

# RESSALVA

Atendendo solicitação da  
autora, o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 23/03/2020.

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE**

---

**EFEITOS DA ESTRUTURA DA PAISAGEM E DE ATRIBUTOS  
FUNCIONAIS SOBRE O MOVIMENTO DE AVES EM PAISAGENS  
FRAGMENTADAS**

**DANIELLE C. T. LEAL RAMOS**

**Março 2018**



**DANIELLE C. T. LEAL RAMOS**

**EFEITOS DA ESTRUTURA DA PAISAGEM E DE ATRIBUTOS  
FUNCIONAIS SOBRE O MOVIMENTO DE AVES EM PAISAGENS  
FRAGMENTADAS**

**Orientador: Marco Aurélio Pizo**

**Coorientador: Milton Cezar Ribeiro**

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia do Câmpus de Rio  
Claro, Universidade Estadual  
Paulista, como parte dos requisitos  
para obtenção do título de Doutora  
em Ecologia e Biodiversidade.

**Março 2018**

591.5 Ramos, Danielle Christine Tenório Leal  
R175e Efeitos da estrutura da paisagem e de atributos funcionais sobre o movimento de aves em paisagens fragmentadas / Danielle Christine Tenório Leal Ramos. - Rio Claro, 2018  
146 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientador: Marco Aurélio Pizo Ferreira  
Coorientador: Milton Cezar Ribeiro

1. Ecologia animal. 2. Ecologia do movimento. 3. Serviços ecossistêmicos. 4. Restauração florestal. 5. Dispersão de sementes. 6. Resiliência. 7. Conservação florestal. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP  
Campus de Rio Claro/SP - Adriana Ap. Puerta Buzzá / CRB 8/7987



**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

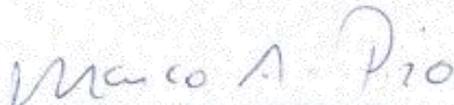
TÍTULO DA TESE: EFEITOS DA ESTRUTURA DA PAISAGEM E DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS SOBRE O MOVIMENTO DE AVES EM PAISAGEM FRAGMENTADAS

**AUTORA: DANIELLE CHRISTINE TENÓRIO LEAL RAMOS**

**ORIENTADOR: MARCO AURELIO PIZO FERREIRA**

**COORIENTADOR: MILTON CEZAR RIBEIRO**

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: BIODIVERSIDADE pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. MARCO AURÉLIO PIZO FERREIRA

Departamento de Zoologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



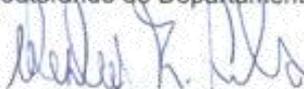
Profa. Dra. MARINA CORREA CORTES

Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. JOSE IGNACIO FERNÁNDEZ DE LA PRADILLA VILLAR

Pós Doutorando do Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. WESLEY RODRIGUES SILVA

Departamento de Biologia Animal / Universidade Estadual de Campinas - SP



Prof. Dr. TOMÁS A. CARLO JOGLAR

Departamento de Biologia / Pennsylvania State University - PA

Rio Claro, 23 de março de 2018

Aos meus pais, Sonia e Milton, pelo estímulo.

À Camila, guerreira (*in memoriam*).

***Dedico...***

# AGRADECIMENTOS

---

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão das bolsas de doutorado no país e de doutorado sanduíche na Universidade de Cambridge, Reino Unido.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), pela concessão do financiamento do projeto temático “New sampling methods and statistical tools for biodiversity research: integrating animal movement ecology with population and community ecology”, do qual esta tese fez parte (processo 2013/50421-2).

Aos proprietários e caseiros que permitiram o uso de suas propriedades rurais para coleta de dados de campo (Wanda, Paula, Marco Pizo, José Roberto, Luis, Antonio, Sido, Paulo, Valentim, Leandro, João, Carlos), além de nos ajudarem em nossa segurança e na abertura dos portões de madrugada.

Ao Marco Pizo, que comprou a ideia desta tese desde o início, me deu todo o suporte que uma aluna de doutorado precisava, me aconselhou, ajudou, e se tornou um modelo de pesquisador para mim. Agradeço pela paciência, pelo encorajamento, e por oferecer o sítio de sua família para as atividades não só desta pesquisa como de diversas outras, o que é uma imensa contribuição à ciência brasileira.

Ao Miltinho, por sua coorientação e por todas as oportunidades que me abriu. Agradeço por me apresentar e integrar ao Leec, pelos conselhos práticos, pela ajuda logística fundamental à execução deste projeto.

Aos coorientadores estrangeiros. Ao Pájaro, Juan Morales, ao JuanPe e ao Otso, pela ajuda indispensável, por dividirem seus tempos, e por me receberem em Bariloche, Cambridge e Helsinki.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biodiversidade, com todos seus professores e funcionários, que com dedicação formam esse curso de excelência. Agradeço em especial ao Tadeu Siqueira, ao Mauro Galetti, à Ivana Brandt e à Cristina Antunes pela disponibilidade em me ajudar e aconselhar.

Às universidades e instituições que me receberam na Argentina (Universidad del Comahue) e no Reino Unido (University of Cambridge, David Attenborough Building).

À banca avaliadora da defesa desta tese de doutorado, por sua disponibilidade e pelos comentários pertinentes que me ajudaram a elaborar uma melhor versão dos capítulos aqui apresentados.

Ao Urucum, que me ajudou a identificar as aves, foi meu parceiro em todas as etapas de campo e sempre esteve disposto em ajudar. À Paola e ao Fabio que ajudaram em diversas etapas deste projeto, principalmente nos planejamentos de campo, mapeamento e complementação de dados. Ao Bernardo e ao John pelo auxílio nas análises. Sou grata pela amizade de todos vocês!

A todos que ajudaram em campo, Lucas, Kalinka, Camila, Marcelle, Pantoja, Laiz, Papete, Paulo, Vivvy, Natalia, Mario, Filipe, Mariane, Vinicius Henrique, Clarissa, Julie, Gady, Luciano, Juan, Caio Vinicius, Pavel, que tornaram esse trabalho possível e mais leve ao compartilharem tantos momentos alegres.

\*\*\*

À minha família, que me deu o estímulo e o suporte necessários. Aos meus amigos de longe e de perto.

Às minhas famílias internacionais (Nico, Melina, Marianela, Rodri, Charlotte, David, todo el grupo de Couchsurfing, Eoin, Adrian, Grazi, Camila, Luana e outros mais) na Argentina e no Reino Unido, que me receberam e me amaram. Sinto saudades de todos, todos os dias.

A todos os companheiros de Rio Claro, que me ajudaram a me sentir em casa e a aproveitar a vida universitária. Agradeço à Gabi, à Paola, ao Diego e à Caro por dividirem casas comigo com paciência e amizade. Aos colegas do Leec, que não poupam esforços em agregar e compartilhar. Ao time de Movement Ecology pela parceria no aprendizado da Ecologia do Movimento. Aos companheiros de departamento e universidade (graduação e pós-graduação), por dividirem tantos momentos agradáveis e tanto conhecimento. Agradeço a todos que ajudaram nas etapas finais desta tese, especialmente com palavras de ânimo e me recebendo como hóspede em Rio Claro.

E, principalmente, a Deus, pela oportunidade de ingressar no programa de pós-graduação e de concluir esta tese.

The image shows a musical score for a piece titled "Pas-sa-ri-nhos, be-las flo-res, Que-rem m'en-can-tar!". The score is written in G major (one sharp) and 2/2 time. It features a vocal line and a piano accompaniment. The lyrics are: "Pas - sa - ri - nhos, be - las flo - res, Que - rem m'en - can - tar;". The score includes a treble clef with a key signature of one sharp (F#) and a 2/2 time signature. The piano part is written in bass clef. The lyrics are written below the vocal line. The score is presented in a clean, black and white format.

(Justus H. Nelson)

# SUMÁRIO

---

<b>Resumo</b> .....	<b>x</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>xii</b>
<b>Introdução geral</b> .....	<b>1</b>
Ecologia do Movimento .....	1
O movimento em paisagens degradadas .....	3
Efeito da estrutura de paisagens no movimento de aves.....	6
Objetivos gerais e específicos.....	8
Referências .....	11
<b>CAPÍTULO 1</b> <i>Joint species movement modelling: how do species´ traits influence movement?</i>	
Abstract .....	16
Introduction .....	17
Material and methods.....	19
Results .....	23
Discussion .....	24
Figures.....	29
References .....	32
Supporting Information .....	35
<b>CAPÍTULO 2</b> <i>Forest and connectivity loss drive changes in movement behavior of bird species</i>	
Abstract .....	57
Introduction .....	58
Material and methods.....	60
Results .....	67
Discussion .....	69
Figures.....	76
References .....	82
Supporting Information .....	85

**CAPÍTULO 3** *Effects of bird movement on simulated seed dispersal patterns in degraded areas*

Abstract .....	98
Introduction .....	99
Material and methods.....	100
Results .....	106
Discussion .....	108
Figures .....	113
References .....	117
Supporting Information .....	120
<b>Considerações Finais .....</b>	<b>132</b>
Referências .....	138

# RESUMO

---

O movimento determina o conjunto de indivíduos, recursos e ambientes com os quais os organismos vivos interagem e, assim, tem um papel chave na manutenção da biodiversidade. Dadas as atuais mudanças ambientais promovidas pela atividade humana, faz-se necessário preencher lacunas no estudo do movimento das espécies para melhor compreensão das mudanças ecossistêmicas e aprimoramento da ciência da conservação. Nesta tese, exploramos o efeito da estrutura de paisagens rurais, modificadas pelo homem, sobre o movimento de aves, e suas possíveis implicações para o funcionamento de ecossistemas. Para isso, coletamos dados de movimento de aves na região do Corredor Cantareira-Matiqueira, no estado de São Paulo . Durante duas estações chuvosas (outubro de 2014 a janeiro de 2015 e setembro a dezembro de 2015), monitoramos o movimento de aves por observação direta com auxílio de binóculos, a partir de pontos que permitiam uma ampla visão do ambiente . Coletamos os dados em cinco paisagens de 600 x 600 m, compostas por mosaicos de fragmentos florestais imersos em uma matriz de pasto com diversas estruturas arbóreas remanescentes, como cercas vivas, corredores de mata ripária, árvores isoladas e pequenos capões. Após cerca de 360 horas de observação, compilamos dados de movimento de 80 espécies de aves, abordando componentes espaciais – posições e tipos de poleiros usados, distâncias de voo – e componentes temporais – tempo de repouso e velocidade de voo. Para permitir a análise eficiente desse conjunto de dados, desenvolvemos um modelo de movimento conjunto para espécies (*joint-species movement model*, JSMM) (Capítulo 1). O JSMM estima parâmetros de movimento espécie-específicos em função de atributos funcionais e correlações filogenéticas das espécies. Assim, ele permite o entendimento

de como atributos funcionais influenciam o movimento, e sobre o quanto espécies filogeneticamente mais próximas compartilham movimentos similares. Somado a isso, mostramos que esse método aumenta a precisão das estimativas dos parâmetros espécie-específicos por modelar respostas compartilhadas entre espécies, especialmente para aquelas com dados limitados. Posteriormente, expandimos esse modelo para análises multipaisagem (Capítulo 2) para entender como a cobertura florestal e o isolamento da paisagem modificam o movimento de aves florestais. Nós mostramos que o aumento da cobertura florestal reduz as distâncias de voo das aves e a preferência por poleiros arbóreos, enquanto que o aumento do isolamento aumenta a preferência por poleiros em fragmentos florestais e o tempo em repouso. Nós resumimos as consequências dessas alterações para o fluxo de serviços ecossistêmicos das paisagens com um quadro conceitual. Por fim, buscamos entender a contribuição da disponibilidade de frutos, da abundância de dispersores e da estrutura da matriz sobre os padrões de dispersão de sementes (Capítulo 3). Para isso, usando dados das aves dispersoras mais abundantes coletados em campo e experimentalmente, nós parametrizamos um modelo mecanístico de dispersão de sementes em paisagens virtuais. Nós mostramos que a presença de poleiros na matriz é o único fator que aumentou a distância de dispersão na matriz, enquanto que a densidade de sementes aumentou principalmente devido ao aumento da abundância de aves na paisagem. Essa tese contribui para uma mudança de escala em estudos de movimento – de abordagens baseadas em espécie para as baseadas em comunidades – e para o entendimento dos mecanismos de variação dos fluxos de serviços ecossistêmicos em resposta às alterações humanas nos ambientes naturais.

# ABSTRACT

---

**EFFECTS OF LANDSCAPE STRUCTURE AND FUNCTIONAL TRAITS ON BIRD MOVEMENT IN FRAGMENTED AREAS.** The movement of organisms is key to shape biodiversity, since it determines the resources, habitats and individuals with which the organisms will interact. Given the rapid environmental changes caused by human activities, it is fundamental to fulfill knowledge gaps in the movement ecology framework and properly understand the ecosystem changes to improve biodiversity conservation. In this thesis, we studied the effects of agricultural landscape structure on bird movement, and its consequences for ecosystem functions and services. We collected bird movement data in the Cantareira-Mantiqueira Corridor region, in southeastern Brazil. From October 2014 to January 2015 and September to December 2015, we used binoculars to track birds by direct observations from vantage points. We recorded data in five square plots (600 x 600 m), all of them composed by a mosaic of forest patches, live fences, small groups of trees and remnant trees within cattle pasture. We collected movement data from 80 bird species after 360 field working hours. The movement data were composed by a spatial component – sequences, spatial positions and types of perches used– and a temporal component – perching time and flight speed. To enable the analysis of this multi-species dataset, we developed joint species movement models (JSMM) (Chapter 1). The species-level movement parameters are modelled as a function of species traits and phylogenetic relationships, allowing one to ask how species traits influence movements, and whether phylogenetically related species are similar in their movement behaviour. We show that the precision of species-specific parameter estimates increases by modelling shared responses among species to the environment, especially for those

species with limited data. We extended this framework from single-landscape to a multiple-landscape model to allow understanding how forest cover and landscape isolation shape the movement of forest birds (Chapter 2). We show that increasing forest cover reduces the flight distances of birds and the movement bias to forest patches and remnant trees, while increasing landscape isolation increases the movement bias to forest patches and perching time. We summarized the main consequences of these changes on habitat connectivity and ecosystem services provision in a conceptual framework. Finally, we aimed to disentangle the effects of fruit availability, bird abundance, and matrix structure on seed rain density and seed dispersal distance into the open matrix of landscapes (Chapter 3). We used observed movement data and gut passage times from three common seed-dispersing birds to fit a mechanistic model to simulate seed dispersal in virtual landscapes. The presence of perches within matrix was the only factor increasing seed dispersal distances from forest edge into matrix, and the abundance of birds was the main factor influencing seed density in the landscape. This thesis contributes to a change in scale in movement ecology studies – from single-species to community-based studies – and to the understanding of the mechanisms behind ecosystem responses to human-caused environmental changes.

# INTRODUÇÃO GERAL

---

## Ecologia do Movimento

Todos os organismos vivos se movem em alguma fase de suas vidas, seja ativamente, pelas suas próprias capacidades locomotoras, ou por agentes de transporte, como fatores abióticos (vento e água, por exemplo) e outros organismos. Como o movimento determina o contexto ambiental e o conjunto de outros indivíduos com os quais os organismos irão interagir, estudá-lo em seus aspectos causais e mecânicos é promissor para o entendimento de processos ecológicos e evolutivos (Jeltsch et al. 2013). De fato, o interesse do homem pelo estudo do movimento é histórico e remete-se à Grécia Antiga, quando da escrita do livro *De Motu Animalium* por Aristóteles (Nussbaum 1985). Na última década, esse interesse foi catalisado pelo desenvolvimento de análises matemáticas de dados de movimento e por avanços tecnológicos para o monitoramento à distância de animais, gerando uma grande quantidade de dados e de produção científica (Holyoak et al. 2008, Cagnacci et al. 2010, Kays et al. 2015) (veja Quadro 1). Os estudos do movimento foram unificados por Nathan et al. (2008) na disciplina nomeada Ecologia do Movimento, que descreve as rotas percorridas pelos organismos como resultado da interação entre fatores intrínsecos a eles – i.e., estado interno (por que mover-se), capacidade de deslocamento (como mover-se), e capacidade de navegação (para onde mover-se) – e fatores externos.

Como previsto, o rápido avanço na Ecologia do Movimento tem gerado oportunidades e evidenciado desafios (Holyoak et al. 2008) (Quadro 1). O monitoramento remoto de animais com equipamentos de telemetria, o maior aliado da disciplina, é um bom exemplo. Essas tecnologias estão em contínuo aperfeiçoamento e

inovação e permitem o registro sucessivo da posição dos animais com cada vez mais precisão e acurácia (Cagnacci et al. 2010, Kays et al. 2015). No entanto, o custo de um equipamento avançado de telemetria limita o número de indivíduos e espécies que podem ser monitorados (Cagnacci et al. 2010). Ainda são escassos os estudos que abordam, por exemplo, o movimento em âmbito de comunidades ou comparam de maneira eficiente o movimento em diferentes condições ambientais. Além disso, o peso desses equipamentos impede seu uso em organismos pequenos (Cagnacci et al. 2010). Essa restrição é especialmente importante no estudo do movimento das plantas dado por suas formas móveis, o pólen e as sementes, no caso de gimnospermas e angiospermas. Ferramentas da ecologia molecular, como a análise com microssatélites e o *DNA barcoding*, têm sido usadas, respectivamente, para desvendar a origem e destino de sementes (análise de maternidade) e seus dispersores (veja González-Varo et al. 2014 e 2017). No entanto, seu uso ainda apresenta limitações logísticas, principalmente quanto ao custo e à escala espacial passível de ser monitorada.

O potencial uso de dados de movimento para a solução de desafios da conservação de ecossistemas (Jeltsch et al. 2013) é um estímulo especial para a superação dessas limitações. A mudança do uso da terra promovida pelas atividades antrópicas altera a estrutura do meio no qual o movimento se dá, impondo novas barreiras e riscos e alterando a distribuição espacial de recursos (Haddad et al. 2015). Para que as espécies persistam e mantenham o uso ótimo do ambiente alterado é predito que seu comportamento de movimentação deve mudar, seja devido a mecanismos evolutivos ou à plasticidade comportamental (Fahrig 2007).

## O movimento em paisagens degradadas

A forma de obtenção de recursos naturais para suprir as necessidades humanas tem alterado substancialmente as paisagens naturais. À medida que as florestas tropicais são substituídas por pastagem, agricultura e silvicultura, os habitats são perdidos e fragmentados (DeFries et al. 2004, Foley et al. 2005) resultando em numerosos fragmentos de pequeno tamanho e em um aumento das áreas de borda e do isolamento desses fragmentos (Fahrig 2003). Como consequência, alterações bióticas e abióticas – e.g. mudanças nas pressões de competição e predação, mudanças na disponibilidade de nutrientes, redução do tamanho das populações – causam perda e substituição de espécies nos fragmentos resultantes (Pardini et al. 2010, Beca et al. 2017).

Um efeito consistente do isolamento de florestas, decorrente do processo de fragmentação, é a redução do movimento entre fragmentos (Fahrig 2007, Cosgrove et al. 2017). As populações de espécies normalmente são reduzidas e divididas pela matriz produtiva hostil (Sekercioglu et al. 2007, Haddad et al. 2015). Ao mesmo tempo, a possibilidade de recolonização é reduzida, o que aumenta a probabilidade de extinções locais (Fahrig 2007, Sekercioglu et al. 2007). Essa falta de movimento de indivíduos também pode alterar os processos evolutivos e limitar o fluxo de genes, reduzindo a variabilidade genética e a capacidade de adaptação das espécies (Clark et al. 2010, Lancaster et al. 2011). Todos esses efeitos culminam em menor capacidade de persistência das espécies em paisagens fragmentadas. Empobrecidos em diversidade genética e de espécies, processos ecológicos essenciais e serviços ecossistêmicos podem ser comprometidos nos fragmentos remanescentes (Turner 1996, Hooper et al. 2005).

Em contraposição a essas tendências, alguns animais possuem alta capacidade de deslocamento e podem conectar ativamente habitats espacialmente segregados. Ao se moverem na paisagem, essas espécies carregam nutrientes, pólen e propágulos de plantas, micorrizas, e são responsáveis por funções ecológicas fundamentais aos ecossistemas, especialmente após distúrbios (Lundberg and Moberg 2003, Kremen et al. 2007, Jeltsch et al. 2013). Esses animais atuam como agentes de conexão ("mobile links", Gilbert 1980, Lundberg and Moberg 2003) e são representados principalmente por espécies que voam, como insetos, morcegos e aves (Lundberg and Moberg 2003, Sekercioglu 2006). Além de terem alta capacidade de deslocamento, os agentes de conexão normalmente também possuem grande habilidade de sobreviver e se mover em áreas dominadas pelas atividades humanas (Jeltsch et al. 2013), o que permite seu papel no fluxo de espécies, serviços e funções entre os diferentes ambientes de paisagens fragmentadas.

A dispersão de sementes por aves assume uma importância chave nesse contexto. Ela é diretamente responsável pelo sucesso reprodutivo das plantas (Howe and Smallwood 1982, Wunderle Jr 1997, Peterson et al. 1998, da Silva and Tabarelli 2000) e promove o fluxo de genes intra e interpopulacional, influenciando a diferenciação genética e a capacidade de adaptação das espécies (Sork and Smouse 2006, Jeltsch et al. 2013, Galetti et al. 2013). A dispersão também determina o padrão de distribuição espacial das sementes e quais espécies podem coexistir (Jordano et al. 2011). A partir dessa interação ocorrem os demais eventos populacionais, como a germinação, estabelecimento de plântulas e subsequente crescimento e mortalidade das plantas (Nathan e Muller-Landau 2000, Howe e Miriti 2004). Por sua vez, é o movimento dos

agentes dispersores que determina o padrão espacial de deposição das sementes no ambiente (Jordano et al. 2011).

Em florestas tropicais, ao menos 50% e frequentemente 75% ou mais das espécies arbóreas produzem frutos adaptados ao consumo por aves ou mamíferos (Howe and Smallwood 1982). Como em áreas alteradas pelas atividades antrópicas grandes vertebrados normalmente estão ausentes ou são raros, aves e morcegos desempenham o papel principal de dispersão de sementes (Nepstad et al. 1996, Galindo-González et al. 2000, Martínez-Garza and González-Montagut 2002, Cole et al. 2010). Embora os morcegos frequentem áreas abertas, parte das aves as evita, em particular aves florestais (Cardoso da Silva et al. 1996, Nepstad et al. 1996, Medina et al. 2007, Muscarella and Fleming 2007, Martin et al. 2009, Pizo and dos Santos 2011). Mesmo não sendo seus locais preferenciais, muitas espécies de aves utilizam de alguma forma tais habitats em busca de recursos necessários à suas sobrevivências (Guevara and Laborde 1993, Pizo 2004, Sekercioglu et al. 2007) e esses movimentos podem ser suficientes para imigração e redução das taxas de extinção nos fragmentos remanescentes (Ricketts 2001, Antongiovanni and Metzger 2005).

Ao se movimentarem na paisagem carregando sementes, as aves se contrapõem ao efeito negativo da fragmentação, promovendo o fluxo gênico entre população de plantas, favorecendo a diversidade genética e a persistências dessas populações (da Silva and Tabarelli 2000, Jordano et al. 2006, Pizo and dos Santos 2011, Jeltsch et al. 2013). Somado a isso, em paisagens intensamente fragmentadas, a conservação das florestas remanescentes não é suficiente para garantir a perpetuação do bioma e de suas espécies (Jakovac 2007) e deve estar aliada à restauração ecológica de áreas degradadas (Duncan and Chapman 2002, Barbosa 2004, Rodrigues et al. 2009). Nesse contexto, o

comportamento do animal em transportar as sementes e então “plantá-las” em novos ambientes é um serviço prestado a custo zero (Reis e Kageyama 2003). A presença de agentes dispersores não apenas garante a disseminação das espécies locais na área em restauração, mas também adiciona diversas outras espécies alóctones importantes para o processo de regeneração (Wunderle Jr 1997, Silva 2003, Jordano et al. 2006).

### **Efeito da estrutura de paisagens no movimento de aves**

Dada a sua grande movimentação, a distribuição espacial dos recursos e a heterogeneidade das paisagens têm um papel particularmente importante na biologia dos agentes de conexão (Kremen et al. 2007). A habilidade dessas espécies se moverem varia de acordo com as características de percepção e comportamento intrínsecas de cada indivíduo e com a composição e localização dos elementos ou habitats na paisagem (Hansbauer et al. 2010). Paisagens são heterogêneas e seus diferentes elementos são favorecidos ou evitados em graus distintos por cada espécie (Graham and Blake 2001, Sekercioglu et al. 2007, Hansbauer et al. 2010, Zurita and Bellocq 2012). Sekercioglu et al. (2007), por exemplo, observaram na Costa Rica que indivíduos de *Tangara icterocephala* buscavam corredores de mata ripária em paisagens dominadas por plantação de café e pasto devido ao microclima ser mais parecido com o de fragmentos florestais, diferente de *Catharus aurantiirostris*, encontrado em locais com microclima mais quente e seco inclusive dentro dos mesmos tipos de vegetação. Os autores também encontraram uma correlação positiva entre a dependência por florestas e o tamanho da área de vida e distâncias de voo. Zurita e Bellocq (2012) demonstraram que o uso de diferentes elementos da paisagem por aves depende da complexidade de sua estrutura vertical, de forma que silviculturas e agroflorestas são preferidas a ambientes abertos.

Outra fonte de variação para o movimento de agentes de conexão é a própria capacidade de adaptação das espécies, que podem apresentar diferentes comportamentos para otimizar seu movimento dependendo do contexto ambiental. No caso das aves, a heterogeneidade das matrizes, o isolamento e tamanho de fragmentos florestais, a densidade de stepping-stones e a cobertura florestal alteram a disponibilidade de recursos e consequentemente o custo do deslocamento e definem padrões diferentes de movimento (Graham 2001, Sekercioglu et al. 2007, Silva 2012). Levey et al. (2008) constataram que o comportamento de aves dispersoras de sementes se modificou em paisagens heterogêneas em comparação com paisagens com um único tipo de habitat devido à busca por locais preferenciais (bordas de fragmentos). Como consequência, a dispersão de sementes foi irregular e adensada em áreas fragmentadas. Hansbauer et al. (2008) observaram que indivíduos de *Chiroxiphia caudata* possuíam cerca do dobro da área de vida em paisagens fragmentadas se comparada a áreas de floresta contínua devido à necessidade de busca de recursos nos diversos fragmentos.

Tendo esses conhecimentos em vista, ao invés de considerar paisagens modificadas pelo homem como fragmentos imersos em uma matriz agressiva, uma melhor perspectiva para o planejamento de projetos de preservação de ecossistemas é tratá-las como mosaicos de diferentes tipos de coberturas vegetais nativas ou antrópicas (Hansbauer et al. 2009), comunidades interativas e usos do solo, com valores para a conservação de ecossistemas naturais (Wiens 2008). Com essa abordagem, as necessidades humanas e a biodiversidade deixam de serem inimigas e as potenciais consequências dos diferentes usos do solo sobre as espécies e suas interações podem ser melhor compreendidas visando à conciliação entre os interesses econômicos, sociais e ambientais (Ricketts 2001, Lindenmayer et al. 2008, Wiens 2008).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

---

Nesta tese de doutorado, buscamos descrever diversos preditores e consequências do movimento de aves florestais abundantes da Mata Atlântica (Fig. 1). Iniciamos descrevendo como atributos funcionais – peso e dieta – e correlações filogenéticas podem ser usados de forma eficiente para estimar parâmetros de movimento espécie-específicos, em uma abordagem inovadora baseada em comunidades e conjunta para espécies (*Joint-Species Movement Model*, Capítulo 1). Aprofundamo-nos no desenvolvimento dessa abordagem expandindo-a a modelos multi-paisagens (Capítulo 2), o que nos permitiu verificar que aspectos estruturais de paisagens fragmentadas afetam o movimento de aves florestais. Mostramos em nossos resultados que a distância de voo de aves e o uso de manchas arbóreas têm uma relação negativa com a cobertura florestal, enquanto que intervalos de pouso e o uso de manchas florestais aumentam com o aumento do isolamento da paisagem. Por fim, apresentamos as consequências das diferenças de comportamento de movimento, devido a variações em atributos funcionais ou a alterações causadas pelo ambiente, sobre serviços ecossistêmicos baseados em aves: polinização, controle de pragas e dispersão de sementes (Capítulos 2 e 3). Mostramos que o fluxo de aves para a matriz aumenta com a cobertura florestal, o que pode ampliar a dispersão de sementes para áreas degradadas e o controle de pragas. Usando simulações de movimentos de aves e sementes, encontramos evidência da importância da abundância de aves para o aumento da dispersão de sementes desde fragmentos fonte para áreas degradadas. Por sua vez, a conectividade de fragmentos de florestas aumenta com a redução do isolamento da matriz, promovida pela presença de poleiros na matriz de pasto

(*stepping-stones*). Em nossas simulações, a distância de dispersão de sementes foi alterada positivamente apenas pela presença de *stepping-stones*.

Os resultados apresentados nesta tese convergem ao demonstrar a importância de aves comuns em paisagens fragmentadas no fluxo de recursos e espécies nestas paisagens. As espécies de aves observadas neste trabalho, embora florestais, frequentam áreas com predomínio de atividades humanas, promovendo serviços ecossistêmicos entre os diferentes habitat. Trabalhos anteriores sobre o movimento de aves em paisagens tropicais degradadas abordaram um número reduzido de espécies ou aves florestais que, em geral, restringem suas atividades ao interior de fragmentos (por exemplo, Graham 2001, Hansbauer et al. 2008, Uriarte et al. 2011). Essas aves florestais cruzam pequenas distâncias em áreas abertas para alcançar recursos em outros fragmentos e novas áreas de colonização (Boscolo et al. 2008, Awade and Metzger 2008). Apesar desse tipo de estudo ter implicações importantes para o entendimento de dinâmica de populações e para a conservação da biodiversidade, ele limita a compreensão dos mecanismos responsáveis pelas mudanças ecossistêmicas observadas devido às atividades antrópicas. Somado a isso, cada vez mais pesquisadores têm apontado o papel de espécies generalistas na resiliência de florestas tropicais (Carlo and Morales 2016, Da Silveira et al. 2016, Emer et al. 2018) e na estabilidade da provisão de serviços ecossistêmicos (Winfrey et al. 2015, Genung et al. 2017).

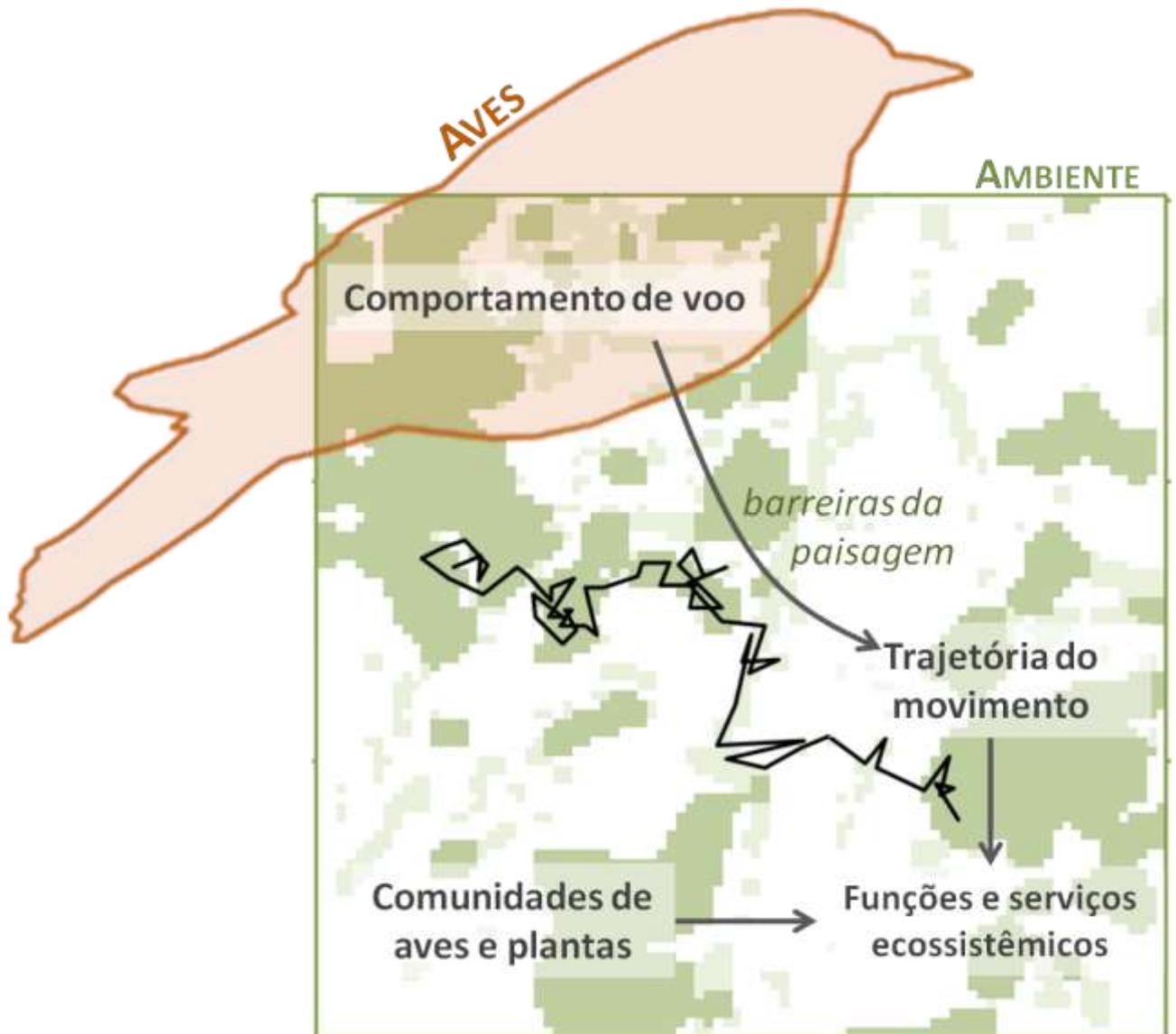
Destacamos também o papel chave da presença de poleiros na matriz como catalisadora da conectividade de habitat, não só entre fragmentos de floresta como na interface entre habitat distintos. Seja em pequenos agrupamentos ou isoladas, árvores remanescentes na matriz oferecem proteção e recursos para a fauna (Herrera and García 2009, Pizo and dos Santos 2011), são núcleos de biodiversidade (Prevedello et al. 2017) e facilitadoras do estabelecimento de espécies nativas (Manning et al. 2006). A

presença de árvores remanescentes também é benéfica para a criação de gado, já que proporcionam sombreamento e um abrigo microclimático para os animais (Hartel et al. 2017). Apesar de sua importância, árvores em áreas produtivas não são protegidas pela legislação ambiental brasileira, e sua manutenção pode ser evitada por produtores rurais devido a limitações técnicas ou econômicas e falta de incentivos governamentais (Murgueitio et al. 2010, Athayde et al. 2015). Nosso estudo ajuda a entender em quais situações de estrutura de paisagem o movimento de aves pode ser mais beneficiado pela manutenção de árvores na matriz, com potencial para uso na redução dos custos da conservação da biodiversidade e serviços ecossistêmicos, e planejamento de legislação adequada para o manejo de paisagens. Além disso, nossos resultados indicam uma importância relativamente maior de árvores remanescentes para aves que precisam de maiores áreas de vida, especialmente frugívoros e espécies grandes. Nesse contexto, esta tese ressalta que diferentes estratégias de conservação podem afetar de modo distinto as diversas espécies, serviços e funções ecossistêmicos. Nossos resultados também evidenciam a falta de informação quanto aos efeitos da distribuição espacial de *stepping-stones* na matriz para a efetividade de sua função de conexão de habitats. Essas estruturas podem assumir diversos formatos estruturais, desde árvores isoladas, até pequenos capões, cercas-vivas e corredores de mata ripária, e podem estar em maiores ou menores densidades em paisagens rurais, a diferentes distâncias de fragmentos florestais. Todas essas características têm potencial para limitar ou facilitar o uso de *stepping-stones* pela fauna (Cole et al. 2010, Pizo and dos Santos 2011). Além disso, ainda é debatida a hipótese de que o aumento de recursos na matriz pode causar escoamento de diversidade e serviços na paisagem, com efeitos inversos aos buscados na conservação. Pérez-Hernández et al. (2015), por exemplo, encontraram uma menor conectividade funcional para árvores de *Persea lingue* em paisagens com corredores.

Assim, mais estudos são necessários para entendermos as implicações da interação do movimento de aves com a estrutura da paisagem para a provisão de serviços ecossistêmicos e para o manejo da biodiversidade.

Embora com uma abordagem baseada em comunidades, não apresentamos dados de movimento de espécies especialistas de floresta, em geral mais sensíveis a alterações ambientais. Para a conservação das populações dessas aves, o aumento de habitat adequado é mais importante do que melhorar a permeabilidade da matriz (Phalan et al. 2011). Além disso, não se sabe ainda a importância relativa de espécies sensíveis às atividades humanas ou raras para a provisão de serviços ecossistêmicos. Como espécies generalistas de habitat são abundantes em áreas antrópicas, onde a demanda por serviços ecossistêmicos é maior, seu papel ambiental torna-se mais evidente. No entanto, a perda de espécies mais vulneráveis reduz a integridade de processos ecológicos (Leitão et al. 2016), com efeitos, por exemplo, em dinâmicas evolutivas (Galetti et al. 2013) e no estoque de carbono (Bello et al. 2015).

Acreditamos que este trabalho oferece uma base consistente para uma mudança de escala em estudos de movimento – de abordagens baseadas em espécie para as baseadas em comunidades – e para o entendimento dos mecanismos de geração de funções ecológicas e provisão de serviços ecossistêmicos, particularmente em áreas tropicais (Fig. 1). Esse tema será potencialmente beneficiado pelo aumento de dados empíricos em situações que abranjam a heterogeneidade de paisagens fragmentadas, permitindo o aprimoramento da conservação da biodiversidade.



**Figura 1.** Resumo dos principais fatores estudados nesta tese de doutorado.

Características intrínsecas às aves interagem com fatores ambientais para moldar seus comportamentos de voo. A sequência de voos compõe trajetórias na paisagem em função da permeabilidade das coberturas de solo, que podem facilitar o movimento (como pela presença de poleiros), ou dificultá-lo. As características das trajetórias das aves determinam o fluxo de serviços e funções ecossistêmicas, cuja intensidade é modulada pela comunidade de aves e plantas no ambiente. As variáveis abordadas nesse estudo foram: (1) Aves - tamanho, dieta e características filogenéticas; (2) Ambiente - (cobertura florestal e isolamento médio; (3) Comportamento de voo -

distância de voo, preferência por habitat e tempo de pouso; (4) barreiras da paisagem – presença e quantidade de poleiros; (5) Comunidade de aves e plantas – abundância de aves e frutos; (6) Funções e serviços ecossistêmicos – distância e densidade de dispersão de sementes simulada.

## Referências

- Athayde, E. A., L. F. Cancian, L. M. Verdade, and L. P. C. Morellato. 2015. Functional and phylogenetic diversity of scattered trees in an agricultural landscape: implications for conservation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 199:272–281.
- Awade, M., and J. P. Metzger. 2008. Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecology* 33:863–871.
- Bello, C., M. Galetti, M. A. Pizo, L. F. S. Magnago, M. F. Rocha, R. A. F. Lima, C. A. Peres, O. Ovaskainen, and P. Jordano. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1:1–11.
- Boscolo, D., C. E. Candia-Gallardo, M. Awade, and J. P. Metzger. 2008. Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for Lesser Woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica* 40:273–276.
- Carlo, T. A., and J. M. Morales. 2016. Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology* 97:1819–1831.
- Cole, R. J., K. D. Holl, and R. A. Zahawi. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications* 20:1255–1269.
- Emer, C., M. Galetti, M. A. Pizo, P. R. Guimarães, S. Moraes, A. Piratelli, and P. Jordano. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes - a metanetwork approach. *Ecology Letters*.
- Galetti, M., R. Guevara, M. C. Côrtes, R. Fadini, S. Von Matter, A. B. Leite, F. Labecca, T. Ribeiro, C. S. Carvalho, R. G. Collevatti, M. M. Pires, P. R. Guimarães, P. H. Brancalion, M. C. Ribeiro, and P. Jordano. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340:1086–1090.
- Genung, M. A., J. Fox, N. M. Williams, C. Kremen, J. Ascher, J. Gibbs, and R. Winfree. 2017. The relative importance of pollinator abundance and species richness for the temporal variance of pollination services. *Ecology* 98:1807–1816.
- Graham, C. H. 2001. Factors influencing movement patterns of Keel-Billed Toucans in a fragmented tropical landscape in southern Mexico. *Conservation Biology* 15:1789–1798.
- Hansbauer, M. M., I. Storch, S. Leu, J.-P. Nieto-Holguin, R. G. Pimentel, F. Knauer, and J. P. W. Metzger. 2008. Movements of neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 141:782–791.
- Hartel, T., K.-O. Réti, and C. Craioveanu. 2017. Valuing scattered trees from wood-pastures by farmers in a traditional rural region of Eastern Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 236:304–311.
- Herrera, J. M., and D. García. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149–158.
- Leitão, R. P., J. Zuanon, S. Villéger, S. E. Williams, C. Baraloto, C. Fortunel, F. P. Mendonça, and D. Mouillot. 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20160084.

- Manning, A. D., J. Fischer, and D. B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311–321.
- Murgueitio, E., Z. Calle, F. Uribe, A. Calle, and B. Solorio. 2010. Native trees and shrubs for the productive rehabilitation of tropical cattle ranching lands. *Forest Ecology and Management* 261:1654–1663.
- Pérez-Hernández, C. G., P. M. Vergara, S. Saura, and J. Hernández. 2015. Do corridors promote connectivity for bird-dispersed trees? The case of *Persea lingue* in Chilean fragmented landscapes. *Landscape Ecology* 30:77–90.
- Phalan, B., M. Onial, A. Balmford, and R. E. Green. 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333:1289–1291.
- Pizo, M. A., and B. T. P. dos Santos. 2011. Frugivory, post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a brazilian fragmented landscape. *Biotropica* 43:335–342.
- Prevedello, J. A., M. Almeida-Gomes, and D. B. Lindenmayer. 2017. The importance of scattered trees for biodiversity conservation: a global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 55:205–2014.
- Da Silveira, N. S., B. B. S. Niebuhr, R. de L. Muylaert, M. C. Ribeiro, and M. A. Pizo. 2016. Effects of land cover on the movement of frugivorous birds in a heterogeneous landscape. *Plos One* 11:e0156688.
- Uriarte, M., M. Anciães, M. T. B. Silva, P. Rubim, E. Johnson, E. M. Bruna, M. Anciaes, M. T. B. Da Silva, P. Rubim, E. Johnson, E. M. Bruna, M. Anciães, M. T. B. Da Silva, P. Rubim, E. Johnson, and E. M. Bruna. 2011. Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92:924–937.
- Winfrey, R., J. W. Fox, N. M. Williams, J. R. Reilly, and D. P. Cariveau. 2015. Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters* 18:626–635.