

Efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades de aves

Márcio Rodrigo Gimenes^{1*} e Luiz dos Anjos²

¹Universidade Estadual de Maringá, Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Nupélia, Av. Colombo 5790, Maringá, 87020-900, Paraná, Brasil. ²Universidade Estadual de Londrina, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Caixa Postal 6001, 86051-970, Londrina, Paraná, Brasil. e-mail: llanjos@sercomtel.com.br. *Autor para correspondência. e-mail: mrgimenes@hotmail.com

RESUMO. Este trabalho discute os efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades de aves verificados em diversos estudos, e apresenta considerações para a conservação da avifauna. Os principais fatores ambientais determinantes da riqueza de aves em florestas e que são alterados no processo de fragmentação são a área florestal, o grau de isolamento, a diversidade de habitats e o efeito de borda. Os diversos estudos diferiram em seus resultados em relação aos efeitos da fragmentação sobre a avifauna, mas alguns padrões são notáveis: 1. extinção seletiva de espécies nos fragmentos (há grupos mais susceptíveis ou mais resistentes ao processo, enquanto outros são até beneficiados); 2. densidade compensatória (aumento na densidade de algumas espécies em relação a sua densidade em florestas contínuas). Os resultados levam à conclusão de que para uma plena conservação da comunidade de aves florestais de uma região é necessária a conservação das grandes florestas, ao invés de diversos fragmentos pequenos.

Palavras-chave: aves, biogeografia de ilhas, conservação, fragmentos florestais, SLOSS.

ABSTRACT. Effects of forest fragmentation on bird communities. Effects of forest fragmentation on bird communities and considerations for avifauna conservation are discussed here. Forest area, isolation, habitat diversity, and edge effect are the main environmental factors that determine bird richness in forests, and they undergo alterations during forest fragmentation. Several studies have shown different results regarding to fragmentation effects on the avifauna, and some of them are noticeable, such as: (1) selective extinction within the fragments, i. e., some groups are more susceptible than others to the process and some other groups are even benefited by fragmentation; (2) compensatory density, meaning that there is a density increase of some species in relation to their density in continuous forests. It has been enforced that it is necessary to preserve large extensions of forests instead of preserving several small fragments.

Key words: birds, islands biogeographic, conservation, forests fragments, SLOSS.

Introdução

A fragmentação florestal é um fenômeno amplamente distribuído e associado à expansão de fronteiras de desenvolvimento humano (Viana *et al.*, 1997). Clareiras nas florestas naturais criadas para agricultura, desenvolvimento urbano e outros propósitos originam paisagens fragmentadas, contendo remanescentes da vegetação natural circundados por habitats matriz de vegetação alterada ou urbanizados. A capacidade desses fragmentos isolados em manter a biota regional é de grande interesse na biologia da conservação (Warburton, 1997).

A teoria da biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson, 1967) analisou os fatores determinantes da

riqueza de espécies em ilhas e enfatizou que muitos dos princípios observados em remotos arquipélagos aplicam-se a “habitats insulares” no continente. De fato, a similaridade entre ilhas e fragmentos florestais circundados por um ambiente modificado por ação antrópica, estimulou pesquisas posteriores aplicando alguns dos princípios da biogeografia de ilhas para explicar a riqueza de espécies em fragmentos florestais. Os resultados têm sido aplicados no planejamento de reservas naturais para a conservação de biotas insulares em paisagens fragmentadas. Entretanto, Warburton (1997) ressaltou que há críticas à aplicação da teoria com essa finalidade, pois entre outros problemas (como discutido adiante), ela não prevê informações sobre a composição de

espécies que os habitats fragmentados podem suportar.

Partindo-se dos princípios da relação área-número de espécies e da teoria da biogeografia de ilhas, iniciou-se um amplo debate em relação à seleção de reservas naturais, cujo principal ponto estava na escolha entre preservar uma grande floresta ou vários fragmentos pequenos (SLOSS). Diamond (1975) e Wilson e Willis (1975) posicionaram-se a favor de optar-se por uma grande floresta, já que ela pode suportar mais espécies em equilíbrio com baixa taxa de extinção, idéia essa contestada por alguns estudos (Simberloff e Abele, 1976; Higgs e Usher, 1980; McCoy e Mushinsky, 1994).

As espécies de aves que evoluíram em florestas contínuas muitas vezes não dispõem de características ecológicas que lhes permitam sobreviver em fragmentos florestais (Blondel, 1991). O grau de tolerância de cada espécie a modificações no seu ambiente varia conforme sua capacidade de modificar ou ampliar seu nicho, ajustando-o às novas condições do habitat (Welty e Baptista, 1962). Dessa forma, são esperadas diferentes respostas das diferentes espécies de aves ao processo de fragmentação de uma ampla floresta.

São vários os trabalhos que abordam os efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades de aves (Moore e Hooper, 1975; Forman *et al.*, 1976; Galli *et al.*, 1976; Willis, 1979; Hilty, 1985; Rappole e Morton, 1985; Bierregaard, 1990; Wilcove e Robinson, 1990; Blondel, 1991; Aleixo e Vielliard, 1995; Anjos *et al.*, 1997; Restrepo *et al.*, 1997; Warburton, 1997; Anjos e Boçon, 1999; Gimenes e Anjos, 2000). Os resultados obtidos nesses estudos têm variado consideravelmente, o que segundo Restrepo *et al.* (1997), provavelmente reflete a complexa relação entre a modificação do habitat e a perda da biodiversidade, a diferença entre os locais estudados e uma possível descombinação entre a escala dos problemas sendo avaliados e os métodos usados.

Como consequência, não são muitos os padrões que podem ser estabelecidos refletindo os efeitos da fragmentação sobre as comunidades de aves e como esses fatores interagem influenciando o ecossistema. As aves são consideradas ideais indicadores ecológicos para o ambiente terrestre (Stotz *et al.*, 1996) e a análise das respostas das comunidades de aves à fragmentação de florestas proporciona uma forma de avaliar as condições desse ambiente e sua capacidade em manter a biodiversidade do local.

O objetivo deste trabalho é descrever os efeitos da fragmentação de florestas sobre as comunidades de aves verificados em diversas pesquisas realizadas

em diferentes regiões, mostrando algumas variações nos resultados e, principalmente, os padrões observados. Antes disso, serão discutidos os principais fatores ambientais que influenciam a riqueza e a composição de espécies de aves em florestas, destacando-se as modificações que ocorrem nesse ambiente com a fragmentação. Para finalizar, serão ressaltadas algumas considerações para a conservação da avifauna, referentes ao processo de fragmentação de florestas, baseadas nos trabalhos realizados.

Principais fatores ambientais que influenciam a riqueza e a composição de espécies de aves em uma floresta e as modificações provocadas pela fragmentação

1. Área da floresta

Uma das mais genuínas relações em Ecologia é o aumento da riqueza de espécies com o aumento da área amostral de um local, sendo que três mecanismos foram propostos para explicar essa relação. O primeiro, a hipótese da amostragem passiva (Connor e McCoy, 1979), diz que o número de espécies registradas em um local é o resultado do esforço amostral, ou seja, conforme aumenta-se a área amostral, maior é o número de indivíduos registrados e o número de espécies representadas. Os outros dois mecanismos, a hipótese do equilíbrio dinâmico (MacArthur e Wilson, 1963 e 1967) e a hipótese da diversidade de habitats (Williams, 1964), serão discutidos adiante.

Vários trabalhos constataram uma direta relação entre a área e o número de espécies de aves em ilhas ou fragmentos florestais (Moore e Hooper, 1975; Forman *et al.*, 1976; Galli *et al.*, 1976; Connor e McCoy, 1979; Willis, 1979; Wright *et al.*, 1985; Anjos e Boçon, 1999), mas Warburton (1997) apontou que existem variáveis ambientais que podem estar implícitas dentro do fator área e que afetam a diversidade de aves. Considerando isso, Forman *et al.* (1976) e Galli *et al.* (1976) avaliaram a riqueza de aves em fragmentos florestais circundados por campos abertos nos EUA. Apesar de terem diferentes áreas, os fragmentos eram bastante homogêneos entre si, inclusive na heterogeneidade da vegetação. Eles observaram que o aumento do número de espécies de aves era devido unicamente ao aumento da área do fragmento, e que aproximadamente metade das espécies registradas eram tamanho-dependentes, ou seja, estavam presentes desde o maior fragmento até um fragmento com determinada área mínima, não sendo registradas em fragmentos menores do que esse.

Quase todas as espécies tamanho-dependentes eram insetívoras ou carnívoras.

Os resultados demonstraram que o aumento no número de espécies de aves relacionado à área da floresta foi devido a um progressivo encontro de diferentes áreas mínimas das espécies insetívoras (0,8ha) e carnívoras (10ha), o que é consistente com o crescimento no tamanho do território de alimentação requerido para aves ao longo de um gradiente de dieta, desde espécies herbívoras até insetívoros e carnívoros. Segundo os autores, no local estudado, apenas fragmentos acima de 40ha suportariam uma completa comunidade de aves regional. Assim, a diminuição da área florestal, acarretada pela fragmentação, pode afetar não apenas o número, mas também a composição das espécies de aves presentes.

2. Grau de isolamento

Em algumas ilhas da Melanésia, Micronésia e Polinésia não foi verificada uma direta relação entre a área e o número de espécies de aves presentes, fato que MacArthur e Wilson (1963) atribuíram a diferentes distâncias entre cada uma dessas ilhas e a região de origem dessa fauna, ou seja, a avifauna dessas ilhas tornava-se progressivamente mais empobrecida com a distância do continente. Para explicar o fenômeno, os autores propuseram o modelo do equilíbrio dinâmico, no qual haveria um balanço entre a imigração e a extinção sobre a ilha, mediado pela área e pelo grau de isolamento.

A taxa em que novas espécies entram na ilha por colonização cairia conforme o número de espécies sobre a ilha aumentasse, pois diminuiria a chance de um imigrante ser uma espécie ainda não estabelecida na ilha, até que nenhuma nova espécie estivesse chegando. A taxa de extinção sobre a ilha seria proporcional ao número de espécies presentes. A chance de extinção seria negativamente correlacionada com o tamanho da população de uma espécie, que por sua vez seria positivamente correlacionado com a área da ilha. Então, quanto menor fosse a área, menor seria o tamanho das populações, havendo mais espécies raras com maior chance de extinção. O número de espécies sobre a ilha se manteria estabilizado através de elevações e de quedas periódicas nas taxas de imigração e de extinção, conforme o número de espécies presentes na ilha. Assim, uma ilha que é mais isolada do local de origem de colonização (ou por algum outro motivo tem um menor valor na taxa de imigração) teria um menor número de espécies presentes.

Entretanto, MacArthur e Wilson (1967) reconheceram algumas limitações nesse modelo.

Primeiro, pouco se sabe sobre a precisa forma das curvas de imigração e de extinção e poucos prognósticos numéricos podem ser feitos. Também é pouco provável que as curvas de imigração e de extinção tenham uma forma regular para diferentes faunas em diferentes ilhas e para diferentes épocas em uma mesma ilha. Mais importante, o modelo coloca de uma forma muito simples os processos de imigração e de extinção, que na verdade são bem difíceis de quantificar. Além disso, Bierregaard (1990) ressaltou que é muito simplista o pensamento de que apenas um balanço entre imigração e extinção determinaria o número de espécies em ilhas e que há outros fatores envolvidos, como, por exemplo, a diversidade de habitats.

Associado à teoria da biogeografia de ilhas está a idéia dos ciclos de “*taxa*”, conceito esse cunhado por Wilson (1959 e 1961) e recentemente revisado por Ricklefs e Bermingham (2002). A idéia refere-se a fases sequenciais de expansão e contração da distribuição geográfica de espécies, comumente associadas a mudanças na distribuição ecológica e a adaptações às mudanças nas relações ecológicas durante o ciclo. A importância desse processo nas análises biogeográficas está na sua ênfase sobre as interações evolutivas e ecológicas entre espécies colonizadoras e residentes, o que influencia a dinâmica de extinção e estabelece padrões de distribuição geográfica. Assim como a teoria da biogeografia de ilhas, os ciclos de “*taxa*” foram inicialmente propostos para ilhas (então, o fator isolamento teria forte influência no processo), mas com a convicção por parte dos autores de sua ocorrência também no continente.

Um exemplo da influência do isolamento sobre o número de espécies são as ilhas do Hawaii, onde as plantas e animais das florestas nativas têm alto grau de endemismo e diversidade bem abaixo do que normalmente se encontra no continente, na mesma região geográfica. Ralph (1990) atribuiu esse fato ao extremo isolamento dessas ilhas, o que impede o sucesso de colonização da maioria das espécies do continente, inclusive de muitas aves.

O grau de isolamento afeta o número de espécies não apenas em ilhas. Fragmentos florestais circundados por um habitat matriz muito diferente da vegetação florestal e isolados de outras florestas costumam apresentar efeitos do isolamento semelhantes aos verificados em ilhas (Terborgh *et al.*, 1997). As clareiras de florestas ao redor do fragmento podem representar uma barreira para muitas espécies de aves adaptadas a viverem no interior das florestas, o que impede o fluxo de indivíduos entre os fragmentos, podendo com o

tempo diminuir a variabilidade genética dessas populações. De fato, transições abruptas entre diferentes tipos de vegetação representam uma barreira à dispersão de aves, como constatado por Hayes (1995) no Paraguai. Goosem (1997) afirmou que até mesmo estreitas clareiras lineares, abertas no interior de uma floresta para servirem de estradas, funcionam como barreiras para muitas espécies. Em ambientes isolados, freqüentemente ocorre a extinção de populações locais e uma maneira de a espécie voltar a ocupar a área é por meio de recolonização, que só pode ser efetuada se áreas-fonte estiverem suficientemente próximas das áreas a serem colonizadas (Simberloff e Abelle, 1982).

3. Diversidade de habitats e heterogeneidade da vegetação

Williams (1964) sugeriu que a relação entre a área e o número de espécies é obtida de uma correlação entre a área e a diversidade de habitats. Com o aumento da área também aumentaria a diversidade de habitats, cada um com um conjunto de espécies associadas, resultando em um aumento da riqueza de espécies. A variável do habitat mais relevante é o nível de heterogeneidade da vegetação (Boecklen, 1986), comumente estando diretamente relacionado à diversidade de aves.

Willson (1974) constatou adição de guildas e no número de espécies dentro de cada guilda em uma série de ambientes com crescente complexidade estrutural da vegetação em Champaign-Urbana, EUA, sendo que a presença de árvores no ambiente teve grande importância para o acréscimo de espécies de aves. A autora concluiu que o acréscimo de aves foi devido à divisão do ambiente em manchas tridimensionais, levando a novas possibilidades de exploração do habitat. Já James (1982) correlacionou o número de espécies de aves, em várias florestas nos EUA, ao número de espécies de árvores presentes e, também, à porcentagem da cobertura da floresta, ou seja, da copa das árvores.

A composição florística de uma floresta é um importante fator determinante da riqueza e da distribuição de aves, já que diferentes espécies de aves exibem diferentes formas de utilização do habitat e de comportamento de forrageamento, conforme a espécie de planta utilizada (Karr, 1990a). Quanto maior a variedade de espécies vegetais em uma floresta tende-se a ser maior a variedade de recursos alimentares disponíveis, o que é fundamental para elevar a riqueza de aves (Holmes, 1990a). Associada à composição florística, a estrutura da vegetação também é importante na determinação da riqueza de aves, já que um crescimento na

complexidade estrutural provêm um conseqüente crescimento de locais de forrageamento sobre os quais as espécies podem especializar-se, permitindo a adição de novas guildas e de mais espécies em já existentes guildas (Karr, 1990b).

Comparando diferentes censos de aves em várias áreas, MacArthur e MacArthur (1961) chegaram a julgar que o perfil da floresta seria mais importante do que a diversidade de espécies de plantas na determinação da diversidade de aves, idéia não mais aceita atualmente. Segundo Holmes (1990a), a fisionomia da vegetação influencia na facilidade ou no sucesso com que as aves podem obter seus recursos e quanto maior a variedade estrutural encontrada na vegetação de uma floresta, maior a possibilidade de um maior número de espécies de aves encontrar substratos adequados para otimizar suas atividades fundamentais, como forrageamento e nidificação.

Outra característica estrutural das florestas, mais acentuada em florestas tropicais, é o padrão de distribuição em manchas dos recursos. As aves reconhecem e acompanham esse padrão de distribuição. A separação ocorre tanto no sentido horizontal como no vertical, sendo que as florestas tropicais podem ter de 5 a 7 estratos verticais, contra 2 ou 3 das florestas temperadas, cada um com características próprias, abrigando uma diferente fauna de insetos e outros recursos importantes para as aves (Hallé, 1990; Karr, 1990a, b). Isso faz com que muitas espécies de aves estejam intimamente relacionadas com um desses estratos, enquanto outras espécies podem utilizar vários deles, conforme esses autores.

Assim, a via pela qual as aves obtêm seus recursos difere entre as espécies e entre os microhabitats e uma ave pode ter diferente nível de sucesso conforme o substrato e estrato onde está atuando. Então, diferentes espécies de plantas e diferentes padrões de fisionomia na vegetação correspondem a diferentes microhabitats para as aves em uma floresta (Holmes, 1990b). A fragmentação pode quebrar essa variedade de microhabitats que havia na floresta anteriormente, fazendo que alguns microhabitats permaneçam em um fragmento e outros desapareçam. As espécies que precisam de um microhabitat específico podem desaparecer nos fragmentos onde ele deixou de existir e as espécies que periodicamente requerem diferentes microhabitats, que passaram a estar presentes em diferentes fragmentos, podem estar impossibilitadas de alcançá-los devido às barreiras provocadas pela fragmentação (Wilcove e Robinson, 1990).

4. Efeito de borda, hábitat matriz e formato da floresta

O efeito de borda resulta de uma interação de ecossistemas adjacentes separados por uma transição abrupta. O significado tradicional dessa interface entre dois tipos de habitats é de que essa é uma área de alta riqueza, com espécies de ambos os ambientes utilizando-se da região de ecótono. Entretanto, tem-se tornado claro que, no caso das florestas, a borda sofre forte influência do ambiente aberto ao redor, o que é bastante prejudicial a muitos organismos florestais (Wilcove *et al.*, 1986). Uma das mais importantes modificações proporcionadas pela fragmentação de uma floresta é o aumento da proporção da borda exposta a outros habitats em relação ao interior da floresta, sendo que, em muitos casos, a paisagem de borda passa a ser uma característica dominante no fragmento e a influência do efeito de borda torna-se extensiva sobre este (Kapos *et al.*, 1997).

Turton e Freiburger (1997) caracterizaram três tipos de efeito de borda: abiótico, envolvendo mudanças nas condições físicas resultantes da proximidade de um habitat estruturalmente bastante diferente ao redor da floresta; biológico direto, envolvendo mudanças na distribuição e abundância de espécies causadas pela alteração das condições físicas próximas à borda; biológico indireto, resultado das mudanças nas interações entre as espécies nas proximidades da borda. Para esses autores, as influências abióticas mais importantes sobre a borda de uma floresta são a mais alta taxa de radiação solar e temperatura do ar e do solo (com menor umidade deste) em relação ao interior da mata, pois esses fatores conduzem muitos processos biológicos (fotossíntese, desenvolvimento da vegetação, decomposição e ciclo de nutrientes). A intensidade dessas modificações varia não apenas com a distância da borda, mas também com o aspecto dessa, ou seja, sua orientação em relação à posição do sol, sua estratificação vertical, além do formato, do tamanho e da idade do fragmento. De especial importância é a idade da borda, ou seja, há quanto tempo ela foi criada, pois as modificações microclimáticas podem desaparecer ou tornar-se mais complexas com o passar do tempo, devido às mudanças na estrutura da vegetação local (Kapos *et al.*, 1997). Um efeito abiótico que pode ser drástico sobre fragmentos florestais é o vento. Laurance (1997) analisou fragmentos florestais na Austrália e notou que os danos provocados por fortes rajadas de vento eram a principal causa do elevado nível de degradação naqueles com até 600ha, verificando na borda da floresta uma substituição da vegetação

original por espécies adaptadas a ambientes perturbados.

Kapos *et al.* (1997) demonstraram a influência que a formação de uma nova borda teve sobre a vegetação em recém-criados fragmentos florestais na Amazônia. Eles notaram modificações no padrão de distribuição de algumas plantas do estrato inferior, sendo que algumas espécies foram prejudicadas e outras indiferentes ao novo ambiente. Também constataram alta taxa de mortalidade de árvores próximo à borda, propiciando alta frequência de aberturas na vegetação dessa região da mata, o que pode influenciar no processo de evapotranspiração das plantas. Analisando um fragmento florestal de 9,5ha na região da Mata Atlântica, Viana *et al.* (1997) também observaram alta taxa de mortalidade de árvores próximas à borda e concluíram que o efeito de borda está mais relacionado a fatores afetando a mortalidade do que a fatores afetando o recrutamento de árvores.

Considerando-se todas essas peculiaridades da borda de uma floresta, em relação ao seu interior, são esperadas diferenças na composição da avifauna nessas duas regiões. Muitas aves adaptadas a ambientes mais abertos do que uma floresta utilizam sua borda, mas não adentram ao interior dessa. Entretanto, em pequenos fragmentos florestais com pequena área de interior em relação à borda, essas aves podem ocupar todo o fragmento (Goosem, 1997). As espécies de aves que invadem fragmentos normalmente possuem alta habilidade de dispersão e são generalistas em relação à alimentação e à utilização do habitat, ao contrário da maioria daquelas que vivem no interior das florestas, normalmente com baixo potencial de dispersão através de áreas abertas e bastante especializadas, o que certamente as deixam inferiorizadas na competição com as invasoras (Lovejoy *et al.*, 1986). Esse fator, associado ao aumento de pequenos predadores e parasitas de ninho em fragmentos (Wilcove e Robinson, 1990), fazem que o efeito de borda tenha uma ação negativa sobre as aves florestais em pequenos fragmentos, embora algumas aves florestais generalistas já se mostrem adaptadas ao ambiente de borda (Stotz *et al.*, 1996). Quanto mais circular e compactado for o formato do fragmento, maior será a área de interior em relação à borda, o que faz com que menor porção da floresta sofra os danos do efeito de borda. Já fragmentos estreitos ou irregulares têm grande proporção de borda em relação ao interior, o que significa maior prejuízo para as aves adaptadas ao interior da floresta (Wilcove e Robinson, 1990; Turton e Freiburger, 1997).

Sisk *et al.* (1997) verificaram a importância de se considerar a influência que o habitat circundante (habitat matriz) exerce sobre fragmentos florestais, analisando vários fragmentos na Califórnia, onde o habitat matriz diferia entre eles. Constataram que fragmentos similares, mas circundados por habitats matriz que diferiam na estrutura da vegetação e composição de espécies, suportaram diferentes comunidades de aves, enquanto que fragmentos circundados por um mesmo tipo de habitat matriz foram compostos por comunidades similares. Assim, a intensidade das consequências do efeito de borda sobre as aves que vivem em um fragmento florestal depende em parte da composição da fauna que vive no ambiente circundante, ou seja, quanto maior o número de competidores, predadores e parasitas do ninho capazes de invadir o fragmento, maior será o prejuízo para as aves florestais (Wilcove *et al.*, 1986).

Warburton (1997) afirmou que o nível de intolerância de uma ave florestal ao seu habitat matriz é um forte determinante de sua local vulnerabilidade e que as espécies florestais que conseguem se deslocar nessas áreas abertas são mais efetivas na dispersão entre florestas, o que faz com que suas populações em fragmentos sejam reforçadas por contribuições demográficas e genéticas de imigrantes. Assim sendo, as espécies tolerantes ao habitat matriz são mais prováveis a, também, tolerar as mudanças ecológicas em ambientes fragmentados, tais como o efeito de borda e a elevada perturbação da floresta. Em certos estudos, entretanto, foi atribuído um aspecto positivo ao habitat matriz, devido a esse ter agido como um facilitador do fluxo da fauna e como uma forma de habitat (Lindenmayer, 1993).

A principal fonte de críticas à extrapolação dos princípios da teoria da biogeografia de ilhas para fragmentos florestais está justamente nos itens efeito de borda e habitat matriz. Ao contrário das ilhas verdadeiras, circundadas por água, fragmentos florestais são circundados por um habitat matriz que permite a livre movimentação de muitos competidores, predadores e parasitas de ninho das aves florestais, o que proporciona um efeito de borda muito mais intenso do que em ilhas, pelo menos em relação às características bióticas (Sieving e Karr, 1997; Terborgh *et al.*, 1997).

Consequências da fragmentação sobre a avifauna

Tem sido alvo de grande interesse nas últimas décadas a análise de como os organismos reagem ao processo de degradação das florestas (Soulé, 1986; Wilson, 1988) e a viabilidade das populações

persistentes (Gilpin e Soulé, 1986; Soulé, 1987). Vários trabalhos buscaram desvendar os efeitos que as modificações provocadas pela fragmentação de até então florestas contínuas causam sobre as comunidades de aves, sendo alguns deles descritos a seguir.

Petermann (1997) registrou 204 espécies de aves na ilha Marchantaria, na região amazônica, número considerado baixo se comparado com outros locais na mesma região. A principal causa dessa baixa riqueza é o limitado número de aves florestais em relação ao número de espécies de outros tipos de ambientes sobre essa ilha. A explicação para o fato, segundo o autor, é que as florestas nessa ilha, além de terem áreas naturalmente limitadas, ainda foram, em parte, desmatadas pelo homem e apresentam-se na forma de fragmentos separados por outros tipos de habitats.

Anjos e Seger (1988) analisaram a riqueza, a composição e a distribuição de aves em um trecho do rio Paraná, região de Naviraíma (MS) e Icaraíma (PR). Eles compararam os resultados obtidos com os do levantamento realizado na região entre 1921 e 1924 e notaram diminuição do número de espécies nas famílias de aves que são predominantemente florestais, como *Furnariidae*, *Formicariidae* e *Tyrannidae*, além de uma grande queda no número total de espécies. Para os autores, essa diferença reflete o intenso processo de desmatamento que a região sofreu a partir da década de 30. Semelhante modificação temporal na composição da comunidade de aves foi constatada em Trinidad, onde Ffrench (1985) notou que muitas espécies foram extintas com o avanço da atividade humana sobre as florestas, mas também algumas espécies foram beneficiadas.

Trabalhos conduzidos em fragmentos florestais de até 656ha, no norte do Estado do Paraná, verificaram baixo número de espécies de aves em fragmentos que tenham sofrido alta perturbação antrópica ou que sejam bastante isolados de outras florestas. Neles também houve preponderância de espécies generalistas, que utilizam tanto a floresta como a área aberta ao redor, em detrimento daquelas restritas às florestas (Anjos *et al.*, 1997; Gimenes e Anjos, 2000). Inversamente, Warburton (1997) detectou alta riqueza de espécies em fragmentos florestais de até 620ha na Austrália. A explicação para isso estaria no fato de que a avifauna florestal australiana tem baixa proporção de aves especialistas se comparada com outras comunidades tropicais, o que a torna, como um todo, mais tolerante ao processo de fragmentação. As características que tornam essas aves menos vulneráveis à

fragmentação, segundo o autor, são a capacidade de se deslocarem pelo habitat matriz e o fato de estarem presentes em alta densidade.

Alguns trabalhos mostraram claramente como diferentes grupos de aves respondem diferentemente ao processo de fragmentação. Wilcove e Robinson (1990) analisaram fragmentos florestais de 19 a 67ha no leste da América do Norte onde se havia constatado ausência ou declínio das populações de aves migrantes neotropicais e estabilização ou até aumento das populações de residentes e migrantes de curta distância. A principal razão para o declínio dos migrantes neotropicais seria a invasão do interior dos fragmentos por espécies de borda, muitas das quais competidoras, predadoras ou parasitas dos ninhos dessas aves. Vários desses predadores e parasitas tiveram suas populações aumentadas em resposta ao desenvolvimento urbano e da agricultura. As espécies residentes e migrantes de curta distância não foram afetadas por nidificarem várias vezes por ano e, em muitos casos, utilizarem locais mais seguros para construir os ninhos. Outros motivos do desaparecimento dos migrantes neotropicais, mas de menor impacto, segundo os autores, seriam a perda de microhabitats específicos em alguns fragmentos e barreiras à dispersão.

Outro exemplo de como diferentes grupos de aves são afetados em diferente nível pela fragmentação foi o estudo de Hilty (1985) na Colômbia, através do qual foram analisadas as modificações na avifauna colombiana decorrentes das alterações ambientais no país, sobretudo a degradação das florestas. Avaliando-se a lista das espécies extintas ou ameaçadas de extinção, constatou-se que esta era liderada por espécies florestais de grande porte, principalmente frugívoros que vivem na cobertura das florestas montanhosas do país. Por outro lado, espécies favorecidas por clareiras e áreas perturbadas vinham elevando suas populações rapidamente, acompanhando a atividade humana. Dada essa vulnerabilidade dos frugívoros e sua importância para o ecossistema como dispersores de sementes, Restrepo *et al.* (1997) agruparam as aves frugívoras das florestas montanhosas colombianas de acordo com sua massa corpórea, formando blocos chamados “*lumps*” e avaliaram os efeitos da fragmentação sobre cada “*lump*”. Para isso, partiram do princípio de que as aves com semelhante massa corpórea agregam-se para explorarem a mesma classe de recursos no ambiente. O número de “*lumps*” foi diretamente relacionado ao tamanho das florestas, refletindo simplesmente um decréscimo no número de espécies conforme se diminui a complexidade do habitat nos fragmentos em relação

às grandes florestas, mostrando que o fator mais importante para a permanência desses “*lumps*” era a heterogeneidade da vegetação. O ponto chave para a persistência ou desaparecimento desses “*lumps*” seria a permanência ou não de algumas espécies fundamentais que mantêm a estrutura dos grupos, o que depende de como elas reagem à fragmentação.

Rappole e Morton (1985) levantaram a avifauna de um fragmento florestal de 1,64ha em Veracruz, no México, visando comparar seus resultados com os de um estudo feito no mesmo local cinco anos atrás, quando a área do fragmento era 4,85ha. Eles observaram queda no número de espécies florestais, tanto de aves residentes como de migratórias e atribuíram esse fato ao isolamento do fragmento em relação a uma grande floresta, antes conectada a ele. Isso teve forte impacto sobre os bandos mistos de espécies, pois várias delas só sobrevivem em associação com as outras, o que fez com que desaparecessem no local devido à desestruturação dos grupos pela perda de espécies “núcleo”, responsáveis por sua organização. Os autores notaram diferenças no tamanho do território e comportamento social de algumas espécies florestais remanescentes no fragmento. Foi constatado que menor número de indivíduos defendia território no fragmento do que na situação anterior, mas o tamanho dos territórios passou a ser maior.

Aleixo e Vielliard (1995) consideraram baixo o número de 134 espécies de aves registradas em um fragmento de 251ha em Campinas. Como é normal ocorrer em fragmentos, faltavam os grandes frugívoros e os grandes predadores, resultado da perda de microhabitats no fragmento, devido à redução da área da mata. Entretanto, comparando-se os resultados da pesquisa com levantamentos anteriores feitos já após a fragmentação do local, foi constatado que ocorreu perda significativa das espécies insetívoras que ocupam os estratos inferiores da mata, provocada provavelmente devido ao efeito de borda e ao isolamento da floresta, já que esse grupo de aves é um dos que mais encontra dificuldades para dispersar-se por áreas abertas. Outra característica verificada na avifauna desse fragmento, comumente notada tanto em fragmentos como em ilhas, foi o aumento da densidade de algumas espécies em comparação com florestas maiores e mais contínuas.

O projeto Dinâmica Biológica em Fragmentos Florestais, desenvolvido na Amazônia, é o único estudo que avaliou a dinâmica das populações de aves imediatamente antes e depois da fragmentação. Bierregaard (1990) relatou que, antes da fragmentação, as

aves que viviam no estrato inferior apresentavam alta riqueza de espécies e baixa densidade. Agrupando essas aves de acordo com o tipo de alimento que consomem e a técnica utilizada para obtê-lo, ele observou que os exércitos seguidores de formigas e os grupos mistos eram os dois grupos mais representativos nas amostragens. Imediatamente após a derrubada da mata, foi verificado grande aumento na densidade de aves florestais nos fragmentos formados, devido ao influxo das aves que habitavam as áreas de mata derrubada. A alta densidade persistiu até por cerca de 200 dias depois do término do desmatamento, sendo que depois não só houve queda na densidade das aves florestais, como também o desaparecimento de muitas dessas espécies. A extinção de espécies pertencentes aos exércitos seguidores de formigas em um fragmento coincidiu com a derrubada de um corredor de floresta que o ligava à floresta contínua, o que levou o autor a concluir que embora o fragmento não seja capaz de manter essas espécies, elas o utilizavam enquanto ele era conectado à floresta extensa. Depois de certo tempo, os grupos mistos também desapareceram devido a sua desestruturação provocada pela extinção de alguns dos seus componentes nos fragmentos.

Inspirados na pesquisa anterior, Hagan *et al.* (1996) analisaram fragmentos florestais nos EUA logo após o processo de fragmentação, também constatando aumento inicial na densidade das aves florestais devido ao influxo de indivíduos das áreas desmatadas. Analisando a fecundidade de uma espécie, foi observado que, com o aumento da densidade, houve queda na produtividade em relação às florestas contínuas. Isso foi constatado através da observação de que houve menor formação de pares e, conseqüentemente, menor construção de ninhos. Os autores concluíram que essa anomalia se devia a disfunções comportamentais decorrentes da alta densidade no fragmento e que isso poderia ser um dos fatores que causariam extinções posteriores em fragmentos.

Como já descrito, são vários os fatores ambientais que influenciam o número e a composição de espécies de aves em uma floresta, assim como são muitas as modificações sobre o ambiente provocadas pela fragmentação. Analisando-se os resultados desses vários trabalhos, nota-se que a importância com que cada um desses fatores atua sobre a avifauna varia de local para local, de acordo com as

características do ambiente após a fragmentação. Conseqüentemente, vê-se que há variações nos efeitos sobre as comunidades de aves conforme o local e o grupo de aves estudadas, o que também reflete as características da avifauna local.

Entretanto, alguns padrões são discerníveis em relação à influência da fragmentação sobre as comunidades de aves (Tabela 1). Comumente verifica-se a extinção de espécies nos fragmentos, existindo grupos que são mais susceptíveis ou mais resistentes ao processo, enquanto outros são até beneficiados. Aves que apresentam as seguintes características são mais vulneráveis à extinção em fragmentos: tamanho grande, mobilidade restrita, alta especialização, forrageamento e nidificação no solo, baixa tolerância ao habitat matriz, baixa densidade e baixa taxa de sobrevivência anual (Sieving e Karr, 1997). Entre essas espécies estão muitos falconiformes, que necessitam de amplas áreas florestais (Galli *et al.*, 1976) e os grandes frugívoros, que necessitam de diferentes espécies vegetais frutificando em diferentes estações do ano, o que só ocorre em grandes florestas (Willis, 1979). Outras espécies bastante susceptíveis são as que se associam em grupos de forrageamento, como os bandos mistos e os exércitos seguidores de formigas. Por outro lado, espécies omnívoras e que se adaptam bem a ambientes alterados podem se beneficiar com a fragmentação.

Tabela 1. Síntese dos principais padrões de resposta da avifauna à fragmentação florestal, indicando os respectivos estudos constatados.

Efeitos da fragmentação sobre a avifauna	Referência
Densidade compensatória	Anjos e Boçon (1999); Hagan <i>et al.</i> (1996); Aleixo e Viellard (1995); Blondel (1991)
Extinção de falconiformes	Galli <i>et al.</i> (1976); Forman <i>et al.</i> (1976); Aleixo e Viellard (1995)
Extinção de frugívoros	Willis (1979); Aleixo e Viellard (1995); Hilty (1985); Restrepo <i>et al.</i> (1997)
Extinção de grupos mistos de forrageamento	Bierregard (1990); Rappole e Morton (1985); Lovejoy <i>et al.</i> (1986)
Extinção de outras espécies florestais	Petermann (1997); Anjos e Seger (1988); Ffrench (1985); Sieving e Karr (1997); Moore e Hooper (1975)
Predomínio de espécies omnívoras	Wilcove e Robinson (1990); Anjos <i>et al.</i> (1997); Gimenes e Anjos (2000); Warburton (1997)

Também bastante observado em fragmentos florestais é o aumento na densidade de algumas espécies em relação a sua densidade em florestas contínuas. O fenômeno, conhecido como densidade compensatória, é comum em ilhas, onde a soma da densidade populacional é similar à do continente, embora a riqueza específica insular seja menor

(MacArthur *et al.*, 1972). A hipótese mais difundida para explicar a densidade compensatória é que o menor número de espécies em ilhas e fragmentos poderia afrouxar a competição interespecífica, levando algumas espécies a explorarem mais eficientemente os recursos, aumentando assim sua abundância (Blondel, 1991). Blondel *et al.* (1988) demonstraram que, em alguns casos, pode haver densidade compensatória sem que a competição interespecífica esteja diretamente envolvida. Nesse caso, algumas espécies em ilhas ou fragmentos explorariam um gradiente maior de habitats do que em ambientes extensos, devido à dificuldade de dispersão em ambientes insulares, fenômeno denominado de apropriação do habitat.

Seja qual for o processo responsável pela densidade compensatória em fragmentos, há indícios de que ela não é simplesmente uma consequência do processo de fragmentação, pois Anjos e Boçon (1999) verificaram esse fenômeno em manchas naturais de florestas (não-criadas pelo desmatamento) de até 40ha na região dos Campos Gerais, no Paraná. Assim sendo, como argumentam esses autores, as causas da densidade compensatória não estão claras, mas elas podem ser diferentes de acordo com a auto-ecologia de cada espécie.

Implicações para a conservação

Em termos de conservação da avifauna, há fortes evidências de que pequenos fragmentos florestais suportam apenas parte do total de aves originais do local, faltando aquelas espécies mais sensíveis às modificações do ambiente. Pequenos fragmentos tendem a convergir na composição de espécies, suportando aquelas mais comuns localmente, que sobrevivem bem em habitats alterados (Warburton, 1997). Como afirmou Whitmore (1997), a sobrevivência de várias espécies em fragmentos pode ser um fenômeno temporário, já que suas populações podem ser muito pequenas e por isso não serem viáveis a longo prazo. Assim, pequenos fragmentos normalmente não são auto-sustentáveis, com o processo de extinção aumentando no decorrer do tempo (Viana *et al.*, 1997).

Dessa forma, para se manter a integridade da avifauna regional é necessário a conservação das grandes florestas, ao invés de vários fragmentos pequenos (Diamond, 1975; Moore e Hooper, 1975; Wilson e Willis, 1975; Forman *et al.*, 1976; Galli *et al.*, 1976; Aleixo e Vielliard, 1995). Protegendo-se as grandes florestas, estarão sendo protegidas as espécies raras e a diversidade biótica regional, produzindo-se um efeito de estabilização no ecossistema (Forman *et al.*, 1976). Evidentemente, o

conceito de “grande floresta” é bastante relativo em termos de área, dependendo da região em questão, sobretudo do tamanho original da floresta no local. Assim, em regiões temperadas, a área florestal necessária para a manutenção da avifauna local certamente é menor do que nos trópicos. Entretanto, como afirmou Boecklen (1986), não se deve levar em conta apenas a área florestal quando se estabelece uma reserva, sendo fundamental também manter a máxima heterogeneidade possível na vegetação. Uma forma de se obter isso é fazer com que a reserva seja delimitada de uma maneira que abranja os diversos estágios sucessionais da vegetação. Para se minimizar os danos provocados pelo efeito de borda, deve-se priorizar florestas bem compactadas e que apresentem formato arredondado, proporcionando uma área de interior de floresta considerável (Turton e Freiburger, 1997).

Bierregaard (1990) e Lamb *et al.* (1997) destacaram a importância de se evitar o isolamento das florestas, indicando a manutenção de corredores florestais interligando-as, viabilizando o trânsito das aves entre diferentes florestas. Beier e Noss (1998) tentaram analisar a real eficiência dos corredores através de uma revisão de diversos estudos enfocando os efeitos desses corredores sobre os organismos que vivem em fragmentos florestais. Alguns estudos atribuíam efeitos negativos à presença dos corredores florestais, como o fato de poderem espalhar doenças da fauna entre florestas, serem um caminho para a dispersão de espécies exóticas e facilitar a propagação do fogo em casos de incêndios, além, é claro, de também sofrerem as consequências do efeito de borda. Para Beier e Noss (1998), esses estudos argumentando contra a presença dos corredores, apresentam resultados bastante limitados e não há evidências concretas de um prejuízo para a fauna. Porém, não há a certeza de que essa conectividade estabelecida entre florestas propicia um nível de tráfego de animais suficiente para manter a viabilidade das populações nos fragmentos. Mesmo assim, os autores concluíram que há evidências da utilidade dos corredores como um instrumento de conservação, pois a maioria dos estudos mostra que eles provêem benefícios aos animais florestais. Eles ressaltaram a necessidade de futuras pesquisas analisando a movimentação da fauna entre fragmentos, tanto através dos corredores como através do habitat matriz, para se saber até que ponto esses corredores são realmente importantes para manter a viabilidade das populações em fragmentos, assim como para verificar se aqueles efeitos negativos, já descritos, podem realmente ser acentuados com a presença dos corredores. Além

disso, estudos sobre os aspectos demográficos das populações nesses fragmentos seriam fundamentais para analisar os efeitos dos corredores sobre essas populações a longo prazo.

Apesar da conclusão de que se deve priorizar a conservação das grandes florestas, os pequenos fragmentos também têm o seu valor por abrigarem alta densidade de algumas espécies, por servirem como locais de descanso para as aves migratórias e por serem fonte de recolonização para outras florestas, podendo reduzir a taxa de extinção sobre essas (Forman *et al.*, 1976).

Referências

- ALEIXO, A.; VIELLIARD, J.M.E. Composição e dinâmica da avifauna da mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, Curitiba, v. 12, n. 3, p. 493-511, 1995.
- ANJOS, L. dos; BOÇON, R. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Wilson Bull.*, Lawrence, v. 111, n. 3, p. 397-414, 1999.
- ANJOS, L. dos *et al.* Avifaunal composition, species richness, and status in the Tibagi River Basin, Paraná State, southern Brazil. *Orn. Neotrop.*, Montreal, v. 8, p. 145-173, 1997.
- ANJOS, L. dos; SEGER, C. Análise da distribuição das aves em um trecho do rio Paraná, divisa entre os Estados do Paraná e Mato Grosso do Sul. *Arq. Biol. Tecnol.*, Curitiba, v. 31, n. 4, p. 603-612, 1988.
- BEIER, P.; NOSS, R.F. Do habitat corridors provide connectivity? *Conserv. Biol.*, Malden, v. 12, n. 6, p. 1241-1252, 1998.
- BIERREGAARD, R.O. Avian communities in the understory of Amazonian forest fragments. In: KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. cap. 22, p. 333-343.
- BLONDEL, J. Birds in biological isolates. In: PERRINS, C. M. *et al. Birds population studies: relevance to conservation and management*. Oxford: Oxford University Press, 1991. cap. 3, p. 45-72.
- BLONDEL, J. *et al.* Birds impoverishment, niche expansion, and density inflation in mediterranean island habitats. *Ecology*, Washington, D.C., v. 69, p. 1899-1917, 1988.
- BOECKLEN, W.J. Effects of habitat heterogeneity on the species-area relationships of forest birds. *J. Biogeogr.*, Oxford, v. 13, p. 59-68, 1986.
- CONNOR, E.F.; McCOY, E.D. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, Chicago, v. 113, p. 791-833, 1979.
- DIAMOND, J.M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.*, Oxon, v. 7, p. 129-146, 1975.
- FFRENCH, R. Changes in the avifauna of Trinidad. In: BUCKLEY, P.A. *et al. Neotropical ornithology*. Washington: The American Ornithologists Union, 1985. cap. 19, p. 986-991.
- FORMAN, R.T.T. *et al.* Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some landuse implications. *Oecologia*, Berlin, v. 26, p. 1-8, 1976.
- GALLI, A.E. *et al.* Avian distribution patterns within sized forest island in central New Jersey. *Auk*, Lawrence, v. 93, p. 356-365, 1976.
- GILPIN, M.E.; SOULÉ, M.E. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: SOULÉ, M. E. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, 1986. cap. 2, p. 19-34.
- GIMENES, M.R.; ANJOS, L. dos. Distribuição espacial de aves em um fragmento florestal do campus da Universidade Estadual de Londrina, norte do Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, Curitiba, v. 17, n. 1, p. 263-271, 2000.
- GOOSEM, M. Internal fragmentation: the effects of roads, highways, and powerline clearings on movements and mortality of rainforest vertebrates. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 16, p. 241-255.
- HAGAN, J.M. *et al.* The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conserv. Biol.*, Malden, v. 10, no. 1, p. 188-202, 1996.
- HALLÉ, F. Tropical rain forests: structure and growth dynamics relative to utilization by birds. In: KEAST, A. (Ed.) *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. cap. 3, p. 27-33.
- HAYES, F.E. *Status, distribution and biogeography of the birds of Paraguay*. Loma Linda: Loma Linda University, 1995.
- HIGGS, A.J.; USHER, M.B. Should nature reserves be large or small? *Nature*, London, v. 285, p. 568-569, 1980.
- HILTY, S.L. Distributional changes in the colombian avifauna: a preliminary blue list. In: BUCKLEY, P. A. *et al. Neotropical ornithology*. (Ed.) Washington, D.C.: The American Ornithologists Union, 1985. cap. 21, p. 1000-1012.
- HOLMES, R.T. Food resource availability and use in forest bird communities: a comparative view and critique. In: KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990a. cap. 27, p. 387-393.
- HOLMES, R.T. The structure of a temperate deciduous forest bird communities: variability in time and space. In: JAMES, F.C. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology*, Washington, D.C., v. 63, n. 1, p. 159-171, 1982.
- KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990b. cap. 10, p. 121-139.
- KAPOS, V. *et al.* Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and*

- conservation of fragmented communities. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 3, p. 33-44.
- KARR, J.R. Interactions between forest birds and their *habitats*: a comparative synthesis. In: KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Ed.) The Hague: SPB Academic Publishing, 1990a. cap. 26, p. 379-386.
- KARR, J.R. Birds of tropical rainforest: comparative biogeography and ecology. In: KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990b, cap. 15, p.215-218.
- LAMB, D. *et al.* Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 24, p. 366- 385.
- LAURANCE, W.F. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in tropical Australia. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 6, p. 71-83.
- LINDENMAYER, D.B. *et al.* The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forest of the central highlands of Victoria, south-eastern Australia. IV. The presence and abundance of arboreal marsupials in retained linear *habitats* (wildlife corridors) within logged forest. *Biol. Conserv.*, Oxon, v. 66, p. 207-221, 1993.
- LOVEJOY, T.E. *et al.* Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: SOULÉ, M. E. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, 1986. cap. 12, p. 257-285.
- MacARTHUR, R.H. *et al.* Density compensation in island faunas. *Ecology*, Washington, D.C., v. 53, p. 330-342, 1972.
- MacARTHUR, R.H.; MacARTHUR, J.W. On bird species diversity. *Ecology*, Washington, D.C., v. 42, n. 3, p. 594- 598, 1961.
- MacARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, Lawrence, v. 17, p. 373-387, 1963.
- MacARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. *The theory of island biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1967.
- McCOY, E.D.; MUSHINSKY, H.R. Effects of fragmentation on the richness of vertebrates in the Florida scrub habitat. *Ecology*, Washington, D.C., v. 75, p. 446-457, 1994.
- MOORE, N.W.; HOOPER, M.D. On the numbers of birds species in British woods. *Biol. Conserv.*, Oxon, v. 8, p. 239-250, 1975.
- PETERMANN, P. The birds. In: JUNK, W.J. *The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system*. Berlin: Springer Verlag, 1997. cap. 22, p. 419-452. (Ecological Studies, 126).
- RALPH, C.J. The island forests of Hawaii: few species, many specialists. In: KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Ed.) The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. cap. 18, p. 275-283.
- RAPPOLE, J.H.; MORTON, E.S. Effects of habitat alteration on a tropical avian forest community. In: BUCKLEY, P.A. *et al.* (Ed.) *Neotropical ornithology*. Washington, D.C.: The American Ornithologists Union, 1985. cap. 22, p. 1013-1021.
- RESTREPO, C. *et al.* Frugivorous birds in fragmented neotropical montane forests: landscape pattern and body mass distribution. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 12, p. 171-189.
- RICKLEFS, R.E.; BERMINGHAM, E. The concept of the taxon cycle in biogeography. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.*, Oxford, v. 11, p. 353-361, 2002.
- SIEVING, K.E.; KARR, J.R. Avian extinction and persistence mechanisms in lowland Panama. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 11, p. 156-170.
- SIMBERLOFF, D.S.; ABELLE, L.G. Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, Washington, D.C., v. 191, p. 285-286, 1976.
- SIMBERLOFF, D.S.; ABELLE, L.G. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *Am. Nat.*, Chicago, v. 120, p. 41-50, 1982.
- SISK, T.D. *et al.* Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix *habitats*. *Ecol. Appl.*, Washington, D.C., v. 7, n. 4, p. 1170-1180, 1997.
- SOULÉ, M.E. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, 1986.
- SOULÉ, M.E. *Viable populations for conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- STOTZ, D.F. *et al.* *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago: The University of Chicago Press, 1996.
- TERBORGH, J. *et al.* Transitory states in relaxing ecosystems of land bridge islands. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 17, p. 256-274.
- TURTON, S.M.; FREIBURGER, H.J. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, northeastern Australia. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 4, p. 45-54.
- VIANA, V.M. *et al.* Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago:

- The University of Chicago Press, 1997. cap. 23, p. 351-365.
- WARBURTON, N.H. Structure and conservation of forest avifauna in isolated rainforest remnants in tropical Australia. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 13, p. 190-206.
- WELTY, J.C.; BAPTISTAL, L. *The life of birds*. Orlando: Saunders, 1962.
- WHITMORE, T.C. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R.O. (Ed.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. cap. 1, p. 3-12.
- WILCOVE, D.S. *et al.* Habitat fragmentation in the temperate zone. In: SOULÉ, M.E. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, 1986. cap. 11, p. 237-256.
- WILCOVE, D.S.; ROBINSON, S.K. The impact of forest fragmentation on bird communities in Eastern North America. In: KEAST, A. *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Ed.) The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. cap. 21, p. 319-331.
- WILLIAMS, C.B. *Patterns in the balance of nature*. New York: New York Academic Press, 1964.
- WILLIS, E.O. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Pap. Avulsos Zool.*, São Paulo, v. 33, n. 1, p. 1-25, 1979.
- WILSON, E.O. *Biodiversity*. Washington, D.C.: National Academic Press, 1988.
- WILSON, E.O. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.*, Chicago, v. 95, p. 169-193, 1961.
- WILSON, E.O.; WILLIS, E.O. Applied biogeography. In: CODY, M.L.; DIAMOND, J.M. (Ed.) *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Belknap Press, 1975., p. 523-534.
- WRIGHT, S.J. *et al.* Birds form tightly structured communities in the Pearl Archipelago, Panamá. In: BUCKLEY, P.A. *et al.* *Neotropical ornithology*. (Ed.) Washington: The American Ornithologists Union, 1985. cap. 14, p. 798-812.

Received on January 15, 2003.

Accepted on September 19, 2003.