



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PGZOOOL**



**TARCÍSIO DO ROSARIO DE SOUZA TAVARES**

**Assembleias de aves em florestas secundárias oriundas de agricultura  
familiar na Amazônia: explorando diferentes  
facetas da biodiversidade**

**MANAUS, AMAZONAS**

**MAIO/2019**

TARCISIO DO ROSARIO DE SOUZA TAVARES

**Assembleias de aves em florestas secundárias oriundas de agricultura  
familiar na Amazônia: explorando diferentes  
facetas da biodiversidade**

Discente: Tarcísio do Rosário de Souza Tavares

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Henrique Borges

Coorientador: Prof. Dr. Fabrício Beggiato Baccaro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, da Universidade Federal do Amazonas/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

**MANAUS, AMAZONAS**

**MAIO/2019**

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

T231a Tavares, Tarcísio do Rosario de Souza  
Assembleias de aves em florestas secundárias oriundas de agricultura familiar na Amazônia: explorando diferentes facetas da biodiversidade / Tarcísio do Rosario de Souza Tavares. 2019  
36 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Sergio Henrique Borges  
Coorientador: Fabrício Beggiato Baccaro  
Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Agricultura familiar. 2. sucessão ecológica. 3. biodiversidade. 4. diversidade funcional. 5. diversidade filogenética. I. Borges, Sergio Henrique II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

## **AGRADECIMENTOS**

Nada disso seria realidade se não fosse pela colaboração de pessoas que surgem em nossa caminhada, afinal somos uma subespécie de mamífero que já nasce dependendo do cuidado parental. Sendo assim só tenho a agradecer. Agradeço ao meu orientador Sérgio Borges pela maravilhosa orientação dada, pelas críticas, pelos gritos e pela paciência que sempre voltava. Ao meu coorientador Fabrício Baccaro que, apesar de ser muito ocupado, completou com maestria seu ofício. Aos meus pais Paulo Eulino e Idelcy, minhas filhas e meus irmãos que mesmo de longe conseguem me motivar e me fazer seguir. À minha esposa Carla Nunes pelo carinho, por ter aparecido na hora certa e pelas palavras de incentivo quando penei em desistir.

Assembleias de aves em florestas secundárias oriundas de agricultura  
familiar na Amazônia: explorando diferentes  
facetas da biodiversidade

Tarcísio do Rosario de Souza Tavares<sup>1</sup>, Sergio Henrique Borges<sup>1</sup>,  
Fabrício Beggiato Baccaro<sup>1</sup>

*<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas,  
Universidade Federal do Amazonas,  
Av. General Rodrigo Otávio Jordão Ramos 6200, CEP 69077-000,  
Manaus, AM, Brasil.*

Manuscrito preparado a partir das instruções para autores do periódico Acta Amazônica

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	<b>06</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>07</b>
<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>08</b>
<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>09</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>10</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>13</b>
2.1. Área de estudo.....	13
2.2. Métodos de amostragem de aves e vegetação.....	14
2.3. Diversidade taxonômica.....	15
2.4. Diversidade funcional.....	15
2.5. Diversidade filogenética.....	16
2.6. Análises de dados.....	17
<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>19</b>
3.1. Associação entre métricas de biodiversidade.....	19
3.2. Diversidade taxonômica.....	20
3.3. Diversidade funcional.....	21
3.4. Diversidade filogenética.....	22
3.5. Componentes da biodiversidade e estrutura da vegetação.....	23
<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>24</b>
<b>5. CONCLUSÃO.....</b>	<b>27</b>
<b>6. AGRADECIMENTOS.....</b>	<b>28</b>
<b>7. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>28</b>
<b>APÊNDICE 1.....</b>	<b>34</b>

## RESUMO

Neste estudo investigamos os efeitos da sucessão ecológica em florestas secundárias originadas da agricultura familiar sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de uma assembleia de aves na Amazônia. As aves foram amostradas por meio de censos quantitativos realizados em parcelas padronizadas de florestas secundárias em réplicas dos seguintes estágios de regeneração: florestas secundárias jovens (< de sete anos de abandono), de meia idade (entre sete e 20 anos) e velhas (> de 20 anos). Para cada uma destas réplicas foram estabelecidas parcelas pareadas em floresta primária como controle. A diversidade taxonômica foi mensurada a partir do número total de espécies, número de espécies da Ordem Passeriformes e número de espécies de aves sensíveis aos distúrbios ambientais. Para mensurar a riqueza, equitabilidade, divergência e dispersão funcional foram utilizados atributos morfométricos, locais de forrageamento, dieta e comportamento social. A diversidade filogenética foi medida através da estrutura hierárquica lineana (p. ex. gêneros, famílias, ordens) das espécies como substituto de suas relações filogenéticas. As diferentes métricas utilizadas revelaram aspectos distintos da diversidade nas assembleias de aves analisadas. O número de espécies de aves sensíveis aos distúrbios foi significativamente mais alto nas matas primárias tanto nas comparações com o conjunto das florestas secundárias quanto nas comparações entre categorias de idade das mesmas. Em adição, a riqueza de espécies de passeriformes foi mais alta no conjunto das florestas primárias. A equitabilidade funcional foi um pouco mais alta nas florestas secundárias jovens e de meia idade. A dispersão funcional, por outro lado, foi mais alta entre as capoeiras com mais de 20 anos de abandono. As aves que ocuparam as florestas secundárias apresentaram maior diversidade filogenética (dispersão filogenética) quando comparadas com as encontradas nas florestas primárias (atração filogenética), especialmente entre os Passeriformes. A influência dos tipos de florestas (secundárias vs. primárias) e do gradiente temporal promovido pela sucessão ecológica sobre os diferentes componentes da biodiversidade é complexa e pode estar associada aos efeitos diferenciados dos filtros abióticos e bióticos ao longo das fases do processo de regeneração florestal. Este estudo reforça a utilidade de uma visão pluralista que integre as inúmeras dimensões que compõem a complexa e multifacetada definição de biodiversidade.

**PALAVRAS-CHAVES:** Agricultura familiar, sucessão ecológica, biodiversidade, diversidade funcional, diversidade filogenética

## **ABSTRACT**

We investigate the effects of ecological succession of secondary forests growing after agriculture practices in the taxonomic, functional and phylogenetic diversity of bird assemblages in the Amazon. Birds were sampled through quantitative censuses carried out in replicate plots of secondary forests in the following stages of recovery: young secondary forests (< than seven years of abandonment), mid-age secondary forests (> 7 < 20 years) and old secondary forests (> than 20 years). We also made censuses in primary forests adjacent to secondary forests plots. Taxonomic diversity was measured as the total number of species, number of bird species from Passeriformes Order, and number of species highly sensible to environmental disturbance. Data on birds morphometric, foraging sites, diet and social behavior were used to measure functional richness, evenness, divergence and dispersal. Phylogenetic diversity was measure through the hierarchical linnean structure (p. ex. genus, families, orders) of species as proxies of its phylogenetic relationships. Different diversity metrics reveals distinctive aspects of bird assemblages. Number of bird species sensible to environmental disturbance was higher in primary forests compared to secondary ones. Also old secondary forests had more species in this category. In addition, richness of Passeriformes birds was also higher in primary forests. The functional evenness was higher in old and mid-age secondary forests. Functional dispersion, for the other side, was higher in secondary forests with more than 20 years of abandonment. The bird assemblages found in secondary forests presents higher phylogenetic diversity (phylogenetic dispersion) compared to primary forests (phylogenetic attraction), especially among the Passeriformes. The influence of forest types (primary vs. secondary) and ecological succession on different components of biodiversity is complexes and could be associate to different weight of abiotic and biotic filters along the processes of forest regeneration. This study reinforces the utility of a pluralistic approach integrating complementary dimensions of biodiversity to understand the complex process of ecological succession.

**KEY WORDS:** Familiar agriculture, ecological succession, biodiversity, functional diversity, phylogenetic diversity

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Traços ou atributos funcionais de aves utilizados nos cálculos dos vários índices de diversidade funcional.....**15**
- Tabela 2.** Grau de correlação (*Spearman rank correlation*) entre as diversas métricas de biodiversidade utilizadas neste estudo.....**18**
- Tabela 3.** Resultados simplificados das análises de variância (ANOVA) fatorial usando distintas métricas da diversidade de diversidade funcional.....**19**
- Tabela 4.** Resultados das análises de regressão simples entre as métricas de diversidade e duas medidas de estrutura da vegetação amostradas em florestas secundárias e primárias.....**23**

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Diferentes perspectivas da diversidade taxonômica de aves em ambientes de florestas secundárias (FS) de distintas faixas etárias e florestas primárias .....	20
<b>Figura 2.</b> Diferentes perspectivas da diversidade funcional de aves em ambientes de florestas secundárias de distintas faixas etárias e matas primárias no Parque Nacional do Jaú.....	21
<b>Figura 3.</b> Diferentes perspectivas da diversidade filogenética de aves (usando a distinção taxonômica como substituto da diversidade filogenética) em ambientes de matas secundárias de distintas faixas etárias (colunas amarelas) e matas primárias (colunas verdes) no Parque Nacional do Jaú.....	22
<b>Figura 4.</b> Relação entre medidas de diversidade taxonômica, funcional e filogenética e duas medidas de estrutura da vegetação: altura da copa (gráficos a esquerda) e área basal .....	24

## 1. INTRODUÇÃO

As florestas na Amazônia vêm sendo continuamente desmatadas e os impactos desta devastação podem ter efeitos globais, uma vez que a supressão da floresta afeta os serviços ambientais como a ciclagem de água e o armazenamento de carbono (Fearnside 2006; Freitas *et al.* 2018). Em inúmeras situações, o posterior abandono de áreas desmatadas implica na reestruturação da vegetação dando origem às florestas secundárias (Volpato 2018). A vegetação que ocupa as áreas previamente desmatadas pode se regenerar a partir do banco de sementes, brotos remanescentes ou de novos propágulos trazidos por dispersores (Moreira and Carvalho 2018).

O fator decisivo na composição e na velocidade do crescimento da floresta secundária é o histórico de uso da terra e da composição da paisagem local, incluindo o corte e queima da vegetação original, diferenças na fertilidade dos solos e distância de florestas primárias (Poorter 2016, Carreiras *et al.* 2017). De fato, os processos de regeneração florestal na Amazônia resultam em diferentes estágios de sucessão secundária que dependem do tipo e intensidade no uso da terra (Mesquita *et al.* 2015). A forma de manejo da vegetação original resulta em distintas rotas de regeneração florestal que tem que tem efeitos na composição da biodiversidade (Mesquita *et al.* 2015). Em aves, por exemplo, foi possível detectar diferentes respostas com relação às guildas de espécies de sub-bosque em matas secundárias no Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) com controles com diferentes tipos de distúrbios (Barlow *et al.*, 2006).

Áreas previamente desmatadas e em processo de regeneração na forma de florestas secundárias estão ocupando áreas cada vez mais extensas na América Latina (Aide *et al.* 2013). Estimativas recentes, por exemplo, apontam que florestas secundárias ocupam de 106.9 a 156.8 mil km<sup>2</sup> na Amazônia brasileira (Almeida 2010). A importância ecológica deste tipo de floresta se revela em sua capacidade de fixação do carbono atmosférico, formação de corredores entre remanescentes florestais e habitats complementares para espécies mais generalistas e esses fatores estão ligados à manutenção da biodiversidade (Barlow *et al.* 2007, Gilroy *et al.* 2014, Volpato *et al.* 2018).

A importância das florestas secundárias como repositórios de biodiversidade nas regiões tropicais tem sido amplamente debatida e estudada incluindo as aves (Barlow *et al.* 2007, Tabarelli *et al.* 2012). Os resultados destes estudos indicam que a natureza e a

intensidade dos efeitos da conversão de florestas primárias em florestas secundárias sobre a biodiversidade parecem depender: i) do grupo taxonômico investigado (Barlow *et al.* 2007); ii) das características das paisagens estudadas, especialmente proximidade de grandes áreas de florestas primárias (Arévalo-Sandi *et al.* 2018); e iii) do tipo e intensidade de manejo da vegetação original (Borges and Stouffer 1999, Mesquita *et al.* 2015). A maioria dos estudos, no entanto, sugere que as florestas secundárias podem ser relevantes para a biodiversidade desde que integradas em uma paisagem que inclua extensas áreas de florestas pouco perturbadas (Tabarelli *et al.* 2012; Barlow *et al.* 2006, Antongiovanni and Metzger, 2005).

Neste sentido, é importante considerar a capacidade de modificação das paisagens pelos diferentes atores responsáveis pela perturbação das florestas primárias na Amazônia, uma vez que a fragmentação de habitats tem influência sobre aves mais sensíveis (Laurence and Gomez, 2005; Antongiovanni and Metzger, 2005). Os principais agentes de desmatamento na região são os grandes e médios fazendeiros (Fearnside 2017), porém pequenos produtores associados à agricultura familiar também contribuem nesse processo (Freitas *et al.* 2018). A agricultura familiar na Amazônia é baseada no corte e queima da vegetação em parcelas relativamente reduzidas de florestas pouco perturbadas localizadas nas proximidades das comunidades ribeirinhas (Pedroso Jr. *et al.* 2008).

Após um ciclo de produção de plantas cultivadas, os roçados são abandonados e a regeneração florestal se sucede. Novos roçados podem ser abertos em áreas de florestas primárias ou secundárias e o período para reutilização das capoeiras pode ser bastante variável (Pedroso Jr. *et al.* 2008). Estudos que investigaram o impacto da agricultura familiar sobre a biodiversidade, normalmente indicam que esta modalidade de uso da terra apresenta certo grau de sustentabilidade, devido à pequena escala de perturbação das paisagens regionais (Andrade and Rubio-Togler 1994).

A maioria dos estudos que investigaram os efeitos de vegetação secundária sobre a biodiversidade se utilizou quase que exclusivamente do número e a composição de espécies como parâmetros de mensuração dessa biodiversidade. Um foco exagerado nestes aspectos da diversidade biológica subestima a importância de se considerar o papel das espécies no funcionamento dos ecossistemas (diversidade funcional) e das consequências da perturbação de habitats sobre a história evolutiva de linhagens distintas de espécies (diversidade filogenética). Cientes desta limitação, investigadores passaram a enfatizar a relevância de se medir os aspectos da diversidade funcional e

filogenética para se entender como as comunidades biológicas reagem aos processos de perturbação e regeneração de habitats (Cianciaruso *et al.* 2009).

Estimar a diversidade por meio da diversidade funcional consiste em levar em consideração atributos ou traços funcionais como objeto de análise de mudanças nos padrões ambientais (Tilman 2001; Cianciaruso *et al.* 2009). Traço funcional se refere a qualquer medida morfológica, fenológica, fisiológica ou comportamental que pode ser medida no nível do indivíduo e que tenha consequências na sua capacidade adaptativa (Violle *et al.* 2007). Além de considerar os aspectos relacionados à adaptação do organismo ao seu ambiente, a diversidade funcional conecta os traços funcionais das espécies aos papéis das mesmas no funcionamento dos ecossistemas (Tilman 2001).

Em complemento à diversidade funcional, a diversidade filogenética mensura as variações filogenéticas das comunidades levando em consideração o distanciamento ou a atração filogenética entre as espécies que compõem uma assembleia (Cianciaruso *et al.* 2009). No contexto do estudo da biodiversidade de ambientes em sucessão secundária, a diversidade filogenética nos ajuda a entender como e quais linhagens evolutivas podem se adaptar ou perecer em contextos de perturbação do ambiente (Edwards *et al.* 2017).

Apesar de alguns estudiosos advogarem que as diversidades funcional e filogenética são medidas superiores à diversidade taxonômica, análises integrativas destas três dimensões nos auxiliam a compreender melhor as nuances que cercam o complexo conceito de biodiversidade (Brum 2017).

Estudo sobre as comunidades de aves tem sido instrumental no entendimento do efeito da regeneração florestal em florestas tropicais, incluindo análises mais modernas que consideram aspectos funcionais e evolutivos. Aves apresentam inúmeras características ecológicas (p. ex. diversidade trófica), funções no ecossistema (p. ex. dispersores, polinizadores) que favorecem o estudo destes organismos em uma perspectiva integrativa (Sekercioglu 2006; Antongiovanni and Metzger, 2005). Apesar destas vantagens, poucos estudos buscaram explorar simultaneamente os aspectos taxonômicos, funcionais e filogenéticos na investigação dos efeitos da agricultura familiar de pequena escala sobre as assembleias de aves na Amazônia.

Neste contexto, o estudo de Borges (2007) identificou um aumento gradativo no número de espécies de aves em capoeiras de sete a mais de 20 anos de abandono em sistemas de agricultura familiar em uma região da Amazônia. Neste mesmo estudo foi demonstrado que a similaridade na composição de espécies de aves das florestas

secundárias com as matas primárias aumenta ao longo de uma cronosequência sucessional, indicando que florestas secundárias em estágios adiantados de regeneração (> de 20 anos de abandono) apresentam uma avifauna bastante similar (ainda que não idêntica) às das florestas primárias (Borges 2007). O estudo de Borges (2007), no entanto, não explorou de modo mais aprofundado as dimensões funcional e filogenética das assembleias de aves que ocupam as florestas secundárias oriundas da agricultura familiar de pequena escala. No presente estudo são apresentadas análises complementares dos dados de Borges (2007) com foco em avaliar os efeitos da sucessão ecológica sobre a diversidade funcional e filogenética da assembleia de aves em áreas de agricultura familiar.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

As amostragens de aves foram realizadas no Parque Nacional do Jaú, uma das maiores áreas protegidas do Brasil com mais de 2,2 milhões de hectares. A região do Parque é habitada por ribeirinhos desde antes da criação desta área protegida sendo que registros arqueológicos revelam a presença humana na região há pelo menos mil anos. Os recursos naturais na região do Parque são acessados pelas famílias residentes através de práticas extrativistas diversas e pela agricultura familiar (Borges 2004, Pezzuti *et al.* 2004).

O manejo do solo e vegetação para as atividades da agricultura familiar na região implicam no corte e posterior queima da vegetação, plantação das culturas (com destaque para macaxeira – *Manihot esculenta*) e abandono da área após um ciclo produtivo (Borges *et al.* 2004). Após o cultivo contínuo da terra por períodos de cerca de 2-3 anos, o solo fica pobre em nutrientes, o que leva à diminuição da produção e o abandono dos roçados. Este sistema de agricultura familiar resulta na distribuição de pequenas parcelas (1-2 hectares) de florestas secundárias em diferentes estágios de regeneração distribuídas ao longo dos rios nas proximidades das comunidades locais. Estas parcelas manejadas pelos moradores locais, por sua vez, se encontram em uma paisagem dominada de terra firme pouco perturbada e próximas de florestas alagadas.

Foram escolhidos locais de florestas secundárias em diversos estágios de sucessão para as amostragens de aves. As práticas agrícolas foram caracterizadas através da

aplicação de questionários e visitas aos roçados para definir a idade aproximada das florestas secundárias (roçados abandonados) e a forma de como foram manejadas (Borges *et al.* 2004). A partir desta caracterização prévia dos locais, foi realizada uma classificação das capoeiras a partir do tempo de abandono obtidos nas entrevistas em: i) capoeiras jovens (menos de sete anos de abandono); ii) capoeiras de meia idade (de sete a 15 anos de abandono) e iii) capoeiras velhas (> de 20 anos de abandono).

Para cada categoria de idade foram escolhidos quatro sítios de amostragem e para cada um destes sítios nas capoeiras foi definido um sítio controle nas matas primárias distantes de 200 a 300 metros das parcelas das florestas secundárias. Buscamos estabelecer as parcelas de amostragem em vegetação mais ou menos homogênea evitando trechos de capoeira com idade e histórico de manejos diferentes. Assim o desenho amostral consistiu-se em 12 réplicas em capoeiras (quatro réplicas para cada categoria de idade) e 12 sítios em florestas primárias de terra firme totalizando 24 sítios de amostragem.

## 2.2 Métodos de amostragem de aves e vegetação

Em cada sítio de amostragem foram abertas duas trilhas de 100 metros que se intercruzavam pelo centro cobrindo uma área de aproximadamente um hectare. Esta área coincide mais ou menos com o tamanho de uma quadra de roçado aberto pelos moradores da região (Borges *et al.* 2004). Durante os censos, o observador (Sérgio Henrique Borges) se deslocava pelas trilhas contando as aves que registrava por observação direta ou através das vocalizações emitidas pelos indivíduos. As observações ocorreram entre 06h00min e 10h00min e durante os censos procurou-se evitar a contagem dupla do mesmo indivíduo. Nos casos de espécies que se deslocavam muito rápido (p. ex. beija-flores, arapaçus) consideramos a presença de mais de um indivíduo somente se eles fossem detectados simultaneamente através de observação direta.

Em cada sítio de amostragem foi instalada uma parcela de 10 x 5 metros onde foram tomadas as seguintes medidas de estrutura da vegetação: i) altura de copa em quatro pontos da parcela, ii) oito medidas de cobertura utilizando-se de um esfero-densiómetro, iii) circunferências das árvores com CAP > que 30 cm); e iv) medidas as circunferências das arvoretas com CAP < 30cm e maior que dois metros de altura obtidas em 2 sub-parcelas de 3 x 3 m instaladas dentro das parcelas maiores.

### 2.3 Diversidade taxonômica

Neste estudo a diversidade taxonômica foi mensurada a partir da riqueza local de espécies e da equitabilidade de indivíduos. Adicionalmente, utilizamos a abordagem proposta por Marquet *et al.* (2004) na qual o número de espécies total é dividido em subconjuntos menores de espécies que compartilham um atributo particular. Os atributos utilizados neste estudo foram taxonômicos (todas as espécies ou somente espécies da Ordem Passeriformes) e de sensibilidade a alterações ambientais segundo categorização de Stotz *et al.* (1996). A equitabilidade foi medida através do índice de Pielou (Maguran 2004).

### 2.4 Diversidade funcional

**Tabela 1.** Traços ou atributos funcionais de aves utilizados nos cálculos dos vários índices de diversidade funcional.

Tipo de dado	Componente funcional	Atributo	Valor do atributo
Contínuo	Tamanho	Massa corporal <sup>1</sup>	Média do peso (g)
		Deslocamento	Média (mm)
	Manipulação do alimento	Tamanho da asa <sup>1</sup>	Média (mm)
		Tamanho da cauda <sup>1</sup>	Média (mm)
Categórico	Extrato de forrageamento <sup>2</sup>	Tamanho do bico <sup>1</sup>	Média do cúlmen exposto (mm)
		Chão	Presença (1) ou ausência (0)
		Sub-bosque	Presença (1) ou ausência (0)
		Extrato médio	Presença (1) ou ausência (0)
Categórico	Dieta <sup>2</sup>	Copa	Presença (1) ou ausência (0)
		Frutos	Presença (1) ou ausência (0)
		Invertebrados	Presença (1) ou ausência (0)
		Néctar	Presença (1) ou ausência (0)
Categórico	Comportamento social <sup>3</sup>	Vertebrados	Presença (1) ou ausência (0)
		Solitário	Presença (1) ou ausência (0)
		Bando heteroespecífico	Presença (1) ou ausência (0)
		Bando homoespecífico	Presença (1) ou ausência (0)
		Reunião em arenas	Presença (1) ou ausência (0)

1 – SHB, dados não publicados; 2 – Adaptado de Karr *et al.* 1990; 3 – Adaptado de Cohn-Haft *et al.* 1997

Os traços funcionais das aves utilizados neste estudo são contínuos e categóricos e foram classificados em quatro conjuntos de dados. Os atributos morfométricos contínuos se referem ao tamanho, capacidade de e manipulação de itens alimentares (Tabela 1). Traços funcionais de locais de forrageamento dizem respeito ao extrato da floresta onde as aves obtêm seu alimento, enquanto os atributos de dieta referem-se aos principais itens da alimentação das espécies (Tabela 1). Finalmente, os traços funcionais referentes ao comportamento social estão associados ao grau de sociabilidade das espécies, o que pode afetar a adaptação das espécies aos tipos de ambiente analisados (Tabela 1).

Os dados morfométricos da maioria das espécies de aves foram obtidos em campo na própria região de estudo, complementados com medições de exemplares depositados na Coleção de Aves no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Os traços funcionais de extrato de forrageamento, dieta e comportamento social foram obtidos de Karr *et al.* (1990) e Cohn-Haft *et al.* (1997).

Inúmeros índices de diversidade funcional foram propostos (Mouchet *et al.* 2010, Mouillot *et al.* 2013) e para este estudo selecionamos os índices de riqueza funcional (Frich), equitabilidade funcional (Feve), divergência funcional (Fdiv) e dispersão funcional por serem os mais comumente utilizados na literatura e por representarem diferentes aspectos da diversidade funcional (Mason *et al.* 2005, Kuerbbing *et al.* 2018). Uma descrição mais detalhada da interpretação de cada uma destas métricas de diversidade funcional é encontrada no apêndice 1.

## 2.5 Diversidade filogenética

A diversidade filogenética é obtida pela soma dos comprimentos dos ramos de árvores filogenéticas das espécies que compõem uma comunidade em estudo (Faith 1992). Comprimentos longos destes ramos correspondem a tempos evolutivos mais recuados e a grupos taxonômicos mais distintos. Portanto, a diversidade filogenética de uma comunidade é uma função do número de espécies e das distâncias filogenética entre elas (Faith 1992).

As métricas de diversidade filogenética devem ser baseadas em hipóteses filogenéticas de relações entre espécies, o que nem sempre é possível devido ao pouco conhecimento de relações de parentesco entre todas as espécies de aves. Normalmente, estas análises se baseiam numa filogenia universal de todas as aves propostas por Jetz *et*

*al.* (2012). É importante salientar, no entanto, que essa filogenia é baseada em poucos marcadores moleculares que podem não representar bem as relações filogenéticas. Uma solução alternativa é adotar a estrutura taxonômica das espécies como “*proxy*” ou substituto das relações de parentesco (Heino *et al.* 2015, Cai *et al.* 2018).

Para este estudo, avaliamos a diversidade filogenética utilizando a nomenclatura atual das aves registradas nas capoeiras como substituto de suas relações evolutivas utilizando diferentes “rankings” taxonômicos (espécies, gênero, famílias etc.) propostos pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO) (Piacentini *et al.* 2015). Como as decisões taxonômicas do CBRO são baseadas em cuidadosa revisão de filogenias disponíveis de diversos grupos de aves, com o foco especial em dados moleculares, acreditamos que esta estrutura lineana pode ajudar a entender as relações evolutivas entre as espécies que convivem nas comunidades estudadas.

Para avaliar a diversidade filogenética nas comunidades de aves em análise usamos duas métricas: a distinção taxonômica ( $\Delta^*$ ) e a diversidade taxonômica ( $\Delta^+$ ). Para o cálculo destas métricas foi utilizado o programa Primer-E (Clark and Gorley 2006). Detalhes de como estes índices foram calculados e suas interpretações são descritos no apêndice 1.

## 2.6 Análises de dados

Foram organizadas matrizes contendo os dados de abundância relativa das espécies (colunas) por sítios de amostragem (linhas) e outra matriz com os traços funcionais descritos anteriormente nas colunas e as espécies nas linhas. Todas as métricas morfológicas contínuas foram padronizadas pelo peso, para equiparar o peso relativo de cada medida funcional nas análises subsequentes. Como a matriz funcional contém informações categóricas e contínuas, usamos a transformação de Gower antes de rodar as análises funcionais para evitar distorções causadas por uma matriz de distâncias não euclidianas. O espaço funcional de todas as métricas funcionais (morfológicas, dieta e comportamentais) foi representado por uma PCA (Análise de Componentes Principais). Com a matriz de distância funcional calculamos a riqueza funcional (Frich), a equitabilidade funcional (Feve), a divergência funcional (Fdiv) e a dispersão funcional (Fdis) para cada área de amostragem. Todas as métricas funcionais foram calculadas usando o pacote FD do programa R (Laliberté *et al.* 2014).

Para testar se as diferentes métricas de diversidade nos três componentes considerados (taxonômico, funcional e filogenético) são independentes entre si foi feita uma análise de correlação de Spearman entre métricas de uma mesma dimensão e entre dimensões diferentes. Para fins deste estudo consideramos correlações fortes somente aquelas acima de 70%.

Para testar hipóteses de diferenças de diversidade nas dimensões estudadas entre as florestas secundárias e as matas primárias controles foram aplicadas análises de variância do tipo fatorial (ANOVA Fatorial) analisando separadamente os efeitos de bloco (florestas secundárias vs. primárias) e de tratamento (faixas etárias das florestas secundárias). Complementarmente, foram realizadas análises de regressão entre os valores dos índices e variáveis contínuas da estrutura da vegetação associadas ao processo de regeneração florestal. Para estas análises de regressão simples foram utilizadas somente a altura de copa (m) e área basal (m<sup>2</sup>/ha), uma vez que as outras medidas de estrutura da vegetação (ver acima) foram altamente correlacionadas entre si.

	S_todas	S_Passeriformes	Pielou (J)	S_sensíveis	FRic	FEve	FDiv	FDis	Delta+_todas	Delta+_Pass	Delta*_todas
<b>S_Passeriformes</b>	<b><u>0,89</u></b>										
<b>Pielou (J)</b>	-0,09	-0,02									
<b>S_sensíveis</b>	0,68	<b><u>0,73</u></b>	-0,13								
<b>FRic</b>	<b><u>0,76</u></b>	0,61	-0,11	0,51							
<b>FEve</b>	-0,14	0,01	-0,37	0,23	-0,09						
<b>FDiv</b>	0,45	0,40	-0,45	0,47	0,45	0,25					
<b>FDis</b>	0,23	0,03	-0,50	0,08	0,56	0,14	0,38				
<b>Delta+_todas</b>	0,15	-0,30	-0,11	-0,21	0,31	-0,33	-0,03	0,45			
<b>Delta+_Pass</b>	-0,29	-0,44	0,33	-0,59	-0,01	-0,38	-0,46	0,20	0,41		
<b>Delta*_todas</b>	0,07	-0,26	-0,62	-0,09	0,33	0,09	0,21	<b><u>0,80</u></b>	<b><u>0,74</u></b>	0,17	
<b>Delta*_Pass</b>	-0,38	-0,51	0,20	<b><u>-0,71</u></b>	-0,06	-0,25	-0,41	0,33	0,40	<b><u>0,93</u></b>	0,28

**Tabela 2.** Grau de correlação (*Spearman rank correlation*) entre as diversas métricas de biodiversidade utilizadas neste estudo. Números em destaque (negrito) indicam as correlações maiores do que 70% entre pares de métricas.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Associação entre métricas de biodiversidade

As análises de correlação entre as 11 métricas utilizadas neste estudo resultaram em 66 combinações pareadas, das quais somente sete apresentaram valores de correlação de Spearman acima de 70%, demonstrando que as diferentes métricas capturam aspectos relativamente distintos da diversidade nas assembleias de aves analisadas (Tabela 2).

Entre as métricas de diversidade taxonômica, o número de espécies da Ordem Passeriformes é altamente correlacionado ( $Rho = 0,89$ ) com o número total de espécies (Tabela 2). De modo similar, o número de espécies de aves mais sensíveis à perturbação apresentou uma forte correlação ( $Rho = 0,73$ ) com o número de espécies de Passeriformes (Tabela 2). Não foi observada nenhuma correlação apreciável entre as métricas de diversidade funcional, com exceção da alta correlação ( $Rho = 0,76$ ) entre a riqueza funcional e número total de espécies.

Tabela 3. Resultados simplificados das análises de variância (ANOVA) fatorial usando distintas métricas da diversidade de diversidade funcional.

Facetas/Métricas	Efeito de	
	Tratamento (faixa de idade capoeira)	Bloco (capoeiras vs matas primárias)
<b>Diversidade taxonômica</b>		
Número de espécies total	--	--
Número de espécies Passeriformes	--	<u>Sim (p = 0,005)</u>
Número de espécies sensíveis a alterações	<u>Sim (p = 0,016)</u>	<u>Sim (p = 0,0001)</u>
Índice de Pielou	--	--
<b>Diversidade funcional</b>		
Riqueza funcional (Frich)	--	--
Equitabilidade funcional (Feve)	<u>Sim (p = 0,045)</u>	--
Divergência funcional (Fdiv)	--	--
Dispersão funcional (Fdis)	<u>Sim (p = 0,046)</u>	--
<b>Diversidade filogenética</b>		
Distinção taxonômica (Delta *) todas as espécies	--	--

Distinção taxonômica (Delta *) somente Passeriformes	<u>Sim (p = 0,008)</u>	<u>Sim (p = 0,001)</u>
Distinção taxonômica (Delta +) todas as espécies	--	<u>Sim (p = 0,037)</u>
Distinção taxonômica (Delta +) somente Passeriformes	--	<u>Sim (p = 0,009)</u>

As métricas de diversidade filogenética baseadas em dados quantitativos (delta\*) das espécies totais e somente de Passeriformes também foram correlacionadas com as mesmas métricas baseadas em dados de presença ou ausência (delta+) com valores de *Rho* de 0.74 e 0.93, respectivamente (Tabela 2).

### 3.2 Diversidade taxonômica

O número total de espécies e a equitabilidade na distribuição dos indivíduos não foi diferente entre as matas primárias e florestas secundárias de diferentes idades nem na comparação geral entre as florestas secundárias e as matas primárias (Figura 1, Tabela 3). O número de espécies de aves Passeriformes, no entanto, foi mais alto nas matas primárias comparadas com o conjunto das florestas secundárias (Figura 1), mas nenhum efeito da idade das capoeiras sobre o número de aves Passeriformes foi observado (Tabela 3).

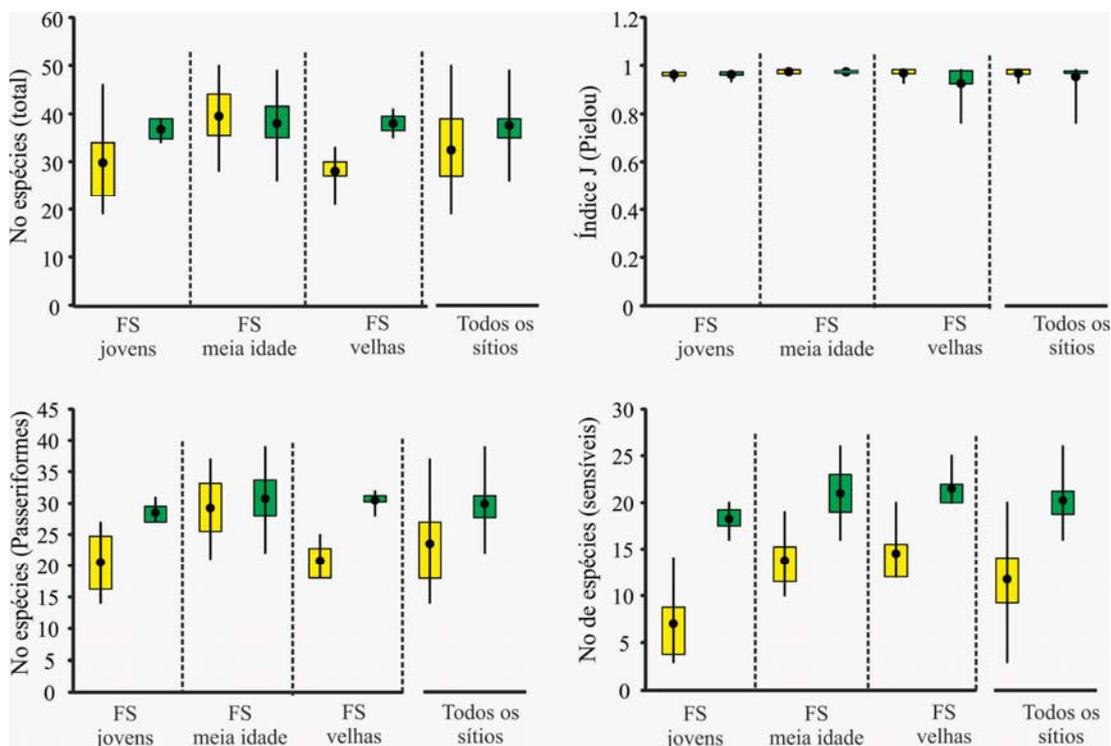


Figura 1. Diferentes perspectivas da diversidade taxonômica de aves em ambientes de florestas secundárias (FS) de distintas faixas etárias (colunas amarelas) e florestas primárias (colunas verdes) no Parque Nacional do Jaú. Os pontos pretos representam médias, as caixas, os primeiros e terceiros quartis e as linhas os valores mínimos e máximos.

Em contraste, o número de espécies de aves sensíveis a distúrbios foi significativamente mais alto nas matas primárias tanto nas comparações com o conjunto das florestas secundárias quanto nas comparações entre categorias de idade das mesmas (Figura 1, Tabela 3).

### 3.3 Diversidade funcional

Comparações nos índices de diversidade funcional revelaram algumas diferenças marginalmente significativas entre os ambientes estudados (Tabela 3). A equitabilidade funcional foi um pouco mais alta nas capoeiras velhas (Figura 2). A dispersão funcional, por outro lado, foi mais alta entre as matas primárias controle (Figura 2).

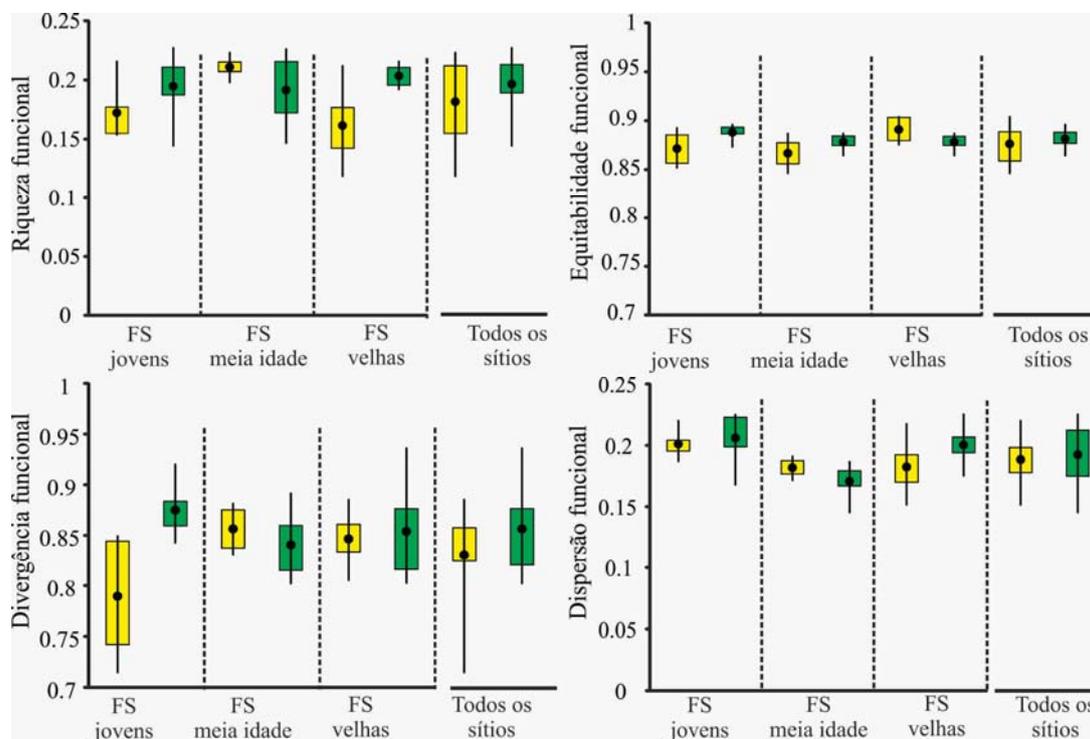


Figura 2. Diferentes perspectivas da diversidade funcional de aves em ambientes de florestas secundárias (colunas amarelas) de distintas faixas etárias e matas primárias

(colunas verdes) no Parque Nacional do Jaú. Os pontos pretos representam médias, as caixas os primeiros e terceiros quartis e as linhas os valores mínimos e máximos.

### 3.4 Diversidade filogenética

A distinção taxonômica considerando todas as espécies medidas através de um índice quantitativo (delta\*) não revelou diferenças significativas entre os ambientes estudados (Tabela 3). Em contraste, índices de distinção taxonômica que levam em consideração dados de presença ou ausência demonstraram uma diversidade filogenética mais alta no conjunto das florestas secundárias comparado com as matas primárias (Figura 3). A distinção taxonômica de aves Passeriformes considerando dados de abundância foi mais alta nas florestas secundárias do que nas matas primárias, tanto nas comparações entre florestas secundárias de diferentes idades quanto no conjunto das capoeiras (Figura 3).

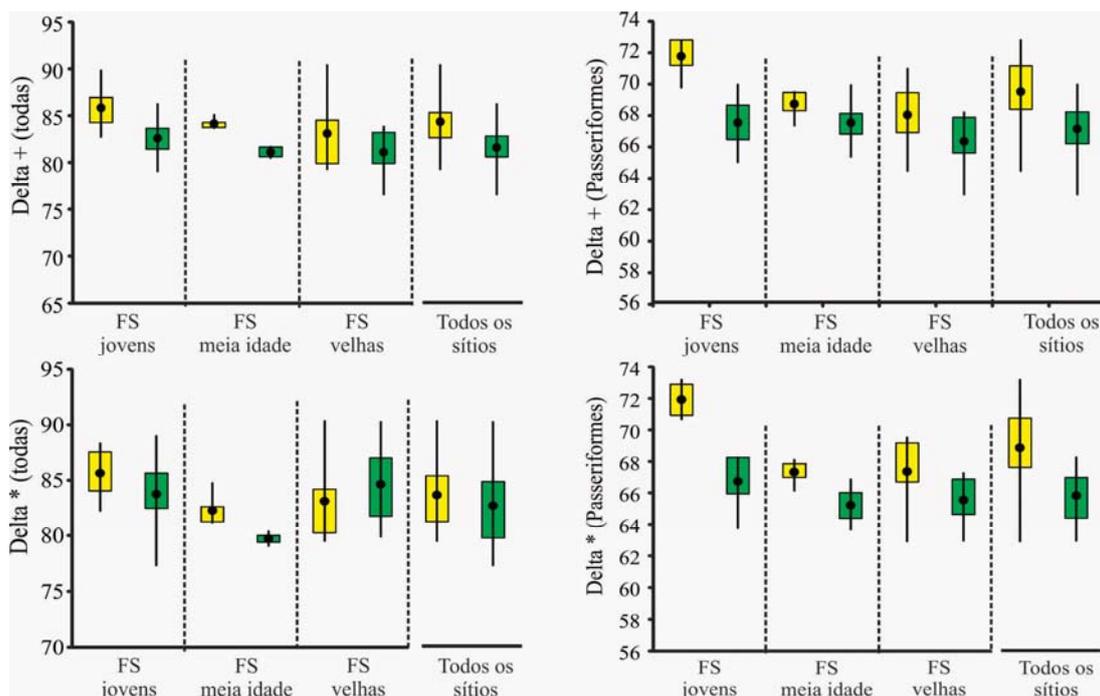


Figura 3. Diferentes perspectivas da diversidade filogenética de aves (usando a distinção taxonômica como substituto da diversidade filogenética) em ambientes de matas secundárias de distintas faixas etárias (colunas amarelas) e matas primárias (colunas verdes) no Parque Nacional do Jaú. Os pontos pretos representam médias, as caixas os primeiros e terceiros quartis e as linhas os valores mínimos e máximos.

### 3.5 Componentes da biodiversidade e estrutura da vegetação

Florestas primárias ou secundárias com maior altura de copa e maior área basal hospedam maior número de espécies da Ordem Passeriformes e de espécies sensíveis à perturbação (Figura 4, Tabela 4).

Considerando a dimensão funcional da biodiversidade, as aves que ocupam florestas com maior altura de copa apresentaram maior equitabilidade e divergência funcional (Figura 4), a equitabilidade funcional só foi significativamente afetada pela área basal das florestas (Tabela 4).

Várias métricas de diversidade filogenética foram correlacionadas com as medidas de estrutura da vegetação (Tabela 4). Em contraste com as dimensões taxonômica e funcional, no entanto, as relações são negativas, ou seja, florestas secundárias em estágios iniciais de sucessão apresentam maior diversidade filogenética do que florestas primárias controle (Figura 4).

Tabela 4. Resultados das análises de regressão simples entre as métricas de diversidade e duas medidas de estrutura da vegetação amostradas em florestas secundárias e primárias. Ns = não significativo.

Facetas da biodiversidade	Métricas	Altura (R <sup>2</sup> _adj)	Área basal (R <sup>2</sup> _adj)
Diversidade taxonômica	Nº total espécies	0,141 (ns)	0,094 (ns)
	Nº Passeriformes	0,295*	0,219**
	Pielou todas as espécies	0,001 (ns)	0,157 (ns)
	Nº espécies sensíveis	0,544*	0,47*
Diversidade funcional	Riqueza funcional	0,08 (ns)	0,016 (ns)
	Equitabilidade funcional	0,178**	0,242**
	Divergência funcional	0,307*	0,118 (ns)
	Dispersão funcional	0,001 (ns)	0,02 (ns)
Diversidade filogenética	Delta* todas as espécies	0,074 (ns)	0,004 (ns)
	Delta* Passeriformes	0,483*	0,576*
	Delta+ todas as espécies	0,228**	0,186**
	Delta+ Passeriformes	0,428*	0,566*

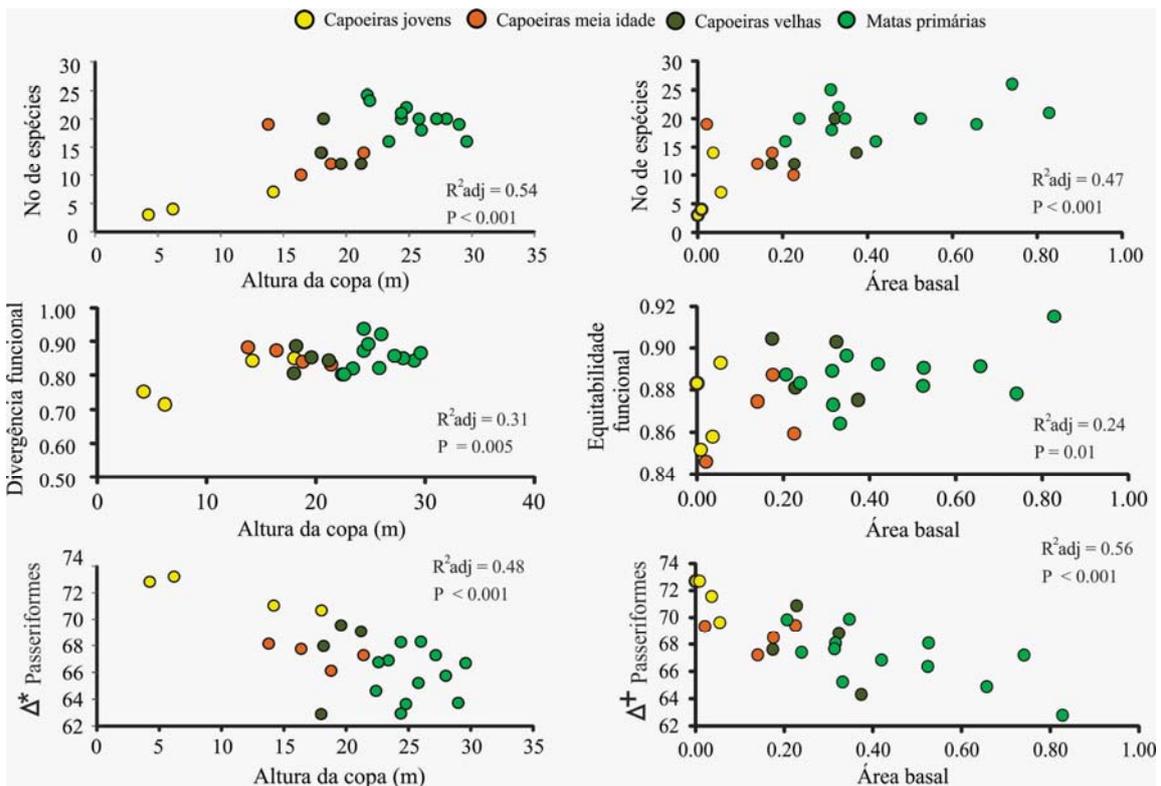


Figura 4. Relação entre medidas de diversidade taxonômica, funcional e filogenética e duas medidas de estrutura da vegetação: altura da copa (gráficos a esquerda) e área basal (gráficos a direita).

#### 4. DISCUSSÃO

Regiões que sofreram extenso desmatamento na Amazônia se encontram em pleno processo de recuperação ambiental na forma de florestas secundárias que ocupam significativas porções na Amazônia Brasileira (Almeida 2010). Os efeitos destas vegetações degradadas sobre a avifauna na Amazônia têm sido analisados em inúmeros estudos em escalas regional (e. g. Barlow *et al.* 2007, Moura *et al.* 2013) e local (Borges and Stouffer 1999).

A maioria destes estudos sugere que as florestas secundárias, mesmo degradadas em comparação com as matas primárias, possuem valor de conservação (Tabarelli *et al.* 2012, Solar *et al.* 2015). Em geral, esta conclusão está alicerçada em medidas simples de diversidade biológica como número de espécies, abundância e composição. Apesar destes indicadores serem os mais básicos na quantificação da diversidade biológica

(Magurán 2004), é necessário considerar as inúmeras dimensões que compõem a complexa e multifacetada definição de biodiversidade (Diniz-Filho and Diniz 2011).

Neste sentido, inúmeros pesquisadores têm recomendado uma abordagem pluralista de considerar os componentes funcionais e filogenéticos em adição à tradicional diversidade taxonômica dentro de um marco lógico integrativo (Brum *et al.* 2017). Reforçando esta visão integrativa, todas as dimensões da biodiversidade consideradas neste estudo revelaram diferenças entre os tipos de vegetação secundária e primária, além de detectar efeitos temporais da regeneração florestal nestas dimensões. As métricas utilizadas, de fato, revelaram aspectos distintos das assembleias de aves, apesar de alguma colinearidade ter sido observada entre algumas delas.

O número total de espécies e a distribuição de indivíduos entre as espécies (equitabilidade) não foi diferente entre as florestas secundárias e primárias. Em contraste, a diversidade taxonômica de aves Passeriformes e de espécies sensíveis à perturbação foi maior em matas primárias comparadas com as secundárias. Este resultado enfatiza que a desconstrução da riqueza total de espécies em subconjuntos de espécies que compartilham determinados atributos é uma abordagem útil, pois revela padrões de distribuição não encontrados no conjunto total de espécies (Marquet *et al.* 2004, ver também Terrible *et al.* 2009).

O número de espécies sensíveis à perturbação e Passeriformes aumentam ao longo da sucessão secundária e florestas secundárias em estágios mais adiantados recuperam parte da diversidade destes grupos de espécies. Ainda assim, mesmo florestas secundárias abandonadas há mais de 20 anos ainda não conseguem recuperar o conjunto completo das espécies sensíveis a distúrbios que, em sua maioria, preferem ambientes florestais pouco perturbados (Stotz *et al.* 1996, Moura *et al.* 2016).

A perda de espécies sensíveis à perturbação, em especial Passeriformes, não foi acompanhada de uma substancial perda da diversidade funcional. Somente a equitabilidade e dispersão funcional foram sutilmente distintas entre os tipos de florestas. Isto parece indicar que existe certa redundância funcional na avifauna analisada. Além disso, a divergência e a equitabilidade funcional parecem se recuperar rapidamente com o avanço da sucessão, uma vez que estas métricas são praticamente indistinguíveis entre florestas secundárias em estágios mais avançados de regeneração e as matas primárias controle (Figura 2).

Não foram detectadas diferenças significativas na divergência e na dispersão funcional entre florestas secundárias e primárias em uma meta-análise de 24 estudos

com assembleias de aves tropicais, mas a equitabilidade funcional foi um pouco maior nas florestas primárias (Sayer *et al.* 2017), resultados concordantes com os obtidos no presente estudo. Surpreendentemente, o estudo de Sayer *et al.* (2017) indica que a diversidade funcional declina com o tempo desde a perturbação inicial, o que está em claro contraste com nossos resultados que apontam uma tendência contrária (Figura 4). Os atributos funcionais utilizados por Sayer *et al.* 2017) em sua meta-análise foram semelhantes ao utilizados no presente estudo e essa discrepância nos resultados pode ter sido causada por diferenças nas abordagens analíticas adotadas por aqueles autores.

Os níveis de diversidade funcional de morcegos que colonizam áreas de regeneração florestal com mais de 30 anos na Amazônia Central não foram completamente recuperados e comparáveis aos de florestas primárias (Farneda *et al.* 2018). Em contraste, a diversidade funcional de mamíferos terrestres em áreas de regeneração florestal foi bastante similar ao encontrado em matas primárias controle no leste da Amazônia (Arévalo Sandi *et al.* 2018). Padrões complexos de diversidade funcional foram registrados na distribuição de aves em um gradiente de perturbação ambiental em Borneo (Chapman *et al.* 2018).

Os resultados contrastantes destes estudos indicam que padrões de diversidade funcional são mais complexos e difíceis de serem generalizados, especialmente no contexto da sucessão secundária. Parte desta dificuldade de generalização pode estar associada às diferenças na biologia dos táxons analisados, aos tipos de ambientes estudados e a contextos geográficos específicos demonstrando que os efeitos da sucessão ecológica sobre a biodiversidade em sua dimensão funcional podem ser bastante particulares e complexos.

A dimensão filogenética da biodiversidade foi a que talvez tenha revelado padrões mais surpreendentes nas diferenças entre as florestas secundárias e primárias. As aves que ocuparam as florestas secundárias apresentaram maior diversidade filogenética quando comparadas com as florestas primárias controle, especialmente entre os Passeriformes. Isto indica que as espécies de aves das assembleias que ocupam as florestas secundárias são menos relacionadas entre si (dispersão filogenética), enquanto as assembleias de aves das matas primárias são formadas por espécies mais proximamente relacionadas (atração filogenética).

Os resultados obtidos neste estudo nem sempre foram similares aos de outras análises. A diversidade filogenética de aves que ocupam florestas secundárias e primárias na Colômbia foi bastante similar entre estes dois ambientes (Edwards *et al.*

2017). A idade das florestas secundárias também apresentou efeito positivo sobre a diversidade filogenética nas comunidades de aves estudadas por Edwards *et al.* (2017), um resultado que contrasta com os obtidos neste estudo.

O padrão de diversidade filogenética encontrado em nosso estudo pode estar associado aos diferentes papéis dos filtros ambientais abióticos e da competição e outros processos bióticos na estruturação das assembleias ao longo da sucessão secundária (Purschke *et al.* 2013, Bhaskar *et al.* 2014). É possível que as diferenças na estrutura da vegetação das florestas secundárias imponham filtros ambientais abióticos mais severos como temperaturas mais elevadas e espaço físico simplificado devido ao menor porte da vegetação. Estes filtros ambientais eventualmente selecionaram poucas espécies de aves pertencentes a linhagens evolutivas muito diferenciadas e mais bem adaptadas a estas condições severas nas florestas secundárias, especialmente nos estágios iniciais de sucessão.

Em contraste, regras de montagem de assembleias baseadas em interação biótica entre as espécies, com destaque para competição, podem estar operando de modo mais evidente nas comunidades de aves que ocupam as matas primárias. Estes processos bióticos podem estar selecionando espécies mais aparentadas entre si promovendo a atração filogenética nas assembleias em aves de matas primárias.

## 5. CONCLUSÃO

No estudo original de Borges (2007) foi demonstrado que as assembleias de aves que ocupam as florestas secundárias recuperaram paulatinamente a composição de espécies e que capoeiras velhas possuem uma composição de espécies semelhante à das florestas primárias. Em complemento, os resultados obtidos aqui indicam que o processo de sucessão secundária afetou inúmeras facetas da biodiversidade simultaneamente, mas que nem todas as métricas utilizadas apresentaram tendências de variação consistentes entre si. Nem todas as espécies de aves reagem de modo semelhante ao processo de distúrbio promovido pelas práticas agrícolas. Aves Passeriformes e aquelas mais sensíveis perdem mais espécies durante o processo de instalação dos roçados. Esta perda de espécies, no entanto, não acarretou uma perda substancial de diversidade funcional indicando que a redundância funcional parece ser uma característica importante das assembleias de aves estudadas. Em contraste, os sítios com menor diversidade de espécies apresentaram maior diversidade filogenética, ou seja, as assembleias das florestas secundárias são compostas de espécies mais distantemente

relacionadas do ponto de vista evolutivo. A influência dos tipos de florestas (secundárias vs. primárias) e do gradiente temporal promovido pela sucessão secundária sobre os diferentes componentes da biodiversidade é bastante complexa e pode estar associada aos efeitos diferenciados dos filtros abióticos e bióticos ao longo de distintas fases do processo de regeneração florestal. A sucessão ecológica promovida pelas práticas agrícolas de pequena escala afeta de modo complexo as diferentes facetas da biodiversidade de aves na Amazônia e os processos responsáveis por estas variações precisam ser mais bem investigadas.

## 6. AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia (PPGZoo) da UFAM pela oportunidade de realizar este estudo. A Gisiane Lima por ter cedido dados morfométricos de algumas espécies de aves. Sérgio Henrique Borges foi bolsista do Programa FIXAM (Edital 017/2014) da Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) durante parte da execução deste estudo.

## 7. REFERÊNCIAS

- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, R. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redto, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Nunez, M. e Muniz, M. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45: 262–271.
- Almeida, C. A., Valeriano, D. M., Escada, M. I., Rennó, C. D. 2010. Estimativa de área de vegetação secundária na Amazônia Legal Brasileira. *Acta Amazônica* 40: 289–302.
- Andrade, G., e Rubio-Togler, H. 1994. Sustainable use of tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology* 8: 545–554.
- Arévalo-Sandi, A., Bobrowiec, P. E., Rodriguez, Chuma, V. J. U. e Norris, D. 2018. Diversity of terrestrial mammal seed dispersers along a lowland Amazon forest regrowth gradient. *Plos One*.
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Hoogmoed, M. S. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(47), 18555–18560.

- Barlow, J., Peres, C. A., Henriques, L. M. P., Stouffer, P. C., and Wunderle, J. M. (2006). The responses of understorey birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. *Biological Conservation*, 128(2), 182-192.
- Bhaskar, R., Dawson, T. E. e Balvanera, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology* 28: 1256–1265
- Borges, S. H. (2004). *Avifauna do Parque Nacional do Jaú: um estudo integrado em biogeografia, ecologia de paisagens e conservação* (Doctoral dissertation, Tese de doutorado. Belém, Museu Paraense Emilio Goeldi/Universidade Federal do Pará).
- Borges, S. H. 2007. Bird assemblages in secondary forests developing after slash-and-burn agriculture in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 23(4), 469-477.
- Borges, S. H. e Stouffer, P. C. 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *The Condor* 101:529 – 536.
- Borges, S. H., Filoni, F., e Siqueira, I. C. (2004). Práticas agrícolas dos moradores do Parque Nacional do Jaú. *Janelas para a Biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: Uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia. Fundação Vitória Amazônica/WWF-Brasil/USAID, Manaus*, 245-253.
- Brum, F. T., Graham, C. H., Costa, G. C., Hedges, S. B., Penone, C., Radeloff, V. C., end Davidson, A. D. 2017. Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), 7641-7646.
- Cai, Y., Zhang, M., Xu, J. e Heino, J. 2018. Geographical gradients in the biodiversity of Chinese freshwater molluscs: Implications for conservation. *Diversity and Distribution* 24: 485-496
- Carreiras, J. M., Jones, J., Lucas, R. M., end Shimabukuro, Y. E. (2017). Mapping major land cover types and retrieving the age of secondary forests in the Brazilian Amazon by combining single-date optical and radar remote sensing data. *Remote sensing of environment*, 194, 16-32.
- Chapman, P. M., Tobias, J. A., Edwards, D. P. e Davies, R. G. 2018. Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. *Journal of Applied Ecology*.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., e Batalha, M. A. (2009). Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9(3), 93-103.

- Clarke, K.R., Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35, 523–531.
- Cohn-Haft, M. A., A. Whittaker, e P. C. Stouffer. 1997. A new look at the “species poor” central Amazon: the avifauna north of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs* 48:205–235.
- Diniz-Filho, J. A. F. and Bini, L. M. 2011 Geographical patterns in biodiversity: towards an integration of concepts and methods from genes to species diversity. *Natureza and Conservação* 9:1-9.
- Edwards, D. P., Massam, M. R. e Gilroy, J. J. 2017. Tropical secondary forest regeneration conserves high levels of avian phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 209: 432–439.
- FAITH, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61(1):1-10.
- Farneda, F. Z, Rocha, R., López-Baucells, A., Sampaio E.M., Palmeirim J. M., Bobrowiec, P. D, Grelle, C. E. V, Meyer, C. F. 2018. Functional recovery of Amazonian bat assemblages following secondary forest succession. *Biological Conservation* 218: 192–199.
- Fearnside, P. M. (2006). Desmatamento na Amazônia: dinâmica, impactos e controle.
- Fearnside, P.M. 2017. Deforestation of the Brazilian Amazon. In: H. Shugart (ed.) *Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science*. Oxford University Press, New York, USA. doi:10.1093/acrefore/9780199389414.013.102
- Freitas, F. L., Sparovek, G., Berndes, G., Persson, U. M., Englund, O., Barretto, A., end Mörtberg, U. (2018). Potential increase of legal deforestation in Brazilian Amazon after Forest Act revision. *Nature Sustainability*, 1(11), 665.
- Gilroy, J. J., Woodcock, P., Edwards, F. A., Wheeler, C., Baptiste, B. L., Uribe, C. A. M., end Edwards, D. P. (2014). Cheap carbon and biodiversity co-benefits from forest regeneration in a hotspot of endemism. *Nature Climate Change*, 4(6), 503.
- Heino, J., Alahuhta, J. e Fattorini, S. 2015. Phylogenetic diversity of regional beetle faunas at high latitudes: patterns, drivers and chance along ecological gradients. *Biodiversity and Conservation* 24: 2751–2767.
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K. and Mooers, A.O. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.

- Karr, J. R., Robinson, S. K., Blake, J. G., and Bierregaard Jr, R. O. (1990). Birds of four Neotropical forests. *Four Neotropical rainforests*, 237-269.
- Kuerbbing, S. E., Maynard, D. S. e Bradford, M. A. 2018. Linking functional diversity and ecosystem processes: A framework for using functional diversity metrics to predict the ecosystem impact of functionally unique species. *Journal of Ecology* 106: 687-698.
- Laliberté, E., Legendre, P., and Shipley, B. 2014. FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Laurance, S., and Marcela S. Gomez - 2005. Clearing width and movements of understory rainforest birds: *Biotropica* - 37(1): 149-152.
- Laurance, S., and Marcela S. Gomez - 2005. Clearing width and movements of understory rainforest birds: *Biotropica* - 37(1): 149-152.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, 256 p.
- Marquet, P.A., Fernández, M., Navarrete, S.A. and Valdovinos, C. 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature* (ed. by M. Lomolino and L.R. Heaney), pp. 191–209. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., and Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Mesquita R. C., Massoca, P. E. S., Jakovac, C. C., Bentos, T. V., e Williamson, G. B. 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience* 65: 849–861.
- Moreira, B., e Carvalho, F. A. (2018). Regeneração de agroflorestas: a importância da cobertura arbórea na transição florestal. *Biotemas*, 31(1), 21-32.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., and Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.
- Mouillot, D., Graham, N. A., Vileger, S., Mason, N. W. H. e Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* March 28: 167-177.

- Moura, N. G., Lees, A. C., Aleixo, A., Barlow, J., Berenguer, E., Ferreira, J., Mac Nally, R., Thomson, J. R. e Gardner, T. A. 2016. Idiosyncratic responses of Amazonian birds to primary forest disturbance. *Oecologia* 180: 903–916.
- Moura, N. G., Lees, A. C., Andretti, C. B., Davis, B.J.W., Solar, R. R.C., Aleixo, A., Barlow, J., Ferreira, J., Gardner, T. A. 2013. Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 167: 339-348.
- Pedroso Jr., N. N., Murríteta, R. S., Adams, C. 2008. A agricultura de corte e queima: um sistema em transformação. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Humanas* 3: 153-174.
- Pezzuti, J. C. B., Rebêlo, G. H., Silva, D. F., Lima, J. P. and Ribeiro, M. C. 2004. A caça e a pesca no Parque Nacional do Jaú. Pp. 213-228 in Borges, S. H., Iwanaga, S., Durigan, C. C. and Pinheiro, M. R. (eds.). *Janelas para a Biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: Uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia*. Fundação Vitoria Amazônica/WWF-Brasil/USAID, Manaus.
- Piacentini, V. Q. *et al.* (+ 15 autores) 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. *Revista Brasileira de Ornitologia* 23: 91-298.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Zambrano, A. M. A., Balvanera, P., Becknell, J. M., end Craven, D. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530 (7589), 211.
- Purschke, O., Schmid, B. C., Sykes, M. T., Poschlod, P., Michalski, S. G., Durka, W.,end Prentice, H. C. (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101(4), 857-866.
- Sayer, C. A., Bullock, J. M., end Martin, P. A. (2017). Dynamics of avian species and functional diversity in secondary tropical forests. *Biological Conservation*, 211, 1-9.
- Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 464-471.
- Solar R. R. C. *et al.* (+ 15 autores). 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* 18: 1108-1118.
- Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker TA, Moskovits DK (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.

- Tabarelli, M., Santos, B. A., Arroyo-Rodríguez, V., Lopes, Melo, F. P. L. 2012. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes: insights from the Neotropics. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.*, 7: 319-328.
- Terribile, L. C., Diniz-Filho, J. A. F., Rodríguez, M. A. and Rangel, T. F. 2009. Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography* 18: 123–136.
- Tilman, D. (2001) Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3, 109-120.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Volpato, G. H., Miranda Neto, A., and Martins, S. V. (2018). Avifauna as a bioindicator for the evaluation of forest restoration: a case study in a 40-year old restored forest in Viçosa, Minas Gerais State. *Ciência Florestal*, 28(1), 336-344.
- Antongiovanni, M., and Metzger, J.P. - 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous birds species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservatin* - 122: 441-451.

**APÊNDICE 1.** Descrição das diferentes métricas de biodiversidade utilizada neste estudo. A descrição das métricas foi baseada em Maguran (2004), Clarke and Warwick (1998), Mouchet *et al.* (2010), Mouillot *et al.* (2013), Kuerbbing *et al.* (2018).

#### Diversidade taxonômica

- **Número de espécies total:** Inclui todas as espécies de aves amostradas.
- **Número de espécies Passeriformes:** Inclui somente as espécies da Ordem Passeriformes (64% das espécies amostradas).
- **Número de espécies sensíveis a alterações ambientais:** Considera somente espécies com mais alto grau de sensibilidade a alterações ambientais segundo classificação de Stotz *et al.* (1996).
- **Equitabilidade** (Índice de Pielou): Mede a regularidade na distribuição dos indivíduos entre as espécies na amostra. Varia de 0 a 1 com valores mais altos indicando maior grau de equitabilidade.

#### Diversidade funcional

- **Riqueza funcional (Frich):** Representa a quantidade total do espaço funcional preenchido em uma dada comunidade. A riqueza funcional aumenta com a adição de espécies funcionalmente únicas, mas permanece inalterada com a adição de espécies funcionalmente redundantes.
- **Equitabilidade funcional (Feve):** Representa a regularidade na distribuição e abundância relativa das espécies no espaço funcional de uma determinada comunidade. Valores variam de 0 a 1.
- **Divergência funcional (Fdiv):** Representa a proporção da abundância total suportada por espécies com valores mais extremos nos atributos funcionais de uma comunidade. Valores variam de 0 a 1.
- **Dispersão funcional (Fdis):** Mensura como as espécies se distribuem no espaço funcional e é calculado através da distância média de cada espécie ao centroide deste espaço funcional.

#### Diversidade filogenética

- **Distinção taxonômica (Delta \*) todas as espécies:** Distância taxonômica que separa quaisquer dois indivíduos escolhidos ao acaso em uma amostra desde estes indivíduos não sejam da mesma espécie. Este índice considera dados de

abundância e foi aplicado a todas as espécies usando os "ranks" lineanos de Espécie, Gênero, Família e Ordem.

- **Distinção taxonômica (Delta \*) somente Passeriformes:** Idem explicação anterior com exceção do índice ter sido calculado somente com espécies da Ordem Passeriformes usando os "ranks" lineanos de Espécie, Gênero, Subfamília, Família, Parvordem, Subordem e Ordem.
- **Distinção taxonômica (Delta +) todas as espécies:** Mensura a distância taxonômica que separa todos os pares de espécies de uma amostra. Este índice considera dados de presença ou ausência e foi aplicado a todas as espécies usando os "ranks" lineanos de Espécie, Gênero, Família e Ordem.
- **Distinção taxonômica (Delta +) somente Passeriformes:** Idem explicação anterior com exceção do índice ter sido calculado somente com espécies da Ordem Passeriformes usando os "ranks" lineanos de Espécie, Gênero, Subfamília, Família, Parvordem, Subordem e Ordem.