desvantagens, como qualquer outro método usado para a realização de estimativas populacionais (Blake e Loiselle 2001). A principal desvantagem das redes de neblina para inventários de comunidades de aves é sua seletividade, dado que captura preferencialmente espécies de sub bosque que ocorrem entre 0,5 e 2,6m (Bonter *et al.* 2008). Por isso, nós excluimos das análises as espécies que ocorrem exclusivamente no estrato médio e no dossel da florestas, bem como aquelas consideradas espécies terrestres (Stotz *et al.* 1996). Mesmo assim, a capturabilidade entre as espécies de sub bosque pode ser diferente principalmente devido a fatores comportamentais das espécies e dos indivíduos (MacArthur e MacArthur 1974). Estas diferenças podem afetar as probabilidades de captura, assim como fatores associados à estrutura da

vegetação, que podem estar correlacionados com as variáveis preditoras. Por exemplo, a produtividade pode afetar tanto a diversidade quanto a produção de biomassa dos vegetais, aumentando assim a complexidade da vegetação e alterando a capturabilidade no local amostrado (Remsen e Good 1996, Blake e Loiselle 2001). Apesar destes fatores serem apontados como problemáticos em estudos comparativos usando este método, simulações computacionais realizadas anteriormente mostraram que, tanto a diferença de capturabilidade entre as espécies (Mandai 2010), quanto entre locais com diferentes estruturas vegetacionais (Rodrigues e Prado *in prep.*), podem afetar o ajuste e estimativas dos parâmetros de modelos de DAE, porém não inviabilizam o uso destes modelos na detecção da relação entre variáveis ambientais e a diversidade em comunidades naturais.

Variável dependente: alfa de Fisher

O modelo de distribuição de abundâncias escolhido para descrever a diversidade das comunidades foi a série logarítmica de Fisher *et al.* (1943), por que esta distribuição apresentou melhor ajuste aos dados empíricos, comparadas às distribuições log-normal e exponencial. Além disto, esta distribuição tem um único parâmetro, denominado alfa de Fisher, que possui uma relação direta com a riqueza e a abundância, o que caracteriza completamente a distribuição, dado um certo número de espécies e de indivíduos na amostra. Em outras palavras, no modelo de série logarítmica, o alfa de Fisher é uma estatística suficiente da relação entre riqueza abundância em uma amostra de uma comunidade (Alonso *et al.* 2008). Este parâmetro é tradicionalmente usado como um índice de diversidade por possuir outras duas propriedades muito interessantes para comparar comunidades diferentes. Primeiro, possui uma interpretação biológica muito clara, pois representa a relação de

dominância entre as espécies (May 1975). Segundo, por este parâmetro representar uma taxa de adição de espécies novas à amostra à medida que se aumenta o número de indivíduos amostrados, ele é, por definição, independente do esforço amostral e, portanto uma boa medida para comparação entre comunidades amostradas com intensidades amostrais diferentes (Cap. 1).

A independência do alfa em relação ao tamanho amostral não é casual, e sim resultado da inclusão do efeito de amostragem no modelo desenvolvido por Fisher. A dedução da distribuição série logarítmica foi feita utilizando duas distribuições de probabilidades, a de Poisson, que representa o processo amostral e a gama, que representa as abundâncias das espécies na comunidade (Pielou 1975). A composição destas duas funções de probabilidades resultou em uma distribuição binomial negativa, que possui dois parâmetros, sendo que um deles, chamado de p , é relacionado ao tamanho amostral. Fisher isolou os termos relacionados a p em um parâmetro que denominou X de sua série logarítmica, o que fez este parâmetro ser relacionado com o esforço amostral (Fisher *et al.* 1943). O outro parâmetro, conhecido por alfa, expressa a relação entre riqueza e abundância à medida que a amostra (expressa por X) varia, sendo, por definição, independente do tamanho amostral. Valores baixos de alfa indicam que poucas espécies são adicionadas à medida que a amostra aumenta, o que significa que as espécies comuns são mais numerosas, ou maior dominância. Quando o alfa é alto, as espécies raras são mais numerosas e o aumento da amostra acresce muitas espécies (Pielou 1975). Esta abordagem, em que dois processos diferentes, a tomada de amostras e o processo que gera o padrão ecológico, são modelados com distribuições distintas, é conhecida hoje por modelagem hierárquica (Royle e Dorazio 2002). Desta forma, a representação da

comunidade ou população amostrada é assumidamente interpretada como uma amostra da comunidade sob a influência do processo amostral utilizado (Fisher *et al.* 1943), o que facilita a identificação de erros de mensuração ou influência dos métodos de coleta sobre as estimativas de diversidade (Royle e Dorazio 2002) e é relevante em vista das diferentes probabilidades de capturas entre localidades, entre períodos sazonais das amostras e entre espécies e indivíduos (Boulinier *et al.* 1998, Mackenzie *et al.* 2002).

Variáveis independentes

Para a representação das variáveis ligadas à diversidade, produtividade e efeito histórico biogeográfico, nós utilizamos as variáveis evapotranspiração potencial (PET) e o conceito de ecorregiões desenvolvido por Olson *et al.* (2001), respectivamente (Anexo 2). O impacto antrópico, aqui considerado como a perda e fragmentação de habitats, por sua vez, foi mensurado com a quantidade de cobertura vegetal nativa remanescente e da agregação entre manchas de habitat em um raio de 5 km em torno dos fragmentos (Anexo 2), respectivamente.

Variáveis de diversidade

Evapotranspiração potencial (PET): A evapotranspiração potencial (PET) expressa a razão entre a quantidade de água que entra no ecossistema na forma de chuva e o potencial para esta água evaporar. Assim, o valor de PET de cada ponto amostral foi estimada de acordo com Loiselle *et al.* (2008) (adaptado de Holdridge *et al.* 1971), como a razão entre biotemperatura média anual (temperatura entre 0 e 30°C, pois valores abaixo ou acima destes são considerados inibitórios fisiologicamente às plantas) e precipitação anual acumulada (mm). A razão encontrada entre estas duas variáveis foi multiplicada por 60, que é uma constante obtida empiricamente (Loiselle

et al. 2008). Valores de PET obtidos neste cálculo iguais a um, indicam que a evapotranspiração é igual à precipitação anual; quando o valor obtido de PET é menor que um, a precipitação é maior que evapotranspiração e que, portanto há água excedente; por outro lado, quando os valores de PET são maiores que um, isto indica que a evaporação é maior que precipitação, o que indica a existência de déficit hídrico durante pelo menos parte do ano (Anderson *et al.* 2002). Como a temperatura e disponibilidade de água são os principais limitantes da produção primária em escala global (Hawkins *et al.* 2003), o índice PET que usamos é um indicador da produção de biomassa vegetal (Wright 1983) e, conseqüentemente, da quantidade de recursos ou de habitats disponíveis para os animais (Whittaker *et al.* 2003).

Os valores de temperatura média anual e precipitação acumulada anual utilizados no cálculo do PET foram obtidas no site Worldclim (disponível em: www.worldclim.org), em uma resolução de 30 arc s (aprox. 1 x 1km)(Hijmans *et al.* 2006) e projetadas no datum SAD 1969, no programa Arcgis versão 9.2, para a obtenção dos valores de cada ponto amostral (ANEXO 2).

Ecorregiões (ECOR): As ecorregiões foram definidas como grandes extensões territoriais, onde existem grupos de organismos que representam a biodiversidade dos ecossistemas onde estes grupos estão inseridos (Olson *et al.* 2001). Estas regiões são consideradas zonas biogeográficas com relevância ecológicas distintas (Qian 2008), e que tem servido na indicação das áreas mais biodiversas (Kier *et al.* 2009) ou prioritárias para a conservação (Mittermeier *et al.* 2003). Cinco destas ecorregiões ocorrem em nossa de área de estudo (Anexo 2), sendo que duas são indicadas como prioritárias por sua grande importância ecológica (Serra do Mar coastal forests e Cerrado) e três por sofrerem intensa pressão antrópica (Alto Paraná Atlantic forests,

Serra do Mar coastal forests e Cerrado)(Olson e Dinerstein 2002). O mapa de ecorregiões foi obtido do site da World Wildlife Foudation (disponível em: www.worldwildlife.org/science) e também projetado para o datum SAD 1969, para a classificação de cada ponto de coleta na respectiva ecorregião.

Variáveis antrópicas

Para o cálculo das variáveis de fragmentação foi usada uma classificação visual da cobertura vegetal nos habitats “mata” e “não mata” em um círculo com raio de 5 km, centrado em cada ponto amostral. Esta classificação foi feita a partir de imagens de satélite LANDSAT TM5 (bandas 3, 4 e 5) para cada localidade inventariada, obtidas durante o período chuvoso e em datas próximas às datas das amostras de aves em cada um dos pontos (Anexo 2).

Porcentagem de cobertura vegetal nativa (PLAND): calculada a partir da área coberta por vegetação nativa dentro de uma área circular de raio de 5km em torno de cada ponto amostrado (Hasui *in prep.*). Após a classificação visual das áreas de remanescentes, foi feita a proporção de área de cobertura vegetal nativa existente dentro da área calculada pelo raio de 5 km em torno do ponto. Posteriormente, esta proporção foi multiplicada por 100, para a obtenção da porcentagem de cobertura vegetal em torno do ponto. Esta variável, que expressa a fração de habitats naturais remanescentes na paisagem, tem sido apontada como de grande influência na diversidade de espécies de um local (Pardini *et al.* 2010) e especificamente de aves (Andrén 1994), o que sugere a utilização desta variável como preditora da diversidade de aves.

Agregação das manchas de vegetação (CLUMPY): esta medida representa o desvio da distribuição espacial dos fragmentos em torno do ponto amostral, de uma

distribuição aleatória das manchas no espaço. Este desvio pode atingir valores entre -1 e 1, que representam uma agregação mínima (máxima desagregação) ou máxima dos fragmentos, respectivamente, sendo que o valor 0 representa uma distribuição perfeitamente aleatória das manchas na paisagem. Esta métrica é independente do tipo e quantidade de fragmentos em torno do fragmento focal, por isso fornece uma medida representativa da agregação e fragmentação na paisagem (K. MacGarigal disponível em: www.umass.edu/landeco/teaching/shortcourse). A agregação, ou proximidade entre as manchas de habitat remanescentes tem relação com a conectividade estrutural e funcional entre as manchas, o que afeta o fluxo de indivíduos entre as manchas (Fahrig 2003, Boscolo *et al.* 2008). As taxas de colonização das manchas dependem deste fluxo que, conseqüentemente, determinam a dinâmica de metapopulações e afeta o número de espécies em escala regional (Radford *et al.* 2005).

Análises Estatísticas

O cálculo proposto por Fisher para obter o parâmetro alfa fornece a estimativa de máxima verossimilhança deste parâmetro. Isto significa que o valor do parâmetro alfa de Fisher obtido por este método resulta na distribuição de série logarítmica que nos dá a máxima probabilidade de obtermos a distribuição observada nos dados (Alonso *et al.* 2008). Com esta estimativa, é possível comparar as estimativas de alfa obtidas de amostras de diferentes comunidades, por meio de intervalos de verossimilhança (Bolker 2006, Burnham e Anderson 2002). Além disso, como estimativas de máxima verossimilhança tem normalidade assintótica (Royle e Dorazio 2002), podemos utilizar os valores estimados de alfa como variáveis com distribuição normal em um modelo de regressão linear.

A análise das relações das variáveis independentes com a diversidade foi feita a partir da construção e seleção de regressões lineares (modelos gaussianos lineares simples e múltiplos). Portanto, pressupomos um efeito linear entre o valor médio de alfa resposta e as variáveis preditoras, e uma variância constante de alfa (Gotelli e Ellison 2004). Os modelos construídos incluem o efeito de uma variável ou a combinação de duas variáveis preditoras, as quais foram utilizadas para representar hipóteses correntes na literatura sobre o efeito da produtividade, ecorregiões, perda e fragmentação de habitats sobre a diversidade (Tabela 1).

Tabela 1: Hipóteses ecológicas associadas aos modelos de regressão linear usados para descrever a variação do alfa de Fisher de comunidades de aves de sub bosque em florestas do sudeste do Brasil, em função de variáveis de produtividade (PET), ação antrópica (cobertura vegetal PLAND, conectividade dos fragmentos de vegetação, CLUMP), e efeitos biogeográficos e históricos (ecorregiões). Para cada modelo está indicada a hipótese ecológica correspondente. O símbolo ~ indica relação de dependência estatística (Y~X significa que o valor esperado de Y é uma função linear de X), o símbolo “+” indica efeitos aditivos, e o símbolo “*” interação entre as variáveis preditoras.

Modelo	Hipótese	Referência
Diversidade~PET	Produtividade afeta a quantidade e diversidade de recursos, aumentando o número de nichos e tamanhos populacionais, Portanto afeta a abundância e riqueza	Wright 1983, Currie 1991, Symonds and Johnson 2008
Diversidade~PET+PLAND	Efeitos aditivos de produtividade e cobertura vegetal: mesmo que anterior, porém remoção de habitat reduz a riqueza da mesma forma em todos os locais, devido à redução de tamanhos populacionais, independente da produtividade.	Wright 1983, Currie 1991, Symonds and Johnson 2008 e Fahrig 2003, Ewers e Didham 2006

Diversidade~PET*PLAND	Interação entre produtividade e cobertura: efeito da remoção de habitats depende da produtividade, pois a redução de tamanhos populacionais nos fragmentos depende da quantidade e diversidade de recursos neles, o que depende da produtividade.	Wright 1983, Currie 1991, Symonds and Johnson 2008 e McKinney 1997 e Ewers e Didham 2006
Diversidade~PET+CLUMP	Efeitos aditivos da produtividade e conectividade dos fragmentos. Mesmo que primeiro modelo aditivo, mas isolamento dos fragmentos reduz a diversidade da mesma forma em todos os locais, pois causa redução nas taxas de recolonização, independente da produtividade.	Wright 1983, Currie 1991, Symonds and Johnson 2008 e McKinney 1997 e Ewers e Didham 2006
Diversidade~PET*CLUMP	Interação entre produtividade e isolamento: efeito da distância entre os fragmentos depende da produtividade, pois a redução de tamanhos populacionais nos fragmentos depende da quantidade e diversidade de recursos neles, o que depende da produtividade. Populações maiores dependem menos de recolonizações e também produzem maior número de colonizadores para outros fragmentos.	Wright 1983, Currie 1991, Symonds and Johnson 2008, McKinney 1997 e Ewers e Didham 2006
Diversidade~Ecorregião	Efeito histórico e biogeográfico ou de fitofisionomia independente de produtividade em cada região leva a diversidade diferente	Olson <i>et al.</i> 2001
Diversidade~Ecorregião+PLAND	Efeito histórico e biogeográfico em cada região leva a diversidade diferente e perda de habitat afeta negativamente todas as ecorregiões igualmente	Não encontrado
Diversidade~Ecorregião*PLAND	Efeito histórico e biogeográfico em cada região leva a diversidade diferente e perda de habitat afeta algumas ecorregiões mais que	Schmiegelow and Monkkonen 2002

	outras	
Diversidade~Ecorregião+C LUMP	Efeito histórico e biogeográfico em cada região leva a diversidade diferente e fragmentação de habitat afeta negativamente todas as ecorregiões proporcionalmente	Não encontrado
Diversidade~Ecorregião*C LUMP	Efeito histórico e biogeográfico em cada região leva a diversidade diferente e fragmentação de habitat afeta algumas ecorregiões mais que outras	Schmiegelow and Monkkonen 2002
Diversidade~PLAND	Apenas perda de habitat afeta a diversidade	Fahrig 2001, Pardini <i>et al.</i> 2010
Diversidade~CLUMP	Apenas fragmentação afeta diversidade	Radford <i>et al.</i> 2005
Diversidade~PLAND+CL UMP	Efeito aditivo de perda de habitat e fragmentação: o primeiro causa redução de diversidade por redução dos tamanhos populacionais e o segundo por redução no fluxo de indivíduos. Este efeitos são independentes	Ferraz <i>et al.</i> 2007, Sodhi <i>et al.</i> 2006
Diversidade~PLAND*CL UMP	Interação entre fragmentação e remoção de habitats: a redução das populações por remoção de habitat pode ser mais severa quando os fragmentos estão mais isolados.	Andrén 1994, Fahrig 2003, Radford <i>et al.</i> 2005
Diversidade~constante	Diversidade não é afetada pela produtividade, fatores históricos e biogeográficos ou perda de habitat e fragmentação	Modelo nulo, Gotelli e Elisson 2004

Entre os modelos com duas variáveis, consideramos o efeito da variável PET ou das ecorregiões com o efeito de uma variável de efeito antrópico, no nosso caso PLAND ou CLUMP, apenas com efeitos aditivos ou com a interação. As variáveis PET e ecorregiões não foram combinadas em nenhum modelo por apresentarem grande correlação entre elas, o que pode diminuir a precisão das estimativas dos coeficientes

da regressão (Fox 2000). Essas combinações geraram 15 modelos, incluindo o modelo que previa ausência de relação entre as variáveis preditoras e a diversidade. Estes, então, foram comparados por meio do protocolo de seleção de modelos, a fim de identificar qual é a descrição mais plausível da variação da diversidade nos pontos amostrados.

A seleção do melhor modelo foi feita através do critério de informação de Akaike (AIC)(Burnham e Anderson 2002)

$$AIC = -2 \times LL + 2 \times K,$$

onde LL é log-verossimilhança do modelo e K é o número de parâmetros que o modelo possui. Assim, este critério leva em consideração não só o ajuste do modelo aos dados, mas também penaliza o modelo quanto à sua complexidade, o que atende ao princípio da parsimônia (Bolker 2006). Os valores de AIC de cada modelo podem ser interpretados com uma medida de distância relativa de cada um dos modelos ao modelo “real” que originou os dados. Desta forma, o modelo com menor AIC, será o mais próximo do modelo real, seguido por aqueles que tiverem valores maiores de AIC (Burnham e Anderson 2002). A plausibilidade dos demais modelos em relação ao de menor AIC é expressa pela suas diferenças entre seus AICs, chamada delta-AIC. De forma geral, quando esta diferença é menor ou igual a dois, os modelos são considerados igualmente plausíveis. Adicionalmente, o peso de cada um dos modelos para explicar os dados também foi calculado, sendo que este expressa de forma percentual a plausibilidade expressada pelo AIC entre os diferentes modelos concorrentes (Burnham e Anderson 2002). Para o cálculo do AIC dos nossos modelos, foi usada uma correção do valor AIC, denominado AICc, o qual é indicado para o ajuste de modelos em amostras relativamente pequenas (menos do que 20

observações por coeficiente, Burnham e Anderson 2002). Todas as análises foram realizadas utilizando o programa R versão 2.11.1 (R Development Core Team 2010). O valor de alfa para cada um das áreas foi calculado utilizando a função *fisherfit* do pacote *vegan* (Oksanen *et al.* 2010) e a seleção de modelos pelo critério do AIC foi feita a partir do pacote *bbmle* (Bolker 2010).

RESULTADOS

Dentre os 15 modelos considerados, o que melhor previu a variação do alfa foi o que considerou apenas o efeito de PET sobre o valor esperado de alfa de Fisher (Figura 1, Tabela 2). O aumento de PET levou a uma queda do valor de alfa (Figura 1), conforme esperado inicialmente, pois a variável PET indica redução da água disponível, portanto menor produtividade primária.

Figura 1: Relação entre valores de alfa de Fisher em 104 inventários de com rede de neblina em localidades do sudeste do Brasil e Evapotranspiração potencial nos locais, ($PET = (\text{temperatura média anual} / \text{precipitação total anual}) * 60$). Valores elevados de PET indicam déficit hídrico.

Tabela 2: Relação dos modelos e das variáveis preditoras usadas para representar as hipóteses concorrentes (ver Tabela 1), número de parâmetros e sua plausibilidade, expressa pelo delta-AIC e peso de evidência. O AIC (Critério de Informação de Akaike) é uma medida de distância ao modelo correto, portanto o melhor modelo é o de menor AIC. O delta-AIC é a diferença entre o AIC de cada modelo em relação ao AIC do modelo mais plausível. Modelos com delta-AIC menores ou iguais a dois são tão plausíveis quanto o melhor modelo. O peso de cada modelo expressa a plausibilidade em uma escala que soma um. Devido ao tamanho reduzido das amostras, nós corrigimos o valor de delta-AIC e utilizamos o valor de delta-AICc para cada um dos modelos.

Modelo	Número de parâmetros	delta-AICc	Peso de evidência
Alfa~PET	3	0	0,33
Alfa~PET+CLUMP	4	0,3	0,27
Alfa~PET+PLAND	4	1,6	0,14
Alfa~PET*PLAND	5	1,7	0,14
Alfa~PET*CLUMP	5	2,5	0,09
Alfa~Ecorregião	6	8	<0,006
Alfa~Ecorregião+PLAND	7	10,1	<0,003
Alfa~Ecorregião+CLUMP	7	10,3	<0,002
Alfa~Ecorregião*PLAND	11	14,5	<0,001
Alfa~Ecorregião*CLUMP	11	17,8	<0,001
Alfa~PLAND	3	25,1	<0,001
Alfa~PLAND+CLUMP	4	27,1	<0,001
Alfa~PLAND*CLUMP	5	27,1	<0,001
Alfa~CLUMP	3	34,2	<0,001
Alfa~cte	2	317,5	<0,001

A soma dos pesos de evidência deste e dos outros modelos que incorporaram o efeito de PET como preditora de alfa alcançaram 0,97, o que mostra a importância desta variável para explicar variação de alfa (Tabela 2). No entanto, regressões parciais mostraram um efeito das variáveis antrópicas CLUMP e PLAND quando isolado o efeito de PET sobre a diversidade (Figuras 2 e 3, respectivamente).

Figura 2: Relação entre diversidade de aves de sub bosque (Alfa de Fisher) e agregação dos fragmentos florestais na paisagem (CLUMP, esquerda) e evapotranspiração potencial (PET, direita), descontados os efeitos das variáveis PET e CLUMP, respectivamente. Dados de 104 inventários de aves de sub-bosque com redes de neblina no sudeste do Brasil.

Figura 3: Relação entre diversidade de aves de sub bosque (Alfa de Fisher) e cobertura vegetal nativa na paisagem (PLAND, esquerda) e entre Alfa e evapotranspiração potencial (PET, direita), descontados os efeitos das variáveis PET e PLAND, respectivamente. Dados de 104 inventários de aves de sub-bosque com redes de neblina no sudeste do Brasil.

Adicionalmente, os modelos que previam a inclusão dos efeitos de PET de agregação e de cobertura vegetal foram igualmente plausíveis ao primeiro (Tabela 2). Estes empates indicam que pode haver um efeito tanto da variável de fragmentação CLUMP como da variável de cobertura nativa PLAND sobre o alfa, porém estes efeitos importam apenas em conjunto com o PET. Em relação ao modelo que incluiu a adição dos efeitos de PET e CLUMP sobre a diversidade, esta última variável teve um efeito positivo sobre alfa (Figura 2), o que era esperado inicialmente. A interação entre PET e CLUMP foi menos plausível que os dois primeiros modelos (Tabela 2), o que indica um efeito constante entre CLUMP e alfa para todos os valores de PET (Figura 4).

Figura 4: Relação entre alfa e CLUMP em quatro intervalos de PET. Em cada um destes intervalos, o número de pontos é igual e há sobreposição parcial entre os intervalos de PET representados em cada um dos gráficos. A barra laranja na parte superior dos quatro gráficos indica o intervalo da variação de PET representado por cada gráfico. Variações na direção predominante das nuvens de pontos entre os painéis indicariam interação entre as variáveis preditoras, o que não é o caso.

Por outro lado, nos modelos com os efeitos de PET e PLAND, o PLAND teve um efeito positivo sobre alfa da forma prevista (Figura 3), porém este efeito parece ser mais importante quando o PET é maior, ou seja, quando a aridez é maior (Figura 5).

Figura 5: Relação entre alfa de Fisher e PLAND em quatro intervalos de PET. Neste gráfico exploratório de interações entre variáveis preditoras, o número de pontos é igual em cada grupo definido pelos intervalos, mas há sobreposição parcial entre os intervalos de PET representados em cada um dos gráficos. A barra laranja na parte superior dos quatro gráficos indica o intervalo da variação de PET usada para criar o conjunto de pontos por cada gráfico. Variações na direção predominante das nuvens de pontos entre os painéis indicariam interação entre as variáveis preditoras. Note que o efeito positivo de PLAND sobre o alfa de Fisher apenas em locais menos produtivos (maior valor de PET), indicando interação dos efeitos de PET e PLAND sobre a diversidade.

Isto foi reforçado na comparação dos modelos pois o modelo que previu a interação entre estas duas variáveis foi considerada uma explicação tão plausível quanto às melhores explicações para os dados (Tabela 2). Apesar da adição ou interação do efeito de CLUMP e PLAND com PET terem sido consideradas explicações plausíveis para a variação da diversidade, a magnitude dos efeitos de PLAND e CLUMP sobre a diversidade nestes modelos foram baixos, o que resultou na inclusão do zero no intervalo de plausibilidade dos coeficientes de inclinação destas relações (Tabela 3).

Tabela 3: Coeficientes angulares e intervalos de plausibilidade dos modelos de regressão linear selecionados (ver Tabela 2). Intervalos que incluem o zero indicam que a ausência de efeito é plausível. A última coluna representa o valor do coeficiente angular resultante da interação entre a variável PET e PLAND.

Modelo	PET	PLAND	CLUMP	PET:PLAND
alfa~PET	-6,29 (-8,26 : -4,32)	-	-	-
alfa~PET+CLUMP	-6,95 (-8,74 : -4,55)	-	6,98 (-0,80 : 14)	-
alfa~PET+PLAND	-5,93 (-8,20 : -3,69)	0,007 (-0,01 : 0,02)	-	-
alfa~PET*PLAND	-8,25 (-12,03 : -4,49)	-0,05 (-0,14 : 0,03)	-	0,07 (-0,02 : 0,17)

Isto significa que a ausência de efeito destas variáveis sobre alfa é plausível, diferentemente do efeito de PET sobre alfa, que foi sempre negativo e não incluiu o valor zero em nenhum dos intervalos de plausibilidade calculados para o coeficientes angulares que descreviam esta relação (Tabela 3).

Os modelos que incluíram o efeito das ecorregiões para prever a variação de alfa na área de estudo foram muito menos plausíveis que aqueles que incluíram o efeito de

PET, sem exceção (Tabela 2). Isto foi evidenciado tanto pelos valores de delta AIC entre os modelos, quanto pelos valores de peso atribuído aos modelos. A soma dos pesos dos modelos que incluíram as ecorregiões como preditora do alfa foi de menos de 0,2, o que indica suas baixas plausibilidades (Tabela 2). Dentre os que incluíram o efeito das ecorregiões, o modelo que considerou apenas o efeito das ecorregiões foi mais plausível que todos os outros, sendo que a adição do efeito das ecorregiões com as variáveis CLUMP e PLAND tiveram desempenho um pouco melhor que aqueles que incluíram interação dos efeitos das variáveis (Tabela 2).

Os modelos que previam apenas efeitos das variáveis antrópicas, de forma isolada ou combinadas entre si, foram piores que todos os outros, pois o peso de evidência destes modelos somados resultou em menos de 0,1 (Tabela 2). Assim como esperado, a relação entre PLAND e alfa foi positiva e foi mais forte que a adição ou interação entre PLAND e CLUMP, sendo que esta interação resultou em um efeito positivo previsto sobre alfa. A variável CLUMP isoladamente teve efeito fraco e negativo sobre alfa, o que foi contrário ao esperado inicialmente e teve desempenho muito pior que os outros modelos (Tabela 2). O modelo menos plausível foi o que previa ausência de relação entre o alfa e as variáveis preditoras (Tabela 2), o qual foi descartado totalmente como explicação para a variação do alfa em nossa área de estudo.

Assim, nossos resultados mostram que a variação de alfa foi melhor explicada pela variação de PET, e o aumento da produtividade levou a um aumento da diversidade e diminuição da dominância nas comunidades (Figura 6).

Figura 6: Distribuições de abundância das espécies em três comunidades com valores diferentes de evapotranspiração potencial (PET). A figura superior mostra a distribuição dos pontos amostrais na área de estudo e as figuras inferiores mostram o aumento esperado da dominância com o aumento da evapotranspiração potencial. A figura inferior à esquerda mostra as abundâncias observadas (pontos) e distribuição de abundância esperada pelo modelo a partir dos dados observados (linha) em locais com menor evapotranspiração (maior produtividade). A figura inferior central mostra as abundâncias observadas (pontos) e distribuição de abundância esperada pelo modelo a partir dos dados observados (linha) em locais com evapotranspiração potencial intermediária (produtividade intermediária) e a figura à direita mostra as abundâncias observadas (pontos) e distribuição de abundância esperada pelo modelo a partir dos dados observados (linha) em locais com alta evapotranspiração potencial (baixa produtividade).

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram uma forte relação entre a diversidade de aves de sub bosque, mensurada a partir do parâmetro alfa da distribuição de abundâncias da série logarítmica, e a produtividade, estimada a partir da evapotranspiração potencial (PET). Outros três modelos foram considerados tão plausíveis quanto o primeiro e estes incluíram o efeito da produtividade somado ao efeito do nível de agregação dos fragmentos (CLUMP) ou da cobertura vegetal nativa na paisagem (PLAND), além de outro que previu a interação dos efeitos da produtividade e da cobertura vegetal como possível explicação da variação da diversidade de aves de sub bosque. O efeito histórico e biogeográfico das ecorregiões, isolado ou combinado com as variáveis antrópicas, não foi mais forte que os modelos que incluíram a produtividade, assim como aqueles que incluíram efeitos apenas das variáveis antrópicas ou ausência de relação entre as variáveis. Portanto, o efeito negativo de PET sobre a diversidade e a magnitude deste efeito em todos os modelos que o incluíram mostram sua clara preponderância sobre todos os outros fatores investigados.

A produtividade é historicamente indicada como uma das mais importantes preditoras da riqueza de vertebrados e aves em escala local, regional ou global (Wright 1983, Currie 1991, Gaston 2000, Hawkins *et al.* 2003, 2003a, Hurlbert e Haskell 2003, Davies *et al.* 2007). Esta relação entre produtividade e riqueza ainda não foi totalmente compreendida, porém uma das hipóteses mais aceitas é a de que locais mais produtivos possuem capacidade de sustentar mais indivíduos, o que aumentaria a probabilidade de mais espécies serem incluídas na comunidade (Srivastava e Lawton 1998). No entanto, uma maior produtividade primária pode levar a um aumento da diversidade inicialmente mas reduzir a diversidade em locais

muito produtivos, pelo favorecimento de espécies mais competitivas, que aumentariam em abundância e excluiriam outras espécies menos abundantes (Rosenzweig 1995). Este fato pode ser observado com o aumento de um recurso especificamente, o que parece não acontecer com o aumento da quantidade de água simplesmente ou da temperatura, os quais promoveriam um aumento da quantidade de recursos disponíveis para todas as espécies e uma maior possibilidade de coexistência entre elas (Tilman 1982). Como a produtividade pode afetar a estrutura e complexidade da vegetação (Whittaker *et al.* 2003, Hawkins *et al.* 2003), isto também poderia aumentar a quantidade de nichos a serem colonizados e maior partilha de recursos entre as espécies, levando a uma menor dominância nas comunidades (Hurlbert 2004, Symonds e Johnson 2008). Assim, um avanço importante nos modelos aqui avaliados seria a inclusão de variáveis que separassem estes dois efeitos do aumento da produtividade.

A agregação ou conectividade dos fragmentos, assim como a cobertura vegetal nativa na paisagem, têm sido consideradas importantes preditoras da riqueza de aves em paisagens fragmentadas (Lee *et al.* 2002, Fahrig 2003, Radford *et al.* 2005, Uezu *et al.* 2005, Ferraz *et al.* 2007, Martensen 2008). Entretanto, nossas análises mostraram que estas variáveis também afetam a abundância das espécies. Com a diminuição do número de indivíduos, consequentemente, diminuem as chances de capturas das espécies, o que poderia levar a uma perda aleatória das espécies e explicar parte da perda das espécies em estudos de fragmentação (Mandai 2010). A cobertura vegetal na paisagem está diretamente relacionada com a quantidade de habitats remanescentes, o que pode ser muito importante para espécies que possuem grandes áreas de vida ou utilizam recursos heterogeneamente distribuídos na paisagem

(Radford *et al.* 2005). A agregação, por sua vez, afeta a conectividade entre as manchas de habitats remanescentes, a qual é importante por permitir os fluxos de migração e colonização de espécies florestais entre manchas (Boscolo *et al.* 2008). Adicionalmente, a cobertura vegetal pode estar relacionada com a quantidade e conectividade de manchas na paisagem e pode afetar as respostas das espécies a estas duas variáveis (Andrén 1994, Fahrig 2003, Radford *et al.* 2005, Pardini *et al.* 2010). Nossos resultados mostraram que a adição ou interação do efeito destas variáveis com a produtividade podem ser importantes para determinar a diversidade em nossa área de estudo. Entre todas as possibilidades de efeito dessas variáveis, a mais plausível é a de que a perda da cobertura vegetal pode levar à menor quantidade de recursos e reduzir o tamanho populacional das espécies, aumentando as chances de extinções estocásticas (Cody 1985). Em locais onde a produtividade é menor, a quantidade de recursos é ainda menor, o que associado à perda de habitats pode intensificar ainda mais a queda do tamanho populacional e o aumento das chances de extinções estocásticas destas populações. Futuros estudos que visem a comparação das respostas das espécies ou grupos à fragmentação em paisagens com produtividades diferentes poderão ajudar a resolver esta questão.

Da mesma forma como os impactos antrópicos podem ser mais ou menos intensos em regiões mais ou menos produtivas, alguns estudos têm mostrado uma relação diferente da diversidade de determinadas regiões com fatores ambientais (Hawkins *et al.* 2003, 2003a, Davies *et al.* 2007, Qian 2008). Davies *et al.* (2007), por exemplo, avaliaram a relação da riqueza de aves com variáveis climáticas em diferentes domínios biogeográficos ao redor do globo e encontraram que em algumas destas regiões a diversidade é mais suscetível a efeitos geográficos ou climáticos. Nossos

resultados, apesar de não demonstrarem um ganho com a inclusão de interação dos efeitos das variáveis antrópicas em cada uma das ecorregiões, mostraram que os efeitos regionais e históricos que influenciaram a diversidade em cada uma das ecorregiões foram melhores que o uso apenas das variáveis antrópicas para explicar a variação da diversidade de aves. Adicionalmente, os limites das ecorregiões foram definidos a partir da distribuição de fitofisionomias vegetais (Olson *et al.* 2001), o que estabelece uma certa correlação entre produtividade e ecorregiões (Olson e Dinerstein 2002). Assim, parte do efeito esperado para as ecorregiões é explicado pela produtividade, mas o melhor desempenho dos modelos com PET mostra que o efeito da produtividade não se resume à sua correlação com fitofisionomias ou biomas.

Assim, a seleção de modelos mostra claramente que a produtividade foi muito mais decisiva do que as ecorregiões e que as variáveis antrópicas para explicar a diversidade em comunidades de aves de sub bosque. Esta diversidade, no caso parâmetro alfa da série logarítmica, representa maior riqueza e uma distribuição de abundâncias mais homogênea entre as espécies da comunidade (Pielou 1975), o que pode ser proporcionada por um aumento da diversidade de recursos, ao contrário da quantidade de recursos, apenas. Apesar das ecorregiões variarem em diversidade e complexidade estrutural da vegetação, a produtividade explicou melhor a variação da diversidade de aves, o que foi evidenciado pela superioridade dos modelos que incluíram o PET. A importância da cobertura vegetal na paisagem e da agregação entre manchas de habitat em conjunto com a produtividade pode trazer informação importante sobre a diversidade em nível da paisagem, o que pode ter relevância na conservação em regiões muito ou pouco produtivas. Portanto, estes fatos mostram

que a produtividade pode ser usada com sucesso para indicar áreas mais diversas em escalas espaciais amplas e que a adição ou interação do seu efeito sobre a perda e fragmentação de habitats sobre a diversidade deve ser considerada, tanto na elaboração de medidas mitigadoras e na escolha de áreas prioritárias para a conservação.

Discussão Geral e Conclusões

No primeiro capítulo investigamos, por meio de simulações, se amostras com diferentes intensidades amostrais, isto é, amostras realizadas em locais onde as taxas ou esforço de captura foram diferentes, poderiam levar a um viés sistemático nas estimativas dos parâmetros alfa e sigma, dos modelos de série logarítmica e lognormal, respectivamente. Estes dois parâmetros tem sido indicados como índices de diversidade, pois indicam o grau de dominância entre as espécies na distribuição de abundâncias das espécies em amostras de comunidades. Teoricamente ambos são independentes do esforço amostral (Pielou 1975, May 1975).

Nossos resultados mostraram que apesar da variação do esforço amostral entre as amostras não afetar fortemente o ajuste de ambos os modelos, o modelo de série logarítmica foi detectado acertadamente com maior frequência e o parâmetro alfa mostrou-se menos suscetível a erros de estimativas, seja em comunidades muito ou pouco diversas. O modelo lognormal e o parâmetro sigma foram bons descritores de comunidades ricas, mas o erro de seleção do modelo lognormal quando este era o modelo correto e o erro de estimativa do parâmetro sigma foram próximos de 50%, quando as comunidades foram pouco diversas, como foram algumas das comunidades de aves estudadas por nós, por exemplo. Portanto, podemos concluir que o modelo de série logarítmica é melhor modelo para descrever as comunidades que estamos interessados, visto que, além de ser selecionado com mais eficiência, apresenta menor viés na estimativa do parâmetro de diversidade, mesmo com a existência de variação do esforço amostral entre comunidades. Esta constância da estimativa do parâmetro permite, por exemplo, a comparação de comunidades amostradas em locais em que a quantidade de redes, ou de dias, nas amostras foram diferentes. Assim, o uso do

modelo de série logarítmica de distribuição de abundâncias é indicado para comparar comunidades por que além de representar a dominância dentro das comunidades e ser pouco sensível ao esforço amostral empregado, ele representa a taxa com que novas espécies são incluídas com o aumento do número de indivíduos, o que pode ser usado para prever o número de espécies a partir de um certo número de indivíduos. Vale ressaltar que estas propriedades do modelo de série logarítmica são válidas quando este se ajusta bem aos dados (Hill e Hamer 1998). Embora alguns autores afirmem que suas propriedades sejam válidas para qualquer conjunto de dados (e.g., Magurran 2004), um parâmetro não pode ser mais geral do que o modelo que o contém.

A distribuição desigual das espécies no planeta é um dos primeiros objetos de estudo da ecologia de comunidades. O estudo de gradientes ambientais de diversidade podem ser considerados como experimentos naturais para o estudo desta variação, já que é possível observar como a variação sistemática de um fator ambiental pode afetar a diversidade. Assim, nos propusemos a estudar qual a influência de variáveis ambientais e antrópicas na variação da diversidade ao longo da região sudeste do Brasil, a fim de identificar quais destas variáveis podem ser importantes preditores da diversidade de aves de sub bosque nesta região. A produtividade foi mais relacionada com a diversidade de aves, além da adição ou interação entre produtividade e a cobertura de vegetação nativa na paisagem, que também podem ser importantes preditoras da diversidade. O efeito da agregação dos remanescentes, em adição com a produtividade, também pode ser importante para explicar a diversidade de aves. Porém, a existência de efeitos destas variáveis sobre a diversidade não pôde ser confirmada conclusivamente por que a ausência de relação entre agregação e

diversidade também foi considerada como plausível, a partir dos nossos dados. As ecorregiões tiveram pouco poder de explicação sobre a diversidade, se comparadas com as outras variáveis investigadas. Estes resultados mostram a importância da consideração de fatores em múltiplas escalas na determinação da diversidade em comunidades de aves de sub bosque, em paisagens naturais ou antrópicas. Apesar da influência do homem sobre a perda e fragmentação dos ambientes naturais, a variação da produtividade foi sensivelmente melhor para explicar a diversidade, visto sua presença entre todos os modelos mais plausíveis. Por outro lado, a adição de efeitos ou interação deste padrão com as variáveis medidas em nível de paisagem tiveram uma importância equivalente, o que pode sinalizar também para a importância destas variáveis na determinação da diversidade. Como o impacto humano sobre a diversidade é cada vez maior e a pressão para atenuação das leis nacionais que proíbem a destruição de habitats e estimulam a recuperação dos ambientes degradados, a importância das variáveis antrópicas sobre a diversidade só tendem a crescer.

Segundo Whittaker *et al.* (2001), a elaboração de modelos que incluem processos em múltiplas escalas e a distinção correta entre os processos mais importantes têm sido consideradas como principais demandas para a criação de uma teoria geral para a ecologia de comunidades. Além disso, a comparação e escolha entre hipóteses alternativas e concorrentes foi considerada por Platt (1964) como uma das maneiras mais eficientes de se obter avanço na atividade científica. Desta forma, nós acreditamos que a utilização desta abordagem de comparação e seleção de modelos é muito indicada para obter avanços na proposição de teorias ecológicas gerais e de medidas que visem a conservação de espécies em curto prazo.

Referências Bibliográficas

- Alonso, D., Ostling, A. & Etienne, R. S. (2008). The implicit assumption of symmetry and the species abundance distribution. *Ecology Letters*, 11: 93-105.
- Anderson, R. P., Peterson A. T. & Gómez-Laverde, M. (2002). Using niche-based GIS modelling to test geographical predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3-16.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on bird and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos*, 71: 355-366.
- Baker, M. E., & King, R. S. (2010). A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 25-37.
- Banks-Leite, C., Ewers, R. W. & Metzger, J. P. (2010). Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos*, 119: 918-926.
- Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., & Cracraft, J. (2004). Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *PNAS*, 101: 11040-11045.
- Becker, C. G., Fonseca, C. R., Haddad, C. F. B., Batista, R.F. & Prado, P. I. (2007). Habitat split and global decline of amphibians. *Science*, 318: 1775-1777.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., & Hill, D. A. (1993). *Bird census techniques*. 3rd ed. Academic Press, London UK.
- Bispo, A. Â. (2010). Fragmentação florestal: Efeitos em múltipla escala sobre a diversidade de aves em remanescentes florestais no noroeste do estado de São

- Paulo. Tese de Doutorado apresentada na Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, 108p.
- Blake, J. G. & Loiselle, B. A. (2001). Bird-assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *The Auk*, 118: 304-326.
- Bolker, B. (2006). *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, New Jersey US.
- Bolker, B. & R Development Core Team (2010). bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. Pacote de R versão 1.0.3. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=bbmle>>.
- Bonter, D. N., Brooks, E. W. & Donovan, T. M. (2008). What are we missing with only ground-level mist nets? Using elevated nets at a migration stopover site. *Journal of Field Ornithology*, 79: 314-320.
- Boulinier, T., Nichols, J. D., Sauer, J. R., Hines, J. H. & Pollock, K. H. (1998). Estimating species richness: the importance heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79: 1018-1028.
- Brook, A. J., Woodcock, B. A, Sinka, M., & Vanbergen, A. J. (2008). Experimental verification of suction sampler capture efficiency in grasslands of differing vegetation height and structure. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1357-1363.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Fonseca, G. A. B., Gerlach, J., Hoffman, M., Lamoreaux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D. & Rodrigues, A. S. L. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313: 58-61.
- Bulmer, M. G. (1974). On fitting the poisson lognormal distribution to species

abundance data. *Biometrics*, 30: 101-110.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. 2nd Ed. Springer-Verlag, New York US.

Cestari, C. (2001). Análise da dinâmica e composição da avifauna utilizando a técnica de redes ornitológicas de captura em duas áreas de um fragmento de mata estacional semidecídua presente no município de Lençóis Paulista-SP. Trabalho de conclusão de curso apresentado na Universidade Estadual Paulista, Bauru, 29p.

Clarke, A. & Gaston, K. J. (2006). Climate, energy and diversity. *Proc. of Royal British Society*, 273: 2257-2266.

Cody, M. L. (1985). *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego US.

Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137: 27-49.

Davies, R. G., Orme, D. L., Storch, D., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ross, S. M., Ding, T., Rasmussen, P. C., Bennett, P. M., Owens, I. P. F., Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (2007). Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proc. of Royal British Society*, 274: 1189-1197.

Devaurs, D., & Gras, R. (2010). Species abundance patterns in an ecosystem simulation studied through Fisher's logseries. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 18: 100-123.

Develey, P.F. (1997). Ecologia de bandos mistos de aves de Mata Atlântica na Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado

apresentada na Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Develey, P. F. (2003). Métodos de estudos com aves. *In*: Cullen Jr. L., Valladares-Pádua, C. & Rudran, R. (Orgs.) *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. 2. Ed. Curitiba: UFPR, BR.
- Dewdney, A. K. (1998). A general theory of the sampling process with applications to the "veil line". *Theoretical Population Biology*, 54: 294-302.
- Dewdney, A. K. (2001). The forest and the trees: Romancing with the J-curve. *The Mathematical Intelligencer*, 23: 27-34.
- Diamond, J. M. & Gilpin, M. E. (1983). Biogeographic umbilicity and the origin of Philippine avifauna. *Oikos*, 41: 307-321.
- Diefenbach, D. R., Brauning, D. W., & Mattice, J. A. (2003). Variability in grassland bird counts related to observer differences and species detection rates. *Journal of Applied Ecology*, 120: 1168-1179.
- Elphick, C. S. (2008). How you count counts: the importance of methods research in applied ecology. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1313-1320.
- Faaborg, J., Dugger, K. M. & Arendt, W. J. (2007). Long-term variation in the winter resident bird community of Guánica forest, Puerto Rico: Lessons for measuring and monitoring species richness. *Journal of Field Ornithology*, 78: 270-278.
- Fahrig, L. (2001). How much habitat is enough? *Biological conservation*, 100: 65-74.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Systematics*, 34: 487-515.
- Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Pimm, S. L. & Lovejoy, T. E. (2003). Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *PNAS*, 24:

- Ferraz, G., Nichols, J. D., Hines, J. E., Stouffer, P.C., Bierregaard Jr., R. O. & Lovejoy, T. E. (2007). A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science*, 315: 238-241.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 12: 42-58.
- Fonseca, R. C. B. (2005). Espécies-chave em um fragmento de floresta estacional semidecídua. Tese de doutorado apresentada na Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Fox, J. (2002). *An R and S-plus companion to applied regression*. Sage Publications, Thousands Oaks US.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns of biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Gaston, K. J., Davies, R. G., Orme, C. D. L., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ding, T., Rasmussen, P. C., Lennon, J. J., Bennett, P. M., Owens, I. P. F. & Blackburn, T. M. (2007). Spatial turnover in the global avifauna. *Proc. of Royal British Society*, 274: 1567-1574.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. (2004). *A primer of ecological statistics*. Sinauer Associates, Sunderland US.
- Gray, J. S. (1979). Pollution-induced changes in populations. *Phil. Trans. R. Soc. London*. 286: 545-561.
- Gray, J. S., Bjørgesæter A., Ugland, K. I. & Frank, K. (2006). Are there differences in structure between marine and terrestrial assemblages? *Journal of Marine*

Biology and Ecology, 330: 19-26.

Green, J. & Plotkin, J. (2007). A statistical theory for sampling species abundance.

Ecology Letters, 10: 1037-1045.

Grøtan, V., & Engen, S. (2008). *poilog: Poisson lognormal and bivariate Poisson*

lognormal distribution. Pacote de R versão 0.4. Disponível em:

<<http://CRAN.R-project.org/package=poilog>>.

Grenyer, R., Orme, C. D. L., Jackson, S. F., Thomas, G. H., Davies, R. G., Davies, T.

J., Jones, K. E., Olson, V. A., Ridgely, R. S., Rasmussen, P. C., Ding, T.,

Bennett, P. M., Blackburn, T. M., Gaston, K. J., Gittleman, J. L. & Owens, I. P.

F. (2006). Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. *Nature*, 444: 93-96.

Gruber, B., Reineking, B., Calabrese, J. M., Kranz, A., Poledníková, K., Poledník, L.,

Klenke, R., Valentin, A. & Henle, K. (2008). A new method for estimating

visitation rates of cryptic animals via repeated surveys of indirect signs. *Journal of Applied Ecology*, 45: 728-735.

Gwynne, J. A., Argel, M., Ridgely, R. S. & Tudor, G. (2010). *Aves do Brasil:*

Pantanal & Cerrado. 1. Ed. São Paulo: Horizonte, 322p.

Hasui, É. (2003). Influência da variação fisionômica da vegetação sobre a

composição de aves frugívoras na Mata Atlântica. Tese de Doutorado apresentada na Universidade Estadual de Campinas. Campinas, 183p.

Hawkins, B. A., Porter, E. & Diniz-Filho, J. A. F. (2003). Productivity and history as

predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, 84: 1608-1623.

Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J. F., Kaufman, D.

- M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E. & Turner, J. R. G. (2003a). Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105-3117.
- Hawkins, B. A. (2004). Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? *Basic and Applied Ecology*, 5: 1-3.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2006). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hill, J. K. & Hamer, K. C. (1998). Using species abundances models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 35: 458-460.
- Hill, J. K. & Hamer, K. C. (2004). Determining impacts of habitat modification on diversity of tropical forest fauna: The importance of spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, 41: 744-754.
- Hill, J. L. & Hill, R. A. (2001). Why are tropical rain forest so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography*, 25: 326-354.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi Jr., J. A. (1971). Forest environments in tropical life zones: A pilot study. Pergamon Press, New York US.
- Hubálek, Z. (2000). Measures of species diversity in ecology: an evaluation. *Folia Zoologica*, 49: 241-260.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton US.

- Hurlbert, A. H. & Haskell, J. P. (2003). The effect of energy and seasonality on avian species and community composition. *The American Naturalist*, 161: 83-97.
- Hurlbert, A. H. (2004). Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7: 714-720.
- Johnson, J. B. & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 101-108.
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper & Row publishers, New York US.
- Kier, G., Krefta, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibis, P. L., Nowicki, C., Mutke, J. & Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *PNAS*, 106: 9322-9327.
- Limpert, E., Stahel, W. A. & Abbt, M. (2001). Log-normal Distributions across the Sciences: Keys and clues. *BioScience*, 51: 341-352.
- Loiselle, B. A., Jørgensen, P. M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J. G., Lohmann, L.G. & Montiel, O. M. (2008). Predicting species distributions from herbarium collections: Does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography*, 35: 105-116.
- MacArthur, R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. *PNAS*, 43: 293-295.
- MacArthur, R. H. & MacArthur A. T. (1974). Use of mist nets for population studies of birds. *PNAS*, 71: 3230-3233.
- Machado, R. B. (1995). Padrão de fragmentação da Mata Atlântica em três

municípios da bacia do Rio Doce (Minas Gerais) e suas consequências para a avifauna. Dissertação de mestrado apresentada na Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A. & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83: 2248-2255.

Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. & Hines, J. E. (2006). *Occupancy estimation and modelling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier, San Diego US.

Mallet-Rodrigues, F. & Noronha, M. L. M. (2003). Variação na taxa de captura de passeriformes em um trecho de mata atlântica de encosta, no sudeste do Brasil. *Ararajuba*, 11: 111-118.

Mac Nally, R. (2006). Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes. *The American Naturalist*, 170: 319-330.

Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford UK.

Magurran, A. E. (2005). Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology*, 19: 177-181.

Mandai, C. Y. (2010). Aplicação de modelos teóricos de distribuição de abundância das espécies na avaliação de efeitos de fragmentação sobre as comunidades de aves da Mata Atlântica. Dissertação de mestrado apresentada na Universidade de São Paulo, São Paulo, 93p.

- Marini, M. A. & Garcia, F. I. (2005). Conservação de aves no Brasil. *Megadiversidade*, 1: 95-102.
- Martensen, A. C. (2008). Conservação de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas: Importância da cobertura e da configuração do habitat. Dissertação de mestrado apresentada na Universidade de São Paulo, São Paulo, 160p.
- May, R. M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities*. pp. 81-120. Harvard University Press, Cambridge UK.
- Mayr, E. & Diamond, J. M. (1975). Birds on islands in the sky: Origin of the montane avifauna of Northern Melanesia. *PNAS*, 73: 1765-1769.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L. , He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. & White, E. P. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10: 995-1015.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M. & Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography . *Ecology Letters*, 10: 315-331.

- Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Brooks, T. M., Pilgrim, J. D., Konstant, W. R., Fonseca, G. A. B., & Kormos, C. Wilderness and biodiversity conservation. *PNAS*, 100: 10309-10313.
- Motomura, I. (1932). A statistical treatment of associations. *Japanese Journal of Zoology*, 44: 379-383.
- O'Brien, S., Robert, B. & Tiandry, H. (2005). Consequences of violating the recapture duration assumption of mark-recapture models: a test using simulated and empirical data from an endangered tortoise population. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1096-1104.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. & Wagner, H. (2011). *vegan: Community Ecology Package*. Pacote do R versão 2.0-1. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., KURA, Y., Lamoreaux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *Bioscience*, 51: 933-938.
- Olson, D. M. & Dinerstein, E. (2002). The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 89: 199-224.
- Pardini, R., Bueno, A. A., Gardner, T. A., Prado, P. I., Metzger, J. P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PlosOne*, 5: 1-10.
- Pielou, E. C. (1977). *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York US.

- Piratelli, A. (2003). Mesh size and bird capture rates in Mato Grosso do Sul state, Brazil. *Brazil. Journal of Biology*, 63: 105-111.
- Platt, J. H. (1964). Strong Inference. *Science*, 146: 347-353.
- Prado, P. I. (2010). Distribuições de abundâncias de espécies: avanços anlíticos para entender um padrão básico em ecologia. *Ciência e Ambiente*, 39: 121-136.
- Preston, F. W. (1948). The commonness, and the rarity, of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Qian, H. (2008). Effects of historical and contemporary factors on global patterns in avian species richness. *Journal of Biogeography*, 35: 1362-1373.
- Qian, H & Ricklefs, R. E. (2008). Global concordance in diversity patterns of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecology Letters*, 11: 547-553.
- R Development Core Team (2010). R: A Language and enviroment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN3-900051-07-0. Disponível em: <<http://R-project.org/>>.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F. & Cheers, G. J. (2005). Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, 124: 317-337.
- Redford, K. H. (1992). The empty forest. *BioScience*, 42: 412-422.
- Remsen, J. V. & Good, D. A. (1996). Misuse of data from mist net captures to assess relative abundance in bird population. *The Auk*, 113: 381-398.
- Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.

- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. University Press, Cambridge, UK.
- Ross, A. L. (2002). Aves de sub-bosque da Mata Atlântica litorânea de Santa Catarina. Dissertação de mestrado apresentada na Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Royle, J. A. & Dorazio, R. M. (2008). *Hierarchical modelling and inference in ecology: The analysis of data from populations, metapopulations and communities*. Academic Press, San Diego US, 444p.
- Sebaio, F. (2002). Hemoparasitos em aves de Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais. Dissertação de mestrado apresentada na Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Simons, T. R., Alldredge, M. W., Pollock, K. H. & Wettroth, J. M. (2007). Experimental analysis of the auditory detection process on avian point counts. *The Auk*, 124: 986-999.
- Sodhi, N. J., Lee, T. M., Koh, L. P. & Prawiradilaga, D. M. (2006). Long-term avifaunal impoverishment in an isolated tropical woodlot. *Conservation Biology*, 20: 772-779.
- Srivastava, D. S. & Lawton, J. H. (1998). Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist*, 152: 510-529.
- Steffan-Dewenter, I. & Westphal, C. (2008). The interplay of pollination diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology*, 45: 737-741.

- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. A. & Moskovits, D. K. (1996). *Neotropical Birds Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, US, 479p.
- Stouffer, P. C. & Bierregaard Jr., R. O. (1995). Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology*, 76: 2429-2445.
- Sugihara, G. H. (1980). Minimal community structure: An explanation of species abundance distribution patterns. *The American Naturalist*, 116: 770-787.
- Symonds, M. R. E. & Johnson, C. N. (2008). Species richness and evenness in Australian birds. *The American Naturalist*, 178: 480-490.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey US, 296p.
- Tokeshi, M. (1999). *Species Coexistence - Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science. London UK.
- Townsend, C. R, Begon, M. & Harper, J. L. (2003). *Fundamentos em Ecologia*. 2º ed. Ed. Artmed, São Paulo, Brasil.
- Uezu A, Metzger, J. P. & Vielliard, J. M. (2005). The effect of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation*, 123: 507-519 .
- Uezu, A. (2006). Composição e estrutura da comunidade de aves na paisagem fragmentada do Pontal do Paranapanema. Tese de doutorado apresentada na Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. & Maritan, A. (2003). Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature*, 450: 45-49.

- Walther, B. A. & Moore, J. L. (2005). The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28: 815-829.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness . *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. & Field, R. (2001). Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. (2003). Climatic-energetic explanations of diversity: a macroscopic perspective. *In*: Blackburn, T. M. e K. J. Gaston (2003). *Macroecology: Concepts and consequences*. Cambridge University Press, New York US.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations: modelling, estimation and decision making*. Academic Press San Diego US.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M. & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Systematics*, 34: 273-309 .
- Wright, D. H. (1983). Species energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506.

Anexos

Anexo 1: Autores, ano de publicação, localização geográfica, cidade/estado e área do remanescente amostrado dos 104 inventários de aves utilizados como amostras de comunidades de aves de sub bosque no sudeste brasileiro.

	Autor(es)/Ano	Longitude	Latitude	Cidade/Estado	Área (ha)
1	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,461666	-23,849444	Tapiraí/SP	17,72
2	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,450555	-23,920555	Tapiraí/SP	3
3	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,460277	-23,888611	Tapiraí/SP	4,25
4	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,481944	-23,885277	Tapiraí/SP	24,50
5	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,377222	-23,957500	Tapiraí/SP	103,54
6	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,451388	-23,843333	Tapiraí/SP	27,9
7	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,422222	-23,857222	Tapiraí/SP	3,46
8	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,443611	-23,867500	Tapiraí/SP	14,4
9	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,471666	-23,867500	Tapiraí/SP	92
10	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,476111	-23,913611	Tapiraí/SP	145,35
11	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,435833	-23,880555	Tapiraí/SP	29
12	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,433611	-23,878611	Tapiraí/SP	8,5
13	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,409722	-23,951666	Tapiraí/SP	132,29
14	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,396388	-23,947222	Tapiraí/SP	3,1
15	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,469444	-23,918055	Tapiraí/SP	26000
16	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,446388	-23,833333	Tapiraí/SP	26000
17	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,445000	-23,835833	Tapiraí/SP	26000
18	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,478888	-23,892777	Tapiraí/SP	26000
19	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,475555	-23,851111	Tapiraí/SP	3,73
20	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,448888	-23,854166	Tapiraí/SP	16,97
21	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,480277	-23,876111	Tapiraí/SP	4,1
22	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,490555	-23,873333	Tapiraí/SP	2122
23	Banks-Leite <i>et al.</i> 2010	-47,449444	-23,843611	Tapiraí/SP	3,61
24	Bispo 2010	-49,301944	-21,525555	Novo Horizonte/SP	1695,87
25	Bispo 2010	-49,978333	-21,002500	Planalto/SP	194,04
26	Bispo 2010	-49,931944	-20,923888	União Paulista/SP	227,07

27	Bispo 2010	-50,299444	-20,478055	São João de Iracema/SP	1779,39
28	Bispo 2010	-49,249722	-20,549444	Nova Granada/SP	1643,49
29	Bispo 2010	-48,826388	-20,485555	Barretos/SP	647,07
30	Bispo 2010	-48,533333	-20,883333	Bebedouro/SP	468,90
31	Bispo 2010	-48,539444	-21,623055	Matão/SP	2192,76
32	Bispo 2010	-50,343888	-20,923055	Sto. Antonio Arancangá/ SP	116,64
33	Bispo 2010	-49,928055	-20,742777	Votuporanga/S P	66,80
34	Bispo 2010	-50,088888	-20,513333	Turmalina/SP	103,05
35	Bispo 2010	-49,931944	-20,923888	Palestina/SP	153,99
36	Bispo 2010	-49,504444	-20,291388	Palestina/SP	167,67
37	Bispo 2010	-49,507833	-20,323888	Barretos/SP	88,29
38	Bispo 2010	-48,752972	-20,639694	Taquaritinga/S P	89,73
39	Bispo 2010	-48,690000	-21,403888	Pindorama/SP	58,59
40	Bispo 2010	-48,918611	-21,222222	Macaubal/SP	96,48
41	Cestari 2001	-48,982500	-22,761388	Lençóis Paulista/SP	1128
42	Cestari 2001	-48,955277	-22,772222	Lençóis Paulista/SP	1128
43	Develey 1997	-47,250000	-24,450000	Miracatu/SP	79230
44	Fonseca 2005	-48,393611	-22,815555	Botucatu/SP	60,00
45	Hasui 2003	-48,415555	-24,269166	Capão Bonito/SP	4,00
46	Hasui 2003	-48,364722	-24,304722	Capão Bonito/SP	120000
47	Hasui 2003	-48,416666	-24,316666	Capão Bonito/SP	120000
48	Hasui 2003	-48,407777	-24,278333	Capão Bonito/SP	120000
49	Machado 1995	-42,933333	-19,133333	Antônio Dias/MG	-
50	Machado 1995	-41,816666	-19,733333	Caratinga/MG	880,00
51	Machado 1995	-42,650000	-19,766666	Marliéria/MG	35000,0 0

52	Mallet-Rodrigues e Noronha 2005	-43,016666	-22,516666	Guapimirim/RJ	-
53	Martensen 2008	-48,324444	-24,059166	Ribeirão Grande/SP	32,30
54	Martensen 2008	-48,328055	-24,096111	Ribeirão Grande/SP	7,02
55	Martensen 2008	-48,352777	-24,058611	Ribeirão Grande/SP	43,57
56	Martensen 2008	-48,394444	-24,065277	Ribeirão Grande/SP	43,66
57	Martensen 2008	-48,292777	-24,094722	Ribeirão Grande/SP	19,73
58	Martensen 2008	-48,375277	-24,063611	Ribeirão Grande/SP	92,34
59	Martensen 2008	-48,300555	-24,056944	Ribeirão Grande/SP	52,24
60	Martensen 2008	-48,313888	-24,049444	Ribeirão Grande/SP	16,01
61	Martensen 2008	-48,309444	-24,043880	Ribeirão Grande/SP	6,66
62	Martensen 2008	-48,386944	-24,082500	Ribeirão Grande/SP	12,79
63	Martensen 2008	-48,318611	-24,066111	Ribeirão Grande/SP	7,18
64	Martensen 2008	-48,348611	-24,087777	Ribeirão Grande/SP	12,03
65	Martensen 2008	-48,338333	-24,101944	Ribeirão Grande/SP	7,58
66	Martensen 2008	-48,370000	-24,096944	Ribeirão Grande/SP	6,39
67	Martensen 2008	-48,345277	-24,109444	Ribeirão Grande/SP	9,25
68	Martensen 2008	-47,081111	-23,702222	Cotia/SP	99,39
69	Martensen 2008	-47,094166	-23,712777	Cotia/SP	53,08
70	Martensen 2008	-47,072777	-23,737500	Cotia/SP	175,10
71	Martensen 2008	-47,063055	-23,725555	Cotia/SP	52,17
72	Martensen 2008	-47,090833	-23,689444	Cotia/SP	18,33
73	Martensen 2008	-47,067222	-23,694166	Cotia/SP	2,98
74	Martensen 2008	-47,115833	-23,729166	Cotia/SP	28,88

75	Martensen 2008	-47,087500	-23,715277	Cotia/SP	3,75
76	Martensen 2008	-47,097500	-23,711388	Cotia/SP	31,22
77	Martensen 2008	-47,072777	-23,715833	Cotia/SP	14,08
78	Martensen 2008	-47,058333	-23,735833	Cotia/SP	19,58
79	Martensen 2008	-47,062500	-23,738055	Cotia/SP	3,62
80	Martensen 2008	-47,073055	-23,724166	Cotia/SP	12,92
81	Martensen 2008	-47,064444	-23,743888	Cotia/SP	4,46
82	Martensen 2008	-47,072222	-23,708611	Cotia/SP	1,97
83	Martensen 2008	-47,055555	-23,750000	Cotia/SP	5,51
84	Martensen 2008	-47,044611	-23,768055	Cotia/SP	3,09
85	Martensen 2008	-48,391388	-24,096944	Ribeirão Grande/SP	9,41
86	Martensen 2008	-48,375555	-24,047777	Ribeirão Grande/SP	11,63
87	Roos 2002	-48,483333	-27,816630	Florianópolis/S C	-
88	Sebaio 2002	-42,000000	-20,116666	Simonésia/MG	1000
89	Sebaio 2002	-41,000000	-16,333333	Jequitinhonha/ MG	5000
90	Sebaio 2002	-42,500000	-20,666666	Ervália/MG	13210
91	Sebaio 2002	-40,033333	-16,083333	Salto da Divisa/MG	2000
92	Sebaio 2002	-41,816666	-19,733333	Carantina/MG	1000
93	Uezu dados não publ.	-52,625700	-22,367200	Teodoro Sampaio/SP	35403
94	Uezu dados não publ.	-52,67	-22,396400	Teodoro Sampaio/SP	35403
95	Uezu dados não publ.	-52,497700	-22,416900	Teodoro Sampaio/SP	35403
96	Uezu dados não publ.	-52,341700	-22,473900	Teodoro Sampaio/SP	35403
97	Uezu dados não publ.	-52,277400	-22,516600	Teodoro Sampaio/SP	471
98	Uezu dados não publ.	-52,062400	-22,523800	Teodoro Sampaio/SP	1148
99	Uezu dados não publ.	-52,339500	-22,366300	Teodoro Sampaio/SP	1275
100	Uezu dados não publ.	-52,324800	-22,324900	Teodoro	1735

				Sampaio/SP	
101	Uezu dados não publ.	-52,379700	-22,295700	Teodoro Sampaio/SP	110
102	Uezu dados não publ.	-52,345200	-22,294000	Teodoro Sampaio/SP	125
103	Uezu dados não publ.	-52,300800	-22,528000	Teodoro Sampaio/SP	78
104	Uezu dados não publ.	-52,397200	-22,331100	Teodoro Sampaio/SP	130

Anexo 2: Valores das métricas ambientais e antrópicas dos 104 inventários de aves utilizados como amostras de comunidades de aves de sub bosque no sudeste brasileiro entre alfa e as métricas ambientais e estruturais da paisagem. Variáveis:
 PET=Evapotranspiração potencial, ECOR=Ecorregião, PLAND= % cobertura vegetal (raio=5km), CLUMP=agregação dos fragmentos (raio= 5km), Alfa=alfa de Fisher, N=abundância total nos fragmentos, S=número de espécies nos fragmentos.

	PET	ECOR	PLAND	CLUMP	Alfa	N	S
1	0,59	S. Mar coastal forests	47,07	0,89	6,22	106	18
2	0,57	S. Mar coastal forests	72,3	0,93	12,4	45	19
3	0,59	S. Mar coastal forests	50,63	0,91	8,92	39	15
4	0,61	S. Mar coastal forests	39,49	0,89	6,35	61	15
5	0,6	S. Mar coastal forests	92,52	0,91	6,78	65	16
6	0,59	S. Mar coastal forests	53,51	0,9	9,24	63	19
7	0,58	S. Mar coastal forests	72,75	0,92	14,11	53	22
8	0,6	S. Mar coastal forests	55,53	0,91	7,15	70	17
9	0,6	S. Mar coastal forests	56,44	0,91	9,6	76	21
10	0,59	S. Mar coastal forests	56,51	0,91	9,35	70	20
11	0,58	S. Mar coastal forests	61,79	0,91	8,56	80	20
12	0,58	S. Mar coastal forests	62,43	0,92	10,11	63	20
13	0,66	S. Mar coastal forests	64,38	0,92	5,77	72	15
14	0,61	S. Mar coastal forests	91,25	0,92	4,73	27	9
15	0,59	S. Mar coastal forests	61,81	0,9	11,56	66	22
16	0,59	S. Mar coastal forests	54,95	0,92	6,24	89	17
17	0,59	S. Mar coastal forests	56,3	0,9	6,33	73	16
18	0,6	S. Mar coastal forests	44	0,9	7,57	74	19
19	0,63	S. Mar coastal forests	39,6	0,9	10,00	45	17
20	0,6	S. Mar coastal forests	54,52	0,89	7,84	70	18
21	0,62	S. Mar coastal forests	38,16	0,9	8,02	44	15
22	0,62	S. Mar coastal forests	37,88	0,89	7,27	50	15
23	0,58	S. Mar coastal forests	54,76	0,9	19,17	25	16
24	1,08	Cerrado	29,21	0,95	6,28	74	16
25	1,14	Cerrado	12,66	0,94	3,79	37	9
26	1,12	Cerrado	47,28	0,93	2,1	12	4

27	1,17	Cerrado	23,65	0,95	2,39	17	5
28	1,09	Cerrado	18,13	0,93	4,85	66	13
29	1,07	Alto Paraná Atlantic forests	17,02	0,95	4,72	21	8
30	1,01	Cerrado	9,36	0,93	5,9	17	8
31	0,98	Cerrado	28,74	0,98	4,89	153	17
32	1,15	Alto Paraná Atlantic forests	4,27	0,91	1,65	17	4
33	1,12	Alto Paraná Atlantic forests	1,71	0,8	2,26	30	6
34	1,13	Cerrado	8,33	0,9	3,49	16	6
35	1,12	Cerrado	1,84	0,92	1,24	21	2
36	1,16	Cerrado	6,27	0,87	4,21	5	7
37	1,14	Cerrado	6,47	0,86	6,92	18	11
38	1,04	Alto Paraná Atlantic forests	4,9	0,85	4,75	27	7
39	1,03	Cerrado	5,98	0,88	4,42	44	10
40	1,05	Alto Paraná Atlantic forests	4,18	0,9	3,58	16	10
41	0,98	Cerrado	8,32	0,92	8,27	38	11
42	0,97	Cerrado	10,22	0,91	13,75	55	19
43	0,71	S. Mar coastal forests	96,99	0,67	5,67	23	21
44	0,97	Cerrado	18,31	0,91	7,72	165	24
45	0,76	Alto Paraná Atlantic forests	86,42	0,9	5,66	464	25
46	0,74	Alto Paraná Atlantic forests	99	0,85	7,01	241	25
47	0,79	Alto Paraná Atlantic forests	99,65	0,75	6,99	435	29
48	0,73	Alto Paraná Atlantic forests	91,77	0,9	9,41	175	28
49	0,79	Bahia interior forests	39,27	0,87	4,33	101	21
50	1,12	Bahia interior forests	31,98	0,9	8,06	116	16
51	1,18	Bahia interior forests	35,77	0,93	12,36	26	14
52	0,69	S. Mar coastal forests	74,41	0,93	5,56	710	27
53	0,9	Alto Paraná Atlantic forests	6,83	0,85	7,6	85	19

54	0,88	Araucaria Moist forests	9,08	0,83	5,72	73	15
55	0,88	Alto Paraná Atlantic forests	5,8	0,85	6,48	115	19
56	0,85	Alto Paraná Atlantic forests	6,51	0,85	5,38	100	16
57	0,84	Araucaria Moist forests	10,47	0,83	6,7		20
58	0,87	Alto Paraná Atlantic forests	5,54	0,85	7,74	126	21
59	0,9	Alto Paraná Atlantic forests	9,14	0,85	5,99	109	18
60	0,9	Alto Paraná Atlantic forests	6,53	0,85	5,9	115	16
61	0,9	Alto Paraná Atlantic forests	8,69	0,87	5,93	83	14
62	0,85	Alto Paraná Atlantic forests	6,57	0,84	7,22	57	19
63	0,9	Alto Paraná Atlantic forests	7,6	0,84	5,69	93	16
64	0,87	Alto Paraná Atlantic forests	6,02	0,83	6,85	89	16
65	0,87	Araucaria Moist forests	9,08	0,83	4,54	64	15
66	0,88	Alto Paraná Atlantic forests	7,36	0,84	6,8	119	17
67	0,85	Araucaria Moist forests	9,61	0,83	6,88	76	19
68	0,58	S. Mar coastal forests	28,06	0,88	7,33	102	20
69	0,57	S. Mar coastal forests	30,33	0,89	8,77	105	20
70	0,56	S. Mar coastal forests	31,46	0,9	8,85	77	20
71	0,56	S. Mar coastal forests	29,88	0,89	6,56	76	13
72	0,59	S. Mar coastal forests	24,69	0,87	11,93	41	18
73	0,58	S. Mar coastal forests	28,95	0,87	7,98	42	21
74	0,57	S. Mar coastal forests	29,01	0,9	7,76	103	19
75	0,57	S. Mar coastal forests	30,74	0,89	12,85	82	21
76	0,57	S. Mar coastal forests	29,75	0,89	10,51	53	20
77	0,57	S. Mar coastal forests	29,69	0,89	8,66	60	19
78	0,55	S. Mar coastal forests	28,57	0,9	8,83	69	18
79	0,55	S. Mar coastal forests	28,96	0,9	8,01	59	16
80	0,56	S. Mar coastal forests	31,28	0,9	10,96	51	20

81	0,54	S. Mar coastal forests	29,5	0,9	13,63	57	21
82	0,57	S. Mar coastal forests	29,81	0,88	9,05	50	16
83	0,53	S. Mar coastal forests	32,01	0,9	5,2	44	12
84	0,53	S. Mar coastal forests	44,39	0,92	8,2	47	14
85	0,86	Alto Paraná Atlantic forests	7,51	0,84	4,7	37	13
86	0,87	Alto Paraná Atlantic forests	5,4	0,86	5,09	113	16
87	0,7	S. Mar coastal forests	79,94	0,93	4,33	65	12
88	1,08	Bahia interior forests	12,3	0,87	8,7	46	16
89	1,21	Bahia interior forests	60,43	0,93	9,35	62	19
90	0,75	Bahia interior forests	34,77	0,91	12,35	61	22
91	1,84	Bahia interior forests	17,35	0,94	4,73	55	12
92	1,12	Bahia interior forests	31,98	0,9	3,85	83	12
93	1,1	Alto Paraná Atlantic forests	1,5	0,9	5,21	107	16
94	1,12	Alto Paraná Atlantic forests	5,54	0,94	5,94	117	18
95	1,1	Alto Paraná Atlantic forests	17,51	0,99	4,67	89	14
96	1,16	Alto Paraná Atlantic forests	66,53	0,99	7,83	140	23
97	1,1	Alto Paraná Atlantic forests	66,52	0,98	6,97	73	17
98	1,15	Alto Paraná Atlantic forests	2,76	0,98	5,16	59	13
99	1,11	Alto Paraná Atlantic forests	35,43	0,99	3,97	131	14
100	1,12	Alto Paraná Atlantic forests	15,61	0,98	7,61	47	15
101	1,12	Alto Paraná Atlantic forests	14,57	0,97	5,95	68	15
102	1,13	Alto Paraná Atlantic forests	21,84	0,97	2,72	72	9
103	1,13	Alto Paraná Atlantic forests	91,03	0,98	4,06	96	13
104	1,14	Alto Paraná Atlantic forests	6,53	0,97	2,5	59	8