

Efeitos de queimadas recorrentes na diversidade funcional de aves amazônicas

José Hidasi Neto, Marcus Vinicius Cianciaruso

Departamento de Ecologia, ICB, Universidade Federal de Goiás, Goiânia-GO 74001-970, Brasil

E-mail: hidasineto@gmail.com; cianciaruso@gmail.com

Palavras-chave: Amazônia, avifauna, biodiversidade, teoria neutra, floresta tropical

1 INTRODUÇÃO

A biodiversidade nas florestas tropicais está em constante ameaça devido à extração seletiva de madeira (NEPSTAD et al., 1999), fragmentação (STOKE & TUCKER, 1993) e à sinergia entre o desmatamento e as queimadas (ARAGÃO & SHIMABUKURO, 2010). Mesmo que as queimadas não ocorram naturalmente nas florestas tropicais úmidas (COCHRANE, 2003), elas estão se tornando um fenômeno comum, como consequência não só das secas durante os anos do fenômeno Oscilação Sul-El Niño (OSEN), mas também da expansão humana na região (NEPSTAD et al., 2001). Por exemplo, na floresta amazônica brasileira a ocorrência de queimadas aumentou em mais da metade da área total que teve redução das taxas de desmatamento na última década (ARAGÃO & SHIMABUKURO, 2010). As queimadas representam uma grande ameaça às florestas tropicais, pois modificam a composição e estrutura da vegetação (HAUGAASEN et al., 2003), além empobrecerem a fauna nativa (PERES et al., 2003).

As consequências das queimadas podem variar para as espécies que habitam florestas tropicais. Normalmente, o fogo causa efeitos negativos em aves, por exemplo, reduzindo o sucesso reprodutivo (CAHIL & WALKER, 2000) e a abundância das espécies (KINNAIRD & O'BRIEN, 1998), e mudando a composição das assembléias (ADENEY et al., 2006). Além disso, na Amazônia brasileira central, a maioria das aves insetívoras foi afetada negativamente pelo fogo (BARLOW & PERES, 2004). A estrutura da vegetação é um importante determinante da diversidade e abundância de espécies. Ainda na Amazônia, com o aumento gradual do número de

¹Orientado: José Hidasi Neto

Orientador: Marcus Vinicius Cianciaruso

Revisado pelo orientador

queimadas, aves mais especialistas se tornaram menos comuns, enquanto as mais generalistas se tornaram mais abundantes (BARLOW et al., 2002; BARLOW & PERES, 2004). Sendo assim, podemos postular que o fogo atua como um filtro, simplificando a estrutura fenotípica da avifauna de florestas tropicais. No entanto, existe pouca informação sobre os efeitos do fogo na estrutura fenotípica dessas comunidades.

As consequências de distúrbios à biodiversidade são usualmente investigadas usando medidas de diversidade (como a riqueza de espécies ou índices de Shannon ou Simpson) que não levam em conta que algumas espécies são mais diferentes que outras quanto às características de suas histórias de vida ou nichos ecológicos (CHALCRAFT & RESETARITIS, 2003; CHOWN et al., 2004). De fato, alguns estudos indicam que as “medidas tradicionais de diversidade” podem ser indicadores inadequados de distúrbios florestais (e.g. ERNST et al., 2006). Por outro lado, a diversidade funcional incorpora as similaridades ecológicas entre as espécies coexistentes em uma comunidade (TILMAN, 2001). Sendo assim, medidas de diversidade funcional podem ser usadas para representar a estrutura fenotípica das comunidades (GÓMEZ et al., 2010). Essa abordagem liga dois componentes importantes da biodiversidade: riqueza e composição de espécies.

Medidas de diversidade funcional podem ser utilizadas para entendermos como as comunidades locais são estruturadas de acordo com o banco regional de espécies (WEIHER & KEDDY, 1999; PETCHEY et al., 2007; GÓMEZ et al., 2010). Essa estruturação é usualmente interpretada como um resultado de dois mecanismos distintos: filtro ambiental, em que espécies coexistentes tendem a ser mais similares do que se esperaria ao acaso, pois as condições ambientais atuam como um filtro selecionando e possibilitando a persistência de um espectro relativamente pequeno de traços funcionais das espécies (KEDDY, 1992); e similaridade limitante, que previne as espécies de serem funcionalmente muito similares, assumindo a maior coexistência de espécies ecologicamente diferentes entre si (MACARTHUR & LEVINS, 1967). A teoria do nicho considera que a composição de espécies é influenciada pelas características ecológicas das espécies e, portanto, competição interespecífica, seleção de habitats e diversidade de recursos seriam determinantes para a co-ocorrência de espécies (WEIHER & KEDDY, 1999; GÓMEZ et al., 2010). Valores de diversidade funcional diferentes do esperado ao acaso após perturbações apoiariam a teoria do nicho, pois padrões não randômicos da diversidade de traços funcionais indicariam a importância de processos ligados nichos das espécies (filtro ambiental e

similaridade limitante) para a composição de espécies das comunidades (PETCHEY et al., 2007). Por outro lado, a teoria neutra de biodiversidade (HUBBEL, 2001) assume que as espécies coexistem nas comunidades independentemente de suas características ecológicas. Nesse caso, a composição de espécies resultaria da dispersão, reprodução e morte dos indivíduos (OSTLING, 2005). Valores de diversidade funcional iguais ao esperado ao acaso apoiariam as premissas da teoria neutra, pois o nicho das espécies não seriam importantes para a definição da composição de espécies das comunidades analisadas.

A diversidade funcional de comunidades poderia ser também relacionada com a estrutura do habitat. Sabemos que habitats complexos contêm mais espécies do que habitats mais simples (BELL et al., 1991). Um mecanismo que explica esse padrão é a diversificação de nichos: habitats complexos oferecem melhor particionamento de recursos e, conseqüentemente, suportariam mais espécies ecologicamente diferentes entre si (SCHOENER, 1974). Organismos podem também variar de acordo com a forma com que são afetados pelas estruturas ambientais. Por exemplo, o risco de predação de aves quando forrageiam no solo é menor em habitats com menos vegetação do que em habitats com mais vegetação (WHITTINGHAM & EVANS, 2004). Sendo assim, torna-se importante a análise das relações entre a estrutura ambiental e a diversidade funcional das espécies, pois distúrbios na vegetação (como as queimadas) podem afetar indiretamente a diversidade funcional por meio de modificações na estrutura do ambiente.

2 OBJETIVOS

Neste trabalho testamos os efeitos das queimadas recorrentes na diversidade funcional de assembléias de aves amazônicas de sub-bosque três anos após o fenômeno OSEN de 1997-1998. Nós comparamos a diversidade funcional de aves de áreas florestais que passaram por três históricos diferentes de distúrbio por queimadas: não queimadas, queimadas uma vez e queimadas duas vezes. Além disso, usamos a estrutura da vegetação para procurar por relações entre variáveis ambientais e a diversidade funcional das comunidades de aves. Sendo assim, respondemos as seguintes questões: As queimadas recorrentes atuam como um filtro ambiental reduzindo a diversidade funcional de comunidades de aves? A estrutura da vegetação das florestas explica a diversidade funcional das aves?

3 METODOLOGIA

3.1 Compilação das ocorrências e dos traços funcionais das aves

Inicialmente, usamos os dados de composição de espécies previamente publicados em BARLOW & PERES (2004), em que aves de sub-bosque foram amostradas em florestas com diferentes históricos de queimadas. A amostragem foi feita na Amazônia brasileira central, próximo aos rios Arapiuns e Maró, localizados no oeste do estado do Pará (2°44' S, 55°41' W). Para examinar os diferentes efeitos das queimadas recorrentes na diversidade funcional das aves, usamos as informações sobre 28 áreas florestais amostradas três anos após as queimadas recorrentes que ocorreram durante o fenômeno OSEN de 1997-1998. Destas áreas, 10 não tiveram queimadas, 12 queimaram uma vez e seis queimaram duas vezes. Os dados foram coletados de julho de 2000 a maio de 2001, completando 20.160 horas de amostragem com redes de neblina (veja BARLOW & PERES 2004 para mais detalhes).

Para cada ave ocorrente das áreas florestais estudadas, coletamos informações sobre 21 traços funcionais (DEL HOYO et al., 1992-2007; SICK, 1997; RAMIREZ et al., 2008). Nós selecionamos traços associados com a quantidade e tipo de recursos consumidos, comportamento de forrageio e período de atividade. Sete desses traços foram de dieta (vertebrados, invertebrados, folhas, frutos, grãos, néctar e onívora; presença/ausência); 13 foram de comportamento de forrageio: método de forrageio (perseguição, colheita, investida, pastoreio, cavocar, carniceiro e investigação; presença/ausência), substrato de forrageio (água, lama, solo, vegetação e ar; presença/ausência), e período de atividade (diurno, noturno; presença/ausência); e o último traço foi a massa corpórea (em gramas). Esses traços também foram usados em alguns trabalhos anteriores sobre a diversidade funcional de aves (e.g. PETCHEY et al., 2007) e conseguem capturar bem como essas espécies usam e competem por recursos (SEKERCIOGLU, 2006).

3.2 Cálculo da diversidade funcional

Após a compilação dos dados sobre a ocorrência e dos traços funcionais das aves, construímos uma matriz com as espécies nas linhas e seus traços funcionais nas colunas, e a usamos para produzir um dendrograma funcional. Para isso, utilizamos uma modificação da

distância de Gower (PAVOINE et al., 2009), pois tínhamos dados qualitativos e quantitativos, e um agrupamento UPGMA para construir o dendrograma propriamente dito. Para testar se as queimadas recorrentes modificam a diversidade funcional das comunidades de aves de sub-bosque, calculamos os seguintes índices de diversidade funcional: “mean pairwise distance” (MPD) e “mean nearest taxon distance” (MNTD). Nós usamos esses dois índices, que foram propostos originalmente para analisar a estrutura filogenética das comunidades (WEBB et al., 2000), pois dendrogramas funcionais possuem a mesma estrutura das árvores filogenéticas e, portanto, qualquer medida de estrutura filogenética de comunidades pode ser usada com um dendrograma funcional (PAVOINE AND BONSALL, 2010). Nesse sentido, MPD é uma medida da distância funcional entre as espécies de uma comunidade. Ela é considerada como uma medida basal (i.e., que é mais sensível a taxa distantes) porque calcula a distância par-a-par entre cada uma das espécies de uma comunidade (WEBB, 2000). MNTD é uma medida que quantifica a distância entre cada uma das espécies e seus vizinhos mais próximos no dendrograma que ocorrem na mesma comunidade. Sendo assim, ela é considerada uma medida terminal em um dendrograma, ou seja, é mais sensível a variações nas pontas do dendrograma (WEBB, 2000).

3.3 Aleatorizações

Para testar se as espécies coexistentes nas comunidades eram mais ou menos similares do que se esperaria ao acaso, usamos modelos nulos para comparar os valores observados de MPD e MNTD em cada área florestal estudada com um valor médio obtido de 1000 comunidades geradas ao acaso usando o algoritmo “independent swap”, mantendo a riqueza de espécies e abundância nas comunidades nulas (GOTTELI & ENTSMINGER, 2001). Nós definimos nosso banco regional de espécies como sendo todas as espécies encontradas nas 28 florestas analisadas. Para ambas as medidas nós calculamos o tamanho do efeito padronizado como sendo

tamanho do efeito padronizado = $-(\text{valor.obs} - \text{valor.rand}) / \text{sd}$

Onde ‘valor.obs’ é o valor correspondente de MPD ou MNTD das comunidades, ‘valor.rand’ é o valor médio encontrado para as comunidades aleatorizadas, e ‘sd’ é o respectivo desvio padrão para os 1000 valores aleatorizados.

Os tamanhos dos efeitos padronizados de MPD e MNTD são também conhecidos, respectivamente, de “nearest relative index” (NRI) e “nearest taxon index” (NTI), e podem indicar que ocorre agrupamento funcional quando seus valores são maiores que zero, ou dispersão funcional, quando seus valores são menores que zero (veja GÓMEZ et al., 2010). Nós usamos um teste t simples para testar se os efeitos padronizados eram, em média, significativamente diferentes do que se esperaria ao acaso (média = 0). Essas análises foram feitas no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010), usando as funções ‘ses.mpd’ e ‘ses.mntd’ do pacote ‘picante’ (KEMBEL et al., 2010).

3.4 Seleção de modelos

Para cada floresta estudada nós usamos dados sobre a estrutura da vegetação (veja BARLOW & PERES 2004 para detalhes sobre a coleta de dados) para que testássemos se a estrutura da vegetação pode prever a diversidade funcional das aves. Para isso nós fizemos duas seleções de modelos utilizando o critério de Akaike (“Akaike’s information criterion”; JOHNSON & OMLAND, 2004). Nossas variáveis respostas foram, respectivamente, NRI e NTI, enquanto as variáveis preditoras foram as seguintes características do ambiente: número de árvores mortas, número de árvores vivas, densidade da vegetação de sub-bosque (plantas ha⁻¹), área basal de árvores vivas (m² há⁻¹), área basal de árvores mortas (m² há⁻¹), número de caules lenhosos, log do número de caules não lenhosos, arco-seno da raiz quadrada da cobertura das copas (%) e arco seno da raiz quadrada do solo nu (%). Para as três últimas variáveis nós transformamos os dados usando o log e o arco-seno da raiz quadrada dos valores para normalizar a distribuição dos dados (ZAR, 2009). Para a seleção de modelos, primeiro encontramos os modelos que melhor prediziam a variação dos valores de NRI e NTI nas florestas estudadas (aqueles com $\Delta AICc < 2$). Adicionalmente, usamos uma abordagem de modelos médios, que mostram a importância relativa de cada característica ambiental para prever a diversidade funcional dentre todos os modelos possíveis. Fizemos isso pelo fato de que diversos modelos com baixos valores de $\Delta AICc$ possuem o mesmo potencial explanatório mas apresentam diferentes variáveis preditoras. Combinando essas duas abordagens nós pudemos entender melhor quais são as melhores variáveis preditoras para explicar a variação de diversidade funcional entre as comunidades. As análises de seleção de modelos foram feitas no software Spatial Analysis in

Macroecology (SAM; RANGEL et al., 2006), distribuído gratuitamente em www.ecoevol.ufg.br/sam.

4 RESULTADOS

Listamos 152 espécies de aves ocorrentes das 28 florestas estudadas: 92 nas não queimadas, 118 nas queimadas uma vez e 71 nas queimadas duas vezes. Tivemos uma média de $42,9 \pm 4,01$ espécies por floresta nas não queimadas, $46,5 \pm 7,22$ nas queimadas uma vez, e $28,7 \pm 7,78$ nas queimadas duas vezes; com uma média total de $41,4 \pm 9,29$ espécies por área florestal.

Todas as florestas apresentaram diversidade funcional de aves igual ao que se esperaria ao acaso (os valores NRI e NTI não diferiram de zero; Figura 1). Portanto, nós não encontramos evidências de agrupamento ou dispersão funcional, que forneceriam, respectivamente, evidências de filtro ambiental e similaridade limitante nas comunidades de aves estudadas. Isso indica que as espécies foram reunidas aleatoriamente em relação aos seus traços funcionais.

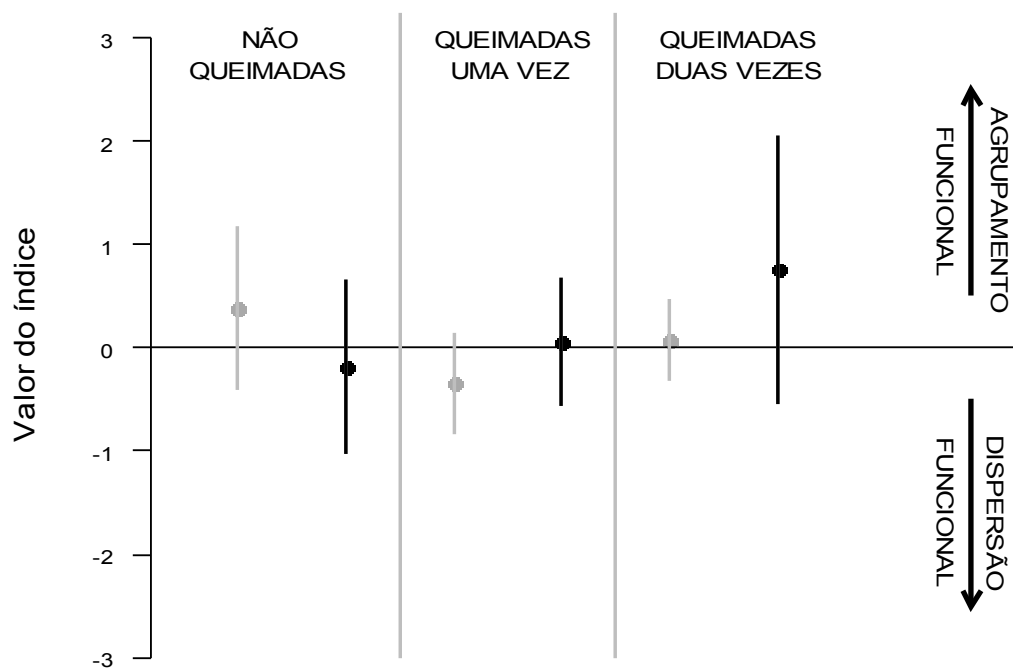


Figura 1. Tamanho do efeito padronizado de diversidade funcional (NRI em cinza e NTI em preto) para comunidades de aves amazônicas e seu respectivo intervalo de confiança (95%) para as frequências de queimadas ocorridas nas florestas estudadas. Todos os valores são iguais ao esperado ao acaso.

Explorando a relação entre as características ambientais e a diversidade funcional das aves, encontramos 511 modelos possíveis para a predição de NRI. Desses modelos, seis apresentaram valores de $\Delta AICc$ menores que 2,0, sendo que cinco variáveis da vegetação melhor predisseram as mudanças de diversidade funcional: área basal das árvores vivas, área basal das árvores mortas, vegetação de sub-bosque, caules não lenhosos e cobertura de copa. Além disso, o melhor modelo consistiu de uma única variável, que foi área basal das árvores mortas ($R^2 = 0,22$; $\Delta AICc = 0$). Quando usamos a abordagem do modelo médio, três variáveis melhor explicaram o tamanho do efeito padronizado da diversidade funcional das aves de sub-bosque nas florestas estudadas: área basal das árvores mortas, caules não lenhosos e cobertura de copa (Tabela 1). Área basal de árvores mortas e caules não lenhosos foram variáveis negativamente relacionados com NRI e, portanto, quanto mais os seus valores aumentam, maior é o efeito da dispersão funcional, o que aumenta o quanto a diversidade funcional das espécies difere do esperado ao acaso (similaridade limitante). Por outro lado, cobertura de copa foi positivamente correlacionada com NRI, e quanto mais seus valores aumentam, maior é o efeito do agrupamento funcional, consequentemente diminuindo o quanto as aves são diferentes do que se esperaria ao acaso (filtro ambiental).

Tabela 1. Resultados dos parâmetros estimados do modelo médio para NRI como a variável resposta, usando o critério de Akaike. As variáveis mais importantes estão com seus valores em negrito (R^2 do modelo médio = 0,41).

Variável	Importância	Coefficiente	t	95% Menores	95% Maiores
Área basal das árvores mortas	0.748	-0.035	-2.76	-0.06	-0.01
Caules não lenhosos	0.498	-0.903	-2.97	-1.498	-0.307
Cobertura de copa	0.361	3.633	3.307	1.48	5.786
Área basal das árvores vivas	0.297	0.037	2.458	0.008	0.067
Vegetação de sub-bosque	0.252	-0.059	-1.714	-0.126	0.008
Caules lenhosos	0.238	-0.001	-2.049	-0.003	< 0.001
Árvores mortas	0.232	0.006	1.304	-0.003	0.015
Árvores vivas	0.211	0.002	1.675	-0.003	0.006
Solo nu	0.205	-0.256	-0.803	-0.879	0.368

Dos 511 modelos possíveis para prever as mudanças de NTI, cinco apresentaram valores de $\Delta AICc$ menores que 2,0. Suas variáveis ambientais foram: vegetação de sub-bosque, caules não lenhosos, cobertura de copa e solo nu. O melhor modelo foi uma combinação de caules não lenhosos e cobertura de copa ($R^2 = 0,28$; $\Delta AICc = 0$). De acordo com o modelo médio, três variáveis foram boas predictoras do tamanho do efeito padronizado de diversidade funcional das aves de sub-bosque (Tabela 2). A cobertura de copa e a vegetação de sub-bosque foram positivamente correlacionadas com os valores de NTI. Como na análise dos valores de NRI, caules não lenhosos foram correlacionados negativamente com os valores de NTI, levando a uma diversidade funcional mais diferente do que o esperado ao acaso devido à dispersão funcional. No geral, encontramos quatro variáveis ambientais que melhor explicaram o tamanho do efeito padronizado da diversidade funcional nas comunidades de aves de sub-bosque: cobertura de copa, área basal das árvores mortas, caules não lenhosos e vegetação de sub-bosque.

Tabela 2. Resultados dos parâmetros estimados do modelo médio para NTI como a variável resposta, usando o critério de Akaike. As variáveis mais importantes estão com seus valores em negrito (R^2 do modelo médio = 0,23).

Variável	Importância	Coefficiente	t	95% Menores	95% Maiores
Cobertura de copa	0.721	7.870	2.808	2.376	13.364
Caules não lenhosos	0.430	-0.988	-3.323	-1.570	-0.405
Vegetação de sub-bosque	0.344	0.147	3.176	0.056	0.238
Área basal das árvores vivas	0.289	-0.046	-3.335	-0.073	-0.019
Solo nu	0.262	1.348	2.142	0.114	2.581
Árvores vivas	0.239	-0.008	-2.451	-0.014	-0.002
Área basal das árvores mortas	0.205	-0.009	-2.043	-0.017	<0.001
Caules lenhosos	0.188	< 0.001	-0.716	-0.001	< 0.001
Árvores mortas	0.185	0.001	0.361	-0.006	0.008

5 DISCUSSÃO

5.1 Queimadas não alteram diretamente a diversidade funcional das aves

Como todas as áreas florestais estudadas, independentemente de suas frequências de queimadas recorrentes, tiveram uma diversidade funcional de aves igual ao que se esperaria ao acaso, o fogo por si só não agiu como um filtro promovendo prioritariamente a coexistência de espécies que são ecologicamente muito similares. Isso apóia uma das maiores premissas da teoria neutra de biodiversidade, na qual a dispersão, reprodução e morte são altamente associadas à composição e diversidade das espécies, e que explica a alta diversidade de espécies nas áreas tropicais (HUBBEL, 2001). Usando um modelo de evolução fenotípica, DE MAZANCOURT et al. (2008) encontraram que faunas regionais com muitas espécies podem ter restrições quanto à quantidade de novas adaptações aos ambientes devido à prevalência da conservação de nicho. Dado que a diversidade funcional de aves observada nas áreas não foi diferente do que se esperaria ao acaso, a alta diversidade de aves dessas áreas florestais amazônicas pode ter estabilizado a seleção de novos traços relacionados com a história de vida das espécies, resultando em uma baixa diversidade de traços funcionais entre as aves do banco regional de espécies. Uma alta similaridade fenotípica de comunidades tropicais foi recentemente encontrada para mamíferos, que são mais redundantes quanto aos seus traços ecológicos nos trópicos do que em regiões temperadas (SAFI et al., no prelo). Além disso, BARLOW & PERES (2004) encontraram que as composições de aves das comunidades se tornaram gradualmente mais desiguais nas florestais em que ocorreram queimadas. Este é um achado importante, sendo que até mesmo composições bastante desiguais possuem alta similaridade fenotípica. Por consequência, isto dá consistência à ideia de alta similaridade fenotípica entre as aves tropicais de sub-bosque estudadas.

5.2 Efeitos indiretos do fogo na vegetação funcionam como um processo de similaridade limitante nas aves

Cobertura de copa, área basal das árvores mortas, caules não lenhosos e vegetação de sub-bosque foram as variáveis ambientais que melhor predisseram as mudanças de diversidade funcional das comunidades de aves examinadas. Cobertura de copa teve uma relação positiva com NRI e NTI, e foi a variável mais importante para explicar os valores de NTI. Portanto, quanto maior a cobertura de copa, maiores são os valores de NRI e NTI, diminuindo o quanto a diversidade funcional das comunidades de aves diferem do esperado ao acaso devido ao

agrupamento funcional (filtro ambiental). Árvores grandes com grandes cobertura de copa normalmente possuem frutos e flores que atraem aves com diferentes características de forrageamento (RAMAN, 2003). Além disso, pela sua alta mobilidade vertical, as aves são muito relacionadas com a estratificação vertical (PEARSON, 1971), que é positivamente relacionada com árvores grandes, permitindo a coexistência de aves de diferentes nichos (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961). Entretanto, encontramos que altos valores de cobertura de copa são positivamente relacionados com o agrupamento funcional das aves. Uma explicação possível seria que a complexidade do habitat funcionaria como um filtro ambiental para as comunidades de aves tropicais estudadas (CARRASCAL et al., 1990). Além disso, uma redundância funcional devido à conservação de nichos (DE MAZANCOURT et al., 2008) pode ter diminuído a importância de maiores especializações em suas histórias evolutivas. A vegetação de sub-bosque foi a outra variável ambiental que teve uma relação positiva com o agrupamento funcional e foi a terceira melhor variável ambiental para explicar os valores NTI. Em concordância com os nossos achados para a cobertura de copa, a complexidade da vegetação de sub-bosque poderia ter funcionado como um filtro ambiental (CARRASCAL et al., 1990). Sendo assim, quanto mais fechado o sub-bosque, mais redundantes são as aves das comunidades estudadas, o que também vai de acordo com a redundância como consequência da conservação de nichos (DE MAZANCOURT, 2008). Uma última explicação para o agrupamento funcional que ocorre com o aumento dos valores de cobertura de copa vegetação de sub-bosque é que as variáveis que usamos não são capazes de medir níveis altos de especialização das aves (e.g. tipos mais específicos de alimento).

Por outro lado, caules não lenhosos e área basal das árvores mortas foram variáveis positivamente relacionadas com a dispersão funcional das comunidades de aves. Essa relação indica que altos valores dessas variáveis são associados a altos valores de diversidade funcional das aves analisadas. Caules não lenhosos foi a segunda melhor variável para explicar a variação de NRI e NTI, e pode ser associada a pequenas plantas que não apresentam estratificação vertical e não atraem tantas aves quanto árvores com grandes coberturas de copa. Entretanto, encontramos que altos valores de caules não lenhosos estão associados com maior dispersão funcional. Queimadas recorrentes poderiam estar relacionadas com altos valores de caules não lenhosos, pois plantas com caules lenhosos são mais afetadas pelo fogo (OTTERSTROM & SCHWARTZ, 2006). As queimadas podem ter modificado a estrutura da vegetação, modificando

também as comunidades de aves indiretamente (PETIT et al., 1999). Área basal das árvores mortas foi a variável que melhor explicou a variação de NRI e representa a área que é coberta por árvores mortas em uma região específica. Portanto, o fogo pode ter aumentando a área basal das árvores mortas, criando novos habitats para a alimentação, reprodução e repouso das aves (ZARNOWITZ & MANUWAL, 1985; LOHR, 2002). De fato, árvores mortas são importantes para as comunidades de aves florestais e devem ter uma grande atenção quando gerenciadas nessas florestas (NIKOLOV, 2007). Área basal das árvores mortas, portanto, teve uma relação positiva com a dispersão funcional das comunidades de aves, diminuindo os valores de NRI. Portanto, a heterogeneidade do habitat pode ter causado dispersão funcional nas comunidades de aves, ocorrendo um processo de similaridade limitante, o que torna a diversidade funcional mais diferente do que se esperaria ao acaso.

A riqueza de aves costuma ser maior em florestas que sofreram distúrbios de média intensidade (BARLOW et al., 2002). Além disso, sabe-se que o fogo aumenta a riqueza ou abundância de espécies de alguns animais, como pequenos mamíferos, répteis e anfíbios, enquanto decresce a aves e insetos (COCHRANE, 2003). Nossos resultados indicam que o fogo não afetou diretamente a diversidade funcional das assembleias de aves. No entanto, as melhores variáveis ambientais para explicar o tamanho do efeito padronizado da diversidade funcional das comunidades de aves estudadas podem ser associadas aos efeitos indiretos das queimadas recorrentes sobre a estrutura da vegetação. Ainda, efeitos indiretos das queimadas recorrentes sobre a estrutura da vegetação podem ser capazes de renovar a composição (BARLOW & PERES, 2004) e diminuir o tamanho do efeito padronizado de diversidade funcional das comunidades de aves, o que aumenta o efeito de dispersão funcional, conseqüentemente aumentando o quanto a diversidade funcional das aves diferem do esperado ao acaso. Esses são achados importantes, pois políticas de conservação poderiam se basear mais nos traços ou ecologia funcional das espécies, ao contrário de usar somente a riqueza e abundância das mesmas (LOYOLA et al., 2008; CARVALHO et al., 2010). Cobertura de copa, área basal de árvores mortas, caules não lenhosos e vegetação de sub-bosque poderiam ser diferencialmente gerenciados para a manutenção da composição e diversidade funcional das aves, pois sabemos que cobertura de copa e caules não lenhosos também predisseram a riqueza de espécies nessas florestas tropicais (BARLOW & PERES, 2004).

6 CONCLUSÕES

Nós obtivemos informações importantes sobre os efeitos das queimadas recorrentes nas aves tropicais de sub-bosque. Primeiramente, encontramos que as queimadas recorrentes não simplificaram a estrutura funcional das comunidades de aves de sub-bosque das áreas florestais amazônicas analisadas, não selecionando espécies que são mais similares entre as suas características ecológicas do que se esperaria ao acaso. Isto pode ser devido à alta riqueza de espécies nessas áreas, levando a uma alta redundância no banco regional de espécies de aves (DE MAZANCOURT et al., 2008), o que está de acordo com os estudos de SAFI et al. (no prelo) com espécies de mamíferos nos trópicos, incluindo a floresta Amazônica. Nós também mostramos que a estrutura da vegetação prediz indiretamente as regras de montagem das aves nas florestas estudadas (representadas pelos tamanhos dos efeitos padronizados de diversidade funcional), indicando que a estrutura do ambiente é mais importante do que o fogo propriamente dito para a estrutura das comunidades de aves tropicais de sub-bosque. Portanto, efeitos indiretos das queimadas recorrentes na estrutura da vegetação tornam a diversidade funcional das aves de sub-bosque mais diferentes do que se esperaria ao acaso nessas florestas tropicais, ocorrendo um processo de similaridade limitante.

REFERÊNCIAS

- ADENEY, J. M. et al. 2006. Effects of an ENSO-related fire on birds of lowland tropical forest in Sumatra. **Animal Conservation** 9: 292-301.
- ARAGÃO, L. E. O. C. & SHIMABUKURO, Y. E. 2010. The incidence of fire with implications to REDD. **Science** 328: 1275-1278.
- BARLOW, J., HAUGAASEN, T., PERES, C. A. 2002. Effects of ground fires on understory bird assemblages in Amazonian forests. **Biological Conservation** 105: 157-169.
- BARLOW, J. & PERES, C. A. 2004. Avifaunal responses to single and recurrent wildfires in Amazonian forests. **Ecological Applications** 14(5): 1358-1373.
- BELL, S. S., MCCOY, E. D., MUSHINSKY, H. R. 1991. **Habitat structure**: the physical arrangement of objects in space. Chapman Hall, London. 438p.
- CAHILL, A. J. & WALKER, J. S. 2000. The effects of forest fire on the nesting success of the Red-knobbed Hornbill *Aceros cassidix*. **Bird Conservation International** 10: 109-114.
- Carrascal, L. M., Moreno, E., Tellería, J. L. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. **Holarctic Ecology** 13: 2.
- Carvalho, A. C. et al. 2010. Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. **Natureza & Conservação** B(2): 171-176.

- CHALCRAFT, D. R. & RESETARITIS, J. W. J. 2003. Mapping functional similarity of predators on the basis of trait similarities. **American Naturalist** 162: 390-402.
- CHOWN, S. L., GASTON, K. J. & ROBINSON, D. H. 2004. Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and the ecological implications. **Functional Ecology** 18: 159-167.
- COCHRANE, M. A. 2003. Fire science for rainforests. **Nature** 42: 913-919.
- DE MAZZANCOURT, C., JOHNSON, E., BARRACLOUGH, T. G. 2008. Biodiversity inhibits species' evolutionary responses to challenging environments. **Ecology Letters** 11: 380-388.
- DEL HOYO, J., ELLIOT, A., SARGATAL, J. 1992-2007. **Handbook of the birds of the world**. Lynx Edicions, Barcelona. v. 1 – 12.
- ERNST, R. et al. 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. **Biological Conservation** 33: 143-155.
- GÓMEZ, J. P. et al. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and hábitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. **Journal of Animal Ecology** 79: 1181-1192.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. **Oecologia** 129: 281-291.
- HAUGAASEN, T. et al. 2003. Surface wildfires in central Amazonia: short-term impact on forest structure and carbon loss. **Forest Ecology and Management** 179: 321-331.
- HUBBEL, S. P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton. 448p.
- JOHNSON, J. B. & OMLAND, K. S. 2004. Model Selection in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution** 19 (2): 101-108.
- KEDDY, P. A. 1992. Assembly and response rules-2 goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science** 3: 157-164.
- KEMBEL, S. W. et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics** 26: 1463-1464.
- KINNAIRD, M. F. & O'BRIEN, T. G. 1998. Ecological effects of wildfire on lowland rainforest in Sumatra. **Conservation Biology** 12: 954-956.
- LOHR, S. M., GAUTHREAUX, S. A., KILGO, J. C. 2002. Importance of coarse woody debris to avian communities in loblolly pine forests. **Cons. Biol.** 16: 767-777.
- LOYOLA, R. D. et al. 2008. Hung ou to dry: Choice of priority ecoregions for conserving threatened Neotropical anurans on life-history traits. **PLoS ONE** 3: 5.
- MACARTHUR, R. H. & MACARTHUR, J. W. 1961. On bird species diversity. **Ecology** 42: 594-598.
- MACARTHUR, R. H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist** 101: 377-385.
- NEPSTAD, D. et al. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature** 398: 505–508.
- NEPSTAD, D. et al. 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. **Forest Ecology and Management** 154:395–407.
- NIKOLOV, S. C. 2007. Study on the habitat selection by birds in mature and over-mature Macedonian pine *Pinus peuce* forests in pirin national park (SW Bulgaria). **Acrocephalus** 28 (134): 95–104.
- OSTLING, A. 2005. Neutral theory tested by birds. **Nature** 436: 635–636.
- OTTERSTROM, S. M. & SCHWARTZ, M. W. 2006. Responses to fire selected tropical dry forest trees. **Biotropica** 38 (5): 592–598.

- PAVOINE, S. et al. 2009. On the challenge of treating types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. **Oikos** 118: 391-402.
- PAVOINE, S. & BONSALE, M. 2010. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews** 2010: 1-21.
- PEARSON, D. L. 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. **The Condor** 73: 46-55.
- PERES, C. A. et al. 2003. Vertebrate responses to surface fires in a Central Amazonian forest. **Oryx** 37: 97-109.
- PETCHEY, O. L. et al. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology** 76: 977-985.
- PETIT, L. et al. 1999. Bird communities of natural and modified habitats in Panama. **Ecography** 22: 292-304.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, 2010. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 8 mai. 2010.
- RAMAN, T. R. S. 2003. Assessment of census techniques for inter-specific comparisons of tropical rainforest bird densities: a field evaluation in the Western Ghats, India. **Ibis** 145(1): 9-21.
- RAMIREZ, L., DINIZ-FILHO, J. A. F., HAWKINS, B. A. 2008. Partitioning phylogenetic and adaptive components of the geographical body-size pattern of New World birds. **Global Ecology and Biogeography** 17: 100-110.
- RANGEL, T., DINIZ-FILHO, J. A. F., BINI, L. M. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. **Global Ecology and Biogeography** 15: 321-327.
- SAFI, K et al. 2010. In press. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B**.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. **Science** 185: 27-39.
- SEKERCIOGLU, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Invited review. **Trends in Ecology & Evolution** 21: 464-471.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia Brasileira** (ed. 2). Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 912p.
- STOKE, D. & TUCKER, C. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978-1988. **Science** 260: 1905-1910.
- TILMAN, D. 2001. Functional diversity. Em Levin, S. A. **Encyclopaedia of biodiversity**. Academic, San Diego. Pp. 109-120.
- WEBB, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **American Naturalist** 156: 145-155.
- WEIHER, E. & KEDDY, P. A. 1999. **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge. Cambridge University Press, 430p.
- WHITTINGHAM, M. J. & EVANS, K. L. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. **Ibis** 146: 210-220.
- ZAR, J. H. 2009. **Biostatistical Analysis** (ed. 5). Practice Hall. New Jersey. 960p.
- ZARNOWITZ, J. E. & MANUWAL, D. A. 1985. The effects of forest management on cavity nesting birds in northwestern Washington. **J. Wildl. Manage.** 49: 255-263.