Talitha da Cunha Pires Middleton

Declínio de aves no Arco do Desmatamento Amazônico

São Paulo
2016

Talitha da Cunha Pires Middleton

Declínio de aves no Arco do Desmatamento Amazônico

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

Orientadora: Dr[a.] Elizabeth Höfling
Coorientador: Dr. Carlos Augusto Peres

São Paulo
2016

Ficha Catalográfica

Middleton, Talitha da Cunha Pires
Declínio de aves no Arco do Desmatamento Amazônico
138p

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

1. Extinção da Biodiversidade 2. Aves amazônicas 3. Ecologia de comunidades I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Profa. Dra. Elizabeth Höfling
Presidente

DEDICATÓRIA

Ao George, com amor

EPÍGRAFE

"Art is a lie that makes us realize truth"
Pablo Picasso

AGRADECIMENTOS

A minha orientadora Profa. Dra. Elizabeth Höfling, por assumir a responsabilidade de me orientar em uma área diferente, confiar que eu poderia fazer este projeto e por me dar tanta liberdade para executá-lo, me apoiando em momentos decisivos. Parabéns pela sólida carreira!

Ao meu coorientador Prof. Dr. Carlos Peres por me apresentar a Amazônia, dividir conhecimentos sobre esse bioma, além de me receber na Universidade de East Anglia, no Reino Unido, para o período sanduíche e por sua constante ambição e coorientação.

Aos financiadores desta pesquisa, pois sem eles nada disso teria acontecido: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado; Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE-CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche; Programa de Excelência Acadêmica (PROEX) pelo auxílio financeiro para a realização das campanhas de campo e Prof. Dr. Marcelo Carvalho, coordenador do Programa em Zoologia da Pós-Graduação do Instituto de Biociências, pelo apoio; Rufford Small Grant Foundation, pelo financiamento de boa parte da campanha de campo e Idea Wild pelo material.

Ao Hotel Cristalino Lodge por me dar todo apoio necessário e hospedagem no período em campo no Cristalino. À dona Vitória e Alexandre por seus comprometimentos com a conservação, apoio e amizade durante a execução do projeto. Aos guias do Cristalino, Francisco e Jorge.

A Andy Siemens (BirdLife International-UK), Susan Evans (UCL-UK) e Mônica Toledo Piza-Ragazzo (IB-USP) pelas cartas de recomendação para que eu conseguisse os financiamentos. Assim como a tradução das muitas solicitações, por George, Micky e Alice.

Em especial, durante o doutorado, à Profa. Dra. Mônica T. Piza-Ragazzo, pelo apoio constante à minha formação, amizade e o Prof. Dr. Clodoaldo Ragazzo por me recomendar ao Prof. Dr. Gilberto de Paula que me ajudou com os modelos.

Ao Prof. Dr. Jean-Paul Metzger por abrir a porta de seu laboratório no início do doutorado, dedicar seu tempo para ler minha qualificação, tirar minhas dúvidas de campo, enfim, por seu carinho e apoio constantes.

Ao Prof. Dr. Milton Ribeiro, por sua alegria, por me receber na Unesp-Rio Claro, quando comecei mapear as imagens Landsat e ao seu irmão John pelos cálculos de parte das métricas de paisagem. A Felipe e Talita pelo apoio naquela semana.

À Profa. Dra. Renata Pardini, por me educar como bióloga e me apoiar sempre. Ao Prof. Dr. Fernando Portela Marques, por sua amizade, apoio e momentos de descontração. Ao Prof. Dr. Paulo Inácio Prado por sua calma em tirar dúvidas e por me apresentar o programa R! Ao Prof. Dr. Rui Murieta, por sua amizade e conhecimentos. Ao Prof. Dr. Sergio Matioli pelo apoio em toda minha carreira. Ao Prof. Dr. Walter Neves por suas aulas maravilhosas e perguntas perspicazes. Aos demais professores da Zoologia e Ecologia por todo conhecimento transmitido.

Durante o doutorado, pelo apoio logístico e alegria das meninas da secretaria de Pós-graduação do IB, Lilian e Érika, o pessoal da biblioteca, os porteiros, secretários, funcionários e professores.

A todos da Universidade de São Paulo-IB, por possibilitarem minha formação como bióloga. Foram muitos anos nesses prédios, cheios de lindas teias de aranha...

Aos que merecem agradecimentos com letras garrafais: Mario Pacheco, Marito, por todos o seu apoio com a parte estatística e por seu calmo "tá bom"! A Alexander Lees pelo auxílio nas identificações das vocalizações, pela coleta dos dados de 2004/06 e pela leitura do primeiro capítulo. Ao Tank, por seus conselhos, críticas, amizade e leitura do segundo capítulo.

Nas campanhas de campo, agradeço a todos que me acompanharam, por todas as madrugadas, pelos esforços além do limite, por todos os carrapatos pegos, por todas as aventuras, perrengues, alegrias, registros e experiências e histórias compartilhadas na Amazônia. E são muitas! Luísa, Michelle, Ben, Kamilla, Tom, foi muito bom tê-los como estagiários em campo! Vocês foram muito guerreiros! Fico muito feliz em saber que o projeto foi uma inspiração para muitos que seguirão estudando aves, mesmo tendo experimentado a dor de madrugar.... Em especial, ao João Carlos (JC), pois sua companhia foi essencial para a realização das campanhas de campo, desde o perfeccionismo para abrir as picadas, por madrugar pontualmente, pelo constante apoio com as redes, por seus conhecimentos da natureza, mesmo com as várias vezes dizendo que iria desistir, você foi ficando....Graças! A Alice (Pequititica) por ter me apoiado nos meses mais difíceis, no meio do campo quando o fim estava longe, mas o cansaço dos dois primeiros meses já doíam nos ossos. Sua amizade e companheirismo foi um presente de doutorado e sem você e seu chá (txai) que nos mantinha o dia todo, tudo seria impossível. Quantas histórias compartilhadas para relembrar! Também agradeço por me receber em sua casa Norwich para o período sanduíche e por me apresentar aos queridos housemates Thomas, Rachel, Maud, Leticia e Tiger! Ao Odair por sua alegria e companheirismo em campo e pelo último dia que sem ele eu não teria conseguido finalizar da forma como foi. Ao René por me acompanhar no último mês, me aliviando tanto, dirigindo o carro nas estradas mais assombrosas que conheci (com buracos do tamanho de um carro), por me fazer rir e aliviar meu cansaço quando já me restava pouca força. Ao Micah Reigner por ter nos acompanhado no Cristalino e em um fragmento e por compartilhar de seu entusiasmo com todas as novas descobertas e por sua pintura que ilustra a página inicial da tese, além de duas filmagens que estão no

vídeo entregue aos proprietários de Alta Floresta. Pelo filme com produção de AdrianoEspinola.
Acesso:http://www.rufford.org/projects/talitha_cunha_pires_middleton.

A seu Geraldo por ter me levado, de moto, para reconhecer muitas das áreas. Por seu conhecimento sobre a natureza e seu filho Alex e esposa Nélia. A seu Zé Piva (e seu filho Leandro) por compartilhar seu profundo conhecimento sobre plantas e animais e por estar sempre disposto a me ajudar ou pegar um coco ou castanha-do-Pará...

Especialmente, aos proprietários de Alta Floresta e Carlinda por permitirem a realização dos trabalhos de campo e por nos receber sempre com uma boa conversa, bolo, café e alguns almoços. As histórias de vocês deveriam estar em um livro! Quantas transformações vocês viram....Aos muitos moradores de Alta Floresta que facilitaram minha vida em vários sentidos, desde alugando carro, os meninos no posto de gasolina, do restaurante, ao moço da loja de pescaria, ao médico! Aos professores da UNEMAT, Darwin (Bocó) e em especial ao professores Mendelson e Maga por todo o carinho e apoio, além de nos receber em sua ilha paradisíaca. Vocês são demais! À Vani pelo aluguel da casa que tornou possível que eu e mais duas cientistas, Babi e Ana, trabalhássemos na região, pois em tempos de hidrelétricas torna-se difícil achar uma casa para alugar, ainda mais uma que incluísse os dois salsichas mais lindos Zeca e Bob... A Felipe e Mariana por me receberem em sua casa na segunda campanha e nos deixar tão à vontade.

Ao Prof. Dr. Kevin Johnson, da Universidade de Illinois, por me aceitar no doutorado que acabei não podendo fazer. Sou muito grata! Enquanto morei na Inglaterra, ao Nigel Colar e Andy Siemens pelo estágio voluntário na BirdLife International e apoio. A Susan Evans (UCL) pelo apoio constante e estágio quando estava na Inglaterra e por seu conhecimento profundo sobre os fósseis.

Aos colegas recentes de laboratório: Pauline (e Romain), obrigada por sua companhia, amizade e suporte, Daniel e Graziela. Ao colegas de disciplina de pós-graduação por compartilharem conhecimentos: Erika, Vitor, Fábio, Marina, Melinas, Greet, Thayná, Jayme, Leandro, por seus conselhos e apoio. Paula, pelas imagens Landsat georrerferenciadas e apoio. Na Universidade de East Anglia, pelos momentos de alegria e muito empenho, a Gabi, Maíra, Vanessa, Rodrigo, Vivi, Tiago, Davi, JB, Maria, Anderson, Mark, Jamile, Maxin, Babi, Daniela e Marta à Profa. Dra Aldina. A Alina, Paul e Tom, pelo auxílio com os isótopos.

Aos meus amigos queridos, que mesmo com tantas ausências nunca desistiram de mim, de se comunicar: os de todo dia, os das antigas, os da faculdade, da Inglaterra, aos facilitadores da minha vida Guilhermina, Matilde e Eliel. E aos guerreiros que me inspiram diariamente: Camila, Letícia, Maíra, Renato Maranhão e a pequena Hazel por toda a superação e amizade!

Pelo apoio constante da minha família, sempre! Mãe, sou eternamente grata a tudo que fez por nós seus filhos, com tanta leveza, alegria e sabedoria. Você é nossa inspiração! Pai e Kuka, obrigada por todo apoio e entusiasmo de sempre! Fefe, meu irmão, obrigada por me ensinar tanto e com tanto amor! As minhas primeiras grandes amigas, irmãs amadas, Tathi e Tamy e a meus queridos cunhados Caio e Rodrigo. A meus avós e minha vozinha querida...em referência ao seu programa favorito...que saudade de você! To my adorable new family in the Middletons, Richard, Diana, Lucy, Angus, Jimbo and Emma, for giving me open arms, making me part of the family and being marvellous and fun people! I have learnt a lot from your perceptive questions and by your interest in all subjects. And, especially, for sharing your love of nature and being so open to my culture and country. Em especial aos meus sobrinhos, Archie, Isabelle, Miguel, Jemima, Barney, Herbie e dois que nascerão este ano, por sempre me colocarem um sorriso no rosto.

Por último, mas primeiro, gostaria de agradecer ao George! Por entender que alguns de nossos sonhos seriam prorrogados, que a distância seria uma realidade por alguns, muitos, meses e que o dia a dia teria uma rotina sacrificante. Com tudo isso, teve amor, paciência, frustrou-se, animou-se com os resultados, vibrou com as pequenas conquistas, quase desistiu do doutorado, mas voltou revigorado, empenhou-se para traduzir os muitos pedidos de financiamento para o campo, fez trabalho braçal, digitou dados, passou bastante tempo na frente do computador inventando tarefas, como ele falava "administrativas" só para me acompanhar. Quando planejava as férias para me ajudar em campo, aliviava minhas responsabilidades; era motorista, cozinheiro, abria picada, coordenava a equipe, me cuidou, alimentou, pediu que fosse dormir e cuidou de nossa casa para meu regresso. Respeitou minha decisão profissional, meu amor à pesquisa e conservação das aves e, acima de tudo, compartilhou dessa paixão! Obrigada por ser meu companheiro na vida e me trazer tanta alegria! Que sortuda que eu sou..

À Amazônia, por me presentear com seus sons, cheiros e diversidade...

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL 1

CAPÍTULO 1: **A rápida extinção local dos papa-formigas no Arco do Desmatamento Amazônico**

Resumo 11
1. Introdução 14
2. Materiais e Métodos 16
3. Resultados 22
4. Discussão 37
5. Considerações Finais 44
6. Referências bibliográficas 46
7. Anexos 52

CAPÍTULO 2: Efeitos sinergéticos entre fragmentação e degradação de habitat aceleram as extinções locais de aves de sub-bosque no Arco do Desmatamento Amazônico

Resumo 55
1. Introdução 57
2. Materiais e Métodos 60
3. Resultados 69
4. Discussão 80
5. Considerações Finais 90
6. Referências bibliográficas 93
7. Anexos 102

CONSIDERAÇÕES GERAIS 109

RESUMO 115

ABSTRACT 118

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS 121

INTRODUÇÃO GERAL

INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade existente é resultado da dinâmica entre os processos naturais de especiação e extinção (Quental & Marshall, 2013) e estima-se que 99% de todas as espécies que já existiram estão hoje extintas (Novacek, 2001). A maior parte das espécies desapareceu ao longo dos tempos geológicos, pela extinção de fundo (Raup, 1986), mas houve cinco eventos catastróficos de extinção em massa, quando, pelo menos, três quartos das espécies desapareceram em um curto período de tempo geológico devido, entre outras causas, às mudanças globais no clima e na química atmosférica, pelo impacto de asteroides e vulcanismo (Jablonski, 1986; Bambach, 2006). Embora esses processos permaneçam importantes, as mudanças atuais na biodiversidade resultam direta ou indiretamente, quase exclusivamente, das atividades humanas, e estudos sugerem que um novo período de extinções em massa esteja em pleno andamento, 'Antropoceno' (May *et al.*, 1995; Pimm *et al.,* 1995; 2014; Barnosky *et al.*, 2011)

Ainda que existam limitações reais na extensão e na qualidade de nosso conhecimento sobre os impactos das mudança antrópicas para a biodiversidade, a taxa de extinção de espécies estimada é de, pelo menos, três ordens de grandeza mais elevada do que a taxa de fundo e a grande maioria das populações de espécies ameaçadas continua a declinar (Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Pimm *et al.*, 2014; IUCN, 2015). As extinções causadas pelas atividades humanas não se restringem à atualidade. Há evidências da relação de hominínios modernos na extinção de espécies ao longo dos últimos 50.000 anos, porém as taxas de perda aceleraram acentuadamente no século passado com o aumento rápido da população humana (Malhi *et al.*, 2014; Steffen *et al.*, 2015).

Em um mundo cada vez mais modificado pelas atividades antrópicas, uma questão que preocupa é quanto da biodiversidade contemporânea sobreviverá em paisagens alteradas (Pereira, 2010). Biólogos conservacionistas estão preocupados com esta questão e tentam estimar as taxas e riscos atuais de extinções (IUCN, 2015), mas seu cálculo não é uma tarefa trivial, não apenas porque nosso conhecimento sobre a biodiversidade é limitado (Primack, 1993; Dirzo & Raven, 2003; Pimm *et al.*, 2014), mas, também, porque o intervalo de tempo entre a alteração no ambiente e o desaparecimento, de fato, das espécies

pode ser bastante longo (Diamond, 1972).

O atraso nos eventos de extinção vem sendo confirmado para muitas comunidades ecológicas (Kuusaaari *et al.*, 2009; Brooks *et al.*, 1999; Hanski, 2000; Hanski & Ovaskainen, 2002; Lindborg & Eriksson, 2004; Vellend *et al.*, 2006; Dullinger *et al.*, 2012). Esse atraso, ou débito de extinção, ocorre quando uma resposta ecológica a uma perturbação demora um tempo considerável para se tornar aparente (Tilman *et al.*, 1994). O futuro da biodiversidade, portanto, vai depender de nossa capacidade de entender os efeitos dos impactos a longo prazo (Pauly, 1995; Metzger *et al.*, 2009). Infelizmente, até para os táxons mais bem estudados e para regiões com grande diversidade de espécies, os monitoramentos que permitem quantificar as tendências da persistência da biodiversidade, após alterações nas condições iniciais, são ainda recentes (Ferraz et al., 2003; 2007; Stouffer et al., 2009).

Mesmo com essas dificuldades, alguns padrões relacionados à extinção de espécies já são evidentes. Sabe-se que entre as principais ameaças decorrentes diretamente das atividades humanas estão: a destruição e a degradação de habitats naturais (Nepstad *et al*., 1999; Fahrig, 2003; Laurance & Peres, 2006) a introdução de espécies exóticas (Levine, 2000), a sobre-exploração de recursos biológicos (Pauly *et al.*, 2002), os agentes patogênicos (Daszak *et al.*, 2001), a poluição (Baillie *et al.*, 2004) e as rápidas alterações climáticas (Parmesan *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2004; Lewins *et al.*, 2015). Embora os efeitos independentes de alguns destes distúrbios estejam cada vez mais bem caracterizados, o entendimento das interações entre padrões múltiplos de perturbações ainda permanece pouco claro (Laurance & Useche, 2009; Turner, 2010). Sabe-se, entretanto, que as perturbações antrópicas raramente têm efeitos isolados na biodiversidade (Myers, 1995), mas são complexas, multifatoriais e frequentemente sinérgicas, podendo culminar em perdas irreversíveis para a biodiversidade (Terborgh *et al.*, 2001; Laurance & Peres, 2006; Laurance *et al.*, 2011). Além dos efeitos das interações entre os diferentes distúrbios, o declínio de populações ou extinção de uma espécie têm efeitos interativos de amplo alcance no ecossistema para a sobrevivência de outras (Ewers & Didham, 2006), podendo culminar em um efeito de extinções em cascata, com consequências desastrosas para a biodiversidade (Bascompte & Jordano, 2007).

De fato, muitos estudos sugerem que a resposta dos ecossistemas às alterações externas não é linear (Myers, 1995; Fahrig, 2001; 2003). Assim, influências cumulativas que, inicialmente parecem ter pouco efeito, podem levar a brusca e imprevisível alterações, uma vez que alguns limiares críticos são ultrapassados (Scheffer *et al.*, 2001; Pardini *et al.*, 2010). Além disso, a resistência e resiliência intrínseca às alterações podem variar com a simplificação antropogênica dos sistemas decorrentes das atividades humanas (Hughes 1994; Jackson, 1997; Pardini *et al.*, 2010).

Dentre os distúrbios antrópicos, a perda e a fragmentação de habitat são atualmente as principais causas do declínio das espécies e populações (Fahrig, 2003). Essas alterações são decorrentes da necessidade de recursos que dependem de um novo uso da terra e conduzem a níveis elevados de conversão de habitat natural (FAO, 2010). Neste processo, 39% da superfície terrestre disponível já foi convertida em uso agropecuário e assentamentos urbanos, e 37% dos remanescentes de habitat naturais encontram-se fragmentados, e imersos em matriz antrópica (Ellis *et al.*, 2010). A redução de habitat disponível pela mudança da cobertura e uso da terra (Ewers & Didham, 2006), ou seja, perda de habitat, é considerada a grande causa atual do declínio da biodiversidade (Fahrig, 2003; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Pimm *et al.*, 2014).

Uma ameaça adicional decorrente da conversão de cobertura de complexos vegetacionais é a fragmentação do habitat, com graves consequências para muitas espécies (Saunders *et al.*, 1991; Hanski, 2015). A fragmentação por mudanças antrópicas, tais como a supressão de vegetação natural para a construção de estradas ou para agricultura, leva habitats anteriormente contínuos a se tornarem subdivididos por uma matriz diferente da original (Fahrig, 2003; Ewers & Didham, 2006; Laurance, 2008). A fragmentação de habitats pode resultar em fragmentos pequenos que, então, estão sujeitos a outras alterações associadas, tais como a redução da conectividade, o aumento do efeito de borda, a redução de qualidade por degradação ambiental, que agravam os efeitos da perda de habitat (Laurance et al., 2002; Wu *et al.*, 2013).

Muito do conhecimento gerado sobre os efeitos da fragmentação de habitat na biodiversidade derivou da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur

& Wilson, 1967) que prevê que o tamanho da ilha e o seu isolamento, ou distância do continente determinam o número de espécies nas ilhas. Teoricamente, e em analogia à ilhas, fragmentos grandes e próximos à uma fonte (habitat contínuo) possuem maior número de espécies e fragmentos pequenos e isolados podem suportar apenas pequenas populações de espécies e tendem a ter menor número de espécies (MacArthur & Wilson, 1967). Apesar da simplicidade e da importante contribuição desta teoria, há outros aspectos e escalas do efeito a serem considerados (Bender *et al.*, 2003), principalmente no que diz respeito à quantidade de habitat disponível na paisagem (Pardini *et al.*, 2010; Fahrig, 2013) e a persistência de populações interativas (Levins, 1970).

Para citar alguns autores, Andrén (1994) propôs que existe um limiar crítico na quantidade total de habitat remanescente na paisagem (20–30%), abaixo do qual a conectividade é tipicamente rompida, e as espécies passam a ser mais dependentes, de fato, do tamanho e isolamento dos fragmentos. Pardini e colaboradores (2010) encontraram que a configuração do habitat seria importante em níveis intermediários de cobertura florestal na paisagem (30%), que abaixo de um certo limiar haveria prejuízos para a resiliência ecológica, levando a mudanças irreversíveis na biodiversidade nestas paisagens fragmentadas. Fahrig (2013), contudo, propôs recentemente que a quantidade de habitat disponível na escala efetiva para as espécies é o que importa para a distribuição das espécies na paisagem, sendo desnecessário considerar a configuração do habitat. Hanski (2015) contesta essa hipótese, ressaltando a importância da configuração do habitat, além da quantidade de habitat, na determinação da persistência das espécies na paisagem. Villard & Metzger (2014) argumentam que de fato, acima de uma quantidade de habitat, somente a perda de habitat importa na extinção local de espécies, mas que abaixo de certa quantidade de habitat, a configuração seria importante na mitigação dos efeitos de perda de habitat por meio da conectividade funcional, sendo que em níveis intermediários de proporção de cobertura haveria maior possibilidades de configuração e manejo das paisagens.

No contexto da paisagem, também importa a composição e a heterogeneidade dos habitats, e a capacidade da matriz de não habitat de facilitar o fluxo biológico entre os remanescentes (Taylor *et al.*, 1993),

juntamente com demais fatores relacionados à fragmentação (efeitos de borda) e perda de qualidade do habitat (Laurance & Peres, 2006; Ewers & Didham, 2006; Gardner *et al.*, 2009).

Além do mais, espécies, populações e ecossistemas não estão apenas expostos a diferentes perturbações antrópicas, mas também diferem em sua vulnerabilidade e chances de persistirem a essas mudanças. Os riscos de extinção, portanto, geralmente variam biológica, taxonômica, mas também espacial e temporalmente (Bennett & Owens 1997; Gaston & Blackburn 1997; Owens & Bennett, 2000; Purvis *et al.*, 2000).

Quanto às características biológicas, espécies que desaparecem mais rapidamente de paisagens terrestres fragmentadas, muitas vezes têm grandes exigências de área e recursos, possuem baixa capacidade de dispersão e são especialistas de habitat primário, ou seja, têm alta sensibilidade às perturbações antrópicas (Tilman *et al.*, 1994; Andrén *et al.*, 1997; Laurence *et al.*, 2001). Espécies com populações naturalmente instáveis também podem ser intrinsecamente mais vulneráveis à fragmentação, provavelmente porque suas populações flutuantes podem cair abaixo do limiar crítico para a sua persistência. Da mesma forma, espécies com baixas taxas de crescimento populacional podem ser menos propensas a se recuperar quando a população diminui muito e sofrem uma maior perda de diversidade genética (via deriva genética e endogamia) quando ocorrem gargalos populacionais (Saccheri *et al.*, 1998). Alguns outros atributos biológicos podem ser associados à maior susceptibilidade das espécies às extinções e incluem: grande tamanho corpóreo, alto nível trófico, tempo de vida longo e baixa fecundidade, pequena abundância local (raridade) e/ou com distribuição geográfica restrita (Bennett & Owens 1997; Purvis *et al.*, 2000; Pimm *et al.,* 2014). Sendo assim, diferentes táxons estão ameaçados por diferentes mecanismos, que interagem com diferentes características biológicas, resultando em um menor ou maior risco de extinção.

Também, o risco de extinção não é independente da filogenia, presumivelmente porque muitos dos traços biológicos associados com o maior risco de extinção tendem a ser compartilhados por espécies proximamente relacionadas (Gaston & Blackburn, 1997; Bennet & Owens, 1997). Existe também uma relação positiva entre a proporção de espécies em um táxon que

são consideradas ameaçadas e a idade evolutiva desse táxon e a diversificação do grupo, o que sugere que as linhagens filogenéticas plesiomórficas e menos diversas são particularmente mais propensas à extinção (Gaston & Blackburn 1997; Russel *et al.*, 1998; Purvis *et al.*, 2000).

Quanto à distribuição espacial, a maioria das extinções de espécies registradas desde 1500 ocorreu em ilhas (Baillie *et al.*, 2004). A flora e a fauna insulares são especialmente vulneráveis à introdução antrópica de predadores, competidores e patógenos, enquanto que as espécies nos continentes não são tão sensíveis a essas modificações, provavelmente, por serem expostas a diferentes distúrbios, representando uma comunidade que é mais resistente à ameaças semelhantes (Balmford, 1996). No entanto, as previsões de extinções mais atuais indicam que as espécies nos continentes são as mais ameaçadas, especialmente, em florestas tropicais, em decorrência das altas taxas atuais de conversão de habitat, combinada com a alta diversidade e endemismo destas regiões (Myers *et al.*, 2000; Pimm *et al*., 2014).

Temporalmente, dois padrões se destacam: a escala de perda está, em geral, aumentando desde de 1800 (Malhi *et al.*, 2014), apesar das perdas de espécies causadas pelo homem pré-industrial terem sido substanciais (Jackson *et al.*, 2001). O segundo padrão é que as ameaças antrópicas relacionadas à perda de espécies também mudam com o tempo; por exemplo, espécies invasoras e superexplotação (*e.g.* sobrecaça) foram as causas predominantes de extinções de aves em tempos históricos, enquanto a conversão de habitats, especialmente para a agropecuária, é a maior ameaça atual (Baillie *et al.*, 2004) e há previsões de que as mudanças climáticas serão, no futuro próximo, uma grande ameaça (Thomas *et al.*, 2004).

Cabe ressaltar que, embora muitas espécies desapareçam ou sofram declínio em suas populações em habitats fragmentados, outras podem aumentar drasticamente (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Espécies que são favorecidas por habitats de borda ou perturbados, que facilmente toleram matriz do entorno, ou cujos predadores ou competidores desaparecem com a fragmentação, muitas vezes se tornam mais abundantes e ocorrem em maior número de fragmentos (Laurance *et al.*, 2001). Uma consequência dos padrões globais de extinção é a invasão de espécies e homogeneização biótica, que é o

processo pelo qual comunidades bióticas tornam-se cada vez mais dominadas por um pequeno número de espécies generalistas, adaptadas às paisagens antropizadas (McKinney & Lockwood, 1999).

A avaliação dos riscos de extinção em 2014, segundo a Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN, 2015) para 71.576 espécies (menos de 5% das espécies atualmente descritas), principalmente terrestres e de água doce, mostrou que 21.286 espécies estão ameaçadas, sendo que 4.286 consideradas criticamente em perigo, e 860 espécies foram extintas desde 1500. A extinção de uma espécie representa o ponto final de uma série de extinções locais. Na verdade, populações podem ser extirpadas em um ritmo muito mais rápido do que o das espécies e as extinções locais podem ter sérias consequências para o funcionamento de ecossistemas locais (Hughes *et al.*, 1997). Portanto, entender o processo de extinções locais é importante para a compreensão da relação entre a biodiversidade e as alterações nas paisagens, sendo que os declínios nas abundâncias de espécies podem ter implicações importantes para a funções ecossistêmicas, muito antes de qualquer espécie, de fato, ser extinta (Jackson *et al.*, 2001).

Dentro do contexto sobre a extinção da biodiversidade em paisagens alteradas pelas atividades humanas, investigamos, principalmente, dois aspectos: i) a existência de atraso nas extinções locais de espécies após a perda e fragmentação de habitat e ii) os efeitos interativos entre a fragmentação e degradação de habitats na extinção de espécies. Poucos estudos investigaram o efeito do atraso nas extinções locais de espécies dentro do contexto amazônico (Wearn *et al.*, 2012; Ferraz *et al.*, 2003; 2007; Stouffer et al., 2009) e ainda há muito para ser entendido sobre os fatores de perturbação na qualidade do habitat local que levam à erosão de fragmentos, como fogo, extração seletiva de madeira, caça entre outros (Cochrane, 2003; Barlow & Peres, 2004; Laurance & Peres, 2006; Mestre *et al.*, 2013). Assim, buscamos contribuir para o desenvolvimento teórico que embasa as práticas conservacionistas e o entendimento dos processos que levam à extinção da biodiversidade.

Avaliamos estes aspectos em uma paisagem real, hiperfragmentada inserida no Arco do Desmatamento Amazônico, que em termos absolutos é a

mais agressiva fronteira de desmatamento no mundo (FAO, 2010). Esta região ao norte do Estado do Mato Grosso, na divisa com o Pará, era uma floresta contínua no final dos anos 70, contudo, foi rapidamente convertida em áreas destinadas à agropecuária. Hoje restam remanescentes de florestas em propriedades privadas, depauperados pela subsequente degradação por fogo, retirada de madeira e pela presença de gado e cercados principalmente de matriz de pastagem para gado.

A tese foi estruturada em dois capítulos, além da introdução, considerações finais e resumo geral. No primeiro capítulo, investigamos a existência de defasagens no tempo nas extinções em resposta a mudanças no tamanho e tempo desde o isolamento dos fragementos e então quantificamos as taxas de perda de espécies na paisagem estudada, examinando se esta variou entre os fragmentos de diferentes tamanhos. Inventariamos por pontos de escuta um grupo de aves conhecidamente sensíveis a perturbações antrópicas, os papa-formigas, em 29 localidades amostrais e em dois períodos de amostragem (2004/06 e 2013). Baseamos nossa pesquisa em um modelo proposto por Gibson *et al*. (2013) derivado da teoria da biogeografia de ilhas, que inclui a área do fragmento e o tempo decorrido desde seu isolamento como variáveis preditoras da distribuição atual das espécies nos fragmentos, e também testamos para as espécies especialistas florestais. Qualitativamente, buscamos entender como ocorreu a alteração da composição das espécies na comunidade em relação às variáveis explanatórias, indicando as espécies mais vulneráveis à extinção, relacionando os padrões encontrados com a filogenia do grupo e comentando sobre algumas características das espécies.

No segundo capítulo, investigamos se houve efeitos de interações entre variáveis de degradação e fragmentação na distribuição das espécies de aves de sub-bosque na paisagem estudada. Para tal inventariamos as aves de sub-bosque por redes-de-neblina em 30 localidades amostrais. Testamos quais interações e quais variáveis de degradação de habitat estudadas (incidência de fogo, extração seletiva de madeira e presença de gado nos remanescentes florestais) e de fragmentação (área do fragmento, conectividade funcional e proporção de habitat em quatro escalas da paisagem) contribuíram para prever a distribuição da riqueza, abundância e composição de espécies de aves de sub-bosque nos

fragmentos. Buscamos entender, qualitativamente, as mudanças na riqueza de espécies entre os fragmentos, investigando as alterações na composição de espécies na comunidade e sua relação com as variáveis estudadas. Também analisamos a diversidade beta da comunidade, buscando entender quanto da diversidade foi gerada por aninhamento e quanto por substituição, relacionando estes dois componentes às variáveis independentes estudadas.

CAPÍTULO 1

A rápida extinção local dos papa-formigas no Arco do Desmatamento Amazônico

RESUMO

As florestas tropicais contêm a maior reserva de biodiversidade terrestre, mas vêm sendo ameaçadas principalmente pelo desmatamento, sendo que, hoje, quase metade destas florestas já foi convertida em manchas remanescentes de habitat imersas em matriz antrópica. Nestas paisagens fragmentadas, a persistência da biodiversidade é incerta, pois, devido às novas condições impostas, muitas espécies ou populações desaparecem imediatamente, enquanto outras podem levar um tempo longo para se extinguir. Compreender as taxas locais de extinção de espécies especialistas florestais nestas paisagens é crucial para a conservação da biodiversidade. Com esse propósito, nós investigamos como os papa-formigas, responderam a mais de três décadas de perda e fragmentação de habitat florestal na mais agressiva fronteira de desmatamento da região tropical, o Arco do Desmatamento Amazônico. Para tal, registramos por ponto de escuta a ocorrência de espécies deste grupo em 29 localidades amostrais, sendo 26 fragmentos florestais que variaram de 2,7 a 694 ha e três localidades em florestas contínuas. Com base em um modelo derivado da biogeografia de ilhas e dados de dois períodos distintos de amostragem, verificamos que metade das espécies comprometidas com a extinção desapareceu, em média, em 18,8 anos após o isolamento do fragmento, podendo variar entre cerca de 12 a 27 anos para as espécies florestais. Além do mais, as perdas imediatas de espécies após o isolamento são relativamente maiores em fragmentos menores. Entretanto, o débito de extinção é, relativamente, maior nos fragmentos maiores, havendo um limiar a partir do qual as perdas imediatas e as taxas de extinção são influenciadas diferencialmente pelo incremento de área florestal. Nossos resultados evidenciam que o intervalo de oportunidade para conservação local de espécies florestais, tais como os papa-formigas, é muito curto para ações mitigatórias. Apesar disso, ações que visem restaurar os fluxos biológicos na paisagem, devem priorizar os fragmentos grandes, nos quais o débito de extinção a ser pago é maior, resgatando maior número de espécies que de outra forma estariam comprometidas com a extinção. Por fim, considerando apenas o contexto de nossos resultados, reforçamos que a persistência da biodiversidade tropical irá depender mais da coibição do

desmatamento do que da mitigação de seus efeitos, uma vez que o intervalo de oportunidade para ações locais é muito curto.

Palavras chave: Papa-formigas, Fragmentação de habitat, Débito de Extinção, Extinção Imediata, Conservação

1. INTRODUÇÃO

A perda de biodiversidade e, por conseguinte, de muitas funções e serviços ecossistêmicos têm grandes consequências para o futuro da Terra (Bello *et al.*, 2015). O maior reservatório de biodiversidade, as florestas tropicais, vem sendo convertido a outros usos da terra em taxas de desmatamento sem precedentes (Achard *et al.*, 2002; Gibson *et al.*, 2011), sendo que hoje apenas 24% das florestas tropicais podem ser consideradas intactas, 30% estão degradadas e 46% foram reduzidas a paisagens fragmentadas (Mercer, 2015). Nestas paisagens fragmentadas, 90% dos habitats florestais remanescentes são manchas de habitat menores de 400 ha envoltas por agropecuária ou outros usos antrópicos da terra, que são, normalmente, inadequados para a maioria das espécies florestais (Broadbent *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 2009). A questão chave que se apresenta é quão rápido as espécies desaparecem nestas paisagens modificadas e, portanto, quanto tempo teríamos para mitigar os seus efeitos (Wearn *et al.,* 2012; Hylander & Ehrlén, 2013, Pimm *et al*., 2014). Porém, estimar as taxas de extinções não é uma tarefa trivial, porque o intervalo de tempo entre a alteração no ambiente e o desaparecimento de fato das espécies pode ser bastante longo (Diamond, 1972).

A extinção local de espécies decorrente das alterações antrópicas no habitat pode ser quase imediata (Adriaens *et* al., 2006; Stouffer *et al.*, 2009) mas, na maioria dos casos, leva um tempo para que as populações declinem e então desapareçam (Tilman *et al.*, 1994; Brooks *et al.*, 1999a; b; Hanski & Ovaskainen, 2002; Lindborg & Eriksson, 2004; Vellend *et al.*, 2006; Jackson & Sax; 2010). Esta extinção com atraso ficou conhecida como débito de extinção e, apesar de observada em muitos ecossistemas e grupos biológicos, vinha sendo negligenciada; atualmente, sabe-se que é um fator importante a se considerar em planos para a conservação da biodiversidade (Kuussaari *et al.*, 2009; Metzger *et al.*, 2009; Lira *et al.*, 2012; Hylander & Ehrlén, 2013).

O débito de extinção refere-se ao número ou proporção de espécies presentes em uma determinada área, que se extinguirá porque as condições ambientais após um distúrbio ambiental não mais satisfazem aos requerimentos ecológicos para a persistência dessas espécies (Tilman *et al.*, 1994; Hanski & Ovaskainen, 2002). O tempo que as espécies na comunidade levam para se

adequar (ou atingir um novo equilíbrio) às novas condições ambientais é chamado de *tempo de relaxamento* que, em outras palavras, é o tempo em que o débito de extinção é pago após o distúrbio ambiental (Diamond, 1972; Brown & Kodric-Brown, 1977).

Os mecanismos que envolvem o débito de extinção são ainda pouco entendidos (Metzger et al., 2009; Hylander & Ehrlén, 2013), porém, estudos sugerem que alguns fatores influenciam sua magnitude e probabilidade (e.g. Kuussaari *et al.*, 2009), tais como: 1) as características intrínsecas das espécies, sendo mais provável entre espécies especialistas em um determinado tipo de habitat e com baixa capacidade de dispersão (Vellend *et al.,* 2006; Helm *et al.*, 2006; Cousins, 2009; Saar *et al.,* 2012; Lindborg *et al.,* 2012; Purschke *et al.,* 2012); 2) as características espaço-temporais da paisagem, sendo que a relação entre perda de habitat e fragmentação e as extinções de espécies não é linear, e a probabilidade de extinção é alta em paisagens com menos de ~30% de habitat remanescente (Andrén, 1994; Fahrig, 2001; Hanski & Ovaskainen, 2002; Lira *et al.*, 2012); 3) o tempo decorrido desde que o habitat foi alterado, sendo que quanto mais tempo, maior é a probabilidade de que o débito de extinção já tenha sido pago (Soulé *et al.*, 1988; Hanski, 2000; Vellend *et al.*, 2006); e 4) a natureza da alteração do habitat, já que distúrbios diferentes e a interação entre estes têm efeitos variados sobre a diversidade e, portanto, sobre o débito de extinção (Thomas *et al.*, 2006; Laurance & Peres, 2006; Sax & Gaines, 2008; Brook *et al.*, 2008).

Por outro lado, o tempo de relaxamento varia segundo: 1) a intensidade da perturbação ambiental, cujo atraso na extinção deverá ser mais prolongado quando o habitat modificado é ligeiramente diferente do necessário para assegurar a persistência da população a longo prazo (Brooks et al., 1999; Ferraz et al., 2003); 2) a longevidade das espécies, pois espécies com tempo de vida longo podem persistir por mais tempo (Brook et al., 2003; Lindborg, 2007; Krauss et al., 2010; Garcia et al., 2011); e 3) a disponibilidade de grandes áreas bem preservadas e conectadas na paisagem fragmentada, uma vez que estas podem manter por um tempo mais longo as taxas de (re)colonização nos fragmentos (Terborgh & Winter, 1980; Ovaskainen & Hanski, 2002; 2004; Prugh et al., 2008).

A Amazônia brasileira contém cerca de 40% das florestas tropicais remanescentes no mundo (Laurance *et al.*, 2001) e, ao longo dos últimos 40 anos, vem sofrendo com o intenso desmatamento e degradação ambiental (Achard *et al.*, 2002; INPE, 2015). Apesar de registros de extinções locais e fortes indicações de declínio de muitas populações com a fragmentação (IUCN, 2015), estudos recentes indicam que as piores consequências do desmatamento histórico sobre a biodiversidade ainda estão por vir, já que o débito de extinção acumulado é considerável (Wearn *et al.,* 2012; Bird *et al.*, 2012). Assim, o futuro da Amazônia brasileira e, especialmente, a projeção para a biodiversidade na região amazônica ainda é incerto (Nepstad *et al.*, 2009; Wearn *et al.,* 2012). Neste contexto, investigamos os efeitos do histórico da perda e fragmentação de habitat sobre a comunidade de papa-formigas de sub-bosque (Aves: Thamnophilidae, Conopophagidae, Grallariidae e Formicariidae) que estão entre os grupos mais vulneráveis à extinção em decorrência da fragmentação de habitat florestal (Stouffer & Bierregaard, 1995; Lees & Peres, 2010). O estudo foi conduzido em uma paisagem inserida no Arco do Desmatamento Amazônico, buscando contribuir para o conhecimento dos mecanismos do débito de extinção e a aplicação deste conhecimento para a orientação de estratégias de conservação da biota florestal amazônica. Mais especificamente, inventariamos a comunidade de papa-formigas em fragmentos da Amazônia meridional em dois períodos distintos, separados por quase uma década e buscamos identificar a presença de atraso nas extinções e com base em um modelo de espécies-área e tempo de isolamento, documentamos as taxas locais de extinção do grupo e examinamos como os padrões de perda de diversidade de espécies variaram entre as diferentes espécies do grupo amostrado.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Região de estudo

O estudo foi conduzido em uma paisagem 330.000 hectares (definida pela área total incluída no menor retângulo que inclui todas as localidades amostrais) nos municípios de Alta Floresta e Carlinda, no extremo norte do Estado do Mato Grosso (09°53'S, 56°28'W), na porção sul da Amazônia brasileira (Fig. 1), dentro do "Arco do Desmatamento Amazônico". Com o incentivo do governo à ocupação

do território amazônico e à expansão da fronteira agrícola em meados de 1970, essa região, antes, uma floresta contínua, foi convertida em outros usos da terra, principalmente em pastagens para o gado bovino (Oliveira-Filho & Metzger, 2006). A paisagem foi drasticamente modificada, restando em 2003 apenas 37% de floresta remanescente ao sul do rio Teles Pires (Peres & Michalski, 2006). Dentro do raio de 2 km das localidades amostrais estudadas temos, atualmente, em média cerca de 25% de cobertura florestal remanescente, variando de 10 a 52%, sendo que apenas três fragmentos estão inseridos em paisagem local com proporção de cobertura florestal acima de 35%. A vegetação dominante é caracterizada por florestas típicas de terra firme, a temperatura média é de 26.5 °C e umidade relativa de 76% (Barbosa e Neves, 1985). Possui clima equatorial continental com estação seca definida e com duração de 3 a 5 meses.

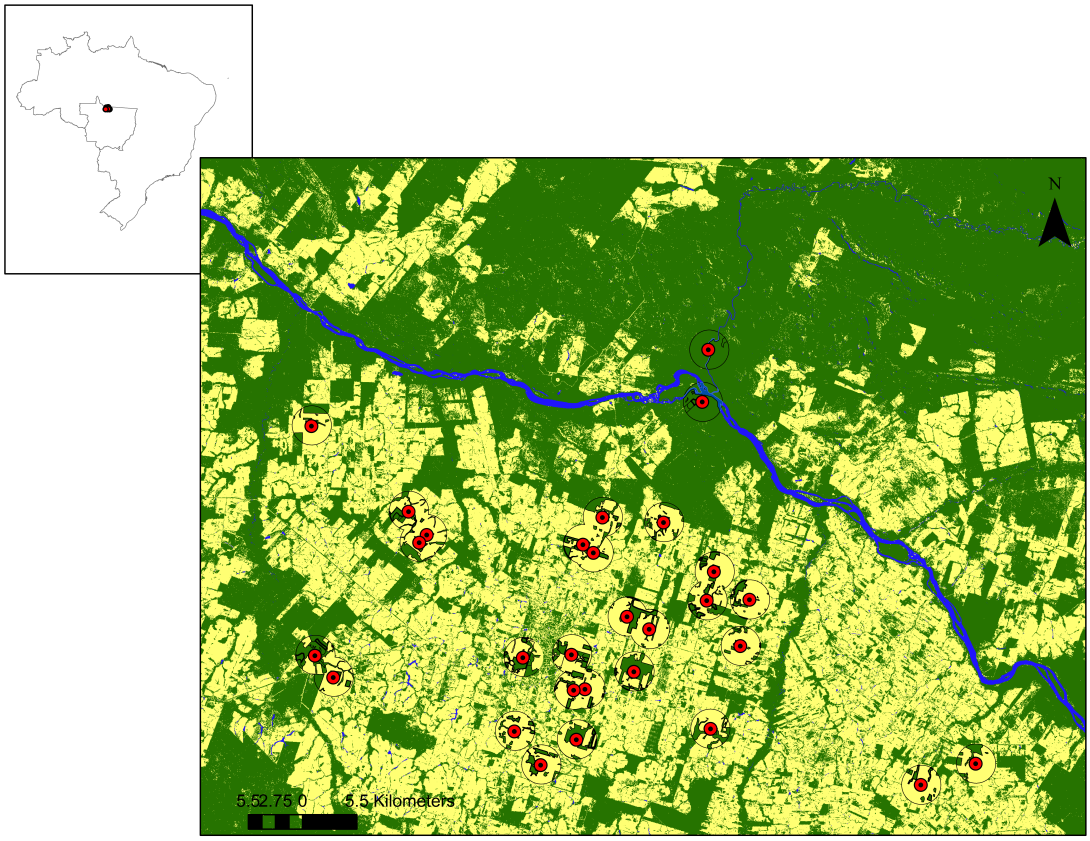


Fig. 1: Localização da paisagem estudada no norte do Estado do Mato Grosso, divisa com o Pará, Brasil, mostrando as 29 localidades amostrais, em paisagens circulares de 2 km de raio. A cobertura florestal está representada em verde, o rio em azul e o amarelo são formações não florestais.

2.2. Inventário de aves

A avifauna da região é uma das mais bem conhecidas de toda a Amazônia e possui uma diversidade excepcionalmente alta, com 586 espécies registradas (Lees *et al.*, 2013). Destas espécies, consideramos neste estudo as pertencentes a quatro famílias aparentadas: Thamnophilidae, Conopophagidae, Grallariidae e Formicariidae, que para fins pragmáticos as nomeamos, genericamente, como papa-formigas ou formigueiros. A escolha dessas quatro famílias justifica-se pois foram analisadas com mais detalhes em estudo anterior (Lees & Peres, 2010). Apesar deste grupo variar quanto aos seus requerimentos ecológicos e histórias de vida, de forma geral elas estão entre as mais vulneráveis à extinção em decorrência da fragmentação de habitat florestal (Stouffer & Bierregaard, 1995; Ferraz *et al.*, 2003; Lees & Peres, 2010). Além do mais, são um grupo bastante diversificado na região amazônica, sendo que na região de estudo foram registradas 54 espécies deste grupo (Lees *et al.*, 2013).

O levantamento dos formigueiros foi realizado em 29 localidades amostrais (Fig. 1) durante dois períodos separados por quase uma década. A técnica de amostragem empregada foi a de ponto de escuta. O primeiro período foi amostrado por ACL em duas campanhas, sendo a primeira entre os meses de junho e setembro de 2004 (Lees & Peres, 2006), quando foram amostradas 21 localidades e a segunda entre os meses de maio e junho de 2006 para complementação de áreas amostrais, quando foram amostradas dez localidades adicionais (Lees & Peres, 2008a; b; 2010), totalizando 31 localidades amostrais. Em 2013, TCPM retornou entre os meses de maio e novembro às mesmas manchas florestais e repetiu os transectos e pontos de escuta inventariados no período de 2004/2006, excetuando-se duas localidades, para as quais não obtivemos autorização dos proprietários, totalizando 29 localidades amostrais, distribuídas em 26 fragmentos dentro de propriedades rurais e três localidades em floresta contínua (>10.000 ha).

Os pontos de escuta (Blondel *et al.*, 1981) foram realizados seguindo o método adotado no primeiro período (Lees & Peres, 2006), sendo concluídos dez pontos de escuta diários durante três dias consecutivos e o ponto inicial foi alterado nos diferentes dias. Os pontos foram amostrados do amanhecer até cerca de quatro horas após o nascer do sol (05h30 – 09h30) e o tempo de

permanência em cada ponto foi de 15 minutos. A distância média entre os pontos de escuta consecutivos foi, quando possível, de 200 metros. Os censos de aves não foram realizados em dias de chuva ou vento forte. As vocalizações foram registradas com o uso do equipamento de gravação Zoom H4n e Sony PCM-M10 e microfone direcional Sennheiser ME66, totalizando 217,5 horas de gravação, que serviram como registro testemunho e auxiliaram na identificação das vocalizações não realizadas em campo, estas processadas com o Programa Adobe Audition CC, versão 6. Para diminuir vieses entre as amostras, ACL conferiu as identificações das gravações.

Como o esforço amostral foi o mesmo para cada uma das 29 localidades amostrais, analisamos a variação da distribuição de papa-formigas com base no número absoluto de espécies registradas nas localidades amostradas e, para tal, consideramos conjuntamente os registros dos pontos de escuta para cada localidade. Definimos com base em Lees *et al.* (2013), que é a mais relevante classificação em relação à preferência de habitat das aves da região, as espécies estritamente florestais e as que habitam a borda ou não-florestais. Consideramos espécies florestais aquelas que frequentam interior de florestas primárias (TF- terra firme, floresta inundada sazonal ou de transição), enquanto que as generalistas frequentam áreas de borda de florestas primárias (Tfe), matas secundárias ou formações arbustivas (S), áreas de florestas ripárias (R- bordas de igarapés dentro de matas) e habitats em áreas abertas, como a matriz de pastagem (N). Parte das análises considera apenas o subconjunto de espécies estritamente florestais. A nomenclatura taxonômica e a sistemática utilizada neste estudo seguem Remsen *et al.* (2015), enquanto a filogenia apresentada segue Hackett *et al.* (2008).

2.3. Variáveis independentes

As localidades amostrais foram as mesmas selecionadas nas primeiras campanhas de campo (Lees & Peres, 2006; 2008a; b; 2010) para, assim, maximizar a covariância espacial e permitir uma análise comparativa da ocorrência de espécies de aves entre os períodos. Estes remanescentes florestais foram selecionados segundo o tamanho, grau de isolamento e natureza da matriz

e pelo tipo florestal original, ou seja, mata de terra firme, que é uma vegetação dominada por árvores de grande porte (Lees & Peres, 2006).

O histórico de cada fragmento foi recuperado pelo mapeamento de imagens de 1984 a 2013 provenientes do sensor Landsat (ETM, cena: 227/67; 1:30.000). Os intervalos entre as imagens foram de, aproximadamente, 4 anos, totalizando 9 diferentes anos mapeados (1984, 1988, 1992, 1996, 2000, 2003, 2005, 2009 e 2013). A classificação da cobertura florestal e o uso da terra foram feitas para imagens georreferenciadas e selecionadas em meses com poucas nuvens ou nenhuma, e foram resumidas em quatro classes: áreas florestais (florestas primárias e florestas em estágios sucessionais avançados); áreas abertas (campos agrícolas e áreas de pastagem e estágios iniciais de sucessão florestal); instalações urbanas; e corpos d'água e resumidas em mata e não-mata. O mapeamento digital e as medidas em hectares das variáveis espaciais foram feitas, utilizando-se programa ArcGIS (ESRI, version 10.1, Redlands, California) de forma supervisionada em um círculo de raio de 2 km a partir do ponto central da amostra (definido como o centro do menor polígono convexo que incluía todos os 10 pontos de escuta).

A variável independente usada neste estudo foi o tamanho do remanescente florestal focal, no ano em que este foi isolado estruturalmente de florestas contínuas adjacentes (>10.000ha). O tamanho do fragmento focal incluiu as penínsulas (área afunilada sem conexão com demais fragmentos) e foi calculado em um círculo de raio de 2 km, inclusive para as áreas florestais contínuas. Corredores estruturais florestais foram definidos como estruturas conectoras entre dois ou mais fragmentos de largura menor do que 100 metros e foram excluídos da área do fragmento. O tempo de isolamento foi determinado por meio da série temporal de mapas, quando o fragmento tornou-se isolado, isto é, quando o fragmento perdeu conexão com áreas contínuas vizinhas via perda de corredor estrutural, ou quando uma área de floresta contínua tornava-se isolada em decorrência de intenso desmatamento entre os períodos mapeados. O ano de isolamento foi determinado pela primeira vez em que o fragmento perdeu conexão com qualquer área contínua nos mapas disponíveis. Tanto o tempo de isolamento quanto o tamanho do fragmento no ano de isolamento foram usados como variáveis preditoras da distribuição das espécies

nos fragmentos, nos modelos subsequentes, sendo estas variáveis medianamente correlacionadas (r=0,53). Como doze localidades amostrais perderam áreas florestais após o isolamento, também analisamos as respostas com base na área florestal no momento de cada período de amostragem (2004/06, 2013). O tamanho dos fragmentos no momento do isolamento e o tamanho dos fragmentos no momento da amostragem foram altamente correlacionados (r=0,93).

2.4. Análise de dados

Para descrever as taxas de extinção local nos fragmentos de diferentes tamanhos e, então, prever o número de espécies pós-isolamento, seguimos o modelo proposto por Gibson *et al.* (2013), que é derivado da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), baseado na relação espécie-área, uma das poucas leis legítimas em ecologia (Lawton, 1999). O modelo engloba as taxas de imigração e de extinção, que são, respectivamente, inversa e diretamente relacionadas ao número de espécies nos fragmentos e estima o número de espécies que ocupa um fragmento florestal no momento do isolamento e as taxas de extinção nestes fragmentos. No momento do isolamento, o número inicial de espécies (S_0) em uma determinada área é assumido pela função potencial $S_0 = cA^z$ (Arrhenius, 1921), sendo que A é a área florestal da localidade amostral e c e z são constantes.

A teoria de biogeografia de ilhas postula que a alteração do número de espécies em um fragmento durante o intervalo de tempo decorrido (t+1) é uma função do número de espécies no tempo t (S_t), mais o número de espécies imigrantes e excluindo-se o número de espécies extintas ou que emigraram permanentemente. Há muitas formas na literatura de definir as taxas de extinção e imigração, em função, por exemplo, do tamanho do fragmento florestal ou do número de espécies residentes em cada mancha de habitat (Lomolino, 2000). O modelo aqui utilizado relaciona o número de espécies inicial logo após o isolamento com o número de espécies no tempo de relaxamento (isto é , quando $t \rightarrow \infty$), resultando, por simplificação, na equação: $St= s\infty-(s\infty- cA^z) e^{-kt}$, onde t é o tempo desde o isolamento e k é uma constante (Gibson *et al.*, 2013).

Para examinar a contribuição da área dos remanescentes florestais e do

tempo de isolamento na variação da distribuição da riqueza e composição das espécies na comunidade dos fragmentos, utilizamos o modelo linear generalizado com função de ligação logarítmica e distribuição de erro binomial negativa para riqueza e de distribuição normal para o primeiro eixo da ordenação que resumiu a composição de espécies na assembleia de papa-formigas. Os modelos foram ranqueados segundo o Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) que foi calculado para cada modelo por sua verossimilhança, número de parâmetro e tamanho da amostra. Os modelos com menor AICc foram considerados os melhores entre os candidatos e o suporte de cada modelo alternativo em relação ao melhor foi dado pela diferença de AICc, sendo que modelos com valores de ΔAICc < 2 foram considerados como igualmente plausíveis e o peso de AICc (wi) indicou a força da evidência do modelo em relação aos demais (Burnham & Anderson, 2002).

A composição de espécies na comunidade foi resumida pelo método de ordenação, pelo escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) (Clarke & Green, 1988), baseado na matriz de dissimilaridade de Jaccard para os dados presença e ausência das espécies de papa-formigas nas localidades amostrais. Os valores dos primeiros eixos foram usados nas análises subsequentes. Fizemos um gráfico de gradiente indireto para evidenciar como as espécies estavam distribuídas nos dois períodos de estudo quanto ao tamanho da área florestal (Dambros, 2013). Com base neste gráfico indicamos as tendências das espécies entre os dois períodos amostrados, ou seja, se houve declínio, aumento, desaparecimento, novo registro ou se o número de fragmentos com espécies permaneceu igual entre os dois períodos. Representamos graficamente estas variações entre as espécies segundo a filogenia do grupo (Hackett *et al.*, 2008), buscando identificar padrões de perda.

Todas as análises estatísticas e figuras foram realizadas no programa R v.3 (R Development Core Team, 2015).

3. RESULTADOS

3.1. Alterações na composição de espécies na assembleia de papa-formigas

Registramos em conjunto, nos dois períodos amostrados, 47 espécies de formigueiros (Anexo 1) das 54 espécies deste grupo na região de Alta Floresta

(Lees *et al.*, 2013). As espécies presentes na região que não foram registradas neste estudo são: *Thamnophilus doliatus*, *Myrmotherula multostriata, Formicivora grisea, Schistocichla rufifacies, Hypocnemis hypoxantha*, *Myrmornis torquata* e *Dichrozona cincta*. Destas 47 espécies, 37 (78,7%) foram classificadas como florestais. Seis espécies foram apenas capturadas nas amostras de 2004/06 (*Cercomacra manu, Hypocnemoides maculicauda, Chamaeza nobilis, Formicarius analis*, *Grallaria varia* e *Myrmothera campanisona)*, enquanto que três apenas nas de 2013 (*Herpsilochmus rufimarginatus*, *Sclateria naevia* e *Hylophylax punctulatus)*.

Se considerarmos unicamente as áreas controles em ambos períodos amostrais, todas as 47 espécies foram registradas, sendo doze delas restritas às áreas controles: *Herpsilochmus rufimarginatus*, *Cercomacra manu, Sclateria naevia, Rhegmatorhina gymnops, Formicarius analis, Grallaria varia, Chamaeza nobilis, Hylophilax punctulatus, Pyriglena leuconota, Willisornis vidua* e *Conopophaga aurita*. As quatro últimas têm distribuição geográfica restrita à margem leste do Rio Teles Pires, na qual, de qualquer forma, amostramos apenas uma localidade controle. As espécies que foram registradas em maior número nas localidades amostrais, considerando-se os dois períodos (58 amostras), foram: *Thamnophilus schistaceus* (50 localidades amostrais), seguida de *Thamnophilus aethiops* em 47, *Isleria hauxwelli* (35 localidades), *Myrmeciza hemimelaena* (32), *Myrmeciza atrothorax* (32) e *Cercomacra cinerascens* (32). No período de 2004/06, *T. aethiops* foi a espécie registrada em maior número de localidades amostrais (25 das 29 localidades amostrais), seguida de *T. schistaceus* (24), *M. atrothorax* (20), *M. hemimelaena* (19) e *C. cinerascens* (17). Enquanto que em 2013, *T. schistaceus* foi encontrada em 26, seguida de *T. aethiops* (22), *I. hauxwelli* (18), *C. cinerascens* (14) e *M. hemimelaena* (13). As espécies presentes em todas as localidades controles foram: *Thamnophilus schistaceus, Cymbilaimus lineatus, Thamnomanes caesius, Myrmotherula sclateri, Isleria hauxwelli, Cercomacra cinerascens, Cercomacra nigrescens* e *Willisornis poecilonotus*. O número de localidades ocupadas por papa-formigas foi maior em 2004/06 (369, 27%) do que em 2013 (270, 20%) e, normalmente, havia maior número de espécies por fragmento no primeiro período de amostragem, com exceção de poucos fragmentos, nos quais registramos número igual ou superior

ao observado naquele período (Fig. 2), principalmente em fragmentos pequenos. O número de espécies por localidade amostral variou de 1 a 38 (21 fragmentos) em 2004/06 e de 1 a 32 (18 fragmentos) em 2013. Em apenas uma localidade amostral não registramos espécies de papa-formigas tanto em 2004/2006 quanto em 2013, porém esses fragmentos não foram os mesmos. Quanto aos registros comuns entre os dois períodos, 60% (221 registros) das espécies registradas em 2004/06 em uma determinada localidade amostral foram novamente observadas em 2013, sendo que 18% (49) dos registros de 2013 foram exclusivos, não sendo verificados em 2004.

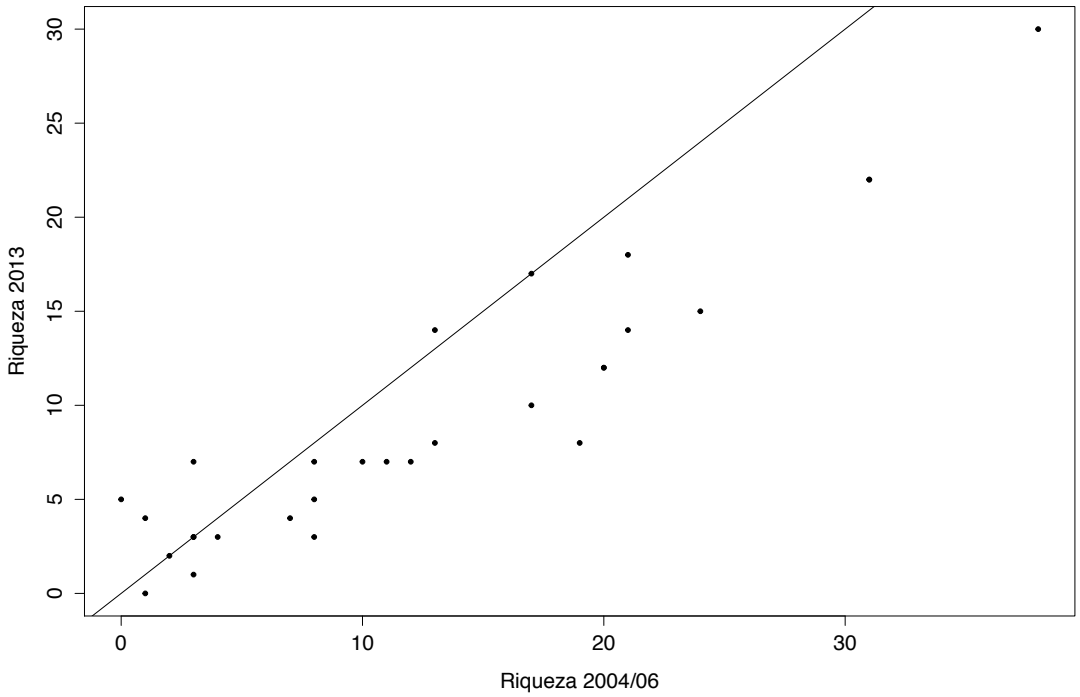


Fig. 2: Relação entre o número de espécies de papa-formigas em 2004/06 e 2013 nas 29 localidades amostrais, evidenciando que nas amostras de 2004/06 havia maior número de espécies na maioria dos fragmentos amostrados.

3.2. Caracterização da composição das espécies na assembleia de papa-formigas

A ordenação das espécies na comunidade pelo NMDS mostrou que tanto o tamanho da área florestal quanto o tempo pós-isolamento são moduladores da estrutura da comunidade (Fig. 3). Também evidencia que a assembleia de papa-formigas está relacionada com as áreas controles e fragmentos maiores, exceto *T.*

stictocephalus e H. berlepschi nas amostras de 2013. Para a amostra do ano de 2004 não há nenhuma espécie relacionada a fragmentos pequenos e isolados há mais tempo, mas as espécies *T. schistaceus* e *T. aethiops*, assim como *M. atrothorax* apareceram em localidades mais próximas a essas condições, ainda que de forma relativa.

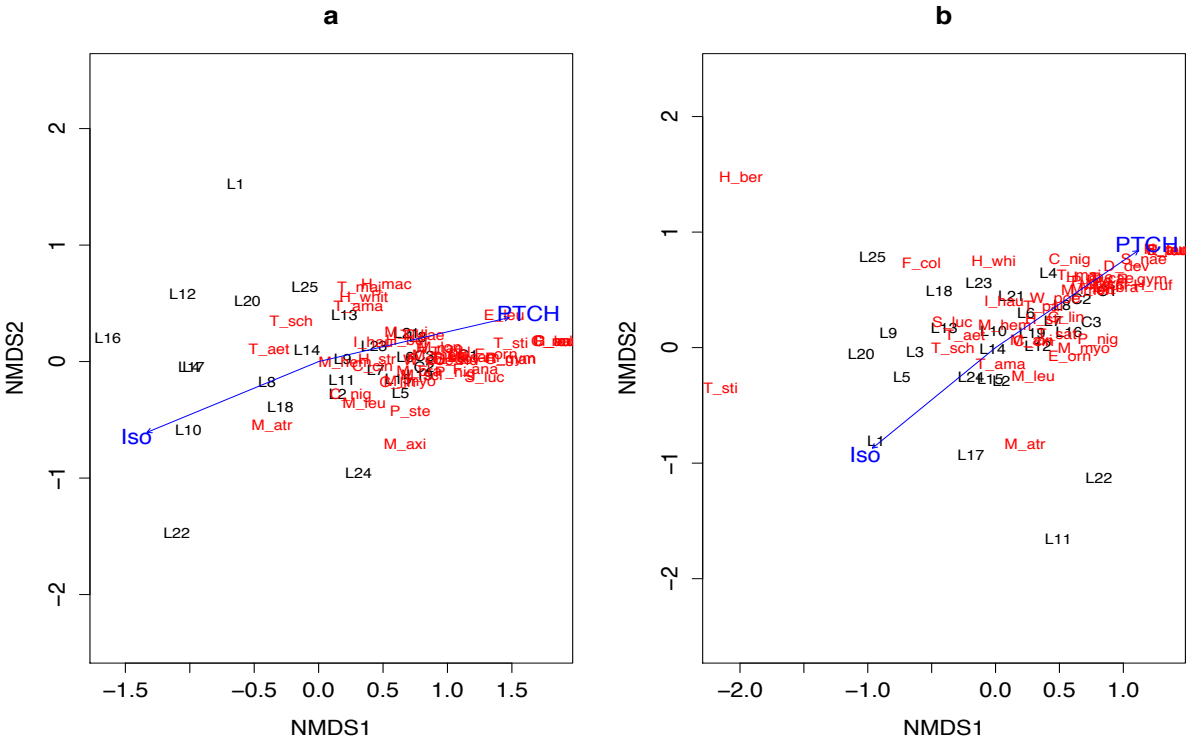


Fig. 3: Análise de ordenação (NMDS) com variáveis preditoras para: **a)** amostra no período de 2004/2006; **b)** amostra no período de 2013. Localidades amostrais (preto) segundo a composição de espécies (vermelho), os nomes das espécies estão abreviados. Setas (azuis) indicam as direções nas mudanças na composição, segundo as variáveis independentes, tamanho da área florestal do fragmento (PTCH) e tempo desde o isolamento (Iso).

Quanto à relação da composição de espécies na comunidade com o tamanho da área e o tempo de isolamento, as comunidade nos fragmentos maiores e recentemente isolados foram mais similares entre si em 2004. Enquanto que, em 2013, o tamanho do fragmento não parece influenciar tanto a

composição de espécies na comunidade, que parece refletir mais o tempo desde que o fragmento foi isolado (Fig. 4).

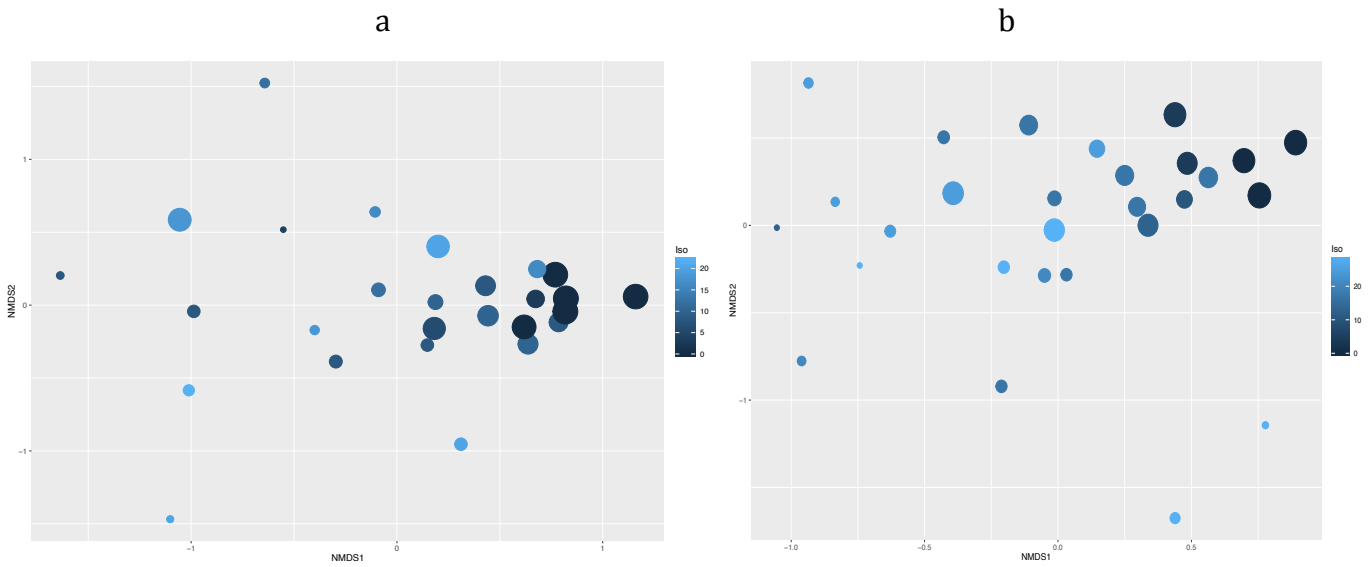


Fig. 4: Ordenações NMDS: **a)** para amostra no período de 2004/2006 (estresse: 0,12; 89% da variação explicada); e **b)** amostra no período de 2013 (estresse: 0,16; 81% da variação explicada). O tamanho dos círculos corresponde aos tamanhos das áreas florestais na base logarítmica e o tempo desde o isolamento é representado pelo gradiente de cores, cujos fragmentos isolados há mais tempo são mais claros.

Quando avaliamos os gráficos de gradiente indireto comparando os dois períodos de amostra para o gradiente área florestal (Anexo 1), temos cinco situações: espécies que foram encontradas apenas em 2004/2006 (entre elas: *Cercomacra manu*), espécies em menor número de fragmentos em 2013 em relação a 2004 (entre elas: *Myrmoborus myotherinus*), espécies presentes em uma localidade em ambos estudos (*Willisornis vidua*), espécies com maior ocorrência em 2013 (*Isleria hauxwelli*) e espécies que foram registradas apenas em 2013 (*Sclateria naevia*), que foram relacionadas à filogenia do grupo (Anexo 2).

3.3. Extinções imediatas e débito de extinção na assembleia de papa-formigas

De forma geral, observamos que fragmentos pequenos e isolados há mais tempo têm menor número de espécies, enquanto que fragmentos grandes e isolados há pouco tempo possuem maior número de espécies (Fig. 5), tanto para as amostras em 2004/06 (Fig. 5a; b; c) quanto em 2013 (Fig. 5d; e; f).

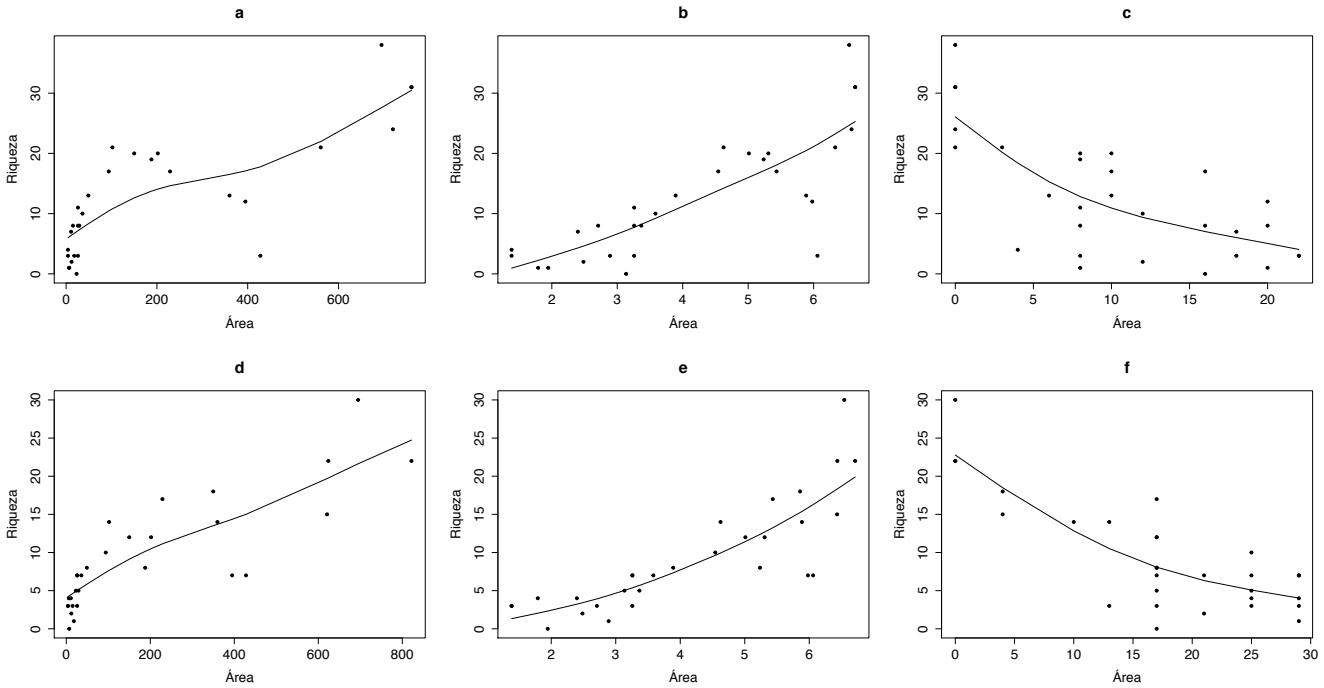


Fig. 5: Análise descritiva evidenciando: **a)** a relação do número de espécies e a área florestal no momento do isolamento; **b)** a relação da riqueza e a área florestal no momento do isolamento transformada na base logarítmica; **c)** a relação entre a riqueza e o tempo desde o isolamento do fragmento. As mesmas relações são encontradas em **d); e)** e **f)**, respectivamente, porém para as espécies especialistas florestais.

O modelo com melhor ajuste para nossos dados é dado pela função potencial:

$$\mathbf{St = (5{,}2333\ a^{\,0{,}251})\ e^{-0{,}03689\ t}}$$

onde **St** é o número de espécies no tempo t, **a** é a área da mancha florestal (no momento de isolamento) e **t** é o tempo pós-isolamento do fragmento. O modelo

com melhor ajuste, considerando-se apenas as espécies de formigueiros florestais, é representado pela função:

$$St = (4{,}0794\ a^{0{,}265})\ e^{-0{,}03525\ t}$$

Ambos modelos ajustam-se bem aos respectivos dados, sendo o número de espécies esperadas e observadas altamente correlacionadas para espécies no geral e apenas para as florestais (Fig. 6, Spearman, r =0,86, r = 0,87, respectivamente).

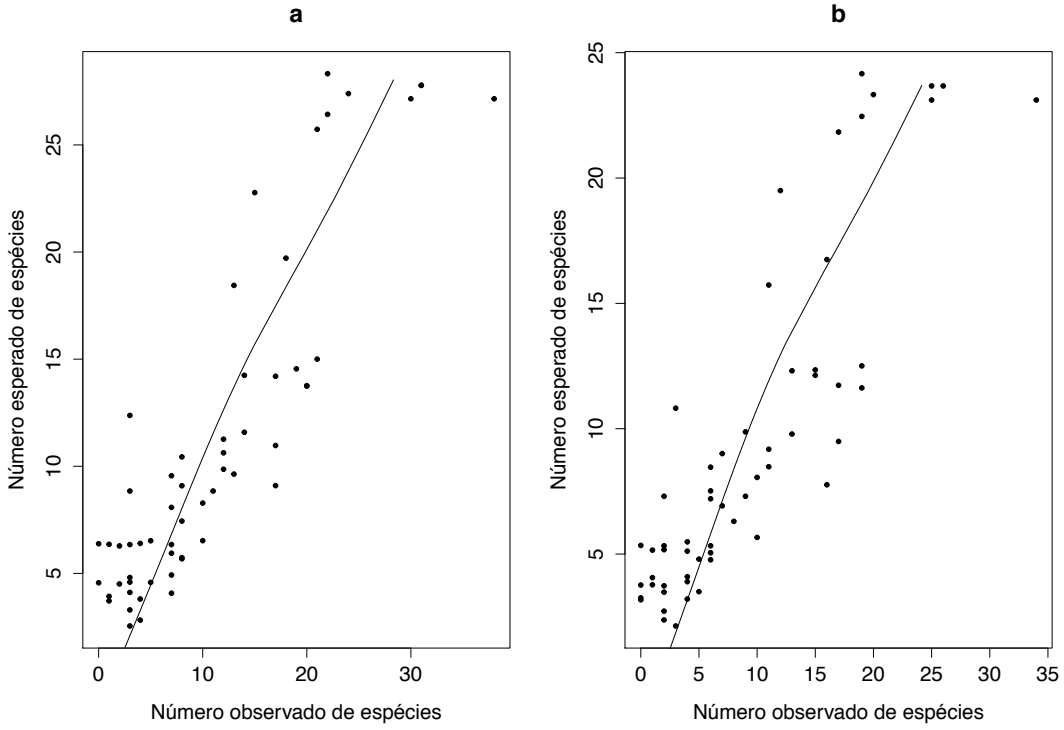


Fig. 6: Número de espécies segundo o modelo preditivo em relação ao número de espécies observado: **a)** para todas as espécies de papa-formigas; **b)** apenas para as espécies de florestais.

Todas localidades amostrais, segundo nosso modelo, independentemente do tamanho da área florestal, vão perder a metade de suas respectivas espécies iniciais em 18,8 anos. Esse período é conhecido como meia vida ($t_{½}$) e incluindo-se a variância (SD= 4,72), as extinções podem ocorrer entre cerca de 14 e 23,5 anos. Para as espécies de papa-formigas florestais, encontramos meia vida média de cerca de 19,6 anos (SD=8), podendo variar de cerca de 11,5 a 27,5 anos, independentemente do tamanho do fragmento. Como houve perda de área

florestal em algumas localidades após o isolamento, testamos o modelo para a área florestal relativa ao ano da amostragem e obtivemos tempo de meia vida de 22 anos, porém o modelo melhor ajustado aos dados contém a área florestal no momento do isolamento.

Segundo o modelo para as todas as espécies de papa-formigas (Fig. 7), a perda relativa de espécies é mais lenta nos fragmentos menores, que inicialmente retiveram menor número de espécies, do que em fragmentos maiores e com mais espécies logo após o isolamento (Fig. 7a). Isso pode ser observado pelas taxas de extinção discrepantes entre os fragmentos, sendo que encontramos taxas maiores em fragmentos maiores e menores em fragmentos menores (Fig. 7b). Observamos que logo após o isolamento, em fragmentos de 150 hectares, por exemplo, há perda de espécies na taxa de aproximadamente 0,7, enquanto que o fragmento de 5 ha, a taxa de extinção de espécies é de cerca de 0,3. A taxa de extinção também não é constante, diminuindo exponencialmente com o tempo desde o isolamento para todos os fragmentos, sendo que passados 50 anos após o isolamento, nos fragmentos de 150 ha, por exemplo, essa taxa passa a ser de ~0,1. Nos fragmentos menores, apesar das taxas de extinções serem mais lentas, o tempo de relaxamento total é relativamente mais curto, isso porque há um menor número de espécies a serem extintas.

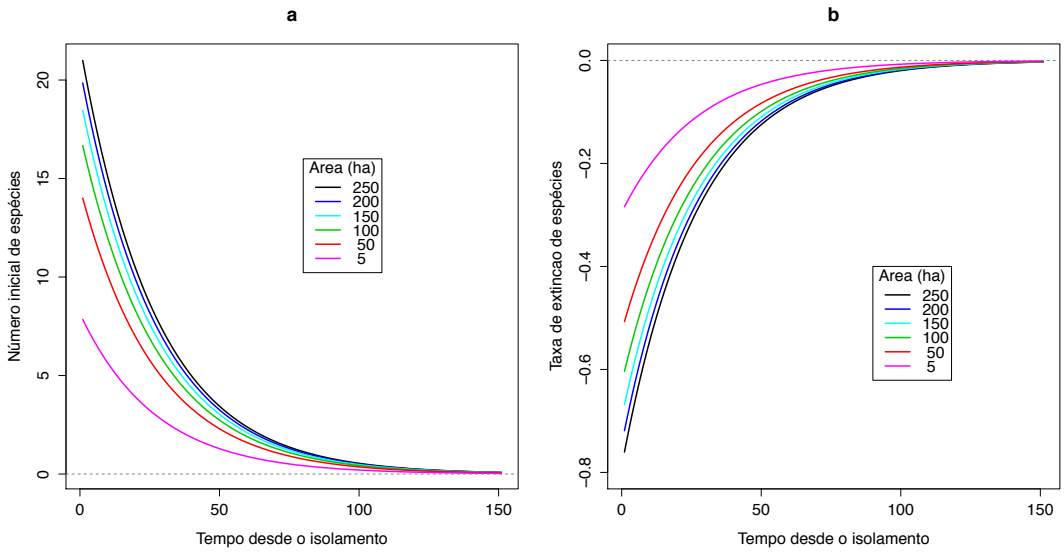


Fig. 7: Perda de espécies de papa-formigas nos fragmentos florestais segundo o modelo: **a)** número de espécies perdidas com o tempo desde o isolamento (anos) nos diferentes tamanhos de fragmentos (ha); **b)** taxa de extinção de espécies de papa-formigas ao longo do tempo desde o isolamento (anos).

Os nossos resultados quanto às espécies florestais de papa-formigas são muito similares para o total de espécies amostradas (Fig. 8a), sendo que a análise deste subgrupo de especialistas florestais altera apenas numericamente o modelo, mas não as inferências, tão pouco altera o tempo de meia vida de cerca de 19 anos.

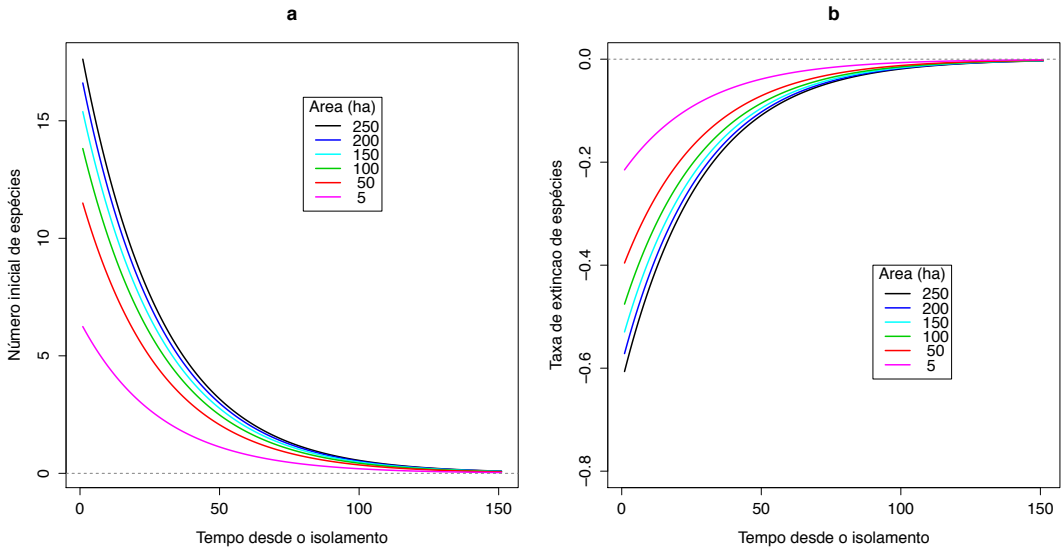


Fig. 8: Perda de espécies de papa-formigas nos fragmentos florestais segundo o modelo: **a)** número de espécies perdidas com o tempo desde o isolamento (anos) nos diferentes tamanhos de fragmentos; **b)** Taxa de extinção de espécies de papa -formigas ao longo do tempo desde o isolamento (anos).

Segundo o modelo, os fragmentos de diferentes tamanhos têm número de espécies iniciais (S_0) diferente logo após o isolamento (t_0), sendo que essas diferenças entre as riquezas iniciais nos fragmentos diminuem exponencialmente com o aumento do tamanho da área florestal. Isso fica evidente quando observamos que os fragmentos maiores de cerca de 150 ha não variam muito quanto ao número inicial de espécies, ou seja, um aumento no tamanho da área (50 ha, por exemplo) não reflete em um acréscimo tão expressivo no número de espécie (Figs. 7a e 8a). Porém, a diferença é grande entre a riqueza inicial de um fragmento com 5 e o de 50 hectares. O número de espécies inicialmente perdidas foi, neste estudo, definida como extinções imediatas, esperadas pelo modelo e calculadas segundo o tamanho do fragmento no momento do isolamento. Isso revela que os fragmentos menores têm maior perda imediata de espécies, e esses valores decaem exponencialmente conforme o aumento do tamanho do fragmento. Entretanto, quando avaliamos as taxas de extinções ao longo do tempo após isolamento, estas são inversamente relacionadas ao tamanho dos fragmentos (Figs. 7b e 8b).

Calculamos também a magnitude de perda para fins explicativos, mas essa deve ser entendida em termos relativos (Fig. 9). Isto é, a perda relativa de espécies inicial foi inferida comparando-se o número de espécies inicial, referente ao modelo no momento do isolamento no maior fragmento estudado, ao número de espécies nos demais fragmentos (Fig. 9a). A diferença entre esses valores, assumimos como sendo a perda imediata. O gráfico reforça apenas que a perda imediata de espécies é maior nos fragmentos menores e que esta perda diminui exponencialmente com o aumento da área. Por exemplo, a perda imediata em fragmentos de 5 ha foi de 20 espécies, mas em fragmentos maiores do que 150 ha variou de 0 a 8 espécies. Calculamos também o número de espécies perdidas no tempo de meia vida, ou seja 19 anos (Fig. 9b), dividindo o número inicial de espécies no momento do isolamento pela metade, e temos situação inversa à perda imediata, onde fragmentos maiores perdem maior número de espécies e fragmentos menores perdem menor número de espécies no mesmo período de tempo após isolamento no período de meia vida; como por exemplo, fragmentos de 5 ha que perdem cerca de 4 espécies, enquanto que de 150 ha perdem 9 (Fig. 9b).

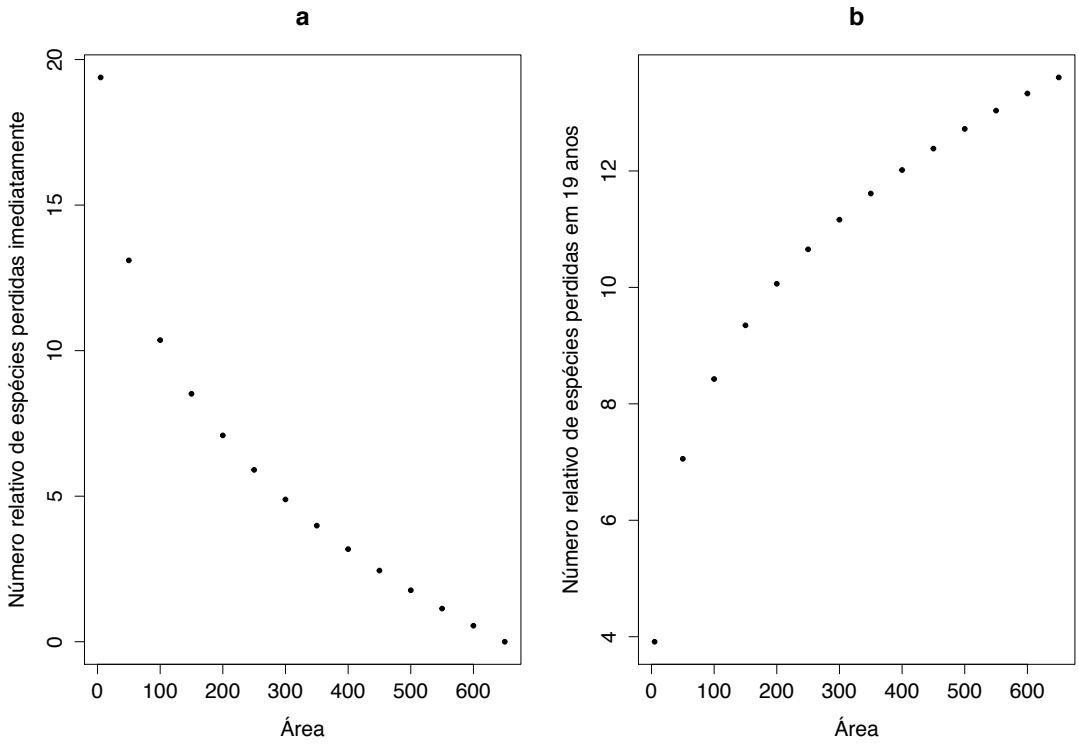


Fig. 9: Perda relativa de espécies de papa-formigas segundo o tamanho da área florestal: **a)** perda imediata; **b)** perda relativa durante o tempo de meia vida

Também analisamos as respostas segundo o modelos lineares generalizados e comparamos com o modelo de espécies-área usado. Obtivemos que o modelo de espécies-área proposto por Gibson *et al.* (2013) é a melhor aproximação e o único modelo plausível para nossos dados quando comparamos aos modelos lineares generalizados. Quando excluímos o modelo espécies-área e selecionamos os melhores modelos lineares generalizados (Tab. 1), obtivemos dois modelos igualmente plausíveis que incluem os efeitos das interações entre a área florestal e o tempo de isolamento, tanto para as espécies no geral (Fig. 10) quanto para as espécies florestais (Fig. 11). O modelo de interação aditiva teve o menor AICc para as espécies no geral (Fig. 10a) e o modelo de interação sinergética foi o melhor para as espécies especialistas florestais (Fig. 11a). Para a composição de espécies da comunidade, tanto no geral, quanto para as espécies especialistas florestais encontramos que o melhor modelo foi o que inclui a área do fragmento, mas igualmente plausível foi o que incluiu a área e o tempo desde o isolamento (Figs. 12 e 13).

Tab. 1: Modelos preditores de riqueza e composição de espécies na comunidade, tanto para todas as espécies quanto para especialistas florestais, sendo os anos desde o isolamento do fragmento e o tamanho da área florestal do fragmento logo após o isolamento as variáveis preditoras. Apresentamos para cada um dos cinco modelos, o grau de liberdade (df), a máxima verossimilhança dada pelo Critério de Informação de Akaike (AIC_c) e a diferença entre o melhor modelo e os demais (delta AICc) e os pesos dos modelos (w_i).

Variável Dependente	Modelos Plausíveis	df	AICc	ΔAICc	*wi*
Riqueza					
	Área + Tempo de isolamento	4	357,72	**0**	0,5633
	Área * Tempo de isolamento	5	357,54	**0,6**	0,4231
	Área	3	367,60	8,2	0,0093
	Tempo de isolamento	3	366,07	9,7	0,0043
	Nulo	2	400, 22	42,1	<0,001
Riqueza de especialistas florestais					
	Área * Tempo de isolamento	5	337,41	**0**	0,5929
	Área + Tempo de isolamento	4	338,69	**0,9**	0,3827
	Área	3	346,40	7,4	0,0149
	Tempo de isolamento	3	345,48	8,3	0,0095
	Nulo	2	374,12	35,8	<0,001
Composição de espécies					
	Área + Tempo de isolamento	4	93,679	**0**	0,4984
	Área	3	93,980	**0,6**	0,3649
	Área * Tempo de isolamento	5	95,577	2,6	0,1334
	Tempo de isolamento	3	103,67	10	0,0034
	Nulo	2	115,62	21,7	<0,001
Composição de especialistas florestais					
	Área + Tempo de isolamento	4	87,757	**0**	0,4513
	Área	3	88,364	**0,3**	0,3943
	Área * Tempo de isolamento	5	89,542	2,2	0,1488
	Tempo de isolamento	3	96,919	8,8	0,0055
	Nulo	2	110,32	22	<0,001

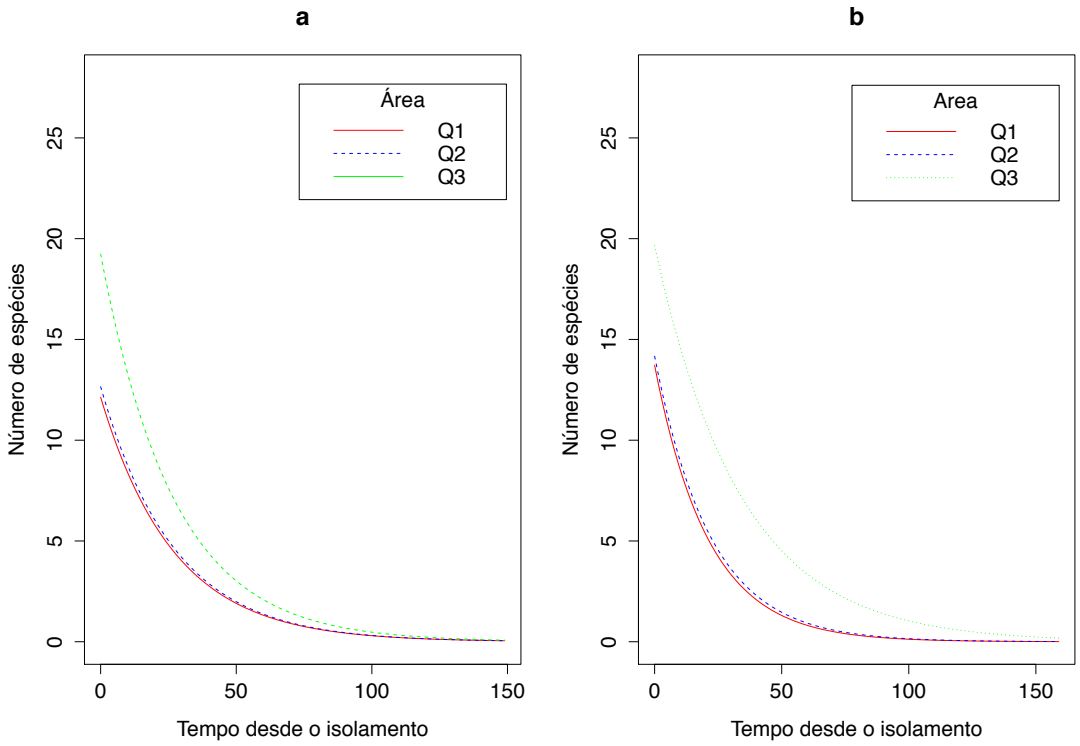


Fig. 10: Modelos plausíveis para a riqueza no geral, evidenciando a mudança na média do número de espécies esperada, segundo a variação no tempo desde o isolamento e nos diferentes tamanhos de fragmento representados aqui pelos quantis: Q1 = pequenos (0,25), Q2 = médios (0,5) e Q3 = grandes (0,75): **a)** melhor modelo - interação sinérgica entre área florestal e tempo de isolamento; **b)** modelo igualmente plausível - interação aditiva entre área florestal e tempo de isolamento.

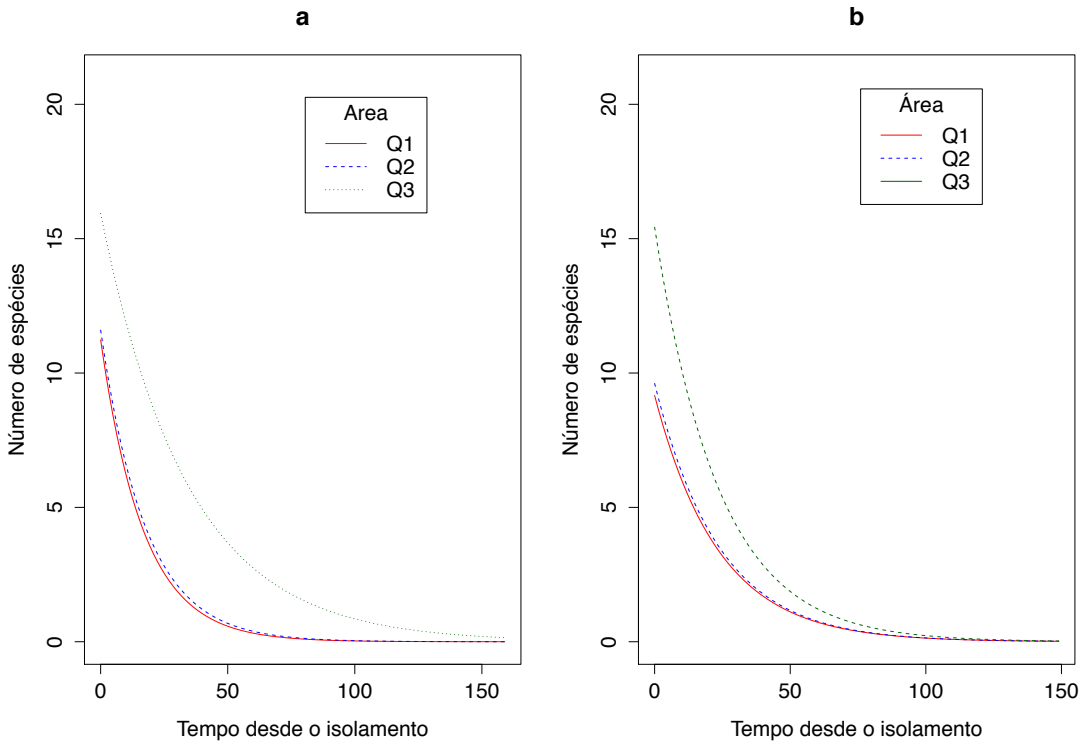


Fig. 11: Modelos plausíveis para a riqueza de especialistas florestais, expressando a mudança na média do número de espécies esperada, segundo a variação no tempo, desde o isolamento e nos diferentes tamanhos do fragmento representados aqui pelos quantis: Q1 = pequenos (0,25), Q2 = médios (0,5) e Q3 = grandes (0,75): **a)** melhor modelo - interação aditiva entre área florestal e tempo de isolamento; **b)** modelo igualmente plausível - interação sinérgica entre área florestal e tempo de isolamento.

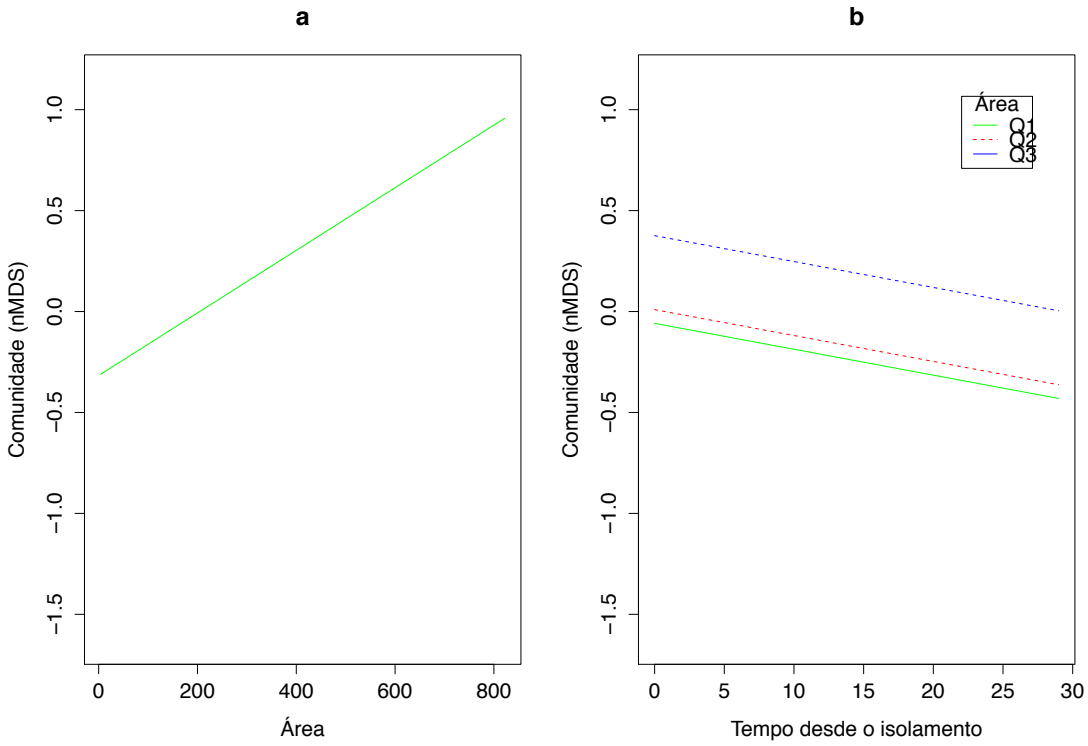


Fig. 12: Modelos plausíveis para a composição de espécies, expressando a mudança na composição esperada, segundo a área florestal (representada em quantis) e tempo desde o isolamento: **a)** melhor modelo - o que inclui a área do fragmento no tempo de isolamento; **b)** modelo igualmente plausível - interação aditiva entre área florestal e tempo de isolamento.

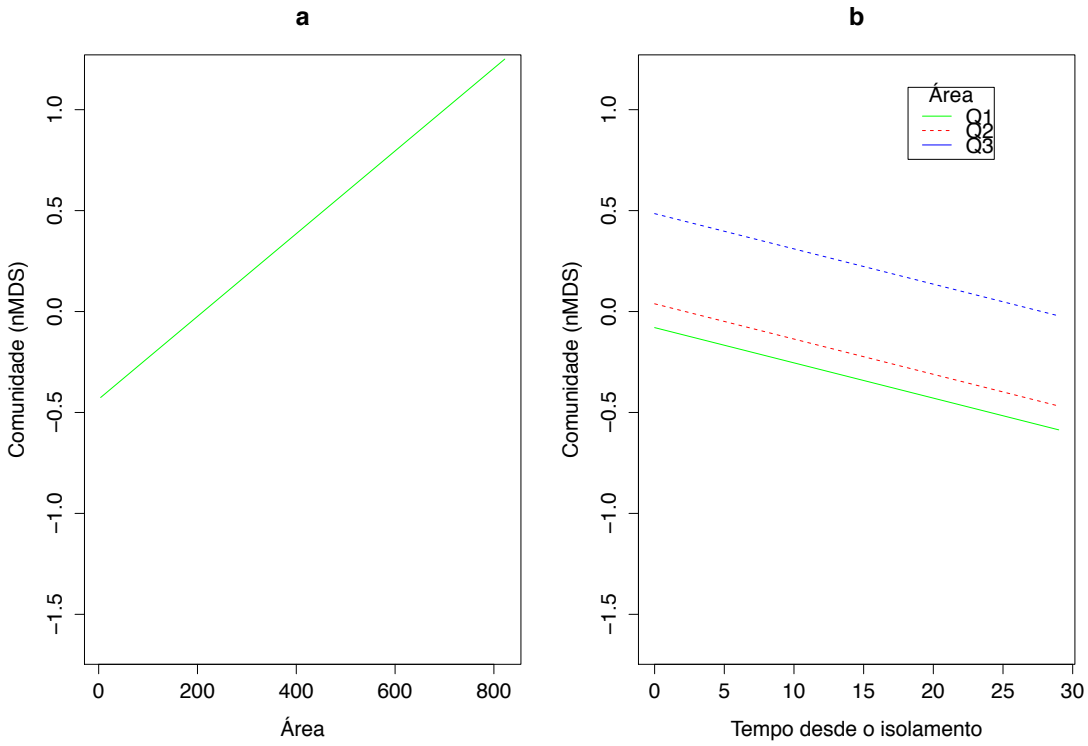


Fig. 13: Modelos plausíveis para a composição de espécies florestais, expressando a mudança na composição esperada segundo a área florestal (representada em quantis) e tempo desde o isolamento: **a)** melhor modelo - que inclui a área do fragmento no tempo de isolamento; **b)** modelo igualmente plausível - interação aditiva entre a área florestal e o tempo de isolamento.

4. Discussão

4.1. Alterações na composição de espécies na assembleia de papa-formigas

O inventário da avifauna foi bem representativo para as espécies de papa-formigas da região, das quais amostramos 87% do total já registrado (Lees *et al.*, 2013). As espécies presentes nesta região que não foram registradas neste estudo são: *Thamnophilus doliatus*, *Myrmotherula multostriata, Formicivora grisea, Schistocichla rufifacies, Hypocnemis hypoxantha*, *Myrmornis torquata* e *Dichrozona cincta.* Essas espécies são conhecidas por poucos registros ou são relacionadas a habitats diferentes do florestal de terra-firme.

Quanto ao número de espécies registradas em cada período estudado, obtivemos valores bem similares, sendo 44 espécies registradas em 2004/06 e 41, em 2013; apesar de que nove espécies apenas foram registradas em um dos

períodos. Das 6 espécies não encontradas em 2013, quatro pertencem a família Grallariidade e são terrícolas (Parker *et al.,* 1996). As outras duas espécies pertencem à família Thamnophilidae, sendo *H. maculicauda* uma espécie de sub-bosque e terrícola, enquanto que *C. manu* é uma espécie do estrato médio e especialista em bambu. Quanto às espécies apenas encontradas em 2013, todas pertencem a família Thamnophilidae e são associadas a habitats ripários. *H. rufimarginatus* habita o estrato de dossel e em outras localidades de sua distribuição geográfica não é associada a rios (A. Lees, observação pessoal). *S. naevia* e *H. punctulatus* são terrícolas, sendo a última espécie também encontrada no sub-bosque florestal. As espécies não registradas em 2013 podem estar presentes, mas não terem sido registradas nas amostras. Apesar das espécies da família Grallariidae serem raras e vocalizarem pouco, experientes guias locais no Cristalino Jungle Lodge em Alta Floresta vêm observando a ausência ou rarefação dessas espécies terrícolas, mesmo em florestas contínuas, o que poderia justificar sua ausência na amostra mais recente. Contudo, identificamos registros recentes dessas espécies nas listas online, como o eBird (Sullivan *et al.,* 2009), por ornitólogos que visitaram a região. Se de fato as subpopulações destas espécies mais terrícolas estão declinando, supomos que possa estar relacionado ao ressecamento da serapilheira, facilitado pela fragmentação, mas também decorrente das mudanças climáticas e secas extensas durante os eventos de El Niño (OSEN). Essas espécies se alimentam de artrópodes terrestres, que por sua vez dependem da umidade na serapilheira para sua sobrevivência. Outras hipóteses relacionadas a raridade, como a abundância local, podem ser igualmente os determinantes do risco de extinção do grupo.

A maioria das espécies que foi registrada ocupando o maior número de localidades amostrais em 2004 (Lees & Peres, 2006; 2010), também foram as mais comuns entre as localidades em 2013, o que evidencia que há uma congruência entre as espécies mais frequentes em ambos os períodos, sendo estas espécies, provavelmente, mais tolerantes à fragmentação e perda de habitat ou com populações maiores em áreas alteradas. A taxa de ocupação dos 29 fragmentos pelas 47 espécies de formigueiros é baixa nos dois períodos estudados, sendo de 27% em 2004 e 20% em 2013, o que pode ser um indicativo

da sensibilidade do grupo às alterações antrópicas na paisagem. Essa diferença entre os anos indica que a extinção de espécies em alguns fragmentos ocorreu com o passar do tempo. Dos 371 registros de ocupação dos fragmentos pelas espécies em 2004, 60% foram recuperados em 2013, contudo, em 2004 tivemos 18% de novos registros, evidenciando que o processo é bem dinâmico e que, apesar da perda geral de espécies, há também espécies (re)colonizando manchas florestais, principalmente fragmentos menores (Lees & Peres, 2009).

Quanto às espécies apenas registradas em uma localidade amostral, temos que *Conopophaga aurita, Pyriglena leuconota, Willisornis vidua* e *Hylophylax punctulatus* têm distribuição restrita à margem leste do Rio Teles Pires, portanto poderiam ser registradas apenas na única localidade que visitamos nesta margem. *Chamaeza nobilis* e *Grallaria varia* são espécies naturalmente raras e classificadas como altamente sensíveis à fragmentação (Lees *et al.*, 2013; Parker *et al.*, 1996). Registramos também outras três espécies em uma localidade amostral em 2013: *Phlegopsis nigromaculata,* que habita os estratos de sub-bosque e chão e é seguidora obrigatória de formigas de correição, sendo uma espécie sensível a fragmentação; *Thamnophilus stictocephalus* que é uma espécie típica de florestas semidecíduas e que poderia ser encontrada em fragmentos mais semelhantes a matas secas; *Hylopezus berlepschi* que é uma espécie de borda e, apesar disso, pode ser encontrada também nas bordas de clareiras naturais decorrentes da queda de árvores em florestas contínuas (Mahood *et al.*, 2010).

Quanto à estruturação da comunidade, os dados de 2004 revelam que as espécies de papa-formigas na área de estudo estão mais relacionadas a fragmentos maiores, o que faz sentido uma vez que a maioria das espécies deste grupo depende de habitats florestais (Fig. 3; Lees & Peres, 2010). Fragmentos isolados há mais tempo convergem também pela sua baixa taxa de retenção de espécies. Em 2013 duas espécies (*Thamnophilus stictocephalus* e *Hylopezus berlepschi*) foram relacionadas a fragmentos menores e mais isolados e, como citado anteriormente, estas espécies podem ocupar as bordas das florestas ou florestas secas e semidecíduas. A ordenação das espécies também revelou que em 2004 a composição das espécies na comunidade estava mais relacionada com

o tamanho das áreas amostrais, com exceções. Porém, em 2013 a relação com o tempo de isolamento fica mais evidente.

Os gráficos de gradiente de distribuição revelaram que houve, de forma geral, uma rarefação na ocorrência da maioria das espécies nos fragmentos em 2013 (Anexo 1). Algumas poucas espécies tinham ocorrido em maior número de fragmentos, outras permaneceram iguais e outras não estiveram presentes em um dos períodos de amostragem. Quando observamos estas tendências na filogenia do grupo, o padrão mais evidente é o de desaparecimento conjunto de espécies da família Grallariidae. As demais tendências não apresentaram um padrão evidente (Anexo 2).

4.2. Extinções imediatas e atraso na extinção na assembleia de papa-formigas

Fragmentos pequenos e isolados por mais tempo perderam um maior número de espécies de formigueiros, o que é consistente com o pagamento mais rápido do débito em fragmentos menores (Kuussaari *et al.,* 2009).

O modelo encontrado, usando a relação espécies-área e o tempo desde o isolamento proposto por Gibson *et al.* (2013), ajustou-se bem ao nosso conjunto de dados, corroborando a generalidade e o poder preditivo do modelo. Segundo o modelo, a perda da metade das espécies iniciais de papa-formigas no evento do isolamento ocorreu, em média, em cerca de 18,8 anos, independente do tamanho do fragmento. Tempo similar de meia vida foi encontrado quando avaliamos apenas as espécies de formigueiros florestais (19,6), mas para estas espécies observamos uma variação mais ampla, sendo que a extinção de metade das espécies pode ocorrer entre 11,5 e 27,5 anos. Apesar de apenas dez espécies de formigueiros não serem classificadas como florestais, o menor número de espécies pode ter contribuído para o aumento da variância. Das 29 localidades amostrais, 17 já estão isoladas há mais de 19 anos, portanto já perderam metade de suas espécies iniciais que somadas às perdas imediatas, significa que a maioria das espécies desapareceu nestes fragmentos. Cabe mencionar que, conforme nos aproximamos da cidade de Alta Floresta, mais antigos são os fragmentos, pois o desmatamento se expandiu com o tempo, sendo Alta Floresta um epicentro para o desmatamento (Peres & Michalski, 2006).

Tempo de meia vida muito similar foi encontrado por Ferraz *et al.* (2003; 2007) para aves amazônicas de sub-bosque durante o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), próximo a Manaus. Neste estudo os autores usaram séries temporais, realizando inventários periódicos com redes-de-neblina da avifauna florestal de sub-bosque. Eles avaliaram as taxas de extinção das espécies por 13 anos em 11 localidades amostrais desde o isolamento dos fragmentos e encontraram que, em fragmentos de 100 hectares, houve perda da metade das espécies iniciais em menos de 15 anos. Esse resultado é muito similar ao encontrado por nós, apesar de que, segundo nosso modelo, o tempo de meia vida independe da área do fragmento. Além do mais, Ferraz e colaboradores (2007) usaram um intervalo menor de tamanho de fragmento, com fragmentos que variaram de 1 a 100 ha. Cabe ressaltar que neste mesmo estudo, foi observado que as espécies de aves concentram-se nos fragmentos florestais logo após o isolamento, dando origem aos chamados "efeitos de aglomeração de espécies" ou "superagregação" (Bierregaard & Lovejoy, 1989). Porém, quando mencionamos o número de espécies iniciais com o isolamento do fragmento, ou a extinção imediata em nosso estudo, estamos nos referindo ao número de espécies segundo o modelo. Em nosso modelo a área é perdida sem haver simultâneo isolamento, mas já efeitos da fragmentação decorrentes da perda de habitat, enquanto que para Ferraz e colaboradores (2003; 2007) a redução da área florestal e isolamento acontecem em um curto tempo, quase simultaneamente.

Outros dois estudos que versaram sobre as taxas de extinção de aves em florestas tropicais encontraram meia vida mais longa do que nosso estudo. Wearn e colaboradores (2012) encontraram que, devido ao desmatamento histórico na Amazônia, independentemente da área florestal, a taxa de meia vida para as aves florestais amazônicas é de 57 (56,8) anos na escala de paisagem (250.000 ha), enquanto que Brooks e colaboradores (1999), baseados em pesquisa de distribuição de aves nas florestas do Quênia, encontraram meia vida de 50 anos para fragmentos de 1000 ha. Essas discrepâncias podem estar relacionadas às diferenças na escala utilizada.

Gibson *et al.* (2013) observaram que, para pequenos mamíferos, o tempo de meia vida foi de 13,9 anos (SD = 3,9). Este tempo mais curto está de acordo

com nossas expectativas, apesar da diferença encontrada ser menor do que esperávamos, considerando-se que nosso estudo avaliou aves em fragmentos e o de Gibson *et al.* (2013) pequenos mamíferos em ilhas. Isto é, esperávamos diferença maior no tempo de meia vida entre os estudos, uma vez que em ilhas verdadeiras com a redução da conectividade funcional decorrente da matriz inóspita de água, especialmente para pequenos mamíferos, resultariam no aumento nas taxas de extinções em relação à imigração, resultando em extinção local mais rápida para as espécies de pequenos mamíferos. Além do mais, o intervalo no tamanho dos fragmentos estudados por Gibson *et al.* (2013) variaram de 0,1 a 56 ha, que é bem menor do que o nosso e segundo nossos resultados fragmentos pequenos perdem muitas espécies imediatamente após o isolamento. Houve também a invasão de uma espécie exótica de rato (*Rattus* sp.) nas ilhas, que, segundo os autores, acelerou as extinções de pequenos mamíferos. De forma inversa, essa pouca diferença no tempo de meia vida pode ser decorrente da alta sensibilidade dos papa-formigas à fragmentação e que as longas distâncias entre os remanescentes florestais e a matriz de pastagem na paisagem estudada fosse igualmente de pouca conectividade para as espécies estudadas. Assim, reduziriam as taxas de imigração entre os remanescentes, acelerando a perda das espécies de aves nos fragmentos florestais.

Entendemos também que a independência das extinções em relação à área do fragmento é decorrente da perda imediata, ou seja, há dois momentos no processo de extinção: um primeiro com a perda imediata relacionada à diminuição da área do fragmento e um segundo em que as espécies são perdidas com o tempo. De fato, Kitzes & Harte (2015) chamam a atenção para a premissa importante nos estudos de atraso na extinção, de que que para as perdas imediatas a área é importante, mas que as perdas subsequentes, ao longo do tempo, dependem mais das características biológicas das espécies na comunidade e suas interações com outras variáveis e espécies. Cabe ressaltar que a extinção imediata de espécies pronunciada nos fragmentos pequenos não é esperada por ser confirmada na natureza, mas reflete a porção da perda pela redução da disponibilidade de habitat calculada pelo modelo.

O número de extinções imediatas, então, é relativamente maior em fragmentos pequenos e menor em fragmentos grandes. Porém, a perda de

espécies com o tempo é maior em fragmentos maiores e menor em fragmentos menores. Como a perda imediata de espécies decai exponencialmente conforme o aumento da área florestal, ela é mais pronunciada em fragmentos menores, havendo um limiar (~150 ha, neste estudo), a partir do qual o aumento de área modifica pouco o número de espécies perdidas imediatamente. O mesmo acontece com a taxa de extinção que está relacionada ao número de espécies iniciais, e que por sua vez, depende do tamanho do remanescente florestal. Assim, as taxas de extinção variam e são menores em fragmentos menores do que cerca de 150 ha. Podemos, assim, inferir que nos fragmentos pequenos, as espécies que persistem no tempo inicial já são mais tolerantes e então levariam mais tempo para serem extintas (Kitzes & Harte, 2015)

Outro fator a se considerar é que as taxas de extinção são maiores quanto mais próximo ao evento de isolamento e decaem com o tempo, sendo a probabilidade de verificar débito de extinção maior quanto mais próximo do distúrbio ambiental, o que está de acordo com outros estudos (ver Kuussaari *et al.*, 2009). Mesmo que as taxas de extinção sejam mais lentas em fragmentos menores, o modelo estima que o tempo de relaxamento acontecerá em um período de tempo menor nestes fragmentos, decorrente do menor número de espécies a serem perdidas com o tempo desde o isolamento.

As análises dos modelos lineares generalizados revelaram que a interação entre tamanho da área florestal e tempo de isolamento estão entre os melhores preditores do padrão de distribuição de espécies, mas igualmente plausível é o modelo com essas variáveis interagindo aditivamente. Os modelos que incluem apenas a área florestal ou apenas o tempo de isolamento não são plausíveis, revelando a importância de ambas variáveis nos modelos. Se compararmos os modelos lineares generalizados com os modelos provenientes da relação espécies-área/isolamento proposto por Gibson *et al.* (2013), temos que este último prevê melhor a distribuição das espécies nos fragmentos, segundo teste de verossimilhança. A composição das espécies na comunidade, por sua vez, variou, principalmente, segundo a área florestal, mas também segundo a interação aditiva entre a área florestal e o tempo de isolamento. O que evidencia que o tamanho do fragmento é o melhor preditor da composição das espécies na comunidade, mas o tempo pós-isolamento também é importante, mesmo que

secundariamente. A composição de espécies em fragmentos maiores (1º quantil) difere muito daquela dos fragmentos médios e menores (2º e 3º quantis). Lees *et al.* (2013), revisaram as espécies presentes na região em relação ao inventário anterior (Zimmer *et al.*, 1997) e identificaram que os novos registros na região são de espécies invasoras mais relacionadas a formações de áreas abertas (como exemplo, a espécie *Guira guira*, registrada pela primeira vez em 2001 e hoje muito comum na região). Isso pode indicar que um novo processo esteja acontecendo: o de colonização por espécies de formações não-florestais, sugerindo que a homogeneização da comunidade também possa ser uma questão de tempo.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies de papa-formigas na paisagem inserida no Arco do Desmatamento Amazônico estão seriamente ameaçadas pela perda e fragmentação de habitat. Identificamos a presença de débito de extinção, mas este é muito curto para a implementação de ações para mitigar os impactos do histórico de desmatamento. Além do mais, propomos que há dois momentos na extinção de espécie após a fragmentação do habitat: i) o imediato, com perda de espécies logo após o isolamento (que são decorrentes da redução de área), responsável pela maior parte das extinções nos fragmentos pequenos e ii) o em que as perdas ocorrem com o tempo, durante o tempo de relaxamento, processo pelo qual os fragmentos grandes perdem a maioria de suas espécies.

Assim, tendo em vista que o tempo para que mais da metade das espécies desapareça nos fragmentos é de menos de duas décadas, o intervalo de oportunidade para implementação de ações conservacionistas é bem curto. Apesar disso, deve-se considerar que ações, tais como o manejo da paisagem pela restauração florestal e de corredores estruturais, são mais efetivas em fragmentos maiores. Nestes, além de se aumentar a possibilidade de recuperação da avifauna florestal pelo aumento nas taxas de imigração, pode-se impedir, pelo efeito resgate, que as espécies fadadas à extinção, de fato, desapareçam. Além do mais, nos fragmentos menores, grande parte das espécies é extinta imediatamente e recuperar a biota nestes remanescentes florestais é menos viável, pois, além da recuperação de condições mínimas para a sobrevivência das

espécies, seria necessária a conexão destes fragmentos a fragmentos fonte para aumentar as taxas de imigração. Por causa da alta correlação entre os fragmentos estudados e a proporção de cobertura florestal na paisagem, as possibilidades de recuperação dessas paisagens são menores, o que está de acordo com estudos que observaram mudanças de estado para paisagens com pouca cobertura florestal (Pardini *et al.,* 2010; Martensen *et al.,* 2012; Lira *et al.,* 2012). Cabe ressaltar que embora existam alguns aspectos particulares das espécies e da paisagem estudada, tais como a baixa capacidade de dispersão, a pouca conectividade funcional, a pouca permeabilidade da matriz de pastagem e que a perda e fragmentação na região ocorreu recentemente (<40 anos), há generalidade de nossas conclusões. Primeiramente, na aplicabilidade do modelo proposto por Gibson *et al.* (2013) em prever a distribuição de espécies em paisagens florestais fragmentadas e segundo pelas interpretações do modelo, que considera duas etapas na extinção de espécies.

Além do mais, este estudo sugere que as espécies da família Grallariidae são as mais vulneráveis à extinção. O declínio deste grupo pode estar associado à atributos ecológicos relacionados à raridade, sendo assim, a maior vulnerabilidade destas espécies pode estar relacionada à baixa abundância local ou à redução na amplitude de nicho pelo desaparecimento de artrópodes terrestres em decorrência do ressecamento da serapilheira. Espécies terrícolas de outras famílias também mostraram diminuição nas ocupação dos fragmentos, mesmo aquelas que são associadas à borda (por exemplo: *Myrmeciza atrothorax*).

Concluímos que o tempo de extinção vai depender da escala espacial estudada, mas que a escala local é a melhor para elucidar as taxas de extinção, uma vez que em outras escalas ela pode ser mascarada pela presença relictual de espécies na paisagem, o que faz parecer que as extinções foram modestas, mas não significa que a longo prazo seja viável a sobrevivência de algumas espécies e de outras que com ela interajam.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. and Malingreau, J.-P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science,* 297, 999-1002.

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 355-366.

Arrhenius, O. 1921. Species and area. *J Ecol* 9, 95-99.

Barbosa, R.C.M., Neves, A.D. de S. 1985. *Solos do Pólo Cacaueiro Juruena*, MT. Boletim Técnico 3. Belém, CEPLAC/DEPEA.

Bello, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Magnago, L. F. S., Rocha, M. F., Lima, R. A. F., Peres, C. A., Ovaskainen, O. and Jordano, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1, 11, e1501105.

Bierregaard Jr, R. O. and Lovejoy, T. E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta amazonica* 19, 215-241.

Bird, J. P., Buchanan, G. M., Lees, A. C., Clay, R. P., Develey, P. F., Yépez, I. and Butchart, S. H. M. 2012. Integrating spatially explicit habitat projections into extinction risk assessments: a reassessment of Amazonian avifauna incorporating projected deforestation. *Divers Distrib* 18, 273-281.

Blondel, J., Ferry, C. and Frochot, B. 1981. Point counts with unlimited distance. *Studies in avian biology* 6, 414-420.

Broadbent, E. N., Asner, G. P., Keller, M., Knapp, D. E., Oliveira, P. J. C. and Silva, J. N. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biol Conserv* 141, 1745-1757.

Brook, B. W., Sodhi, N. S. and Ng, P. K. L. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature* 424, 420-426.

Brook, B. W., Sodhi, N. S. and Bradshaw, C. J. A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol Evol* 23, 453-460.

Brooks, T. M., Pimm, S. L. and Oyugi, J. O. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conserv Biol* 13, 1140-1150.

Brown, J. H. and Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58, 445-449.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2nd edition. Springer-

Verlag, New York.

Clarke, K. R. and Green, R. H. 1988. Statistical design and analysis for a" biological effects" study. *Mar. Ecol. Prog. Ser*. 46, 213-226.

Cousins, S. A. O. 2009. Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science* 20, 3-7.

Dambros, C. 2013. poncho.R. doi: 10.6084/m9.figshare.753347.(Aug 15, 2013)

Diamond, J. M. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 69, 3199-3203.

ESRI. 2013. ArcGis version 10.1, ESRI-Inc

Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biol Conserv* 100, 65-74.

Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Pimm, S. L. and Lovejoy, T. E. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 14069-14073.

Ferraz, G., Nichols, J. D., Hines, J. E., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O. and Lovejoy, T. E. 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315, 238-241.

Garcia, M. B., Dahlgren, J. P. and Ehrlén, J. 2011. No evidence of senescence in a 300-year-old mountain herb. *J Ecol* 99, 1424-1430.

Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F. and Lovejoy, T. E. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378-381.

Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., Cox, W. A., Han, K.-L. and Harshman, J. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science 3*20, 1763-1768.

Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. In *Annales Zoologici Fennici*, 271-280: JSTOR.

Hanski, I. and Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conserv Biol* 16, 666-673.

Helm, A., Hanski, I. and Pärtel, M. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecol Lett* 9, 72-77.

Hylander, K. and Ehrlén, J. 2013. The mechanisms causing extinction debts. *Trends Ecol Evol* 28, 341-346.

INPE 2015. Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por Satélite: Projeto PRODES. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, São Paulo. http://www.obt.inpe.br/prodes/index.html último acesso 5 novembro de 2015.

IUCN 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2.* http://www.iucnredlist.org. último acesso em 20 de novembro de 2015.

Jackson, S.T. and Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 153-160.

Kitzes, J. and Harte, J. 2015, Predicting extinction debt from community patterns. *Ecology,* 96, 2127–2136.

Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M. and Pino, J. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol Lett* 13, 597-605.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J. and Roda, F. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol Evol* 24, 564-571.

Laurance, W. F., Goosem, M. and Laurance, S. G. W. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends Ecol Evol* 24, 659-669.

Laurance, W. F. and Peres, C. A. 2006. *Emerging threats to tropical forests*: University of Chicago Press, Chicago.

Laurance, W. F. and Williamson, G. B. 2001. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conserv Biol* 15, 1529-1535.

Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 177-192.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2006. Rapid avifaunal collapse along the Amazonian deforestation frontier. *Biol Conserv* 133, 198-211.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2008. Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. *Animal Conservation* 11, 128-137.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conserv Biol* 22, 439-449.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118, 280-290.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2010. Habitat and Life History Determinants of Antbird Occurrence in Variable-Sized Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 42, 614-621.

Lees, A. C., Zimmer, K. J., Marantz, C. A., Whittaker, A., Davis, B. J. W. and Whitney, B. M. 2013. Alta Floresta revisited: an updated review of the avifauna of the most intensively surveyed locality in south-central Amazonia. *Bull. Brit. Orn. Cl* 133, 165-252.

Lindborg, R. and Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology,* 85, 1840–1845.

Lindborg, R. 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *J Ecol* 95, 555-564.

Lindborg, R., Helm, A., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Kühn, I., Pykälä, J. and Pärtel, M. 2012. Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography* 35, 356-363.

Lira, P. K., Tambosi, L. R., Ewers, R. M. and Metzger, J. P. 2012. Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. *Forest Ecol Manag* 278, 80-89.

Lomolino, M. V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *J Biogeogr* 27, 17-26.

MacArthur, R. H. E. and 0. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography.* Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Mahood, S. P., Lees, A. C. and Peres, C. A. 2012. Amazonian countryside habitats provide limited avian conservation value. *Biodivers Conserv* 21, 385-405.

Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I. and Metzger, J. P. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conserv Biol* 26, 1100-1111.

Mercer, B. 2015. *Tropical Forests: A Review International Sustainability Unit*, London

Metzger, J. P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 142, 1138-1140.

Nepstad, D. C., Verissimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potter, C., Moutinho, P., Mendoza, E. et al. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398, 505-508.

Oliveira-Filho, F.J.B.; Metzger, J.P. 2006. Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. *Landscape Ecology*, 21: 1061-73.

Ovaskainen, O. and Hanski, I. 2002. Transient dynamics in metapopulation response to perturbation. *Theoretical population biology* 61, 285-295.

Ovaskainen, O. and Hanski, I. 2004. Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*, 73-103.

Parker, T. A., III, Stotz, D. F. and Fitzpatrick, J. W. 1996. Ecological and distributional databases. In Neotropical bird ecology and conservation: 113–436. Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker, T. A., III & Moskovits, D. K. (Eds). Chicago: University of Chicago Press.

Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I. and Metzger, J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *Plos One* 5, e13666.

Peres, C. A. and Michalski, F. 2006. Synergistic effects of habitat disturbance and hunting in Amazonian forest fragments. *Emerging threats to tropical forests*, 105-126.

Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., Raven, P. H., Roberts, C. M. and Sexton, J. O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344, 1246752.

Prugh, L. R., Hodges, K. E., Sinclair, A. R. E. and Brashares, J. S. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 20770-20775.

Purschke, O., Sykes, M. T., Reitalu, T., Poschlod, P. and Prentice, H. C. 2012. Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia* 168, 773-783.

R Development Core Team, 2015. The R Project for Statistical Computing, version 3.1.3 ; http://www.R-project.org

RADAMBRASIL 1983. *Levantamento de Recursos Naturais*, Vols. 1–23. Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), Rio de Janeiro.

Remsen Jr, J. V., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Pérez-Emán, J., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F. and Zimmer, K. J. 2015. Version 31 October 2013. *A classification of the bird species of South America.* American Ornithologists' Union. www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html

Saar, L., Takkis, K., Pärtel, M. and Helm, A. 2012. Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Divers Distrib* 18, 808-817.

Sax, D. F. and Gaines, S. D. 2008. Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11490-11497.

Soule, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wrights, J., Sorice, M. and Hill, S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conserv Biol* 2, 75-92.

Stouffer, P. C. and Bierregaard Jr, R. O. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76, 2429-2445.

Stouffer, P. C., Strong, C. and Naka, L. N. 2009. Twenty years of understorey bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Divers Distrib* 15, 88-97.

Sullivan, B.L., C.L. Wood, M.J. Iliff, R.E. Bonney, D. Fink, and S. Kelling. 2009. eBird: a citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation* 142: 2282-2292.

Terborgh, J. and Winter, B. 1980. *Some causes of extinction. Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 119-133.

Thomas, C. D., Franco, A. M. A. and Hill, J. K. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends Ecol Evol* 21, 415-416.

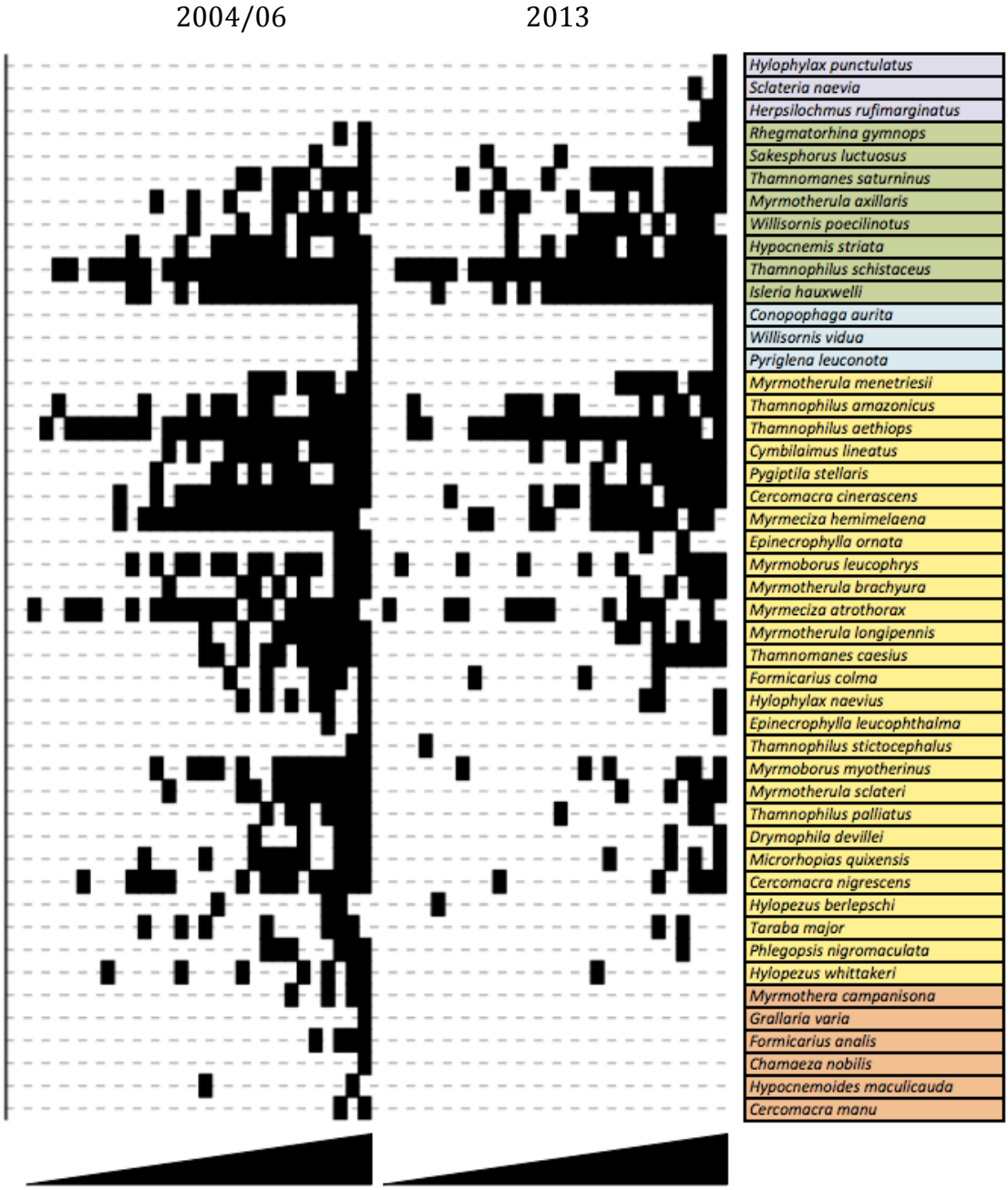
Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. and Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt.. *Nature* 371, 65–66

Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G. and Hermy, M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, 542-548.

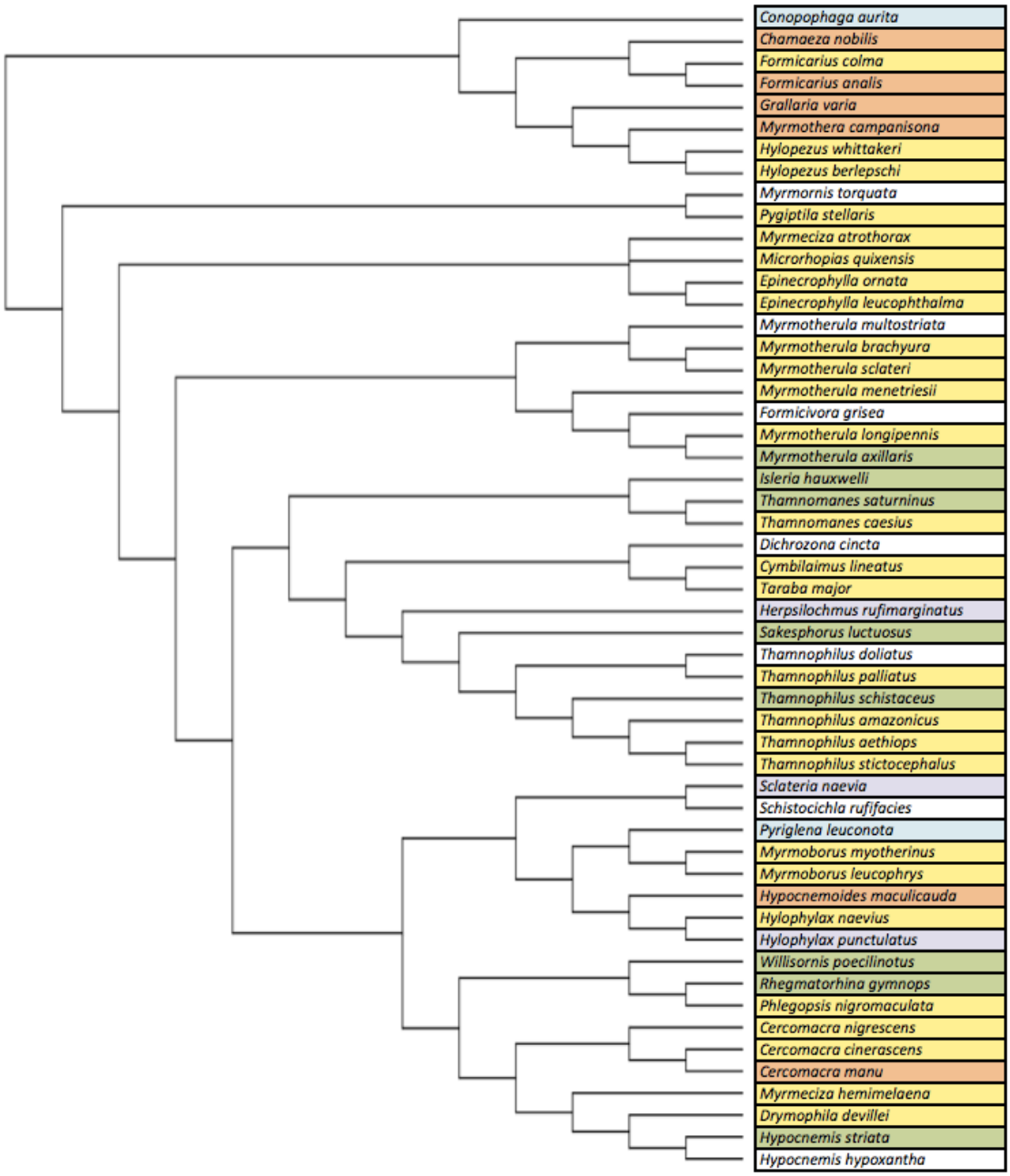
Wearn, O. R., Reuman, D. C. and Ewers, R. M. 2012. Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. *Science* 337, 228-232.

Zimmer, K. J., Parker III, T. A., Isler, M. L. and Isler, P. R. 1997. Survey of a southern amazonian avifauna: the Alta Floresta region, Mato Grosso, Brazil. *Ornithological Monographs*, 48, 887-918.

7. ANEXOS



Anexo 1: Gráfico de gradiente indireto com a ocorrência das espécies nos dois períodos: **a)** 2004/2006 e **b)** 2013, segundo a área florestal. Os fragmentos menores situam-se à esquerda e os maiores à direita de cada período.



Anexo 2: Filogenia das espécies estudadas segundo Hackket *et al.* (2008). Nela indicamos com cores as diferenças entre o número de localidades observadas em 2004/06 e 2013. Marcado em *vermelho* estão as espécies que foram apenas registradas em 2004/06; em lilás as espécies registradas apenas em 2013; em amarelo as espécies que foram observadas em menor número de fragmentos em 2013; em verde as espécies que foram registradas em maior número de fragmentos em 2013; em azul as espécies registradas nas mesma quantidade de localidades e em branco as espécies que não registramos neste estudo.

CAPÍTULO 2

Efeitos sinergéticos entre fragmentação e degradação de habitat aceleram as extinções locais de aves de sub-bosque no Arco do Desmatamento Amazônico

RESUMO

A destruição e a degradação de habitats alteram o padrão de distribuição e estruturação de comunidades de animais e plantas em várias paisagens. Porém, a forma como os múltiplos distúrbios ambientais interagem ainda é pouco entendida e supõe-se que o sinergismo entre diferentes fatores de estresse ambiental seja uma das maiores ameaças à biodiversidade. Neste sentido, o objetivo deste estudo foi descrever a estrutura da assembleia de aves de sub-bosque em uma paisagem inserida no Arco do Desmatamento Amazônico e entender como o padrão de distribuição de riqueza, abundância e composição de espécies na comunidade de aves de sub-bosque foram influenciados pelos efeitos interativos entre a fragmentação florestal e a degradação ambiental. Para tal, lançamos mão da seleção de modelos, investigando como as variáveis preditoras de perda e fragmentação de habitat (tamanho do fragmento, quantidade de cobertura florestal no entorno) e variáveis locais de degradação (incidência de fogo, extração seletiv de madeira e presença de gado) explicaram os padrões encontrados para todas as aves amostradas e para o subconjunto de espécies especialistas florestais. As aves foram inventariadas por redes-de-neblina durante 14.400 horas-rede em 30 localidades amostrais. Foram considerados 1007 indivíduos de 113 espécies, sendo que dessas, 86 são aves que dependem estritamente de habitats florestais primários ou do interior de florestas. Os efeitos sinérgicos entre a redução do tamanho do fragmento e o distúrbio causado pelo fogo foram os principais preditores de extinção de espécies de aves de sub-bosque na paisagem estudada. Além destes efeitos, as espécies de aves consideradas especialistas florestais também foram sensíveis às modificações causadas pela presença de gado nos remanescentes florestais. A abundância e a composição das espécies variaram segundo os efeitos aditivos do tamanho da área florestal e a presença de gado nos fragmentos. A extração seletiva de madeira teve um menor impacto, sendo uma variável importante apenas na determinação da abundância das espécies especialistas florestais. Além dos efeitos na mudança da composição da comunidade de aves nestas áreas alteradas, identificamos que esta ocorreu por substituição de espécies florestais por espécies mais generalistas, influenciada, principalmente, pela presença de gado nos fragmentos. Além do mais, observamos que as espécies de aves

amostradas no sub-bosque em fragmentos degradados pelo pastejo do gado são aves típicas de dossel que passam a frequentar o sub-bosque, revelando uma mudança comportamental destas aves. Concluímos assim, que além da preservação das áreas florestais, os esforços para preservar a diversidade de aves amazônicas devem considerar os efeitos sinergéticos e aditivos da degradação ambiental, principalmente quanto à incidência de fogo e à presença de gado nos remanescentes florestais.
Palavras chave: Conservação de Aves, Amazônia, Degradação ambiental, Fragmentação florestal, Sinergismo ambiental

1. INTRODUÇÃO

As paisagens no mundo todo vêm sendo transformadas pelas atividades humanas desde tempos remotos. A maior preocupação que acompanha essas mudanças é a perda da biodiversidade e de funções e serviços ambientais exercidos por ecossistemas complexos e de difícil recuperação, tais como as florestas tropicais (Ferraz *et al.*, 2005). Com a revolução industrial, essas modificações passaram a acontecer em maior escala, alterando mais marcadamente aspectos dos sistemas e biomas (Steffen *et al.*, 2015). A conversão da vegetação natural em áreas de uso antropogênico, para produção de alimento e de outros recursos à crescente população humana é a maior ameaça à biodiversidade global terrestre (Laurance *et al.*, 2014). Hoje, estima-se que quase 39% da superfície terrestre disponível são áreas destinadas à agropecuária e à colonização urbana (Ellis *et al.*, 2010). Além dos efeitos da perda e fragmentação de habitats naturais (Fahrig, 2003), estes são acompanhados, quase que invariavelmente, por outros distúrbios ambientais. São de particular interesse nas regiões tropicais: a caça (Gascon *et al.*, 2000; Peres, 2001), a incidência de fogo (Cochrane, 2003; Barlow & Peres, 2004), a extração seletiva de madeira (Nepstad *et al.*, 1999; Asner *et al.*, 2005; Michalski & Peres, 2005; Edwards *et al.*, 2014), os impactos causados pela intrusão de gado nos fragmentos (Hobbs, 2001; Zamorano-Elgueta, 2014) e as mudanças climáticas (Thomas *et al.*, 2004; Lewins *et al.*, 2015), entre outros (Millenium Ecossystem Assessment, 2005; Laurance & Peres, 2006). Os efeitos de múltiplos distúrbios podem interagir de forma aditiva, subaditiva ou sinérgica, modificando o ecossistema como um todo e levando à intensificação na perda de biodiversidade e das funções ecológicas, podendo culminar na completa destruição das florestas (Terborgh *et al.*, 2001; Peres, 2001; Laurance *et al.*, 2011).

Embora os efeitos independentes de alguns dos distúrbios ambientais estejam cada vez melhor caracterizados, o entendimento das interações entre padrões múltiplos de perturbações ainda permanece pouco claro e hoje é identificado como um desafio chave para a ecologia contemporânea (Myers, 1986; Laurance & Useche, 2009; Turner, 2010). Em um mundo cada vez mais alterado, o potencial de interações sinérgicas é enorme, e a visão de um único agente ou séries de efeitos individuais operando independentemente no tempo e

no espaço, ameaçando a biodiversidade, vêm sendo abandonada (Pringle *et al*., 2015).

As florestas tropicais contêm mais da metade de biodiversidade do mundo (Myers, 2000; Scheffers *et al*., 2012), mas vêm sendo convertidas em áreas agrícolas, e outros usos da terra, em taxas sem precedentes (Achard *et al*., 2002; Nepstad *et al*., 2009). Apesar da taxa de desmatamento ter desacelerado nos últimos anos, as áreas de florestas degradadas por incêndios e exploradas por corte seletivo de madeira aumentaram 20% entre 2000 e 2010 (Lewis *et al*., 2015). A degradação altera a composição e a estrutura das florestas tropicais e seus solos, enquanto que os efeitos da perda e fragmentação de habitat (Stouffer & Bierregaard, 1995a, 1995b; Gascon *et al*., 2000), além de alterarem a estrutura e a composição da vegetação pelos efeitos de borda (Laurance *et al.,* 2002), alteram a dinâmica metapopulacional da comunidade (Levins, 1969; Hanski, 1999).

A conversão das florestas tropicais em paisagens antropogênicas e sua manutenção vêm dependendo historicamente do fogo e, como consequência, eles servem como fontes de ignição para os incêndios florestais (Cochrane *et al*., 1999; Nepstad *et al*., 1999). Incêndios naturais são extremamente raros nas florestas tropicais úmidas, mas os de origem antropogênica são comuns hoje em dia, principalmente, quando somados às condições de seca extrema durante os eventos periódicos do El-Niño (OSEN), à elevação da temperatura com as mudanças climáticas e aos efeitos de borda causados pela fragmentação e extração seletiva de madeira. Apesar das florestas úmidas queimarem naturalmente com pouca frequência, elas são mais vulneráveis ao fogo do que as florestas naturalmente mais secas, devido à pouca adaptação a queimadas e, por isso, sofrem taxas de mortalidade muito mais altas após incêndios florestais, levando muitos anos para se recuperar (Cochrane, 2003). Experimentos na Amazônia mostraram que após incêndio florestal houve um aumento de pelo menos 226% na mortalidade árvores, 23% no declínio na cobertura do dossel e 12% na diminuição na quantidade de carbono acima do solo (Brando *et al*., 2014), além de muitas espécies de aves especialistas florestais serem substituídas por espécies não-florestais ou generalistas (Barlow & Peres, 2004a). Além disso, o risco de reincidência de incêndios aumenta conforme a pré-

ocorrência e estes são mais intensos e destrutivos do que os incêndios iniciais; eventualmente, levando à depleção da comunidade sucessional, com a introdução de espécies de savana ou vegetação mais arbustiva (Barlow & Peres, 2008).

A extração de madeira e os efeitos de borda decorrentes da fragmentação de habitats aumentam consideravelmente a vulnerabilidade da floresta às secas e ao fogo. A extração de madeira estende os efeitos de borda para o interior de matas contínuas, deixando o interior das florestas também vulneráveis à seca e incêndios. A retirada de árvores de maior porte leva à diminuição na cobertura de dossel, que aumenta a penetração de vento e luz solar para o interior da floresta, levando à elevação da temperatura e ao ressecamento do sub-bosque e, assim, aumentando a carga de combustível e o risco de queimadas. Portanto, a interação entre a retirada de madeira e o fogo é considerada uma das mais importantes sinergias para a extinção de espécies nos trópicos (Laurance & Useche, 2009). Além do mais, a extração seletiva de madeira é uma das portas de entrada frequente para outros tipos de degradação, já que as trilhas abertas para retirada da madeira são usadas por caçadores, desmatadores e pelo gado, o que acaba culminando na redução efetiva da área florestal e perda da qualidade florestal remanescente (Peres, 2001).

A entrada do gado nos remanescentes florestais é outro distúrbio ambiental que causa grande ameaça à qualidade e estrutura da vegetação nativa e, consequentemente, à fauna que dela depende (Bromham *et al*., 1999; Bestelmeyer & Wiens, 2001; Lees & Peres, 2008b; Zamorano-Elgueta, 2014). Uma das consequências da presença do gado em fragmentos é a supressão do sub-bosque por meio do pastejo ou quebra de plântulas e adultos (Fuhlendorf *et al*., 1997; Bromham *et al*. 1999). Outra, é a compactação e diminuição da absorção de água pelo solo, o que dificulta a regeneração da cobertura vegetal (Spooner & Briggs, 2008). As alterações causadas pela presença de gado nos remanescentes florestais são comparáveis àquelas observadas nas bordas dos fragmentos, com mudanças microclimáticas e ressecamento do solo e que causam a mortalidade de muitas espécies arbóreas (Belsky & Blumenthal, 1997).

O objetivo deste estudo foi investigar as influências aditivas e sinérgicas da degradação e fragmentação florestal na comunidade de aves de sub-bosque

em paisagens fragmentadas do Arco de Desmatamento Amazônico. Mais especificamente, avaliamos se, além das métricas de paisagem (tamanho do fragmento, área funcionalmente conectada, proporção de cobertura florestal no raio de 500, 1000, 1500, 2000 metros entorno da amostra), o histórico de presença de gado, incidência de fogo e extração seletiva de madeira são variáveis preditoras da distribuição da riqueza, abundância e composição de espécies nos remanescentes. Buscamos particularmente, entender os efeitos aditivos e sinérgicos entre essas variáveis preditoras na extinção local de espécies.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma paisagem 350.000 hectares (definida pela área total incluída no menor retângulo que inclui todas as localidades amostrais) dentro dos municípios de Alta Floresta e Carlinda, no extremo norte do Estado do Mato Grosso (09°53'S, 56°28'W), na Amazônia Meridional (Fig. 1). A paisagem situa-se no Arco do Desmatamento Amazônico, que é a mais agressiva fronteira de desmatamento nos trópicos (FAO, 2010) e, portanto, de grande importância para a conservação da biodiversidade mundial. Na paisagem estudada, a conversão de habitat florestal por áreas de uso antropogênico é relativamente recente, iniciada há cerca de 40 anos (Peres *et al.*, 2010) quando o governo incentivou a ocupação do território amazônico e a expansão da fronteira agrícola. Anteriormente a 1976, essa região era uma floresta contínua de fitofisionomia, relativamente, uniforme (Oliveira-Filho & Metzger, 2006), sendo drasticamente modificada pelo desmatamento, o que resultou em uma paisagem hiperfragmentada, com manchas de florestas remanescentes envoltas por matriz antropogênica, principalmente, de pastagem para gado (Michalski *et al.*, 2010). A construção de extensas rodovias, os programas de assentamentos agrícolas, e o garimpo de ouro na década de 1980 contribuíram ainda mais para o aumento da população na região (Peres *et al.,* 2010).

A região situa-se na transição entre os biomas amazônicos e cerrado, e as fitofisionomias da paisagem original são as florestas típicas de terra firme, como a floresta ombrófila aberta, floresta ombrófila densa, mas também por floresta estacional semidecidual, cerrado e áreas de transição (RADAMBRASIL, 1983).

Possui clima equatorial continental com estação seca definida e duração de 3 a 5 meses. A temperatura média está entre 26 e 27 °C e com máximas diárias de 34 a 37 °C, não raramente registram-se temperaturas próximas de 40 °C (IBGE, 1988). A precipitação varia em média de 1.700 a 2.400 mm/ano e umidade relativa média é de 76% (Barbosa e Neves, 1985). O solo local predominante é do tipo latossolo vermelho-amarelo e latossolo amarelo, sendo que a altitude varia entre 200 a 300 metros (RADAMBRASIL, 1983).

A região encontra-se entre os centros de endemismo Belém/Pará e Rondônia (Haffer, 1985) e possui 586 espécies de aves registradas, sendo que a avifauna da região é uma das mais ricas e bem conhecidas dos trópicos (Lees *et al.*, 2013).

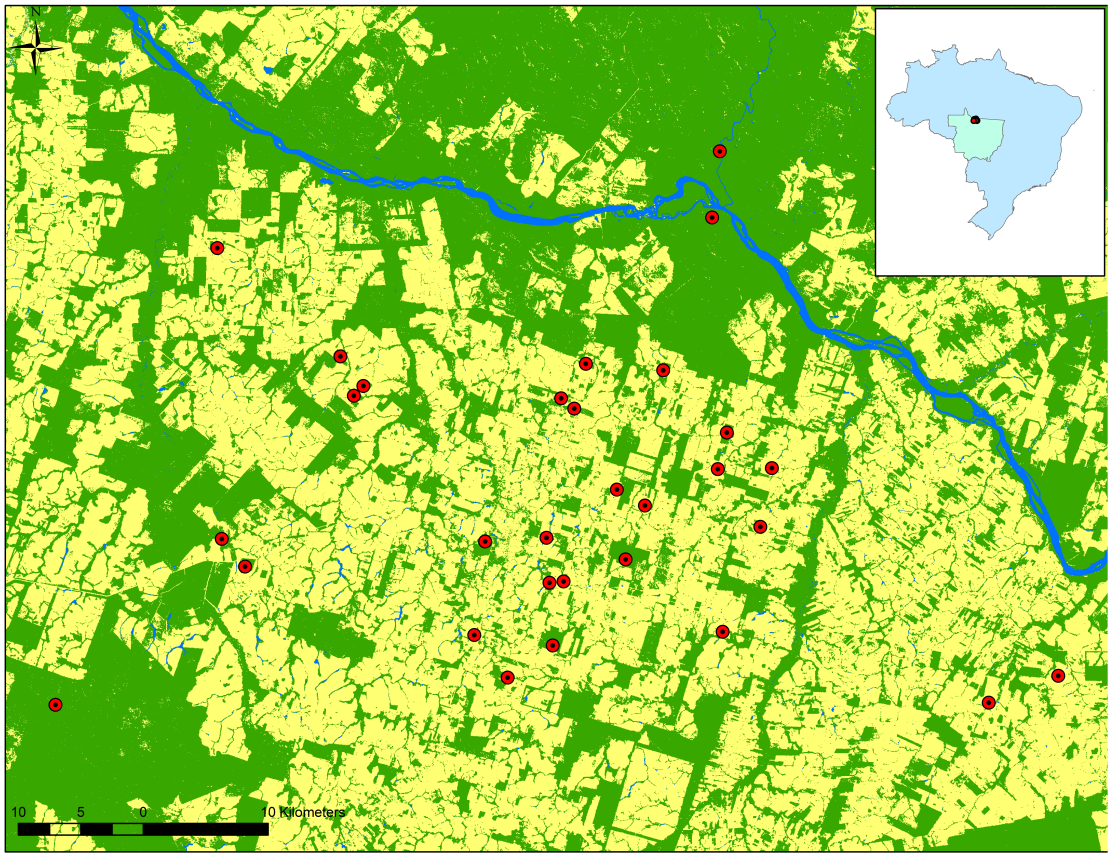


Fig. 1: Localização da paisagem estudada no norte do Estado do Mato Grosso, divisa com o Pará, Brasil, mostrando as 30 localidades amostrais. A cobertura florestal está representada em verde, o rio em azul e o restante das cores são formações não-florestais.

2.2. Localidades estudadas

A avifauna foi inventariada entre os meses de maio e novembro de 2013, em 30 localidades amostrais, distribuídas em fragmentos dentro de propriedades rurais particulares nos municípios de Alta Floresta e Carlinda, incluindo a Reserva Particular do Patrimônio Natural do Cristalino. Dentre as 30 áreas amostradas, 28 são fragmentos florestais que variam de tamanho entre 2,7 e 10.427 hectares. Como dois destes fragmentos possuem área florestal acima de 10.000 hectares, foram considerados como áreas controles, juntamente com duas localidades amostrais em florestas contínuas. Todas as localidades amostrais foram selecionadas em estudo anterior pela equipe de pesquisa em que este projeto está inserido, com base no tamanho dos fragmentos, grau de isolamento e a natureza da matriz circundante (Lees & Peres, 2006; Michalski & Peres, 2005). Apesar da cobertura florestal ser do tipo *terra firme*, atualmente, os fragmentos apresentam históricos variados de perturbação ambiental.

2.3. Inventário de aves

As aves são bons indicadores de perturbações em florestas tropicais, respondendo a modificações locais na estrutura da vegetação (Barlow & Peres, 2004b), da paisagem (Stouffer & Bierregaard,1995a; b) e na disponibilidade de recursos (Bersier & Meyer, 1994). Também, são fáceis de detectar e capturar e por ser um grupo bem conhecido, e já bastante estudado, permite comparações entre estudos e regiões. Neste estudo foi considerada a comunidade de aves de sub-bosque, amostrada por redes-de-neblina (Karr, 1981). Em cada fragmento abrimos uma trilha de 240 metros para alocar 20 redes-de-neblina (12m x 2,5 m; malha de 16 mm) abertas do chão a 2,5 metros de altura. Buscamos evitar amostrar em dias de chuva ou vento forte, sendo a campanha de campo toda compreendida na estação seca para evitar viéses de sazonalidade. As linhas de 20 redes-de-neblina foram alocadas o mais centralmente possível em cada fragmento para garantir que a assembleia de aves documentada representasse bem a localidade amostral e não os efeitos relacionados à proximidade da borda. As redes foram abertas do nascer do sol até o poente (entre 5h30 e 17h30) durante dois dias consecutivos, totalizando um esforço amostral de 480 horas-rede por localidade amostral, indicado como suficiente para caracterizar a

avifauna em fragmentos (Banks-Leite *et al*., 2012). Todas as aves capturadas foram identificadas e marcadas com uma anilha numerada, fornecida pelo Centro Nacional de Conservação de Aves – CEMAVE sob um projeto de pesquisa autorizado pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMbio/MMA, Autorização 37254-3) e obtivemos autorização de todos os proprietários das áreas privadas para as campanhas de campo.

2.4. Variáveis dependentes

Como o esforço amostral foi o mesmo entre todas as 30 localidades amostrais, analisamos a variação na assembleia de aves com base nos valores absolutos observados de riqueza (número total de espécies capturadas) e abundância (número total de indivíduos capturados) para cada localidade amostral. Também, realizamos as análises considerando apenas o subconjunto de aves estritamente florestais. A definição das espécies especialistas florestais, ou "espécies florestais", foi feita com base na classificação de Lees *et al*. (2013). Dividimos as espécies em estritamente florestais e não estritamente florestais, sendo que consideramos as especialistas florestais aquelas que frequentam interior de florestas primárias (TF- terra firme, floresta inundada sazonal ou de transição), enquanto que aves não restritas a habitat florestal são aquelas com hábitos mais generalistas, frequentando áreas de borda de florestas primárias (Tfe- espécies que ocorrem na borda das florestas, mas não considerando as bordas dos rios), matas secundárias ou formações arbustivas (S), áreas florestais ripárias (R- bordas de igarapés dentro de matas) e habitats em áreas abertas, como a matriz de pastagem (N—não florestal). A nomenclatura taxonômica e a sistemática utilizadas neste estudo seguem Remsen *et al*. (2013).

2.5. Variáveis independentes

O mapeamento da cobertura florestal para cálculo das métricas da paisagem foi feitas com base em um imagem georreferenciada proveniente do sensor Landsat (ETM, cena: 227/67; 1:30.000, Julho, 2013). A classificação da cobertura e uso da terra foi feita de forma não-supervisionada e resumidas em duas classes: áreas florestais (florestas primárias e florestas em estágios sucessionais avançados) e áreas não-florestais (campos agrícolas e áreas de

pastagem, estágios iniciais de sucessão florestal, instalações urbanas, afloramentos rochosos e corpos d'água). A classificação em áreas florestais e não-florestais é uma simplificação dos requerimentos ecológicos das aves, mas é apropriada porque as recomendações para conservação e manejo das áreas florestais são feitas baseada na fragmentação e perda de habitat de forma geral (Smith *et al*., 2011).

As medidas em hectares e o mapeamento digital foi gerado usando o programa ArcGIS (Environmental Systems Redearc Institute, Redlands, California, version 10.1). As coordenadas geográficas foram obtidas *in situ* para todos os fragmentos florestais usando o ponto central de cada linha de rede como referência. Adotamos a abordagem fragmento-paisagem (McGarigal & Cushman, 2002), em que medimos a variável resposta dentro do fragmento focal, mas incluímos nas análises variáveis preditoras tanto na escala do fragmento quanto na escala da paisagem. As variáveis de proporção de cobertura florestal, medidas em hectares, foram extraídas utilizando-se o programa GRASS (Grass, 2011).

Medimos a área florestal disponível pelo tamanho do fragmento, área funcionalmente conectada, e quatro diferentes proporções de habitats locais. O tamanho do fragmento incluiu suas penínsulas (área afunilada, sem conexão com os demais fragmentos) mas não a área florestal dos corredores. Estes corredores foram definidos como áreas florestais mais estreitas do que 100 metros de largura, conectoras entre dois ou mais fragmentos (Martensen et al., 2008; 2012). Foram consideradas como áreas controles, áreas maiores que 10.000 hectares e para uma das florestas contínuas, a área foi inferida como uma ordem de magnitude a mais que a área do maior fragmento (ou seja, de 10.427 ha para 104.270 ha) e as medidas dos valores absolutos (em hectares) foram transformados para a base logarítmica. Dividimos os fragmentos em três classes de tamanho: pequenos de 2,7 a 30 hectares; médios, entre 30 e 80 hectares; e grandes, entre 80 e 600 hectares. Essas classes de tamanhos foram definidas com base na relação da composição da comunidade com a tamanho do fragmento florestal por meio da análise de "piecewise" e foram usadas apenas para descrever os resultados.

Para definir a área funcionalmente conectada aos fragmentos, utilizamos a teoria dos grafos (Urban & Keitt, 2001). Além de considerarmos os corredores as áreas florestais estruturalmente conectadas, também consideramos as áreas florestais de todos os fragmentos distantes 50 m da borda do fragmento focal, mas também áreas distantes 50 m destes outros fragmentos e assim por diante. A escolha deste limiar de distância foi baseada em estudos que estimam que as aves de sub-bosque conseguem transpor distâncias curtas em áreas abertas, sendo que a área funcionalmente conectada observada é normalmente menor do que 50 m (Develey & Stouffer, 2001; Lees & Peres, 2009; Martensen *et al*., 2008; 2012; Awade & Metzger, 2012). Cabe esclarecer que apenas três dos fragmentos estavam conectados por corredores estruturais e que para 17 deles não havia nenhum outro fragmento a distância menor que 50 m. Essa situação se repetiu mesmo quando incluímos áreas florestais a 100 m de distância. Quando verificamos a conexão dos fragmentos com áreas florestais distantes a 500 m, muitos deles se uniram às áreas contínuas. As medidas da área funcionalmente conectada foram, também, log-transformadas.

Medimos para cada localidade amostral a quantidade de cobertura florestal em hectares dentro de raios de 500, 1000, 1500 e 2000 m em relação ao ponto central da amostra. A quantidade de cobertura florestal encontrada foi convertida em porcentagem em relação à área do círculo nas quatro escalas de raios. Dentro do raio de 2 km das localidades amostrais estudadas temos, atualmente, em média cerca de 25% de cobertura florestal remanescente, variando de 10 a 52%, sendo que apenas três fragmentos possuem cobertura florestal acima de 35%.

Para testar a influência dos distúrbios ambientais medimos para cada localidade amostral três componentes que levam a degradação dos fragmentos no seu histórico pós-isolamento e poderiam afetar a ocupação das espécies de aves, sendo eles: a intensidade de incidência de fogo, a intensidade de retirada seletiva de madeira e a presença de gado nas localidades amostrais. Os dados de intensidade de retirada de madeira e incidência de fogo foram obtidos por meio de 150 entrevistas com moradores e proprietários locais, realizadas anteriormente para os mesmos fragmentos (Michalski & Peres, 2005; Peres & Michalski, 2006) que foram complementadas por 40 entrevistas conduzidas

durante a campanha de campo deste estudo. As entrevistas foram realizadas apenas com residentes locais que concordassem em ser entrevistados e totalmente familiarizados com o fragmento florestal em questão. A medida de intensidade de extração seletiva de madeira levou em consideração o tipo de extração (manual ou mecanizada), a severidade (pouca, moderada ou muita) e o início e o fim das atividades de exploração. A medida de intensidade dos incêndios, considerou a proporção de floresta de cada remanescente que foi queimada e o número de ocorrências de fogo (Peres & Michalski, 2006). Os dados provenientes das entrevistas foram resumidos para cada uma das variáveis pela análise de componente principal (ACP) e os valores do primeiro componente usados nas análises como medida da intensidade de incidência de fogo e de retirada seletiva de madeira, daqui em diante, para fins práticos, denominados "incidência de fogo" e "retirada de madeira". As informações sobre o uso dos remanescentes florestais pelo gado bovino, denominada aqui "presença de gado", foram obtidas por observações *in loco* por meio de visualização direta ou de rastro e pisoteio do gado, mas principalmente pela alteração da estrutura da vegetação pela remoção do sub-bosque, que fica "limpo" pelo forrageio do gado.

Não encontramos correlação significativa entre a distância geográfica entre os sítios amostrados e a matriz de dissimilaridade das espécies de aves segundo o teste de Mantel ($p>0,05$). Além disso, as áreas amostrais mantiveram um espaçamento mínimo de 800 m e, segundo Lees & Peres (2006), as distâncias entre fragmentos e áreas fonte não foram preditoras do padrão de distribuição encontrado.

2.6. Análise de dados

2.6.1. Descrição da assembleia de aves

Para entender as diferenças entre as localidades amostrais e a suficiência amostral usamos curvas de rarefação baseadas no número de indivíduos por espécies, com 95% de intervalo de confiança (Gotelli & Colwell, 2000). Calculamos, também, a curva de rarefação para a comunidade no geral para eliminar o tamanho da amostra influenciando a comparação entre as riquezas (Magurran, 2004). Calculamos a riqueza estimada para a assembleia de aves em

cada fragmento pelo estimador de riqueza Chao 1, para avaliar se as amostras foram adequadas para representar a comunidade total. As estimativas para a descrição das assembleias foram realizadas no programa EstimateS 9.0 (Colwell, 2005) e os gráficos no software R v. 3.1.3 (R Development Core Team, 2015).

A composição de aves na comunidade foi resumida pelo método de ordenação, pelo escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) (Clarke & Green, 1988) baseado na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Essa ordenação foi feita tanto para a abundância das espécies no geral quanto para as abundâncias das espécies florestais e os valores do primeiro eixo para cada grupo foram usados nas análises subsequentes. As análises de ordenação foram feitas no pacote vegan do software R v. 3.1.3 (R Development Core Team, 2015).

Também analisamos a composição de espécies na comunidade pelo índice de dissimilaridade de Sørensen como uma medida da diversidade beta. Decompusemos a comunidade em dois componentes para entender quanto da diversidade foi gerada por aninhamento e quanto por substituição (Baselga, 2010). A diversidade beta total foi calculada pelo índice de dissimilaridade Sørensen (β_{sor}), a porção referente à substituição espacial das espécies foi calculada pelo índice de dissimilaridade Simpson (β_{sim}), e a porção aninhada pelo índice de aninhamento que quantifica a desigualdade devido às diferenças nas riquezas entre cada par de localidades (β_{sne}) (Baselga, 2010). Usamos, então, regressões múltiplas com as matrizes de distância (Lichstein, 2007) para entender quais distâncias entre as variáveis preditoras estavam relacionadas aos componentes aninhados e de substituição encontrados. Com base nas respostas do índice de dissimilaridade de Sørensen, usamos as variáveis mais relacionadas ao padrão encontrado, para implementar uma análise de gradiente direto (McCune & Grace, 2002; Dambros, 2013), usando os dados de presença/ausência para verificar a substituição e o aninhamento das espécies de aves ao longo do gradiente da variável independente indicadas pelas regressões múltiplas. Os cálculos acima foram feitos utilizando o pacote betapart, vegdist e ecodist, realizados no programa R v. 3.1.3 (R Development Core Team, 2015).

2.6.2. Correlação entre a assembleia de aves e as características da paisagem

Primeiramente, para evitar problemas relacionados à interdependência das variáveis, testamos a correlação de Spearman entre as variáveis espaciais preditoras, considerando como correlacionados quaisquer pares com r >0,7 (Zuur *et al.*, 2009, usamos correlação de Kendal para a variável binária). Para as variáveis correlacionadas, por meio de regressões lineares de efeito simples, selecionamos a variável candidata mais importante para explicar os padrões encontrados.

A riqueza, a abundância e a composição de espécies, assim como a riqueza, a abundância e a composição de espécies de aves estritamente florestais foram modeladas por modelos lineares generalizados, GLMs (Crawley, 2007), e o melhor ajuste foi dado pelo erro de distribuição poisson para a riqueza; distribuição binomial negativa para abundância, ambas com a função de ligação log. O erro de distribuição normal foi usado para os valores dos primeiros eixos do NMDS referentes à composição de espécies na comunidade (que explicaram 0,89 para aves no geral e 0,81 para as especialistas florestais da variação dos dados). As análises foram realizadas no software R v. 3.1.3, usando o pacote MuMin e MASS (R Development Core Team, 2015). Nestas análises inferenciais, testamos a existência de efeitos sinérgicos entre as variáveis explanatórias, uma vez que entendemos que qualquer interação entre as variáveis seria possível e interpretável. A seleção dos modelos foi feita segundo o ranqueamento dado pelo Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc) (Burnham & Anderson, 2002), que foi calculado para cada modelo pela sua verossimilhança, número de parâmetro e tamanho da amostra. Os modelos para cada variável resposta com menor AICc foram considerados os melhores entre os candidatos (Burnham & Anderson, 2002). O suporte de cada modelo alternativo em relação ao melhor foi dado pela diferença de AICc e valores <2 indicaram modelos igualmente plausíveis, sendo que o peso (wi) indicou a probabilidade de seleção de um determinado modelo em relação aos outros (Burnham & Anderson, 2002). Verificamos, então, o ajuste do modelo segundo a análise dos resíduos e testamos também a influência das localidades amostrais nos melhores modelos, baseada no diagnóstico de Cook e, posteriormente, verificamos se a

localidade em questão alterava as inferências dos parâmetros estimados nos modelos. A multicolinearidade foi avaliada entre as variáveis usando o fator de inflação da variância (VIF) e foi considerada problemática quando VIF>10 (Dormann *et al*., 2013).

Posteriormente à seleção de modelos, também incluímos nas análises a abundância das aves capturadas como uma variável preditora das riquezas observadas para, assim, entender sua influência na resposta da riqueza de espécies de aves, já que estas são altamente correlacionadas (r =0,86, Pearson).

3. RESULTADOS

3.1. Descrição da assembleia de aves

Capturamos um total de 1009 indivíduos de 115 espécies nas 30 localidades amostrais, incluído 27 famílias, com média de 15,5 (SD= ± 8,5) e mediana de 14 espécies por fragmento (Anexo 1). A riqueza total de aves variou entre as localidades amostrais entre 5 e 35 e o número de indivíduo capturados de 6 a 66, sendo que a riqueza estimada para todas as localidades amostrais foi de 148 espécies (Chao 1). Entre as famílias amostradas, as com maior número de espécies foram: Thamnophilidae (26 espécies), Furnariidae (15 espécies) e Tyrannidae (13 espécies). Além das 1009 aves capturadas, tivemos 135 recapturas, mas não registramos nenhuma recaptura entre as localidades amostrais, indicando a independência espacial entre elas. Das 115 espécies, duas foram excluídas das análises por entender que nosso método de amostragem não foi delineado para estes grupos, uma espécie noturna (*Nyctiphrynus ocellatus*) e um rapinante (*Micrastur ruficollis*). Capturamos um par de espécies que ocorrem apenas em margens opostas do Rio Teles Pires, mas mantivemos essas duas espécies nas análises por entender que elas se substituem funcionalmente e refletem a diversidade da localidade amostral. Das 113 espécies estudadas, 86 (~77%) foram classificadas como espécies florestais, incluindo 763 indivíduos ou ~76% do total de capturas. Do total de espécies amostradas três são consideradas dentro de algum grau de ameaça à extinção, sendo uma considerada ameaçada (EN): *Pteroglossus bitorquatus* e duas consideradas vulneráveis (VU), *Capito dayi* e *Rhegmatorhina gymnops* (IUCN, 2015).

Quatro espécies hiperabundantes representam cerca de um quarto (26%) de todas as capturas, sendo que as dez espécies mais abundantes representaram quase 50% (47%), sendo elas: *Thamnophilus aethiops* (90 capturas, 9% de todas as capturas) *Thalurania furcata* (63, 6%), *Pipra fasciicauda* (57, 6%), *Phaethornis hispidus* (5 5%), *Isleria hauxwelli* (47, 5%), *Thamnomanes saturninus* (38, 4%), *Glyphorynchus spirurus* (35, 3%), *Deconychura longicauda* (31, 3%), *Willisornis poecilinotus* (39, 3%) e *Xiphorhynchus elegans* (30, 3%). Estas espécies mais abundantes pertencem apenas a quatro famílias de aves: Thamnophilidae, Furnariidae, Pipridae e Trochilidae. Se considerarmos apenas as 252 capturas nas áreas controle, temos *Glyphorynchus spirurus* como a espécie mais abundante (19,8%), seguida de *Lepidothrix nattereri* (15,6%) e *Thamnomanes saturninus* (14,5%). Nas quatro localidades amostrais consideradas controle, capturamos 68 espécies e 250 indivíduos, sendo que 23 espécies foram exclusivamente capturadas nestas áreas de floresta contínua. Entre elas, as mais abundantes foram: *Dendrocincla merula* (12 indivíduos), seguidas de *Onychorhynchus coronatus* e *Thamnomanes caesius* (ambas com 7 indivíduos). Entre as 92 espécies capturadas nos fragmentos (26 localidades amostrais), 57 espécies não foram encontradas nas áreas controle e, entre estas, as mais abundantes foram: *Monasa nigrifrons* (15 indivíduos), *Arremon taciturnus* e *Lanio luctuosus* (ambas com 11 indivíduos) e *Tangara palmarum* (9 indivíduos).

Nenhuma espécie ocorreu em todas as localidades amostrais, sendo que cerca de 10% (16 espécies) ocorreram em mais de 30% das amostras. Das espécies mais abundantes, o beija-flor *T. furcata* foi registrado na maioria das localidades amostrais (27 das 30), enquanto que *T. aethiops* foi observado em 22. Quanto às áreas controle, *G. spirurus* e *T. saturninus* foram encontradas em todas as quatro áreas controle. Registros raros, definidos como uma captura (singletons), incluiram 34 espécies (30%), enquanto que para 15 (13%) espécies tivemos dois indivíduos (doubletons).

A curva de rarefação para a comunidade total, com base no número de indivíduos capturados, mostrou que o número de espécies em cerca da metade das localidades amostrais (n=14) estava dentro do intervalo de confiança para o total da comunidade, enquanto que a outra metade dos fragmentos apresentou riqueza menor do que o esperado, devido ao número de indivíduos capturados

(Fig. 2a). As amostras dos fragmentos pequenos e as áreas controles foram bem representadas. Os fragmentos grandes possuíam poucas espécies em relação ao número de espécies esperado pela diversidade regional para o número de indivíduos capturados, e para os fragmentos médios observamos tanto áreas dentro do esperado quanto abaixo do esperado (Fig. 2a). Também avaliamos as riquezas relativas pela curva de rarefação com base nos indivíduos amostrados para cada classe de tamanho dos fragmentos e nas áreas controle e observamos que as áreas controle possuíam um número maior de espécies em relação aos fragmentos. O número total de indivíduo foi relativamente menor nas áreas controle (n=250 indivíduos) do que o das áreas grandes, mas isso reflete o menor número de localidades controle amostradas (n=4). Os fragmentos sobrepõem-se quanto ao número de espécies rarefeitas, mas diferenciam se bastante quanto ao número de indivíduos, mesmo com número de amostras semelhantes por categoria de tamanho; os fragmentos pequenos (10 amostras) tiveram 150 indivíduos e os fragmentos médios e grandes (8 amostras), 200 e 300 indivíduos, respectivamente.

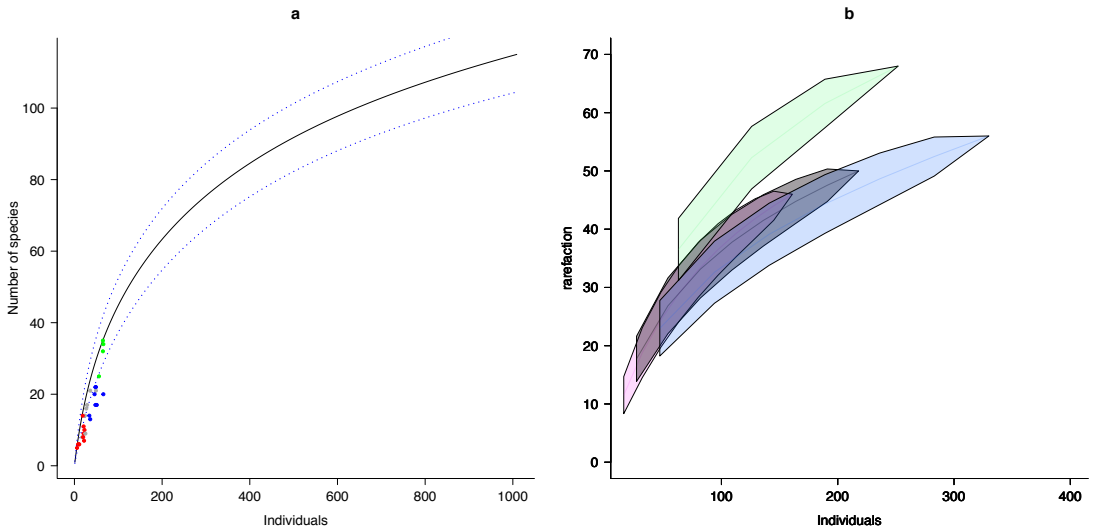


Fig. 2: a) Curva de rarefação para a comunidade total com o intervalo de confiança (95%). Pontos representam as 30 localidades amostrais. Vermelho: fragmentos pequenos (2,7 a 30 ha); Cinza: fragmentos médios (30 a 80 ha); Azuis: fragmentos grandes (80 a 600 ha) e Verdes: áreas contínuas ou

fragmentos maiores do que 10,000 ha (áreas controle); **b)** Curva de rarafeção por indíviduo para as quatro classes de tamanho de área florestal. As classes e os códigos de cor correspondem aos do gráfico **a**.

Os resultados da ordenação (NMDS) evidenciaram que, tanto para as espécies no geral, quanto para as especialistas florestais, a composição das espécies na comunidade foi modulada principalmente pela área florestal e pela presença de gado nos fragmentos, sendo que essas variáveis têm efeitos quase antagônicos (Fig. 3). Entre as espécies mais correlacionadas com o aumento da área florestal *estão: Synalaxis spixii, Hylophylax naevius, Myrmotherula longipennis* e *Dendrocincla merula*, enquanto que *Leptotila verreauxi, Pachyramphus poliopterus, Ramphocelus carbo, Tangara palmarum* e *Monasa nigrifrons* estão relacionadas à presença de gado nos fragmentos (Fig. 3a). Quando consideramos apenas as especialistas florestais, as espécies relacionadas ao aumento da área florestal foram muito similares a quando avaliamos a comunidade total. Porém, as espécies florestais correlacionadas à presença de gado foram: *Tolmomyias poliocephalus, Tolmomyias sulphurescens, Nystalus striolatus, Thalurania furcata, Momotus momota* (Fig. 3b).

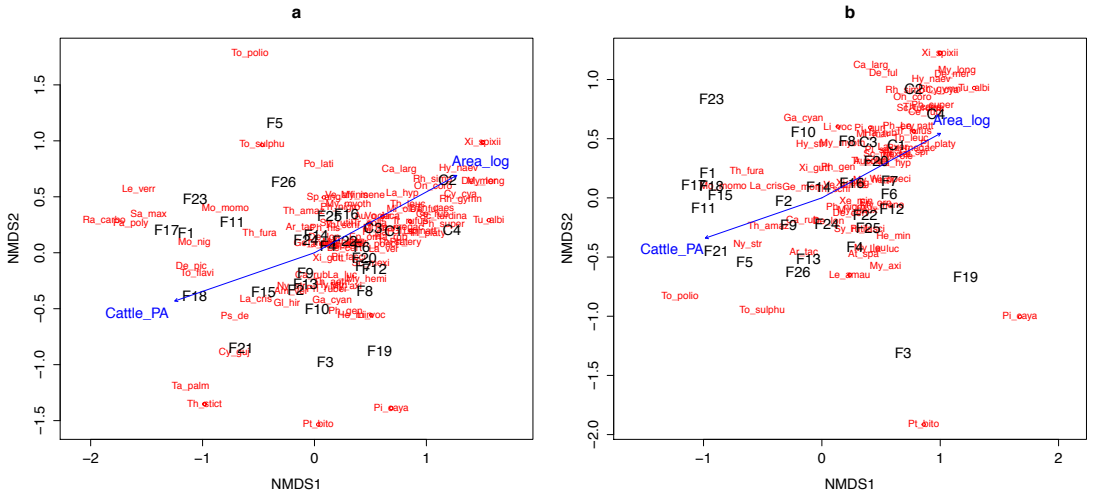


Fig. 3: Análise de ordenação (NMDS) com variáveis preditoras para: **a)** riqueza de aves no geral; **b)** riqueza de aves florestais. Localidades amostrais (preto) segundo a composição de espécies (vermelho). F para fragmento e C para áreas controles, nomes das espécies estão abreviados. Setas (azuis) indicam as direções nas mudanças na composição segundo as variáveis independentes presença de gado (Cattle_PA) e tamanho da área florestal do fragmento (Area_log).

Os resultados do NMDS revelam que as áreas controles possuem uma composição de espécies de aves dissimilar às dos fragmentos florestais, apesar de mais próxima dos fragmentos maiores (Fig. 4a). Em outras palavras, há convergência entre a composição das espécies com o aumento de tamanho dos fragmentos. Fragmentos menores do que 80 ha são mais dissimilares entre si, mas a composição de espécies converge quando há presença de gado nos fragmentos. Quando avaliamos a composição da comunidade para as espécies florestais, segundo os resultados da NMDS (Fig. 4b), notamos que há uma diferença menos acentuada entre a composição da comunidade em relação aos tamanhos dos fragmentos, mas houve convergência da comunidade com a presença de gado. Duas áreas controles têm composição de espécies mais próximas àquelas dos fragmentos grandes do que as demais áreas controles e essas, mais divergentes das demais, são as que se encontram em margens opostas do rio Teles Pires.

a b

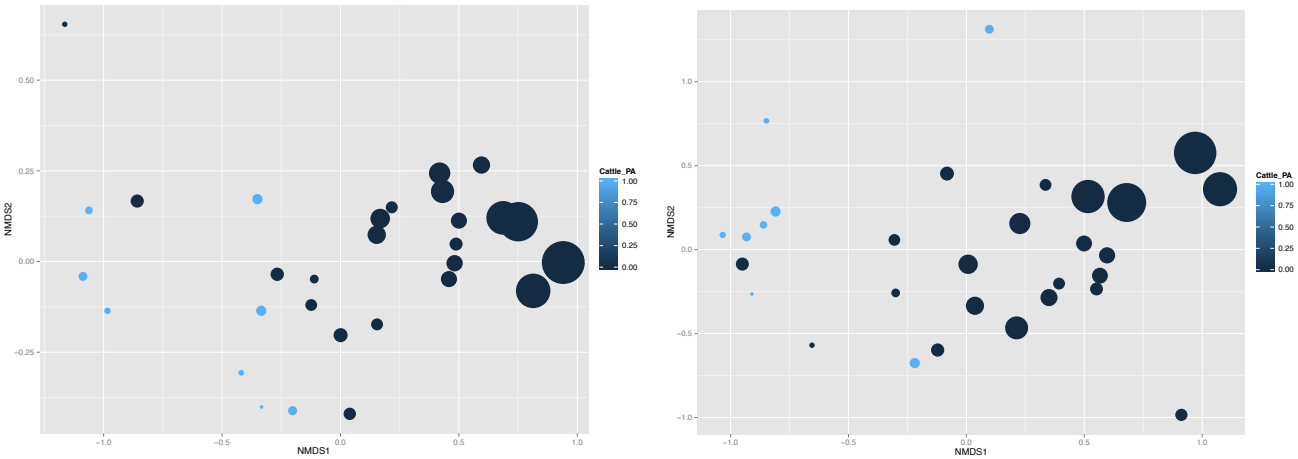


Fig. 4: Ordenações NMDS: **a)** considerando todas as espécies amostradas (estresse: 0,18); **b)** apenas as especialistas florestais (estresse: 0,17). O tamanho dos círculos correspondem aos tamanhos das áreas florestais log-transformadas e a presença de gado é representada pelos círculos azuis claros.

Quanto à análise de diversidade regional, obtivemos um valor alto de diversidade beta (β_{sor}=0,93), sendo que a substituição (β_{sim}=0,88) de espécies ao longo das localidades amostrais foi o principal processo responsável pela alta diversidade beta encontrada, enquanto que pouco pôde ser atribuído ao aninhamento das espécies (β_{nes}=0,046). Verificamos que a substituição das espécies foi atribuída significantemente à variável presença de gado, enquanto que o padrão aninhado foi relacionado à área florestal dos remanescentes de habitat. Os resultados para as espécies florestais foram muito similares. Com base nas respostas do índice de dissimilaridade de Sørensen, usamos as variáveis mais relacionadas ao padrão encontrado, para implementar uma análise de gradiente direto (McCune & Grace, 2002), usando os dados de presença/ausência para verificar a substituição e o aninhamento das espécies de aves ao longo do gradiente da variável independente indicada pelas regressões múltiplas (Anexo 3).

3.2. Correlação entre a assembleia de aves e as características da paisagem

Primeiramente, por causa da alta correlação (r>0,7, Zuur *et al.*, 2009) entre os pares de métricas da paisagem que versam sobre a medida de área florestal: porcentagem de cobertura florestal no raio de 500, 1000, 1500 e 2000 m a partir do ponto amostral, tamanho do fragmento florestal e área florestal funcionalmente conectada, selecionamos segundo o critério de Akaike qual destas variáveis preditoras melhor explicou o padrão de distribuição das espécies, abundância e da composição da comunidade encontrado. O modelo que incluiu o tamanho do fragmento foi o melhor entre os concorrentes, exceto para as abundâncias, tanto das espécies no geral, quanto das especialistas florestais, em que o modelo que incluía a quantidade de floresta no raio de 500 m do ponto amostral foi o que melhor explicou o padrão encontrado. Por questões pragmáticas de comparação seguimos as análises com a área do fragmento, mas apresentamos os resultados para quantidade de floresta no raio de 500 m do ponto amostral para abundância das espécies.

3.2.1. Resultados para riqueza

Uma vez definida a escala de efeito de medida de área florestal em que as espécies de aves melhor responderam, testamos modelos que incluíram a variável tamanho do fragmento e as demais variáveis locais de degradação e suas possíveis interações aditivas e sinérgicas. Segundo os resultados da seleção de modelos (Tab. 1), a distribuição de espécies de aves nos fragmentos é melhor descrita pelo modelo que inclui os efeitos sinérgicos entre a área de habitat e a intensidade de incidência de fogo (peso=0,35). De tal forma que, em fragmentos pequenos e sujeitos a fogos florestais intensos, contém, em média, menor número de espécies. Observamos aumento na média da riqueza conforme o aumento da área florestal e diminuição da intensidade de fogo. Os fragmentos de todos os tamanhos tiveram menor número de espécies com a incidência de fogo, mas nas áreas controles, encontramos que os incêndios podem aumentar o número de espécies (Fig. 5a).

Quanto ao número de espécies quando consideramos apenas as aves especialistas florestais, o melhor modelo também incluiu a interação área florestal e intensidade de fogo, mas também a presença de gado (peso=0,26), sendo que a presença de gado nas localidades amostrais tem efeito negativo no número de espécies de aves florestais encontradas (Fig. 5d).

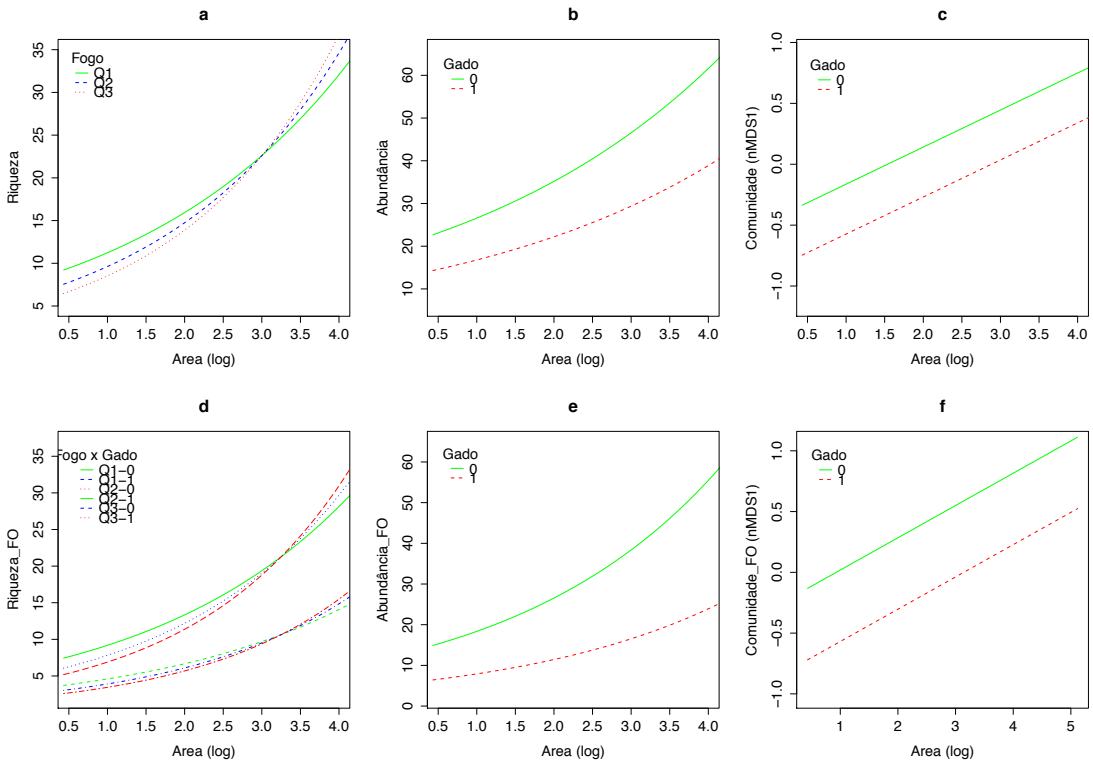


Fig 5: Melhores modelos segundo o AICc para: **a)** riqueza total de espécies, expressa pela média no número de espécies esperada segundo a variação no tamanho do fragmento e diferentes intensidades de fogo (quartis: Q1=baixa (0,25), Q2=média (0,5) e Q3=alta (0,75); **b)** abundância total de espécies variou segundo a área florestal e a ausência e presença de gado nos fragmentos (0 e 1); **c)** composição da comunidade total de aves amostradas, diferenças na comunidade segundo a área florestal e ausência e presença de gado (0 e 1); **d)** riqueza das espécies florestais, expressa a média no número de espécies florestais esperada, segundo a variação no tamanho do fragmento e diferentes intensidades de fogo (quartis: Q1=baixa (0,25), Q2=média (0,5) e Q3=alta (0,75) e na ausência e presença de gado (0 e 1); **e)** abundâncias de espécies florestais variou segundo a área florestal e a ausência e presença de gado nos fragmentos (0 e 1); **f)** composição da comunidade de aves florestais, diferenças na comunidade segundo a área florestal e ausência e presença de gado (0 e 1). Área (log) corresponde à medida do tamanho do fragmento em hectares log transformados, ou seja, 1 corresponde a 10, 2 a 100 hectares e assim por diante.

3.2.2. Resultado para abundância de espécies

A abundância das aves no geral e também das espécies especialistas florestais foram influenciadas, principalmente, pelos efeitos aditivos entre as variáveis: tamanho do fragmento e presença de gado nos fragmentos (peso= 0,32; 0,33, respectivamente). De tal forma que encontramos menor número de

indivíduos em fragmentos pequenos e com a presença de gado. Notamos, também, que o impacto da presença de gado é mais acentuado para as espécies florestais, uma vez que nos fragmentos maiores com o aumento da área florestal há um aumento mais pronunciado no número de espécies florestais quando comparamos o modelo para as aves no geral (Figs. 5b e 5e). Se consideramos a medida de área florestal nas adjacências de 500 metros do ponto central da amostra, observamos que o melhor modelo para explicar a abundância das aves no geral incluiu apenas a quantidade de habitat florestal a 500 metros do ponto central da amostra, enquanto que para o subgrupo das especialistas florestais, o modelo mais parcimonioso incluiu os efeitos da área florestal e da retirada de madeira.

3.2.3. Resultado para composição de espécies

A composição das espécies na comunidade, tanto para as aves no geral quanto para as especialistas florestais, também variou segundo o tamanho do fragmento e a presença de gado (peso= 0,31; 0,48, respectivamente), sendo que encontramos uma composição de espécies diferente em fragmentos com a presença de gado, mas a composição das espécies também muda com o tamanho da área florestal (Figs. 5c e 5f). A presença de gado tem um impacto maior para as espécies florestais, que apresentaram diferenças mais acentuadas quanto à composição de espécies (Figs. 5c e 5f).

3.2.4. Demais modelos plausíveis

Os demais modelos plausíveis (Tab. 1) para a riqueza de espécies de aves no geral são os que, além dos efeitos sinérgicos entre a área florestal e o fogo, também incluíram as variáveis: presença de gado (ΔAICc= 0,72; wi=0,18) e a interação entre a presença de gado e o fogo (ΔAICc= 0,74; wi=0,18). Para a riqueza de aves estritamente florestais, temos que a interação entre o fogo e a presença de gado (ΔAICc= 0,27; wi=0,16) também foi importante nos demais modelos plausíveis, assim como a interação entre a presença de gado e a área florestal (ΔAICc= 0,44; wi=0,15) e as três interações sinérgicas mencionadas (ΔAICc= 1,15; wi=0,10). A abundância de aves no geral, nos demais modelos plausíveis, inclui, a área florestal e o sinergismo entre o fogo e a presença de

gado (ΔAICc= 0,89; wi=0,10), além da soma da dupla interação sinérgica do fogo com a área florestal e do fogo com a presença de gado (ΔAICc= 0,98; wi=0,10). Os mesmos modelos foram encontrados para a abundância das espécies estritamente florestais, mas também encontramos dois modelos adicionais, um com a inclusão da variável da retirada de madeira, área florestal e gado (ΔAICc= 1,61; wi=0,06) e outro com a interação fogo e área florestal e fogo e gado somados à retirada de madeira (ΔAICc= 1,84; wi=0,11). Já a variação na composição da comunidade de aves no geral dependeu, além dos efeitos aditivos entre área florestal somados aos efeitos sinérgicos entre fogo e presença de gado (ΔAICc= 0,22; wi=0,19), também das interações entre área florestal e fogo somados às interações fogo e presença de gado (ΔAICc= 1,37; wi=0,11). O modelo que incluiu os efeitos aditivos de área florestal e a presença de gado foi o único que explicou a variação na composição da comunidade de aves florestais (Tab. 1).

Tab. 1: Modelos plausíveis para as variáveis respostas: riqueza, abundância e composição de espécies na comunidade total e para as especialistas florestais. A seleção dos modelos foi feita segundo o ranqueamento dado pelo Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc) e o modelo com menor AICc foi considerado o melhor entre os candidatos. O suporte de cada modelo alternativo em relação ao melhor foi dado pela diferença de AICc e valores menores do que 2 indicaram modelos igualmente plausíveis, sendo que o peso de AIC (wi) indica a probabilidade de seleção de um determinado modelo em relação aos outros (Burnham & Anderson, 2002).

Variável Dependente	Modelos Plausíveis	df	AICc	ΔAICc	*wi*
Riqueza Total					
	Área * Fogo	4	171,54	0,00	0,24
	Área * Fogo + Gado	5	172.03	0,49	0,19
	Área * Fogo + Gado * Fogo	6	172.24	0,70	0,17
Riqueza de Especialistas					
	Área * Fogo + Gado	6	166.91	0,00	0,17
	Área * Fogo + Gado * Fogo	6	166.93	0,02	0,16
	⇒ Área * Fogo + Área * Gado	5	167.16	0,25	0,15
	⇒ Área * Fogo + Gado * Fogo + Área * Gado	7	168.34	1,43	0,08
Abundância Total					
	Área + Gado	4	239.61	0,00	0,24
	Área + Gado * Fogo	6	241,21	1,60	0,11
	Área * Fogo + Gado * Fogo	7	241,52	1,91	0,09
Abundância de Especialistas					
	Área + Gado	4	231,23	0,00	0,16
	Área + Gado * Fogo	6	232.11	0,89	0,10
	Área * Fogo + Gado * Fogo	7	232.32	1,09	0,09
	Área + Gado + Madeira	5	232.83	1,60	0,07
	Área * Fogo + Gado * Fogo + Madeira	8	233.17	1,94	0,06
Comunidade Total					
	Área + Gado * Fogo	6	31,56	0,00	0,22
	Área + Gado	4	31,78	0,22	0,19
	Área * Fogo + Gado * Fogo	7	32.93	1,37	0,11
Comunidade Especialistas					
	Área + Gado	4	37.94	0,00	0,34

A multicolinearidade foi avaliada entre as variáveis usando o fator de inflação da variância (VIF) e essa foi considerada problemática quando os valores foram maiores do que 10 (Dormann *et al.*, 2013). Notamos que a alta colinearidade devido à interação entre tamanho do fragmento e a presença de gado nos modelos para riqueza das espécies especialistas florestais foi decorrente da influência de uma localidade amostral, que é uma localidade

discrepante no modelo e que determina a inclusão desta interação, que, por sua vez, causa a multicolinearidade. Apesar de descrever estes dois modelos, não os consideramos como plausíveis devido à alta colinearidade (estão marcados por setas ⇒ na Tab. 1).

3.2.5. Efeito da abundância nos modelos

Para testar os efeitos da abundância nos modelos para explicar riqueza, incluímos esta variável log-transformada nos modelos e encontramos que, para explicar a distribuição da riqueza de aves no geral, há dois modelos igualmente plausíveis: o que inclui os efeitos aditivos de abundância e tamanho do fragmento e o que incluiu abundância somada aos efeitos da interação sinérgica entre tamanho do fragmento e incidência de fogo. Enquanto que, para as espécies florestais, encontramos três modelos igualmente plausíveis: o que incluiu a abundância somada ao tamanho do fragmento, o que incluiu os efeitos aditivos de abundância, tamanho do fragmento e presença de gado, bem como o que incluiu apenas a abundância como variável preditora.

4. Discussão

4.1 Descrição da assembleia de aves

De acordo com o estimador de riqueza (Chao 1) a assembleia de aves local atual foi bem representada por nossa amostra, já que o número de espécies amostradas (113) está muito correlacionado ao total de espécies estimadas (148) (r>0,7; Magurran, 2004).

Das dez espécies mais abundantes, que representam mais de 50% de todas as capturas, cinco foram encontradas, mais frequentemente, em fragmentos florestais grandes e as outras cinco foram encontradas em maior número de indivíduos nas áreas controle. Essas espécies mais abundantes habitam o estrato de sub-bosque e são consideradas espécies relativamente comuns (exceto *D. longicauda*, que habita o estrato médio e é uma espécie incomum) (Parker *et al*., 1996), sendo que foram classificadas como estritamente florestais. Um padrão muito semelhante de espécies mais abundantes foi encontrado por Stouffer *et al*. (2009), inclusive com algumas espécies abundantes em comum (*Glyphorynchus spirurus*, *Thalurania furcata*) ou

semelhantes funcionalmente (*Pipra pipra, Thamnophilus murinus*), apesar da grande distância georgráfica entre as regiões de estudo. *Thamnophilus aethiops* foi a espécie mais abundante neste estudo, sendo capturada em cerca de 22 das 30 localidades amostrais, principalmente, em fragmentos grandes, mas, apesar disso, esta espécie não transpõe grandes distâncias na matriz (Lees & Peres, 2009). Maior número de indivíduos desta espécie foi encontrado nos fragmentos grandes e relativamente menor, nas áreas controles e em áreas muito degradadas e pequenas, indicando que a espécie se beneficia de áreas alteradas, mas com maior abundância em fragmentos com níveis intermediários de perturbação. Apesar de alguns autores classificarem esta espécie como altamente sensível a distúrbios ambientais, vivendo no interior da mata e evitando áreas abertas (Parker *et al*., 1996), em nosso trabalho ela também foi encontrada em fragmentos bem pequenos e isolados (3 ha). *Glyphorynchus spirurus* foi a espécie mais abundante nas áreas controle e não foi encontrada em fragmentos menores do que 30 hectares, sendo também a espécie mais comum em florestas contínuas em outra região da Amazônia (Stouffer *et al*., 2009) e é considerada uma espécie com sensibilidade média a distúrbios e é seguidora facultativa de bandos mistos (Parker *et al*., 1996). Quanto às espécies mais abundantes e exclusivamente encontradas nas áreas controle: *D. merula, O. coronatus* e *T. caesius* são aves consideradas extremamente sensíveis à degradação (Parker *et al*., 1996), sendo que *T. caesius* é uma espécie nuclear em bandos mistos de sub-bosque amazônicos (Laurance *et al*., 2004). Por outro lado, entre as espécies de aves mais abundantes encontradas, exclusivamente, nos fragmentos: *M. nigrifrons*, *L. luctuosus*, *T. palmarum* e *A. taciturnus*, as três primeiras habitam o estrato médio e alto das florestas (dossel), têm hábitos generalistas e deslocam-se entre os fragmentos por meio da matriz de pastagem, sendo que *Tangara palmarum* é uma espécie bastante tolerante, frequentemente, avistada, em cidades. O beija-flor *T. furcata* foi encontrado em quase todas as localidades amostrais, o que confirma sua resiliência em áreas fragmentadas, cujo padrão é consistente com outros estudos (Stouffer & Bierregaard, 1995b; Lees & Peres, 2008a).

O fato do número de espécies rarefeitas pelo número de indivíduos nas localidades amostrais variarem indica que a riqueza não é igualmente

distribuída entre os fragmentos, e que o menor número de espécies observado em alguns fragmentos não é decorrente dos efeitos de amostragem (Fig. 3a). Em outras palavras, para o mesmo esforço de horas-rede, em algumas localidades amostrais observamos menor número de espécies estimado em relação ao número de indivíduos capturados, que refletem diferenças, de fato, entre as localidades. As áreas controles e os fragmentos pequenos, segundo os resultados para toda a comunidade, foram bem amostradas. Nos fragmentos pequenos poucas espécies e poucos indivíduos foram capturados, ou seja, as populações das espécies que sobreviveram nestes fragmentos são bastante reduzidas, enquanto que nas áreas controle o número de espécies que foi encontrado é grande em relação ao número de indivíduos, evidenciando maior equitabilidade nas abundâncias das espécies. Os fragmentos grandes possuem populações grandes pertencentes a, relativamente, um menor número de espécies, o que indica que as espécies que sobrevivem em fragmentos grandes têm suas populações aumentadas, mas os fragmentos, mesmo grandes, não dispõem das mesmas condições das áreas controles para a sobrevivência das espécies. A curva rarefeita por classe de tamanho das áreas florestais confirma a maior riqueza das áreas controle em relação aos fragmentos (Fig. 3b). Apesar de não observarmos diferenças entre o número de espécies por indivíduos entre os fragmentos nas três classes de tamanho, o número total amostrado de indivíduos variou, sendo muito maior nos fragmentos grandes. Com base na rarefação das espécies por indivíduos, nosso estudo evidencia que a suficiência da amostra pode variar entre os fragmentos, em decorrência da pouca equitabilidade da comunidade em fragmentos maiores.

A composição da comunidade variou segundo o tamanho do fragmento e a presença de gado, sendo que as espécies relacionadas com o aumento da área florestal (*S. spixii, H. naevius, M. longipennis, D. merula*) são especialistas de florestas primárias e consideradas com alto grau de sensibilidade a perturbações ambientais (Parker *et al*., 1996), as quais requerem habitats bem preservados para persistir (Laurance *et al*., 2002). Por outro lado, as espécies encontradas em fragmentos pequenos e com a presença de gado (*L. verreauxi, P. polychopterus, R. carbo, T. palmarum* e *M. nigrifrons*) são espécies generalistas, que habitam, com exceção de *L. verreauxi*, principalmente, o estrato do dossel e podem se deslocar

na matriz e mesmo usar recursos de múltiplos fragmentos para suprir sua demanda metabólica diária (Lees & Peres, 2006; 2008b). Quanto às espécies florestais presentes nos fragmentos pequenos e degradados pela presença de gado (*T. poliocephalus, T. sulphurescens, N. striolatus, T. furcata, M. momota)* elas são, na sua maioria, de estratos superiores (médio e dossel) e são classificadas com sensibilidade média a perturbações antrópicas (Parker *et al*., 1996).

A similaridade em relação à composição de espécies para as aves no geral é maior entre os fragmentos grandes e as áreas controles, indicando que estes fragmentos ainda contêm uma comunidade semelhante às das áreas controles. Quando avaliamos as diferenças na composição apenas para as aves florestais, os fragmentos grandes e as áreas são ainda mais similares. Isto pode ser decorrente do fato de que as aves florestais capturadas nos fragmentos são encontradas nas áreas controles e que, então, os fragmentos maiores ficariam ainda mais similares às áreas de floresta contínua, por não conter as espécies de áreas perturbadas. As duas áreas controles mais divergentes às demais e mais próximas entre si quanto à composição de espécies florestais são as das margens opostas do rio Teles Pires. De fato, um estudo indicou que não há diferença genética significativa entre algumas espécies em margens opostas deste rio (Bates *et al*., 2005). Os fragmentos pequenos e médios (menores que 80 hectares) são mais dissimilares quanto à composição de espécies. Isto pode ser explicado porque as espécies nestes fragmentos são mais afetadas por outras variáveis além do tamanho do fragmento. Os fragmentos com gado possuem também uma composição de espécies mais similar entre si e as espécies que persistem nestes fragmentos são típicas de dossel ou de áreas abertas e que, provavelmente, se aproveitam das áreas sombreadas e sub-bosque livre para se refrescar, proteger de predadores e encontrar recursos alimentares. Isso sugere que essas espécies foram amostradas apenas no estrato de sub-bosque por mudarem seu comportamento.

A diversidade beta encontrada neste estudo é alta, indicando grande dissimilaridade entre as localidades amostradas e foi composta, principalmente, pela substituição de espécies. Esse resultado preocupa, uma vez que as aves nos remanescentes florestais menores não são subgrupos dos remanescentes florestais maiores ou áreas controles, mas têm uma comunidade composta por

espécies totalmente diferentes. A alta diversidade beta pode ser justificada pela pouca conectividade entre as localidades amostrais, limitando a dispersão das aves entre os fragmentos e também pela forte variação nas condições ambientais, neste estudo, devido à presença de gado e tamanho dos remanescentes florestais (Karp *et al*., 2012; Arroyo-Rodriguez *et al*., 2013). Essa substituição de espécies mais especialistas de habitat florestal por espécies mais generalistas e com maior capacidade de deslocamento na matriz foi, neste estudo, associada à degradação dos fragmentos, pela presença de gado. Lees & Peres (2006) encontram padrão aninhado para a comunidade da região quando amostraram aves por ponto de escuta. Este resultado discrepante pode ser explicado por diferenças na comunidade amostrada, sendo que o método de ponto de escuta inclui aves mais generalistas e com deslocamentos em maiores distâncias na matriz inter-habitat, o que poderia justificar o padrão distinto encontrado. Outra explicação seria que a substituição de espécies não teria ocorrido na época do estudo anterior por causa de um atraso na resposta e que, atualmente, este padrão de substituição esteja mais estabelecido. O padrão de substituição implica reposição de algumas espécies por outras, como consequência da seleção de habitats, e restrições espaciais ou históricas (Qian *et al*., 2005). Contrariamente, o aninhamento reflete a perda de espécies não randômica, mas segundo algum fator que regula desde as localidades mais ricas em espécies para as menos (Gaston & Blackburn, 2000).

4.2. Efeitos das interações na assembleia de aves

Entender em que escala um padrão pode ser observado é de fundamental importância na ecologia (Levin, 1992). Nesta pesquisa, o tamanho do fragmento foi a variável explicativa com melhor ajuste para explicar a riqueza e a composição das espécies de aves na paisagem de estudo. Assim, entendemos que a diversidade de aves na região depende da área florestal disponível no fragmento, não apenas nas adjacências do ponto amostral ou em escalas maiores. Este pode estar relacionado com a configuração do habitat na paisagem, devido aos fragmentos estudados estarem isolados por grandes distâncias de outros fragmentos e pela matriz de pastagem ser percebida como inóspita pelas aves que habitam o sub-bosque (Mahood *et al*., 2012). O fato de não termos observado

nenhuma recaptura entre fragmentos corrobora a independência entre as localidades amostrais. A resposta discrepante da abundância das aves deve-se, provavelmente, ao fato de que a abundância independe de áreas florestais além de um raio de 500 m, não sendo influenciada pela área total do fragmento, mas pela disponibilidade de cobertura florestal em escalas adjacentes. Devido à alta correlação entre as métricas da paisagem estudadas, estas, além do tamanho do fragmento, poderiam explicar a variação encontrada para a comunidade de aves de sub-bosque.

Nossos resultados evidenciaram que a riqueza, a abundância e a composição de espécies na comunidade foram moduladas segundo o tamanho do fragmento, a presença de gado, a incidência de fogo e a retirada de madeira. De menor impacto, foi a extração seletiva de madeira, corroborando com outros estudos em que esta variável não foi importante preditora para explicar a diversidade (Barlow *et al.*, 2006), apesar de influenciar a distribuição da abundância de espécies especialistas florestais, que supostamente devem responder, primeiramente, às modificações na estrutura da vegetação.

A área florestal (medida pelo tamanho do fragmento) esteve presente em todos os modelos para explicar a distribuição de espécies, abundâncias e a composição de espécies na comunidade de aves, corroborando sua importância já reconhecida para aves e outros grupos faunísticos (Laurance *et al.*, 2002; Ferraz *et al.*, 2007; Benchimol & Peres, 2015) e, particularmente, para as aves nas mesmas localidades amostrais (Lees & Peres, 2006; 2008a;b). Contudo, o efeito do tamanho do fragmento não apareceu em nenhum modelo plausível como a única preditora para explicar a variação na riqueza, abundância e composição de espécies observadas, confirmando a importância da perda de qualidade dos fragmentos na persistência das espécies. Apesar de Lees e Peres (2006) encontrarem a variável área florestal como preditora da distribuição das espécies de aves nas mesmas localidades amostrais, para o subgrupo de espécies classificadas como estritamente de interior de florestas, eles encontraram que a qualidade da floresta também foi importante. Essa perda da qualidade dos fragmentos foi associada pelos autores com a incidência de fogo e a retirada de madeira.

A similaridade entre os modelos encontrados para as espécies no geral e

as especialistas florestais deve refletir o método de amostragem, já que as redes-de-neblina representam uma técnica para amostrar as aves de sub-bosque, que na sua maioria são dependentes florestais, sendo que cerca de 80% das espécies amostradas neste estudo foram classificadas como especialistas florestais.

4.2.1. Discussão para riqueza

Em nosso estudo, os efeitos sinérgicos entre área florestal e incidência de fogo foram as principais variáveis modelando a distribuição das espécies, sendo que isso evidencia os efeitos catastróficos da combinação dos incêndios com o desmatamento, como já inferido por outros estudos (Cochrane, 2003; Cochrane & Laurance, 2002; 2009; Alencar *et al.*, 2006). Como as interações sinérgicas pressupõem que os níveis do efeito de uma variável influenciam os níveis dos efeitos da outra variável na média da variável resposta, aqui temos que os efeitos negativos na riqueza são mais proeminentes em intensidades maiores de fogo e nos fragmentos menores. Apenas nas áreas consideradas controle (acima de 10.000 hectares) os incêndios tiveram efeito contrário, aumentando o número estimado de espécies nestas áreas, provavelmente, por aumentar o número de espécies mais generalistas atraídas pelo aumento na heterogeneidade de habitats. Porém, em nosso estudo, a área controle sofreu queimadas em sua borda, e apesar de haver incêndios rasteiros florestais extensos em florestas úmidas amazônicas, sabe-se que, em geral, quando eles acontecem, ficam mais restritos às áreas de borda, sendo nossos resultados relevantes e condizentes com estudos em florestas primárias contínuas (Gibson *et al.*, 2011). Além do fogo ser uma variável importante nos modelos encontrados para explicar o número de espécie nas localidades amostrais, suas consequências para a assembleia de aves são duradoras, uma vez que nos últimos dez anos não foram registrados incêndios nos fragmentos estudados, evidenciando a pouca recuperação das aves de sub-bosque. O fogo era mais frequente nas décadas de 1980 e 1990, quando ainda se usava a técnica de coivara para melhorar a condição do solo e limpar áreas recém-desmatadas. Apesar da região do Arco do Desmatamento Amazônico, ou como é também conhecido, Arco do Fogo, ser mais suscetível ao fogo, por características particulares da vegetação, em seu longo período de estação seca e, principalmente, durante os anos de oscilações do El Niño Sul

(ENSO), o início das queimadas é dado, quase que invariavelmente, pela atividade humana. Entre outros estudos na região amazônica, Moura *et al*. (2013) também encontraram maior número de espécies em áreas florestais contínuas que pegaram fogo e houve retirada de madeira, mas estas diferenças, segundo os autores, não foram significativas. O padrão mais evidente encontrado por esses autores foi o da mudança na composição de espécies em áreas de floresta contínua que pegaram fogo. Outro estudo que avaliou os efeitos de incêndios para aves em florestas contínuas no norte da Amazônia, quando houve o evento do El Niño em 1997/1998 (Mestre *et al*., 2013) encontrou que os efeitos iniciais de queimadas promoveram aumento na diversidade de aves, mas depois de três anos, verificou-se efeito negativo na riqueza de aves, contudo, esses efeitos, após dez anos, desapareceram. Apesar disso, foram encontrados efeitos de longo prazo para a composição das espécies e abundância de alguns grupos mais sensíveis, como foi o caso dos insetívoros terrestres e seguidores de bandos mistos e de formigas de correição. Segundo os mesmos autores, a incidência de fogo parece favorecer espécies nectarívoras, omnívoras e frugívoras de sub-bosque (Mestre *et al*., 2013).

A presença de gado nos fragmentos também foi, além dos efeitos sinérgicos entre fogo e tamanho do fragmento, importante para explicar as extinções de espécies, principalmente das aves especialistas florestais, sendo que poucos estudos abordam a importância dessa variável na redução da biodiversidade (Hobbs, 2001; Bestelmeyer & Wiens, 2001; Stern *et al*., 2002; Spooner & Briggs, 2008). Como a variável presença de gado pressupõe supressão do sub-bosque pelo sobre-pastejo do gado nos fragmentos, essas áreas tornam-se pouco favoráveis à sobrevivência de espécies que dependem de substratos de forrageio nesse estrato, como é o caso das espécies de sub-bosque que, por sua vez, são espécies, predominantemente, florestais. Esses impactos ficaram evidentes quando observamos que as espécies capturadas nos fragmentos pequenos, degradados por incêndio e com o sub-bosque alterado pela presença de gado são, na sua maioria, espécies típicas de dossel. Além do mais, o sinergismo entre o fogo e a redução do tamanho do fragmento tem um efeito negativo maior no número de espécies de especialistas florestais quando o gado está presente no fragmento e, então, os efeitos interativos entre essas três

variáveis são catastróficas para a manutenção de espécies florestais.

Uma interação recorrente nos modelos plausíveis para riqueza foi o sinergismo entre a presença de gado e incidência de fogo que levam à redução na média do número de espécies nos fragmentos. Isso deve ser decorrente do aumento da vulnerabilidade ao fogo destes fragmentos, por que a supressão do sub-bosque e subsequente ressecamento do fragmento, aumentando o grau de inflamabilidade da floresta, além das trilhas abertas pelo gado facilitarem a dispersão de fogos rasteiros. O fogo, por sua vez, aumenta a área de acesso para o gado e a oferta a curto prazo de alimento com a regeneração da floresta após incêndios. Essa relação interativa entre grandes herbívoros e incidência de fogo na diminuição da biodiversidade já foi encontrada em outros estudos (Pringle *et al*., 2015), e alteram criticamente a estrutura e a qualidade da vegetação nos remanescentes florestais (Bestelmeyer & Wiens, 2001; Stern *et al*., 2002). Os efeitos nocivos desta interação foram observados até mesmo em habitats adaptados ao fogo, como as savanas africanas (Pringle *et al*., 2015).

4.2.2. Discussão para abundância de espécies

Quanto à variação nas abundâncias de espécies no geral e das especialistas florestais, elas são, principalmente, influenciadas pelos efeitos aditivos do tamanho dos fragmentos e da presença de gado. Assim, as espécies que sobreviveram em fragmentos pequenos têm abundâncias menores em fragmentos com a presença de gado. Além do mais, os efeitos negativos da presença de gado na média do número de indivíduos é mais acentuada para as aves especialistas florestais. Isso faz sentido, uma vez que o estrato mais afetado pela presença de gado é o estrato do sub-bosque, onde grande parte das espécies florestais habita. A extração seletiva de madeira também foi importante na regulação das abundâncias de espécies florestais, levando à diminuição de suas populações. As aberturas de trilhas e clareiras durante o processo devem, dependendo da intensidade de retirada de madeira, levar a efeitos semelhantes ao encontrado nas bordas, com a perda das condições de pouca luminosidade, aumentando o ressecamento, morte das espécies arbóreas, entre outros. O menor impacto da retirada seletiva de madeira para uso doméstico na distribuição das aves de sub-bosque corrobora com outros estudos (Barlow *et*

al., 2006). Quando consideramos a medida de área florestal como a quantidade de floresta a 500 metros do ponto central da amostra, os modelos mais parcimoniosos para explicar as abundâncias das espécies no geral incluíram apenas a proporção de cobertura florestal no raio de 500 m, enquanto que o melhor modelo para a abundância das espécies florestais foi composto pelas variáveis: área florestal disponível nos 500 m e retirada seletiva de madeira. Esses modelos não se contradizem quando consideramos o tamanho dos fragmentos como medida da área florestal, mas a presença de gado não apareceu como importante para regular as abundâncias de espécies.

4.2.3. Discussão para a composição de espécies

A composição da comunidade de aves nos fragmentos também foi influenciada, principalmente, pelos efeitos aditivos entre a área florestal dos fragmentos e a presença de gado, sendo que a mudança na composição de espécies na comunidade pode ser atribuída à perda de espécies com a redução do tamanho do fragmento e, segundo os resultados da diversidade beta, ocorre por aninhamento, ou seja, espécies em fragmentos menores são subconjuntos da comunidade nas áreas florestais maiores. Porém, a maior parte das diferenças na composição de espécies ocorreu pela substituição de espécies em fragmentos com presença de gado. Isto pode ser justificado pela drástica alteração do sub-bosque, com pouca condições favoráveis para a sobrevivências de aves florestais de sub-bosque, mas mais permeáveis para esses grupos de espécies de aves de áreas abertas e de dossel. Os desdobramentos da substituição das espécies na comunidade têm consequências sérias para a biodiversidade, uma vez que indicam a possibilidade de homogeneização da biota em paisagens alteradas (McKinney *et al.,* 1999). Em uma escala mais ampla, os novos registros de espécies para a região de Alta Floresta são, de fato, de espécies não-florestais (Lees *et al*., 2013), indicando a invasão da região por novas espécies.

4.2.4. Demais modelos plausíveis

Para todas as variáveis respostas, exceto para a composição das espécies especialistas florestais, houve mais de um modelo plausível. Contudo, nenhum modelo plausível se contradisse, mas incluíram todas as variáveis que

modularam o padrão encontrado, sendo os modelos mais parcimoniosos, submodelos dos com mais parâmetros. Também checamos a qualidade do ajuste do modelo pela família de distribuição de erro e a função de ligação usada; todos os modelos plausíveis estavam bem ajustados. O diagnóstico de Cook dos modelos plausíveis indicou que algumas localidades amostrais tinham valores médios discrepantes e, apesar das estimativas numéricas dos modelos mudarem com a retirada dessas localidades, as conclusões inferenciais dos modelos não mudaram, a não ser para dois modelos plausíveis que versam sobre a riqueza de espécies florestais que incluem a interação sinérgica entre as variáveis: tamanho do fragmento e presença de gado. Nestes modelos, com a retirada da localidade atípica, a interação entre essas variáveis deixa de ser importante nos modelos. Isso também explica os valores altos de multicolinearidade encontrados para esses dois modelos, que, portanto, não devem ser considerados como plausíveis. Esses modelos estão indicados com a seta (⇒) na Tabela 1.

4.2.5. A importância da abundância regulando os modelos

Nos resultados da seleção de modelos com a inclusão da abundância transformada como variável preditora da riqueza geral, temos que a abundância por si não explica o padrão encontrado e então estaria combinada, ou ao tamanho do fragmento ou à interação sinérgica entre o tamanho do fragmento e o fogo. Este modelo evidencia que o padrão de distribuição de riqueza de aves na região estudada, não é influenciado apenas pela abundância de espécies. Para a riqueza das espécies florestais, encontramos entre os modelos plausíveis o que contém apenas a abundância (modelo nulo). As espécies florestais são influenciadas por suas abundâncias, mas também encontramos dois outros modelos plausíveis, um com os efeitos da abundância somado aos efeitos do tamanho do fragmento e outro modelo com os efeitos da abundância, tamanho do fragmento e presença de gado.

5. Considerações Finais

5. 1. Consequência das interações entre degradação e fragmentação

Nossos resultados evidenciam a importância dos efeitos combinados e sinérgicos entre a redução da área florestal e a degradação dos remanescentes

florestais para a distribuição e composição das espécies de aves na comunidade estudada. A extinção de espécies de aves de sub-bosque na paisagem estudada no Arco do Desmatamento Amazônico é fortemente influenciada pela fragmentação florestal e degradação ambiental, particularmente, pela interação sinérgica entre a redução de área florestal e a incidência de fogo nos fragmentos, mas também pelos efeitos aditivos da presença de gado. Enquanto que as abundâncias das espécies de aves que sobreviveram nestes fragmentos são influenciadas pelo tamanho do fragmento e presença de gado nos remanescentes. O mesmo aconteceu para a composição de espécies na comunidade que muda conforme o tamanho do fragmento e também com a presença de gado. O padrão de substituição de espécies, encontrado para a comunidade, é decorrente da composição de espécies diferente encontrada no sub-bosque dos fragmentos com a presença de gado.

As interações sinérgicas, em particular, potencializam os efeitos individuais das perturbações, podendo acelerar as mudanças ecológicas. Apesar de muitos autores chamarem a atenção para os efeitos nocivos dessas interações (Myers, 1986; Pimm, 1986; Terborgh *et al*., 2001; Laurance *et al*., 2011) ainda é um campo de pesquisa pouco explorado empiricamente. Desta maneira, como a fragmentação florestal é quase que invariavelmente acompanhada pelos dos impactos de degradação, nossos resultados confirmam a importância de se investigar os efeitos combinados e sinergéticos dessas variáveis, que de outra forma, quando analisadas independentemente, podem ter seus efeitos subestimados. Em nosso estudo essa importância fica evidente, visto que a incidência de fogo, por si, não teve efeito significativo na média das riquezas de aves quando avaliamos apenas as interações aditivas. Assim sendo, sua importância ficaria mascarada, não fosse sua interação sinérgica com o tamanho do fragmento, levando a interpretações inapropriadas dos resultados e, consequentemente, má orientação nas políticas ambientais e manejo de paisagens para a conservação da biodiversidade de aves.

5.2. Implicações para a conservação de aves amazônicas

Nossos resultados evidenciam que a manutenção dos remanescentes florestais não é suficiente para a preservação da biodiversidade de aves no Arco

do Desmatamento Amazônico, mas ela depende também da preservação destes remanescentes contra a erosão causada pela degradação ambiental, principalmente, quanto à incidência de fogo e presença de gado nos remanescentes florestais. A floresta amazônica é pouco adaptada ao fogo, sendo que até poucas décadas atrás eles eram muito raros. Hoje sabe-se que mesmo incêndios rasteiros de baixa intensidade implicam em altas taxas de mortalidade de árvores de dossel nesse bioma. A fonte de ignição dessas queimadas é, na maioria, proveniente das atividade humanas nas áreas de pastagens adjacentes. Portanto, ações em escala local, quanto ao controle de queimadas propositais ou acidentais e combate mais efetivo dos incêndios florestais são cruciais para a preservação da biodiversidade.

Além do mais, as atividades dos proprietários e moradores locais no uso dos remanescentes florestais quanto à intrusão de gado e/ou pela extração seletiva de madeira, devem também ser consideradas nos planos de manejo e políticas de conservação, juntamente com a preservação das áreas florestais extensas, menos sujeitas aos efeitos de perda de qualidade. Portanto, programas de incentivos à utilização de cercas nos fragmentos devem ser promovidos para coibir a entrada do gado nos fragmentos e proteger as áreas florestais, sendo uma medida muito simples, mas com grandes consequências para a preservação da avifauna nos remanescente florestais.

No Arco do Desmatamento Amazônico, os remanescentes florestais estão, em sua maioria, em propriedades privadas e entender como a mudança na qualidade desses fragmentos florestais afeta a estrutura e a composição da diversidade de aves é fundamental para melhorar as estratégias de conservação da biodiversidade. O futuro das aves amazônicas dependerá da proteção em escalas locais dos remanescentes florestais e do entendimento de seus proprietários quanto à importância da preservação da biodiversidade para a manutenção de funções ecológicas e serviços ecossistêmicos, dos quais todos nós também dependemos. Portanto, a persistência da biodiversidade vai depender da combinação entre o cumprimento da lei de proteção de remanescentes florestais em propriedades privadas, da conservação de sua qualidade por iniciativas educacionais e incentivos financeiros para cercamento e pela coibição de novos desmatamentos. O futuro da biodiversidade na Amazônia dependerá

muito da proteção dos remanescentes florestais em propriedades privadas e é de fundamental importância assegurar que eles mantenham qualidade para, de fato, conservar a biodiversidade.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. and Malingreau, J.-P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science,* 297, 999-1002.

Alencar, A., Nepstad, D. and Diaz, M. C. V. 2006. Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO years: area burned and committed carbon emissions. *Earth Interact* 10, 1-17.

Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P. L., Santos, B. A., Tabarelli, M. and Chazdon, R. 2013. Plant β-diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J Ecol* 101, 1449-1458.

Asner, G. P., Knapp, D. E., Broadbent, E. N., Oliveira, P. J. C., Keller, M. and Silva, J. N. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310, 480-482.

Awade, M., Boscolo, D. and Metzger, J. P. 2012. Using binary and probabilistic habitat availability indices derived from graph theory to model bird occurrence in fragmented forests. *Landscape Ecol* 27, 185-198.

Banks-Leite, C., Ewers, R. M., Pimentel, R. G. and Metzger, J. P. 2012. Decisions on temporal sampling protocol influence the detection of ecological patterns. *Biotropica* 44, 378-385.

Barbosa, R.C.M., Neves, A.D. de S. 1985. *Solos do Pólo Cacaueiro Juruena, MT*. Boletim Técnico 3. Belém, CEPLAC/DEPEA.

Barlow, J. and Peres, C. A. 2004a. Avifaunal responses to single and recurrent wildfires in Amazonian forests. *Ecol Appl* 14, 1358-1373.

Barlow, J. and Peres, C. A. 2004b. Ecological responses to el Nino-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 359, 367-380.

Barlow, J., Peres, C. A., Henriques, L. M. P., Stouffer, P. C. and Wunderle, J. M. 2006. The responses of understorey birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. *Biol Conserv* 128, 182-192.

Barlow, J. and Peres, C. A. 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 363, 1787-1794.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr* 19, 134-143.

Bates, J. M., Haffer, J. and Grismer, E. 2004. Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian river. *Journal of Ornithology* 145, 199-205.

Belsky, A. J. and Blumenthal, D. M. 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the Interior West. *Conserv Biol* 11, 315-327.

Bersier, L. F. and Meyer, D. R. 1994. Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecologica* 15, 561-576.

Benchimol, M. and Peres, C. A. 2015. Widespread forest vertebrate extinctions induced by a mega hydroelectric dam in lowland Amazonia. *Plos One* 10, e0129818.

Bestelmeyer, B. T. and Wiens, J. A. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecol Appl* 11, 1123-1140.

Brando, P. M., Balch, J. K., Nepstad, D. C., Morton, D. C., Putz, F. E., Coe, M. T., Silvério, D., Macedo, M. N., Davidson, E. A. and Nóbrega, C. C. 2014. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought–fire interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 6347-6352.

Bromham, L., Cardillo, M., Bennett, A. F. and Elgar, M. A. 1999. Effects of stock grazing on the ground invertebrate fauna of woodland remnants. *Australian Journal of Ecology* 24, 199-207.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* 2nd edition. Springer-Verlag, New York.

Clarke, K. R. and Green, R. H. 1988. Statistical design and analysis for a" biological effects" study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46, 213-226.

Cochrane, M. A. 2001. Synergistic interactions between habitat fragmentation and fire in evergreen tropical forests. *Conserv Biol* 15, 1515-1521.

Cochrane, M. A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature* 421, 913-919.

Cochrane, M. A. and Laurance, W. F. 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J Trop Ecol* 18, 311-325.

Colwell, R. K. 2005. EstimateS, Version 7.5: statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide). Freeware published at http://viceroy. eeb. uconn. edu/estimates.

Cracraft, J. 1985. Biological diversification and its causes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 794-822.

Crawley, M. J. 2007. Generalized linear models. *The R Book*, 511-526.

Oliveira-Filho, F. J. B.; Metzger, J. P. 2006. Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. *Landscape Ecol* 21, 1061-1073.

Dambros, C. 2013. poncho.R. doi: 10.6084/m9.figshare.753347.(Aug 15, 2013)

Develey, P. F. and Stouffer, P. C. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed‐species flocks in central Amazonian Brazil. *Conserv Biol* 15, 1416-1422.

Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B. and Leitão, P. J. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27-46.

Edwards, D. P., Koh, L. P. and Laurance, W. F. 2012. Indonesia's REDD+ pact: Saving imperilled forests or business as usual? *Biol Conserv* 151, 41-44.

Ellis, E. C., Goldewijk, K. K., Siebert, S., Lightman, D. and Ramankutty, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecol Biogeogr* 19, 589-606.

ESRI. 2013. ArcGis version 10.1, ESRI-Inc

Ewers, R. M., Boyle, M. J. W., Gleave, R. A., Plowman, N. S., Benedick, S., Bernard, H., Bishop, T. R., Bakhtiar, E. Y., Chey, V. K. and Chung, A. Y. C. 2015. Logging cuts the functional importance of invertebrates in tropical rainforest. *Nat Commun* 6.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 487-515.

Ferraz, S. F. D., Vettorazzi, C. A., Theobald, D. M. and Ballester, M. V. R. 2005. Landscape dynamics of Amazonian deforestation between 1984 and 2002 in central Rondonia, Brazil: assessment and future scenarios. *Forest Ecol Manag* 204, 67-83.

Ferraz, G., Nichols, J. D., Hines, J. E., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O. and Lovejoy, T. E. 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315, 238-241.

Food and Agriculture Organization of the United Nations FAO. 2010. *Global forest resources assessment 2010*. *FAO Forestry Pap*., 147. FAO, Rome.

Fuhlendorf, S. D. and Smeins, F. E. 1997. Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a Juniperus-Quercus savanna. Journal of Vegetation *Science* 8, 819-828.

GRASS Development Team, 2015. Geographic Resources Analysis Support System GRASS Software, Version 7.0. Open Source Geospatial Foundation. http://grass.osgeo.org

Gascon, C., Williamson, G. B. and da Fonseca, G. A. B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science Washington* 288, 1356-1358.

Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F. and Lovejoy, T. E. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378-381.

Gotelli, N. J. and Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* 4, 379-391.

Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. *Ornithological Monographs*, 113-146.

Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos,* 209-219.

Hobbs, R. J. 2001. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in southwestern Australia. *Conserv Biol* 15, 1522-1528.

Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. and Daily, G. C. 2012. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecol Lett* 15, 963-970.

INPE 2015. Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por Satélite: Projeto PRODES. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, São Paulo. http://www.obt.inpe.br/prodes/index.html último acesso 5 novembro de 2015.

IUCN 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2.* http://www.iucnredlist.org. último acesso em 20 de novembro de 2015.

Karr, J. R. 1981. Surveying birds with mist nets. *Studies in Avian Biology* 6, 62-67.

Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G. and Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* 16, 605-618.

Laurance, S. G. W. 2004. Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. *Ecol Appl* 14, 1344-1357.

Laurance, W. F. and Peres, C. A. 2006. *Emerging threats to tropical forests:* University of Chicago Press. Chicago.

Laurance, W. F. and Useche, D. C. 2009. Environmental synergisms and extinctions of tropical species. *Conserv Biol* 23, 1427-1437.

Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., Stouffer, P. C., Williamson, G. B., Benítez-Malvido, J. and Vasconcelos, H. L. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biol Conserv* 144, 56-67.

Laurance, W. F., Sayer, J. and Cassman, K. G. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol Evol* 29, 107-116.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2006. Rapid avifaunal collapse along the Amazonian deforestation frontier. *Biol Conserv* 133, 198-211.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2008a. Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. *Animal Conservation* 11, 128-137.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2008b. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conserv Biol* 22, 439-449.

Lees, A. C. and Peres, C. A. 2009. Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118, 280-290.

Lees, A. C., Zimmer, K. J., Marantz, C. A., Whittaker, A., Davis, B. J. W. and Whitney, B. M. 2013. Alta Floresta revisited: an updated review of the avifauna of the most intensively surveyed locality in south-central Amazonia. *Bull. Brit. Orn. Cl* 133, 165-252.

Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73, 1943-1967.

Lewis, S. L., Edwards, D. P. and Galbraith, D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349, 827-832.

Lichstein, J. W. 2007. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* 188, 117-131.

MacArthur, R. and Wilson, E. 1967. *The theory of biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. *African Journal of Aquatic Science* 29, 285-286.

Mahood, S. P., Lees, A. C. and Peres, C. A. 2012. Amazonian countryside habitats provide limited avian conservation value. *Biodivers Conserv* 21, 385-405.

Martensen, A. C., Pimentel, R. G. and Metzger, J. P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: implications for conservation. *Biol Conserv* 141, 2184-2192.

Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I. and Metzger, J. P. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conserv Biol* 26, 1100-1111.

McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14, 450-453.

Mestre, L. A. M., Cochrane, M. A. and Barlow, J. 2013. Long-term Changes in Bird Communities after Wildfires in the Central Brazilian Amazon. *Biotropica* 45, 480-488.

Michalski, F., Metzger, J. P. and Peres, C. A. 2010. Rural property size drives patterns of upland and riparian forest retention in a tropical deforestation frontier. *Global Environmental Change* 20, 705-712.

Michalski, F. and Peres, C. A. 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biol Conserv* 124, 383-396.

Millenium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and human well-being:synthesis*. Washington, DC: Island Press.

Moura, N. G., Lees, A. C., Andretti, C. B., Davis, B. J. W., Solar, R. R. C., Aleixo, A., Barlow, J., Ferreira, J. and Gardner, T. A. 2013. Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biol Conserv* 167, 339-348.

Myers, N. 1986. Economics and Ecology in the International Arena: The Phenomenon of" Linked Linkages". *Ambio*, 296-300.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Nepstad, D. C., Verissimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potter, C., Moutinho, P., Mendoza, E. et al. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398, 505-508.

Oliveira-Filho, F. J. B. and Metzger, J. P. 2006. Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. *Landscape Ecol* 21, 1061-1073.

Parker, T. A., III, Stotz, D. F. and Fitzpatrick, J. W. 1996. Ecological and distributional databases. In *Neotropical bird ecology and conservation:* 113–436. Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker, T. A., III & Moskovits, D. K. (Eds). Chicago: University of Chicago Press.

Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarrés, J. F., Araújo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R. and Cheung, W. W. L. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496-1501.

Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv Biol* 15, 1490-1505.

Peres, C. A. and Michalski, F. 2006. Synergistic effects of habitat disturbance and hunting in Amazonian forest fragments. *Emerging threats to tropical forests*, 105-126.

Peres, C. A., Gardner, T. A., Barlow, J., Zuanon, J., Michalski, F., Lees, A. C., Vieira, I. C. G., Moreira, F. M. S. and Feeley, K. J. 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biol Conserv* 143, 2314-2327.

Pringle, R. M., Kimuyu, D. M., Sensenig, R. L., Palmer, T. M., Riginos, C., Veblen, K. E. and Young, T. P. 2015. Synergistic effects of fire and elephants on arboreal animals in an African savanna. *Journal of Animal Ecology* 84, 1637-1645.

R Development Core Team, 2015. The R Project for Statistical Computing, version 3.1.3 ; http://www.R-project.org

RADAMBRASIL 1983. *Levantamento de Recursos Naturais*, Vols. 1–23. Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), Rio de Janeiro.

Remsen Jr, J. V., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Pérez-Emán, J., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F. and Zimmer, K. J. 2015. Version 31 October 2013. *A classification of the bird species of South America.* American Ornithologists' Union. www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html

Scheffers, B. R., Joppa, L. N., Pimm, S. L. and Laurance, W. F. 2012. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity vol 27, pg 501, 2012. *Trends Ecol Evol* 27, 712-713.

Spooner, P. G. and Briggs, S. V. 2008. Woodlands on farms in southern New South Wales: A longer-term assessment of vegetation changes after fencing. *Ecological Management & Restoration* 9, 33-41.

Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O. and Ludwig, C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review* 2, 81-98.

Stouffer, P. C. and Bierregaard Jr, R. O. 1995a. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76, 2429-2445.

Stouffer, P. C. and Bierregaard, R. O. 1995b. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conserv Biol* 9, 1085-1094.

Stouffer, P. C., Strong, C. and Naka, L. N. 2009. Twenty years of understorey bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Divers Distrib* 15, 88-97.

Terborgh, J., Lopez, L., Nunez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G. H., Lambert, T. D. et al. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294, 1923-1926.

Turner, M. G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833-2849.

Urban, D. and Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82, 1205-1218.

Zamorano-Elgueta, C., Cayuela, L., González-Espinosa, M., Lara, A. and Parra-Vázquez, M. R. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree Araucaria araucana in Chile. *Biol Conserv* 152, 110-118.

Zimmer, K. J., Parker Iii, T. A., Isler, M. L. and Isler, P. R. 1997. Survey of a southern amazonian avifauna: the Alta Floresta region, Mato Grosso, Brazil. *Ornithological Monographs*, 887-918.

Zuur, A.; Ieno, E.N.; Walker, N.; Saveliev, A.A. and Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

7. ANEXOS

Anexo 1: Lista de espécies capturadas na região de Alta Floresta e Carlinda, Mato Grosso, Brasil, com a respectiva classificação quanto a especialistas florestais (F) e não-florestais (M-matriz e E-borda).

FAMÍLIA/ Nome científico	**Nome popular em inglês**	**Classificação Especialistas**
COLUMBIDAE (PIGEONS)		
Leptotila verreauxi	White-tipped Dove	M
Leptotila rufaxilla	Grey-fronted Dove	E
Geotrygon montana	Ruddy Quail-Dove	F
CUCULIDAE (CUCKOOS)		
Coccycua minuta	Little Cuckoo	E
Piaya cayana	Squirrel Cuckoo	F
CAPRIMULGIDAE (NIGHTJARS)		
Nyctiphrynus ocellatus	Ocellated Poorwill	F
TROCHILIDAE (HUMMINGBIRDS)		
Glaucis hirsutus	Rufous-breasted Hermit	E
Threnetes leucurus	Pale-tailed Barbthroat	F
Phaethornis ruber	Reddish Hermit	F
Phaethornis hispidus	White-bearded Hermit	F
Phaethornis superciliosus	Eastern Long-tailed Hermit	F
Anthracothorax nigricollis	Black-throated Mango	E
Campylopterus largipennis	Grey-breasted Sabrewing	F
Thalurania furcata	Fork-tailed Woodnymph	F
Amazilia versicolor	Versicolored Emerald	E
TROGONIDAE (TROGONS)		
Trogon rufus	Black-throated Trogon	F
Trogon collaris	Collared Trogon	F
MOMOTIDAE (MOTMOTS)		
Electron platyrhynchum	Broad-billed Motmot	F
Momotus momota	Amazonian Motmot	F
GALBULIDAE (JACAMARS)		
Galbula cyanicollis	Blue-cheeked Jacamar	F
Jacamerops aureus	Great Jacamar	F
BUCCONIDAE (PUFFBIRDS)		
Nystalus striolatus	Striolated Puffbird	F
Malacoptila rufa	Rufous-necked Puffbird	F
Monasa nigrifrons	Black-fronted Nunbird	E
CAPITONIDAE (NEW WORLD		

BARBETS)		
Capito dayi	Black-girdled Barbet	F
RAMPHASTIDAE (TOUCANS)		
Pteroglossus bitorquatus	Red-necked Aracari	F
PICIDAE (WOODPECKERS)		
Picumnus aurifrons	Bar-breasted Piculet	F
Veniliornis affinis	Red-stained Woodpecker	F
Campephilus rubricollis	Red-necked Woodpecker	F
FALCONIDAE (FALCONS)		
Micrastur ruficollis	Barred Forest-Falcon	F
THAMNOPHILIDAE (ANTBIRDS)		
Cymbilaimus lineatus	Fasciated Antshrike	F
Taraba major	Great Antshrike	M
Thamnophilus schistaceus	Plain-winged Antshrike	F
Thamnophilus stictocephalus	Natterer's Slaty-Antshrike	E
Thamnophilus aethiops	White-shouldered Antshrike	F
Thamnophilus amazonicus	Amazonian Antshrike	F
Thamnomanes saturninus	Saturnine Antshrike	F
Thamnomanes caesius	Cinereous Antshrike	F
Isleria hauxwelli	Plain-throated Antwren	F
Pygiptila stellaris	Spot-winged Antshrike	F
Epinecrophylla leucophthalma	White-eyed Antwren	F
Epinecrophylla ornata	Ornate Antwren	F
Myrmotherula axillaris	White-flanked Antwren	F
Myrmotherula longipennis	Long-winged Antwren	F
Myrmotherula menetriesii	Grey Antwren	F
Hypocnemis striata	Spix's Warbling-Antbird	F
Cercomacra nigrescens	Blackish Antbird	E
Myrmoborus leucophrys	White-browed Antbird	E
Myrmoborus myotherinus	Black-faced Antbird	F
Myrmeciza hemimelaena	Chestnut-tailed Antbird	F
Myrmeciza atrothorax	Black-throated Antbird	E
Rhegmatorhina gymnops	Bare-eyed Antbird	F
Hylophylax naevius	Spot-backed Antbird	F
Hylophylax punctulatus	Dot-backed Antbird	E
Willisornis poecilinotus	Common Scale-backed Antbird	F
Phlegopsis nigromaculata	Black-spotted Bare-eye	F
FORMICARIIDAE (ANTTHRUSHES)		
Formicarius colma	Rufous-capped Antthrush	F
FURNARIIDAE (OVENBIRDS)		
Sclerurus mexicanus	Tawny-throated Leaftosser	F
Certhiasomus stictolaemus	Spot-throated Woodcreeper	F
Dendrocincla fuliginosa	Plain-brown Woodcreeper	F

Dendrocincla merula	White-chinned Woodcreeper	F
Deconychura longicauda	Long-tailed Woodcreeper	F
Glyphorynchus spirurus	Wedge-billed Woodcreeper	F
Dendrocolaptes certhia	Amazonian Barred-Woodcreeper	F
Xiphorhynchus elegans	Elegant Woodcreeper	F
Xiphorhynchus spixii	Spix's Woodcreeper	F
Xiphorhynchus guttatus	Buff-throated Woodcreeper	F
Dendroplex picus	Straight-billed Woodcreeper	E
Xenops minutus	Plain Xenops	F
Philydor erythrocercum	Rufous-rumped Foliage-gleaner	F
Automolus ochrolaemus	Buff-throated Foliage-gleaner	F
Synallaxis rutilans	Ruddy Spinetail	F
TYRANNIDAE (TYRANT FLYCATCHERS)		
Corythopis torquatus	Ringed Antpipit	F
Mionectes oleagineus	Ochre-bellied Flycatcher	F
Leptopogon amaurocephalus	Sepia-capped Flycatcher	F
Hemitriccus minor	Snethlage's Tody-Tyrant	F
Poecilotriccus latirostris	Rusty-fronted Tody-Flycatcher	M
Tolmomyias sulphurescens	Yellow-olive Flycatcher	F
Tolmomyias poliocephalus	Grey-crowned Flycatcher	F
Tolmomyias flaviventris	Yellow-breasted Flycatcher	E
Platyrinchus saturatus	Cinnamon-crested Spadebill	F
Platyrinchus platyrhynchos	White-crested Spadebill	F
Onychorhynchus coronatus	Royal Flycatcher	F
Terenotriccus erythrurus	Ruddy-tailed Flycatcher	F
Rhytipterna simplex	Greyish Mourner	F
Ramphotrigon megacephalum	Large-headed Flatbill	F
Attila spadiceus	Bright-rumped Attila	F
COTINGIDAE (COTINGAS)		
Lipaugus vociferans	Screaming Piha	F
PIPRIDAE (MANAKINS)		
Dixiphia pipra	White-crowned Manakin	F
Manacus manacus	White-bearded Manakin	E
Heterocercus linteatus	Flame-crowned Manakin	E
Ceratopipra rubrocapilla	Red-headed Manakin	F
Pipra fasciicauda	Band-tailed Manakin	F
Lepidothrix nattereri	Snow-capped Manakin	F
TITYRIDAE (TITYRAS)		
Schiffornis turdina	Thrush-like Schiffornis	F
Laniocera hypopyrra	Cinereous Mourner	F
Pachyramphus polychopterus	White-winged Becard	E
VIREONIDAE (VIREOS)		
Cyclarhis gujanensis	Rufous-browed Peppershrike	E

Hylophilus ochraceiceps	Tawny-crowned Greenlet	F
TROGLODYTIDAE (WRENS)		
Microcerculus marginatus	Scaly-breasted Wren	F
Pheugopedius genibarbis	Moustached Wren	F
TURDIDAE (THRUSHES)		
Turdus albicollis	White-necked Thrush	F
THRAUPIDAE (TANAGERS)		
Tachyphonus cristatus	Flame-crested Tanager	F
Tachyphonus luctuosus	White-shouldered Tanager	F
Lanio versicolor	White-winged Shrike-Tanager	F
Ramphocelus carbo	Silver-beaked Tanager	E
Thraupis episcopus	Blue-grey Tanager	M
Thraupis palmarum	Palm Tanager	E
Volatinia jacarina	Blue-black Grassquit	M
Oryzoborus angolensis	Chestnut-bellied Seed-Finch	M
INCERTAE SEDIS:		
Saltator maximus	Buff-throated Saltator	E
EMBERIZIDAE (SPARROWS)		
Arremon taciturnus	Pectoral Sparrow	F
CARDINALIDAE (CARDINAL GROSBEAKS)		
Habia rubica	Red-crowned Ant-Tanager	F
Cyanocompsa cyanoides	Blue-black Grosbeak	F
ICTERIDAE (BLACKBIRDS)		
Psarocolius decumanus	Crested Oropendola	E

Anexo 2: Visulaização gráfica da ocorrência das espécies nos fragmentos segundo a presença de gado, e secundariamente, segundo ao tamanho do fragmento. Verificamos a substituição de espécies pela presença de gado e aninhamento pela área florestal.

Tolmomyias flaviventris
Tolmomyias sulphurescens
Thamnophilus stictocephalus
Thraupis palmarum
Thraupis episcopus
Ramphocelus carbo
Pteroglossus bitorquatus
Psarocolius decumanus
Coccycua minuta
Pachyramphus polychopterus
Leptotila verreauxi
Leptotila rufaxilla
Heterocercus linteatus
Anthracothorax nigricollis
Poecilotriccus latirostris
Cyclarhis gujanensis
Monasa nigrifrons
Saltator maximus
Momotus momota
Tachyphonus cristatus
Dendroplex picus
Thalurania furcata
Glaucis hirsutus
Myrmotherula axillaris
Thamnophilus amazonicus
Campylopterus largipennis
Amazilia versicolor
Geotrygon montana
Attila spadiceus
Arremon taciturnus
Xiphorhynchus guttatus
Myrmeciza hemimelaena
Thamnophilus aethiops
Phaethornis ruber
Myrmoborus myotherinus
Tachyphonus luctuosus
Hemitriccus minor
Xiphorhynchus elegans
Phaethornis hispidus
Deconychura longicauda
Pipra fasciicauda
Xiphorhynchus spixii
Xenops minutus
Willisornis poecilinotus
Volatinia jacarina
Veniliornis affinis
Turdus albicollis
Trogon rufus
Trogon collaris
Tolmomyias poliocephalus
Threnetes leucurus
Thamnophilus schistaceus
Thamnomanes saturninus
Thamnomanes caesius
Terenotriccus erythrurus
Taraba major
Synallaxis rutilans
Oryzoborus angolensis
Sclerurus mexicanus
Schiffornis turdina
Rhytipterna simplex

Tolmomyias flaviventris
Tolmomyias sulphurescens
Thamnophilus stictocephalus
Thraupis palmarum
Thraupis episcopus
Ramphocelus carbo
Pteroglossus bitorquatus
Psarocolius decumanus
Coccycua minuta
Pachyramphus polychopterus
Leptotila verreauxi
Leptotila rufaxilla
Heterocercus linteatus
Anthracothorax nigricollis
Poecilotriccus latirostris
Cyclarhis gujanensis
Monasa nigrifrons
Saltator maximus
Momotus momota
Tachyphonus cristatus
Dendroplex picus
Thalurania furcata
Glaucis hirsutus
Myrmotherula axillaris
Thamnophilus amazonicus
Campylopterus largipennis
Amazilia versicolor
Geotrygon montana
Attila spadiceus
Arremon taciturnus
Xiphorhynchus guttatus
Myrmeciza hemimelaena
Thamnophilus aethiops
Phaethornis ruber
Myrmoborus myotherinus
Tachyphonus luctuosus
Hemitriccus minor
Xiphorhynchus elegans
Phaethornis hispidus
Deconychura longicauda
Pipra fasciicauda
Xiphorhynchus spixii
Xenops minutus
Willisornis poecilinotus
Volatinia jacarina
Veniliornis affinis
Turdus albicollis
Trogon rufus
Trogon collaris
Tolmomyias poliocephalus
Threnetes leucurus
Thamnophilus schistaceus
Thamnomanes saturninus
Thamnomanes caesius
Terenotriccus erythrurus
Taraba major
Synallaxis rutilans
Oryzoborus angolensis
Sclerurus mexicanus
Schiffornis turdina
Rhytipterna simplex

CONSIDERAÇÕES GERAIS

CONSIDERAÇÕES GERAIS

Os ecossistemas foram alterados da forma mais rápida e extensa no século passado, devido às intensas atividades humanas (Pereira, 2010; Malhi *et al.*, 2014), sem precedentes na história da humanidade. Essa transformação no planeta ocorreu, em grande parte, para atender às demandas do rápido crescimento populacional, contribuiu para os ganhos líquidos substanciais no bem-estar humano e desenvolvimento econômico, mas suas consequências aos poucos estão se tornando aparentes (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Entre elas estão a destruição de habitats naturais e seus custos para as funções e serviços ecossistêmicos, o aumento do risco de mudanças bruscas, não lineares, o aumento da pobreza para alguns grupos de pessoas e a mudança e perdas da biodiversidade (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

Ainda que existam limitações em nosso conhecimento sobre os impactos das mudanças antrópicas para a biodiversidade, as sociedades modernas têm aumentado as taxas de extinção de espécies em pelo menos três vezes a do passado pré-histórico, o que sugere que estamos no sexto período de extinção em massa, denominado Antropoceno (May *et al.*, 1995; Pimm *et al.,* 1995; 2014; Malhi *et al.*, 2014; Lewis *et al*., 2015). Além das espécies que já se extinguiram em decorrência das atividades humanas, um grande número de espécies em diversos grupos taxonômicos apresenta declínio, tanto do tamanho das populações como da distribuição geográfica ou ambos (IUCN, 2015). Acredita-se que a forma como a biodiversidade está sendo modificada pelas atividades humanas é, em grande extensão, irreversível (Nepstad *et al*., 1999; Lewis *et al.,* 2015). A distribuição das espécies nas comunidades no mundo está cada vez mais homogênea, isto é, estão cada vez mais simplificadas e semelhantes entre si, principalmente como resultado da introdução de espécies invasoras (McKinney & Lockwood, 1999).

A maior ameaça à integridade dos ecossistemas é a alteração no uso e cobertura da terra e a degradação dos habitats tropicais (Nepstad *et al*., 1999; Laurance & Peres, 2006) que podem interagir de forma aditiva ou sinérgica para a extinção de espécies (Ewers & Didham, 2006; Brook *et al.*, 2008; Gardner *et al.,* 2009). Por causa da crescente interação entre múltiplos distúrbios ambientais será cada vez mais difícil avaliar as implicações das mudanças nos ecossistemas

(Myers, 1995; Laurance & Peres, 2006; Turner, 2010). Outra dificuldade na avaliação nas taxas e riscos de extinções é decorrente da inércia nas respostas das comunidades biológicas às perturbações, e muitos efeitos demoram décadas ou muito mais tempo para se tornar aparentes (Tilman *et al.*, 1994; Diamond, 1972).

Dentro deste contexto da crise da biodiversidade decorrente das atividades humanas, e das dificuldades que permeiam a avaliação dos riscos e taxas atuais de extinção, nossos resultados trazem importantes contribuições para o entendimento da extinção local de espécies em paisagens fragmentadas e degradadas. Embora existam alguns aspectos particulares das espécies e da paisagem estudadas, como a alta sensibilidade à alteração e relativa baixa capacidade de dispersão das espécies, também, o grande isolamento dos fragmentos e pouca permeabilidade da matriz de pastagem (baixa conectividade) e o fato da perda e fragmentação na região ter ocorrido recentemente (<40 anos), há generalidade em nossas conclusões. Parte de nossos resultados advém do modelo proposto por Gibson *et al.* (2013) para explicar a extinção de pequenos mamíferos em ilhas verdadeiras em um reservatório hidroelétrico no sul da Tailândia e então confirmamos o poder explicativo do modelo em paisagens fragmentadas florestais. As demais interpretações do modelo são de cunho teórico e baseiam-se exclusivamente nos resultados do modelo. Também evidenciamos a importância de se considerar os efeitos das interações sinérgicas entre variáveis de perturbação para revelar as causas na perda de espécies e a contribuição da degradação ambiental nestas. Por fim, ressaltamos, a importância de se estudar o declínio de subpopulações e extinções de espécies localmente, uma vez que elas têm implicações diretas para a função dos ecossistemas, antes mesmo que a espécie seja globalmente extinta.

Os resultados do **primeiro capítulo** desta tese confirmam a existência de atraso na extinção local de espécies com a fragmentação e perda de habitat. O modelo proposto também permitiu calcular a taxa de extinção e de meia vida, ou seja, quanto tempo leva para que metade das espécies desapareça após o isolamento dos fragmentos. Obtivemos que, para o grupo estudado (papa-formigas), mais da metade das espécies iniciais desapareceu em menos de duas décadas após o isolamento, independentemente do tamanho do fragmento.

Entretanto, as taxas de extinção foram mais elevadas nos fragmentos grandes do que nos pequenos, pois estes perderam um maior número de espécies com o passar do tempo, enquanto que os fragmentos pequenos perderam muitas espécies imediatamente após o isolamento.

Neste capítulo foi possível elucidar que as espécies em fragmentos desaparecem em duas etapas: imediatamente após o isolamento, e com atraso. Além do mais, encontramos um limiar no tamanho dos fragmentos que determina a importância relativa na magnitude de perda de espécies nestas duas fases de extinção (imediata ou com atraso). Neste estudo, fragmentos menores de cerca de 150 hectares perderam grande parte de suas espécies imediatamente, enquanto que fragmentos maiores vão perder com o tempo a maioria de suas espécies comprometidas com a extinção. Sendo assim, o débito a ser pago nos fragmentos maiores é maior, assim como as taxas de extinções. Apesar das taxas de extinção elevadas nos fragmentos maiores isto não significa que fragmentos maiores irão perder as espécies mais rapidamente. Isso corrobora com a literatura (Kuussaari *et al.,* 2009), que prevê que o atraso na extinção deverá ser mais prolongado quando o habitat modificado é ligeiramente diferente do necessário para assegurar a persistência da população a longo prazo (Brooks *et al*., 1999; Ferraz *et al*., 2003; 2007).

As taxas de extinção também variam ao longo do tempo, sendo maiores nos fragmentos logo após o isolamento, decaindo com o tempo desde o isolamento, novamente confirmando a literatura (Soulé *et al.*, 1988; Hanski, 2000; Vellend *et al.*, 2006). Tendo em vista o curto período em que mais da metade das espécies de papa-formigas desapareceu em paisagens fragmentadas e considerando que muitos fragmentos são menores do que o limiar aqui encontrado (<150 ha), muitos dos fragmentos estudados já perderam a grande maioria de suas espécies de papa-formigas, o que chama a atenção para a curto janela de oportunidade disponível para mitigação dos impactos da fragmentação.

Nossos resultados também sugerem que as populações locais da maioria das espécies estão em declínio e que a família Grallariidae contém as espécies mais vulneráveis à extinção. As espécies *Chamaeza nobilis, Formicarius analis*, *Grallaria varia* e *Myrmothera campanisona* foram registradas em poucas localidades em 2004, na sua maioria em áreas controle e não foram registradas

em 2013, embora isso não indique que as espécies desapareceram nestas florestas, mas é um indicativo de seu declínio com a fragmentação.

No **segundo capítulo**, verificamos a importância da incorporação das interações entre variáveis de fragmentação (tamanho do fragmento, conectividade funcional, proporção de habitat em diferentes escalas) e as relacionadas à degradação do habitat (incidência de fogo, extração seletiva de madeira, intrusão de gado) para explicar a riqueza, a abundância e a composição de espécies de aves de sub-bosque e do subgrupo das espécies especialistas florestais. A importância da incidência de fogo na distribuição de espécies amazônicas de aves de sub-bosque foi revelada apenas por causa de seu sinergismo com o tamanho do fragmento remanescente, sendo esta a principal causa da extinção de espécies nos fragmentos. Essa interação sinérgica entre a área do fragmento e a incidência de fogo também foi importante para explicar a variação no número de espécies florestais nos fragmentos, contudo este grupo também foi sensível aos efeitos aditivos da penetração do gado bovino nos remanescentes. A abundância e a composição de espécies nos fragmentos são influenciadas, principalmente, pelos efeitos combinados entre a área do fragmento e a presença de gado nos fragmentos. Também, encontramos que a alta diversidade beta dos fragmentos estudados é explicada pela substituição de espécies especialistas florestais por aves predominantemente encontradas em áreas perturbadas e do dossel de florestas, nos fragmentos com a presença de gado.

A variável área do fragmento esteve presente em todos os modelos, confirmando o reconhecido efeito da área de habitat na distribuição das espécies, abundâncias e composição nas comunidades, decorrente da disponibilidade de habitat. Porém, nossos resultados evidenciam que os efeitos da área florestal não foram suficientes por sí só para explicar os padrões observados, sendo que o fogo e a presença de gado têm grandes impactos sobre as aves de sub-bosque da região. Já a retirada de madeira teve pouca influência nestes padrões, sendo apenas importante para as abundâncias de espécies.

Nossa pesquisa reforça que, além de incluir variáveis que versam sobre a qualidade do habitat, é importante incluir as interações sinérgicas e aditivas entre variáveis explanatórias para revelar a importância velada de distúrbios

ambientais, que de outra forma podem ficar mascarada, comprometendo a intepretação e os desdobramentos para a conservação da biodiversidade.

Concluímos assim, que políticas e ações conservacionistas devem considerar que os atrasos nas extinções locais de aves são muito curtos e principalmente imediatos nos fragmentos pequenos. Os efeitos interativos entre tamanho do fragmento e perda de qualidade pela subsequente degradação ambiental, como fogo e presença de gado, nos remanescentes florestais. Assim, reforçamos que a preservação dos remanescentes florestais não é suficiente para garantir a persistência das espécies, pois fragmentos pequenos estão mais sujeitos às queimadas e também são tipicamente mais influenciados pela presença de gado, além de perderem grande parte de suas espécies imediatamente após o isolamento. Embora a persistência de espécies em fragmentos grandes também seja influenciada por essas variáveis, suas espécies desaparecem gradativamente ao longo do tempo de relaxamento, podendo levar muitos anos até o débito de extinção ser completamente pago. Esses resultados corroboram a vulnerabilidade dos fragmentos pequenos e isolados na manutenção de espécies, que também sofrem mais com os efeitos de borda, invasão por espécies exóticas, entre outros (Laurance *et al.*, 2002). Como uma boa estratégia de conservação recomendamos maior fiscalização para a coibição e controle de queimadas antrópicas, tão comuns nas fronteiras de desmatamento com o uso da técnica de corte-e-queima. Indicamos, também, a necessidade de utilização de cercas ao redor dos fragmentos para proteção contra a deterioração por entrada de gado, seja por incentivos ou por legislação. Como as taxas de extinções de espécies irão mudar no futuro vai depender de como, principalmente, a fragmentação e a degradação expandirão e quanto vamos conseguir proteger intacto para contrapor estas modificações.

RESUMO

RESUMO

As florestas tropicais contêm mais da metade de todas as espécies terrestres existentes, mas sofrem com a crescente influência das atividades humanas. A destruição e a degradação de habitats são, atualmente, as principais ameaças à biodiversidade. Embora exista uma extensa literatura sobre extinção de espécies em paisagens antropizadas, muitos aspectos ainda foram pouco estudados. Desta forma, buscamos contribuir para o entendimento sobre: i) o atraso e as taxas de extinções locais de espécies após a perda e a fragmentação do habitat florestal; e ii) como as interações entre variáveis de fragmentação e de degradação do habitat (perda de qualidade do habitat) podem agravar a taxa de extinção local de espécies. Para responder a estas questões, amostramos grupos de aves em uma paisagem intensamente fragmentada ao norte do Estado do Mato Grosso, no Arco do Desmatamento Amazônico. Para quantificar o débito de extinção, inventariamos as espécies de papa-formigas em dez pontos de escuta, durante três dias, em 29 localidades amostrais, durante dois períodos separados por quase uma década. Avaliamos o legado do histórico de fragmentação da paisagem na extinção local de espécies por meio de um modelo que considera o tamanho do fragmento e o tempo desde o seu isolamento. Para investigar o papel das interações entre a degradação e a fragmentação de habitats na extinção de espécies, consideramos a assembleia de aves de sub-bosque, inventariadas por redes-de-neblina durante 14.400 horas em 30 localidades amostrais. Utilizamos a seleção de modelos para determinar quais interações e variáveis de degradação e de fragmentação são melhores preditoras do número de espécies, abundância e a composição da avifauna nos fragmentos. Nossos resultados revelaram que há duas etapas para a extinção de espécies: a extinção imediata e a extinção com atraso. Mesmo considerando a extinção com atraso, mais da metade das espécies desaparece em menos de duas décadas nos fragmentos, independentemente do tamanho do fragmento. Encontramos que a grande maioria das espécies nos fragmentos pequenos (<150 ha) foi extinta localmente logo após o isolamento, enquanto que nos fragmentos grandes, a perda de espécies ocorre com o tempo e as taxas de extinção local são mais elevadas. Ademais, os efeitos das interações entre as variáveis de degradação e fragmentação de habitat contribuem para a extinção local de espécies na

paisagem estudada. Identificamos que o sinergismo entre o tamanho do remanescente florestal e a incidência de fogo é a principal causa da extinção de espécies nos fragmentos. No entanto, a abundância e a composição de espécies na comunidade foram, principalmente, influenciadas pelas interações aditivas entre o tamanho do fragmento e a presença de gado. Observamos também que as alterações causadas pela presença do gado nos fragmentos resultam na substituição de espécies especialistas de habitat florestal e típicas de sub-bosque por espécies que habitam o dossel, bordas e áreas perturbadas. As implicações de nossos resultados para a conservação são: o intervalo de oportunidade para mitigação dos efeitos da fragmentação e perda de habitat, sobre os papa-formigas, devido ao débito de extinção, mesmo que ainda presente, é muito curto para a implementação de ações eficazes para conservação, especialmente para os fragmentos pequenos, onde a perda da maioria das espécies ocorre imediatamente após o isolamento do fragmento. Portanto, ações de conservação deveriam otimizar seus esforços em fragmentos grandes (>150 ha), onde há maior chance de resguardar as espécies já comprometidas com a extinção. Além disso, as espécies nos fragmentos pequenos são negativamente e de forma mais intensa influenciadas pelos efeitos interativos com a incidência de fogo e penetração do gado. Concluímos que a preservação apenas dos remanescentes florestais não é suficiente para conservação da biodiversidade. Assim, as políticas públicas devem ser direcionadas à coibição de novos desmatamentos e queimadas, além do incentivo para a utilização de cercas ao redor dos remanescentes florestais em propriedades privadas.

Palavras chave: Amazônia, Comunidades de aves, Fragmentação florestal, Débito de Extinção, Degradação de habitat, Sinergismo ambiental, Conservação da biodiversidade

ABSTRACT

ABSTRACT

Tropical forests contain over half of all terrestrial species on Earth, but are succumbing to the growing impact of human activities. Habitat destruction and degradation are the main current threats to biodiversity. While there is an extensive literature on species extinction in human-modified landscapes, many aspects are yet to be explored. This study aims to contribute to our understanding of (i) the rates of time-lagged local extinctions of species in the aftermath of habitat loss and fragmentation; and (ii) the combined effects of habitat fragmentation and degradation (i.e. reduction in habitat quality) in aggravating rates of local extinctions. To develop this research, we sampled different functional groups of forest birds within an intensively fragmented landscape representative of the Arc of Deforestation of southern Brazilian Amazonia. To quantify the magnitude of extinction debt we inventoried antbirds at 29 forest sites during two periods, separated by nearly a decade. At each site, we carried out ten standardized point-counts over three days, which were validated with simultaneous digital recordings. We examined species extinction rates induced by historical landscape fragmentation using a model that considers forest fragment size and time since their isolation. In relation to interactions between habitat degradation and fragmentation, we considered all understorey birds inventoried by mist-nets during 14,400 hours at 30 sampling locations. We used model selection to determine which metrics and interactions of forest degradation (intensity of fires, selective logging and cattle presence within the forest remnants) and fragmentation (fragment size, amount of surrounding forest cover) best predicted the number, abundance and composition of species in the fragments. Our results revealed that there are two main stages for species extinctions: immediately after and time-lagged forest isolation. Even where there is a delay in species extinctions, over half of all species disappeared within less than two decades post-isolation, regardless of forest fragment size. We also found that the majority of species in small fragments (<150 ha) disappear immediately after isolation, whereas species losses in large fragments occur over time and they present higher local extinction rates. Moreover, interactions between habitat degradation and habitat fragmentation contributed to the local species extinctions in the studied landscape. Forest patch size operated

synergistically with fire incidence as the main cause of local extinctions in fragments. However, the composition and abundance of species was influenced by the additive interactions between fragment size and cattle intrusion, which resulted in the replacement of understorey forest specialists with generalist species typically found in disturbed areas. The conservation implications of our results include: there is a narrow window of opportunity for mitigating the effects of habitat loss and fragmentation on antbirds, especially for small fragments, where most species were lost immediately after isolation. Conservation actions should be focused on large fragments (> 150 ha) where there is greater potential for retaining species committed to extinction. Also, species in small fragments were more affected by the detrimental effects of fire incidence and cattle intrusion. We therefore conclude that the preservation of remaining forest fragments in itself is not enough for forest biodiversity conservation; public policy should be directed to fire suppression and fencing to deter cattle access to remaining forest fragments within private proprieties.

Keywords: Amazonia, Bird communities, Forest fragmentation, Extinction Debt, Habitat degradation, Environmental synergism, Biodiversity Conservation

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. and Malingreau, J.-P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297, 999-1002.

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 355-366.

Andrén, H. 1997. Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological Bulletins*, 171-181.

Baillie, J.E.M., Hilton-Taylor, C. and Stuart, S.N. (eds). 2004. *2004 IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Balmford, A. 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends Ecol Evol* 11, 193-196.

Bambach, R. K. 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 34, 127-155.

Barlow, J. and Peres, C. A. 2004. Ecological responses to El Niño–induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 359, 367-380.

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L. and Maguire, K. C. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51-57.

Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. Annual Review of Ecology, *Evolution, and Systematics*, 567-593.

Bender, D. J., Tischendorf, L. and Fahrig, L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecol* 18, 17-39.

Bennett, P. M. and Owens, I. P. F. 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264, 401-408.

Brook, B. W., Sodhi, N. S. and Bradshaw, C. J. A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol Evol* 23, 453-460.

Brooks, T. M., Pimm, S. L. and Oyugi, J. O. 1999. Time lag between deforestation

and bird extinction in tropical forest fragments. *Conserv Biol* 13, 1140-1150.

Cochrane, M. A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature* 421, 913-919.

Daszak, P., Cunningham, A. A. and Hyatt, A. D. 2001. Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta tropica* 78, 103-116.

Diamond, J. M. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 69, 3199-3203.

Dirzo, R. and Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28, 137-167.

Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A., Willner, W., Plutzar, C., Leitner, M. and Mang, T. 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nat Clim Change 2*, 619-622.

Ellis, E. C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D. and Ramankutty, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecol Biogeogr* 19, 589-606.

Ewers, R. M. and Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117-142.

Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biol Conserv* 100, 65-74.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 487-515.

Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40, 1649-1663.

Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Pimm, S. L. and Lovejoy, T. E. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 14069-14073.

Ferraz, G., Nichols, J. D., Hines, J. E., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O. and Lovejoy, T. E. 2007. A large-scale deforestation experiment: Effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315, 238-241.

Food and Agriculture Organization of the United Nations FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010. *FAO Forestry Pap*., 147. FAO, Rome.

Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A. and Sodhi, N. S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol Lett* 12, 561-582.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M. and Lawton, J. H. 1997. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 579-601.

Gibson, L., Lynam, A. J., Bradshaw, C. J. A., He, F., Bickford, D. P., Woodruff, D. S., Bumrungsri, S. and Laurance, W. F. 2013. Near-complete extinction of native small mammal fauna 25 years after forest fragmentation. *Science* 341, 1508-1510.

Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *In Annales Zoologici Fennici* 37, 271-280.

Hanski, I. and Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. Conserv Biol 16, 666-673.

Hanski, I. 2015. Habitat fragmentation and species richness. *J Biogeogr* 42, 989-993.

Hughes, C. E. 1994. Risks of species introductions in tropical forestry. *The Commonwealth Forestry Review*, 243-252.

Hughes, B. B. 1997. Continuity and Change in World Politics: Competing Perspectives: Prentice Hall.

IUCN 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2.* http://www.iucnredlist.org. último acesso em 20 de novembro de 2015.

Jablonski, D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* 231, 129-133.

Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J. and Estes, J. A. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293, 629-637.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J. and Roda, F. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol Evol* 24, 564-571.

Laurance, W. F., Cochrane, M. A., Bergen, S., Fearnside, P. M., Delamônica, P., Barber, C., D'Angelo, S. and Fernandes, T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science Washington* 291, 438-439.

Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G. and Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* 16, 605-618.

Laurance, W. F. and Peres, C. A. 2006. *Emerging threats to tropical forests:* University of Chicago Press. Chicago

Laurance, W. F. 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biol Conserv* 141, 1731-1744.

Laurance, W. F. and Useche, D. C. 2009. Environmental synergisms and extinctions of tropical species*. Conserv Biol* 23, 1427-1437.

Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., Stouffer, P. C., Williamson, G. B., Benítez-Malvido, J. and Vasconcelos, H. L. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biol Conserv* 144, 56-67.

Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288, 852-854.

Lewis, S. L., Edwards, D. P. and Galbraith, D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349, 827-832.

Lindborg, R. and Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity*. Ecology* 85, 1840-1845.

MacArthur, R. H. E. and 0. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography.* Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R. and Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39, 125-159.

May, R. M.; Lawton, J. H.; Stork, N. E. 1995. in *Extinction Rates*. Oxford University Press. Oxford

McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14, 450-453.

Mestre, L. A. M., Cochrane, M. A. and Barlow, J. 2013. Long-term Changes in Bird Communities after Wildfires in the Central Brazilian Amazon. *Biotropica* 45, 480-488.

Metzger, J. P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 142, 1138-1140.

Millenium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press. Washington.

Myers, N. 1995. *Tropical deforestation: population, poverty and biodiversity* in Swandon, T, ed., The economics and ecology of biodiversity decline: the forces driving global change, Cambridge University Press, 111-122.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Nepstad, D., Soares-Filho, B. S., Merry, F., Lima, A., Moutinho, P., Carter, J., Bowman, M., Cattaneo, A., Rodrigues, H. and Schwartzman, S. 2009. The end of deforestation in the Brazilian Amazon. *Science* 326, 1350-1351.

Novacek, M. J. 2001. *The biodiversity crisis: losing what counts*: New Press. An American Museum of Natural History Book. The New Press. New York.

Owens, I. P. F. and Bennett, P. M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 12144-12148.

Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I. and Metzger, J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *Plos One* 5, e13666.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J. and Tammaru, T. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579-583.

Pauly, D. 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. Trends *Ecol Evol* 10, 430.

Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R. and Zeller, D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689-695.

Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarrés, J. F., Araújo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R. and Cheung, W. W. L. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496-1501.

Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L. and Brooks, T. M. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269, 347.

Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., Raven, P. H., Roberts, C. M. and Sexton, J. O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science 344, 1246752.

Primack, R. B. 1993. *Essentials of conservation biology*: Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts.

Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G. and Mace, G. M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267, 1947-1952.

Quental, T. B. and Marshall, C. R. 2013. How the Red Queen drives terrestrial mammals to extinction. *Science* 341, 290-292.

Raup, D. M. 1986. Biological extinction in earth history. *Science* 231, 1528-1533.

Russell, G. J., Brooks, T. M., McKinney, M. M. and Anderson, C. G. 1998. Present and future taxonomic selectivity in bird and mammal extinctions. *Conserv Biol* 12, 1365-1376.

Rybicki, J. and Hanski, I. 2013. Species–area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecol Lett* 16, 27-38.

Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. and Hanski, I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491-494.

Saunders, D. A., Hobbs, R. J. and Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5, 18-32.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. and Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-596.

Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O. and Ludwig, C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review* 2, 81-98.

Stouffer, P. C., Strong, C. and Naka, L. N. 2009. Twenty years of understorey bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Divers Distrib* 15, 88-97.

Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. and Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.

Terborgh, J., Lopez, L., Nunez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G. H. and Lambert, T. D. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294, 1923-1926.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., De Siqueira, M. F., Grainger, A. and Hannah, L. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. and Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt.. *Nature* 371, 65–66

Turner, M. G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833-2849.

Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G. and Hermy, M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, 542-548.

Villard, M. A. and Metzger, J. P. 2014. REVIEW: Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51, 309-318.

Wearn, O. R., Reuman, D. C. and Ewers, R. M. 2012. Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. *Science* 337, 228-232.

Wu, J. 2013. Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop*. Landscape Ecol* 28, 1-11.