

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E  
MANEJO DA VIDA SILVESTRE – PPG-ECMVS**

Paulo Ricardo Siqueira

**INFLUÊNCIA DA COBERTURA FLORESTAL NAS COMUNIDADES DE AVES E  
FUNÇÕES ECOSISTÊMICAS**

Belo Horizonte/MG

2023

Paulo Ricardo Siqueira

**INFLUÊNCIA DA COBERTURA FLORESTAL NAS COMUNIDADES DE  
AVES E FUNÇÕES ECOSISTÊMICAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre.

Orientador: Dr. Frederico de Siqueira  
Neves

Belo Horizonte, MG

2023

043

Siqueira, Paulo Ricardo.

Influência da cobertura florestal nas comunidades de aves e funções  
ecossistêmicas [manuscrito] / Paulo Ricardo Siqueira. – 2023.

78 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Dr. Frederico de Siqueira Neves.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de  
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e  
Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Floresta tropical. 3. Aves. 4. Biodiversidade. I. Neves,  
Frederico de Siqueira. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de  
Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE



Ata da Defesa de Tese

Nº 219  
Entrada: 2018/1

Paulo Ricardo Siqueira

No dia 3 de fevereiro de 2023, às 14:00 horas, por vídeo conferência, teve lugar a defesa de tese de doutorado no Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, de autoria do(a) doutorando(a) Paulo Ricardo Siqueira, orientando(a) do Professor Frederico de Siqueira Neves, intitulada: "**Influência da cobertura florestal nas comunidades de aves e funções ecossistêmicas**". Abrindo a sessão, o(a) Presidente(a) da Comissão, Doutor(a) Frederico de Siqueira Neves, após dar a conhecer aos presentes o teor das normas regulamentares do trabalho final, passou a palavra para o(a) candidato(a) para apresentação de seu trabalho. Estiveram presentes a Banca Examinadora composta pelos Doutores: Marco Aurélio Pizo (UNESP), Eliana Cazetta (UESC), Marcelo Ferreira de Vasconcelos (PUC-MG), Paloma Marques Santos (INMA) e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do(a) candidato(a). Após a arguição, apenas os senhores examinadores permaneceram no recinto para avaliação e deliberação acerca do resultado final, sendo a decisão da banca pela:

Aprovação da tese, com eventuais correções mínimas e entrega de versão final pelo orientador diretamente à Secretaria do Programa, no prazo máximo de 30 dias;  
 Reprovação da tese (marcar se é a primeira ou segunda reprovação): ( ) \*primeira reprovação ( ) segunda reprovação  
\*Conforme o disposto no Artigo 80 da Resolução Complementar do CEPE/UFGM Nº 02/2017, de 04 de julho de 2017, caso seja a primeira reprovação, poderá ser concedido, a critério do Colegiado de Curso, um prazo para a realização de nova defesa de tese.

A banca indica esta tese aos Prêmios CAPES e UFGM de teses? ( ) SIM (X) NÃO

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 3 de fevereiro de 2023.

Assinaturas dos Membros da Banca Examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Eliana Cazetta, Usuária Externa**, em 14/02/2023, às 11:15, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Marcelo Ferreira de Vasconcelos, Usuário Externo**, em 14/02/2023, às 11:42, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Marco Aurélio Pizo Ferreira, Usuário Externo**, em 14/02/2023, às 11:49, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Frederico de Siqueira Neves, Membro de comissão**, em 14/02/2023, às 14:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paloma Marques Santos, Usuária Externa**, em 28/02/2023, às 15:54, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **2083168** e o código CRC **3740B5FB**.

**Dedicatória:**

*Dedico à minha mãe, fonte de amor, orgulho e  
inspiração*

## **Agradecimentos**

À minha mãe que sempre me apoiou e fez de tudo para que eu alcançasse meus objetivos. Mãe, obrigado por tudo!

À Lorena por todo companheirismo e amor.

Aos professores que contribuíram com minha formação acadêmica, desde a graduação na Unimontes até ao Doutorado na UFMG, em especial eu agradeço ao Frederico de Siqueira Neves (Fred) pela orientação e amizade, e por todo auxílio ao meu crescimento como pesquisador.

À minha amiga e coorientadora Andrea Larisaa Boesing (Laris). Laris, você foi a grande responsável pela realização desse trabalho. Muito obrigado!

À todas as pessoas que contribuíram de alguma forma para a produção deste trabalho, especialmente aos amigos que me ajudaram a realizar esse trabalho no campo, sendo eles Matheus (Teteu), que junto comigo desbravou as florestas do espinhaço, e chegamos em áreas que eu achei que não era possível. À Marina Lodi, que superou todos os limites no campo. À Karen Caldeira, Vanessa Monteiro (Vanessita) e Lorena pela ajuda nas coletas de campo.

Ao Pedro pela ajuda com as análises estatísticas.

Aos moradores da minha república: Miltim, Tiago F., Tiago (Titi), que se tornaram irmãos e foram grandes companheiros na pandemia.

Aos amigos irmãos Otávio e Helena, o casal mais animado e sem limites, por todo companheirismo desde 2018.

Aos amigos e companheiros da UFMG que tornaram essa caminhada no doutorado mais animada e divertida, em especial a Lorena, Bruna, Irenita, Carlos, Karen, Laíxx, Vanessita, Ana sofredora, Juh, Paulinha, Lud.

Àos amigo do laboratório LEI.

Aos apoios financeiros que tornaram possível a realização desse trabalho dos meus sonhos. Primeiramente, agradeço aos financiadores Funbio e Rufford, que proporcionaram financiamento para realização dos campos do doutorado, pois sem esse o projeto não poderia ser realizado. Em segundo lugar, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa com a qual me mantive durante todo o período do doutorado.

À Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e ao Programa de Ecologia Manejo e Conversação da Vida Silvestre (ECMVS), por todo aprendizado científico e pessoal.

Agradeço aos professores do ECMVS, em especial ao Rafa Leitão, Paulinho (Popito) e o Fernando Silveira (Lelê) pelas conversas sobre a tese nos corredores e por vídeo, e também ao Pietro que além de coorientador é um grande amigo. Agradeço também ao Fred e a Cris pelo bom atendimento nas demandas na secretaria.

Aos Professores, Dr. Marco Aurélio Pizo, Dr. Marcelo Vasconcelos, Dr. Milton Barbosa Junior e Wallace Beiroz Imbrosio da Silva e as Professoras Dra. Eliana Cazetta e Dra. Paloma Marques Santos, por terem aceitado o convite para participar da banca de avaliação.

À Alexandra Elbakyan por disponibilizar os artigos no site Sci-Hub.

À todas as pessoas que votaram no Lula, pois era de extrema importância tirar o negacionismo e a anticiência da liderança da nação.

## Resumo geral

O meu objetivo nesta tese é conhecer a diversidade e os processos que modulam comunidades de aves e suas funções ecossistêmicas em um gradiente de cobertura florestal em paisagens de Mata Atlântica. No primeiro capítulo avaliei a estrutura de comunidades de aves (riqueza e composição), mais especificamente de aves dependentes de floresta e generalistas de habitat, para avaliar os efeitos da cobertura florestal em paisagens de Mata Atlântica Altimontanas. Além disso, avaliei os limiares de distribuição de espécies em relação ao gradiente de cobertura florestal. Encontrei que uma menor cobertura florestal tem um efeito negativo na riqueza de espécies dependentes de floresta e positivo na riqueza de aves generalistas do habitat. No entanto, o ganho de generalistas de habitat não compensou a perda de aves dependentes da floresta. Além disso, em paisagens com menos de 32% de cobertura florestal, a exclusão de espécies dependentes da floresta pode chegar a 23%. Assim, a quantidade de cobertura florestal é um fator determinante para a estrutura das comunidades de aves. No segundo capítulo avaliei os efeitos da cobertura florestal na abundância e composição de espécies de aves frugívoras e insetívoras na Mata Atlântica Altimontana, e como a cobertura de floresta pode afetar as funções ecossistêmicas, sendo essas a frugivoria e predação. Avaliei a frugivoria e a predação através do consumo de frutos e lagartas artificiais. Observei que as paisagens com menor cobertura florestal apresentaram uma menor abundância de aves frugívoras e insetívoras. Verifiquei também que as alterações na composição das espécies para as aves frugívoras ocorrem devido à perda ou ganho de espécies, enquanto para as aves insetívoras ocorrem por substituição de espécies. Com relação às funções avaliadas, encontrei um aumento no consumo de frutos grandes, e uma diminuição no consumo de frutos pequenos em paisagens com menor abundância. Entretanto, para a predação não verifiquei qualquer efeito da abundância de insetívoros. Desta forma, posso concluir que a cobertura florestal em paisagens de Mata Atlântica Altimontanas é uma importante força modeladora de aves frugívoras e de suas funções. A manutenção da cobertura florestal em ambientes altimontanos é fundamental para a manutenção de espécies dependentes de floresta e de funções ecossistêmicas, como a frugivoria. Ambientes aonde mais de 30% da área original de florestas foi perdida pode causar um efeito irreversível para a comunidade de aves e suas funções ecossistêmicas. Além disso, a porcentagem de 20% Mata Atlântica nativa em toda propriedade rural, proposta pelo código florestal, não é efetiva para a proteção de espécies dependentes de floresta. Portanto, destacamos a importância de ações de restauração de cobertura florestal em ambientes altimontanos onde esse habitat tenha sido perdido por ações antrópicas e que muitas vezes são negligenciados.

Palavras-chave: Florestas tropicais, Mata Atlântica Altimontanas, diversidade beta, predação, frugivoria.



## General Abstract

This thesis aims to understand diversity and the processes that modulate changes in bird assemblages and ecosystem functions across a landscape-level gradient in the Atlantic Forest. In the first chapter, I used data on bird assemblage structure (richness and composition), specifically on forest-dependent and habitat-generalist birds, to assess the effects of forest cover in high Montane Atlantic Forest landscapes. In addition, I assessed species distribution thresholds in relation to the forest cover gradient. I found that decreasing forest cover reduced the richness of forest-dependent species and increased the richness of habitat generalist birds. However, the gain of habitat generalists did not compensate for the loss of forest-dependent birds. Furthermore, in landscapes with less than 32% forest cover, the exclusion of forest-dependent species can reach 23%. Thus, the amount of forest cover is a determining factor for the structure of bird communities. In the second chapter, I assess the effects of forest cover on the abundance and species composition of frugivorous and insectivorous birds in the Montane Atlantic Forest and how these changes may affect ecosystem functions, frugivory and predation. I measured frugivory and predation through the consumption of artificial fruits and caterpillars. I observed that landscapes with less forest cover showed a lower abundance of both frugivorous and insectivorous birds. I also verified that changes in species composition for frugivorous birds occur due to the loss or gain of species, while for insectivorous birds, they occur by replacement of species. Regarding the functions evaluated, I found an increase in the consumption of large fruits and a decrease in the consumption of small fruits in landscapes with a low abundance of frugivorous birds. However, for predation, I did not find any effect on insectivorous bird abundance. Thus, forest cover in Montane Atlantic Forest landscapes is an important shaping force for frugivorous birds and their functions. Moreover, maintaining forest cover in montane environments is fundamental to preserving forest-dependent species and ecosystem functions such as frugivory. Landscapes, where more than 30% of the original forest area has been lost, can have an irreversible effect on the bird community and its ecosystem functions. Moreover, the percentage of 20% native Atlantic Forest in all rural properties, proposed by the Forest Code, is not effective for the protection of forest-dependent species. Therefore, we highlight the importance of actions to restore forest cover in montane environments where this habitat has been lost by anthropogenic actions and is often neglected.

Keywords: Tropical forests, Montane Atlantic forest, beta diversity, predation, frugivory.

## Sumário

Introdução geral.....	11
Capítulo 1 .....	15
Abstract.....	16
Introduction .....	17
Methods .....	19
Study area.....	19
Landscape sampling design .....	20
Bird species sampling and classification .....	20
Data analysis .....	21
Results.....	23
Discussion .....	27
Implications for conservation .....	29
References.....	30
Supplemental material information .....	36
Capítulo 2 .....	43
Abstract .....	44
Resumo .....	45
Introdução .....	46
Material e Métodos .....	49
Área de estudo.....	49
Caracterização das comunidades de aves .....	49
Experimento de frugivoria e predação .....	50
Análise estatística.....	51
Resultados .....	53
Discussão .....	56
Conclusões .....	57
Referências Bibliográficas .....	61
Material Suplementar .....	66
Conclusões Gerais .....	74
Referências Bibliográficas Gerais .....	75

## Introdução geral

Estudos sobre a diversidade de espécies têm interessado muitos pesquisadores desde o século passado (e.g. Simpson 1949; MacArthur & MacArthur 1961; Pianka 1966). Esses estudos são de grande importância para entendermos melhor o padrão de diversidade de espécies nos ambientes, como também os fatores ambientais ligados à essas variações. Alguns desses fatores têm sido apontados como responsáveis pela maior diversidade de espécies em certos ambientes ligados principalmente a fatores locais, como à heterogeneidade do ambiente (MacArthur & MacArthur 1961), as influências históricas (e.g. variações na formação do relevo), as variações climáticas e a disponibilidade de energia (Pianka 1966; Roth 1976; Kerr & Parker 1997).

Na busca em elucidar algumas incongruências para explicar os padrões de diversidade, MacArthur & Wilson (1967) proporam uma das mais importantes teorias ecológicas, a teoria de biogeografia de ilhas. Essa teoria foi utilizada por décadas como uma das principais teorias para explicar a diversidade de espécies nos ambientes. A teoria de biogeografia de ilhas obteve um avanço conceitual no modo de entender as variações na diversidade, porque além dos fatores locais, como o tamanho da ilha, ela acrescentou o fator isolamento, que é ligado a paisagem, como um importante regulador da diversidade de espécies.

O avanço conceitual sobre o isolamento e a dispersão foi muito importante para o avanço do entendimento das mudanças nos padrões de diversidade causados por atividades antrópicas. Com o avanço crescente das atividades antrópicas, muitos pesquisadores se interessaram em estudar como as alterações de habitat nativo (perda de habitat, fragmentação) afetam a biodiversidade (e.g. Andren 1994; Fahrig 1998; Tabarelli 1999). Estes estudos constataram que a mudança de habitat nativo é uma importante força causadora de extinção de espécies (Andren 1994; Fahrig 1998). Os principais processos causadores das exclusões de espécies seriam as modificações na configuração da paisagem e a proporção remanescente de habitat nativo (Andren 1994, Fahrig 2003; Fahrig 2013). Esses processos mudam o modo de estabelecimento e dispersão das espécies na paisagem.

Entender as forças que regem a estrutura e dinâmica de comunidades biológicas, principalmente em áreas com diferentes proporções de habitat, requer uma abordagem tanto em escalas locais (MacArthur & MacArthur 1961) quanto em escala de paisagem (Fahrig, 2017; Fahrig et al., 2011). As alterações da proporção de habitat na paisagem influenciam diretamente os principais mecanismos que modulam a diversidade de espécies como

dispersão, interações interespecíficas e os fatores abióticos (Püttker et al., 2020; Thompson et al., 2017). Isso pode gerar diferentes padrões de distribuição de espécies na paisagem, pois esses mecanismos alteraram a estrutura e composição das comunidades.

A intensidade das modificações de habitat nativo pode acentuar ainda mais os efeitos sobre a riqueza e abundância, e conseqüentemente, da composição das espécies (Pardini et al., 2010; Boesing et al., 2018). Devido a esse fator, se formulou a teoria dos limiares de distribuição. Essa teoria prediz que há uma quantidade mínima adequada de habitat exigida para uma determinada assembleia persistir em um ambiente, sem mudanças drásticas no número de espécies (Andren 1994, Fahrig 1998). Deste modo, é de grande importância entender a intensidade das modificações de habitat que uma assembleia consegue tamponar sem sofrer mudanças drásticas na composição de espécies.

As mudanças no número de indivíduos em populações locais e também na composição de espécies na comunidade afetam fortemente as funções ecossistêmicas (Sekercioglu 2006; Boesing et al. 2018). As alterações nos caracteres funcionais como, por exemplo, no porte corporal e na dieta, são as causas de perdas na provisão de funções ecossistêmicas (Galetti et al. 2013). Além disso podem ocorrer distintas respostas das funções ecossistêmicas, devido as diferenças na distribuição dos caracteres entre as assembleias, mesmo diante de mudanças congruentes de habitat nativo. Entender as mudanças das funções ecossistêmicas com diferentes proporções de habitat nativo poderá ajudar a melhorar medidas de conservação e manutenção dos serviços ecossistêmicos.

Um grupo de animais bastante utilizado para estudos que visam investigar questões que integram os efeitos da estrutura da paisagem e o fornecimento de funções ecossistêmicas, é o das aves. A utilização desse grupo para trabalhos de cunho ecológico é devido ao grande conhecimento que se tem sobre a distribuição geográfica e taxonomia das suas espécies, como também por apresentarem grande conspicuidade nas cores das plumagens e/ou vocalizações, que facilitam a visualização e identificação (Sick 2001; Sekercioglu 2006). Outro motivo para a utilização das aves em trabalhos de diversidade é a grande sensibilidade às alterações da estrutura do habitat, no qual apresentam rápidas respostas diante das alterações de habitat (Sekercioglu 2006). Finalmente, as aves apresentam grande irradiação adaptativa que proporcionou esse grupo ocupar variados nichos ecológicos, desempenhando diversas funções ecossistêmicas.

A frugivoria, dispersão de sementes (Sekercioglu 2006; Whelan et al. 2008) e predação de artrópodes (Singer et al. 2017; Nyffeler et al 2018) destacam-se como as

principais funções ecossistêmicas desempenhadas pelas aves. As aves são responsáveis pela dispersão de cerca de 30% de espécies de angiospermas (Whelan et al. 2016). Em florestas tropicais, o número de plantas dispersadas pode chegar a cerca de 70% (Sekercioglu 2006). Quanto à predação de artrópodes, as aves têm sido indicadas como um dos principais grupos responsáveis por essa função ecossistêmica (Sam et al. 2014; Roslin et al. 2017). Nyffeler e colaboradores (2018) destacaram que as aves insetívoras podem consumir entre 400 e 500 milhões de toneladas de artrópodes por ano, no qual aproximadamente 70% são consumidos em florestas tropicais. Além disso, a predação de insetos em plantações de café pelas aves insetívoras pode aumentar o valor da produção do mesmo, de US\$ 44 a US\$ 105/ha (Kellermann et al. 2008). Apesar de serem bastante estudadas, pouco tem sido avaliado como essas funções podem ser modificadas por processos que operam na escala da paisagem (Morante-Filho & Faria 2017).

Um bioma que se destaca pela grande concentração de espécies de aves frugívoras e insetívoras é a Mata Atlântica. Além disso, devido a processos históricos e também por ações antrópicas, a Mata Atlântica ocorre em manchas de diferentes tamanhos. Deste modo, essas florestas são um bom modelo de estudo para avaliar o efeito da paisagem na diversidade de espécies aves, e também de suas funções ecossistêmicas.

Dentro desse contexto, o principal objetivo desta tese é ir além da nossa atual compreensão dos padrões de distribuição de aves, dos processos que são responsáveis pelas mudanças na estrutura de comunidades e os efeitos nas funções ecossistêmicas de frugivoria e predação. Inicialmente testei como a porcentagem de cobertura de florestas em paisagens altimontanas pode modular a estrutura de comunidades de aves. Verifiquei também os limiares de distribuição de espécies a fim de avaliar quais as espécies de aves necessitam de maiores níveis de cobertura florestal. Por último, investiguei como a proporção de cobertura florestal determina mudanças na abundância de grupos funcionais (insetívoras e frugívoras), e se essas alterações proporcionam mudanças nas funções ecossistêmicas (predação e frugivoria). Utilizei o consumo de lagartas e frutos artificiais como *proxy* para predação e frugivoria, respectivamente.

A área de estudo está localizada no domínio Mata Atlântica, mais especificamente, em áreas florestais altimontanas que estão entre 900-1400 m de elevação, no estado de Minas Gerais. Essas florestas possuem uma composição florística similar às Florestas Estacionais Semidecíduais do sudeste brasileiro, e seu estabelecimento e desenvolvimento é especialmente dependente do clima e do solo (Valente 2009, Coelho et al. 2016). Na região

do presente estudo, artigos publicados com as aves da Mata Atlântica Altimontanas são bem escassos, sendo estes principalmente com listas de espécies (ver Carrara & Faria et al. 2012). Estudos com o intuito de avaliar a diversidade de aves e suas funções ecossistêmicas em nível de paisagem ainda são inexistentes. Além disso, incêndios e pecuária tem sido uma das principais ameaças para a manutenção das florestas altimontanas da região, e conseqüentemente das espécies de aves, principalmente as dependentes de florestas (Coelho et al. 2018, Brant et al. 2021). Mudanças nos microclimas das florestas tem levado a exclusão não só de várias espécies como dos serviços ecossistêmicos. A redução de aves frugívoras pode causar danos à dinâmica florestal como, por exemplo, na redução do sequestro de carbono e na disponibilidade de recursos alimentares. Além disso, muitas áreas de florestas da região estão associadas às nascentes de água que são afluentes de vários rios importantes no Brasil, como os rios São Francisco e Doce (Callisto et al. 2016). Os rios são usados em várias atividades, como agricultura, consumo humano de água e recreação. Assim, é de bastante urgência monitorar e proteger essas áreas para manter a provisão dos serviços ecossistêmicos pelas florestas altimontanas.

## Capítulo 1

### **The gain of habitat-generalist species does not compensate for the loss of forest-dependent species across a gradient of forest cover**

Paulo Ricardo Siqueira<sup>1</sup>; Andrea Larissa Boesing<sup>2</sup>; Pedro Giovâni da Silva<sup>1</sup>; Tiago Vinicius Fernandes<sup>1</sup>; Pietro Kiyoshi Maruyama<sup>1</sup> Frederico de Siqueira Neves<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

<sup>2</sup> Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre (SBIK-F), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Frankfurt, Germany

## Abstract

The amount of native habitat cover in landscapes plays a major role in driving species richness and composition. The decrease in tropical forest cover causes different effects on species with different habitat requirements. While forest-specialist species are highly sensitive to deforestation due to their dependency on closed habitats, habitat-generalists are less affected by changes in habitat structure. Nevertheless, the diversity components of species compositional shifts and the species distribution thresholds according to the amount of habitat cover remain poorly understood. Here, we evaluated how the amount of forest cover determines the richness and composition patterns of forest-dependent and habitat-generalist bird species in the Atlantic Forest from Brazil. We additionally established a threshold for the change in species distribution along a forest cover gradient. We sampled the avifauna from 40 landscapes ranging from ~1.3% to ~90% of forest cover. We calculated the forest cover of sampled landscapes area over a 1000-m radius. Decreasing forest cover reduced the richness of forest-dependent species and increased the richness of habitat-generalists birds. However, the gain of habitat generalists did not compensate for the loss of forest-dependents birds. For example, a 10% decrease in forest cover led to the loss of ~4 forest-dependents and the gain of only ~2 habitat generalists. As a result, we demonstrated that the loss of forest-dependent bird species and the gain of habitat generalists were the primary causes of increased differences in bird community composition. Furthermore, In landscapes with less than 32% of forest cover, the exclusion of forest-dependent species may reach up to 23%. Thus, the amount of forest cover in tropical landscapes is a deterministic factor for the structure and dynamics of communities. Evaluating the thresholds at the species level proved to be a more effective tool for conservation of species, mainly for forest-dependent species, and are essential for devising more effective environmental policies in tropical forest to maintain ecosystem integrity.

Keywords: Atlantic forest, Birds,  $\beta$ -diversity, Species loss, thresholds.



## Introduction

Over the past two decades, several studies have shown the ongoing effects of habitat change on biodiversity distribution (e.g. Fahrig 2003; Banks-Leite et al. 2014; Boesing et al. 2018), with the native habitat cover identified as one of the major modulators of biological diversity (Fahrig 2013). Changes in the amount of native habitat cover directly affect the processes that rule biological communities, such as dispersal, intra/interspecific interactions and abiotic factors in ecosystems (Thompson et al. 2017; Püttker et al. 2020). Consequently, differences in native habitat cover are reported as the cause of changes in community composition (Si et al. 2016; Roque et al. 2018).

Besides knowing about the differences in community composition between landscapes, i.e.  $\beta$ -diversity, it is essential to assess the shaping forces of this diversity component. Different mechanisms can be accessed to infer the processes shaping the changes  $\beta$ -diversity, including species gain/loss ( $\beta$ rich) and replacement patterns ( $\beta$ repl) (Legendre 2014; Montaña-Centellas et al. 2020). In  $\beta$ rich, the  $\beta$ -diversity is explained for processes related to environmental filtering, in which decrease or increase in the species number follow changes of environmental conditions across landscapes (Si et al. 2016; Soininen et al. 2018). Distinctly, in  $\beta$ repl the  $\beta$ -diversity is explained for processes related to species interactions or random events, in which different landscapes can sustain similar species number, but with different traits (Cardozo et al 2014; Si et al. 2016; Montaña-Centellas et al. 2020). Thus, accessing the species loss/gain and species replacement patterns is important to better understand the dynamics of the communities (Si et al. 2016 Montaña-Centellas et al. 2020). Nevertheless, these patterns have been poorly evaluated, mainly to quantitative assessment in landscape level.

Identifying and maintaining the adequate amount of native habitat cover that ensures species survival is essential to maintaining the balance among communities (Cardinale et al. 2011; Baguette et al. 2013). Empirical studies have shown that a minimum amount of native habitat cover is required to ensure the maintenance of species richness and ecosystem functions (i.e. extinction thresholds, Pardini et al. 2010; Estavillo et al. 2013; Banks-Leite et al. 2014; Brejão et al. 2018). In this context, most studies in tropical regions have identified an abrupt-shift in communities with thresholds ranging from 50% to 30% of forest cover (Pardini et al. 2010; Martensen et al. 2012; Banks-Leite et al. 2014; Boesing et al. 2018). Although thresholds stand out as a valuable tool for species conservation, few studies have

assessed them at the species level (but see Brejão et al. 2018), considering the species-specific characteristics and responses to habitat change.

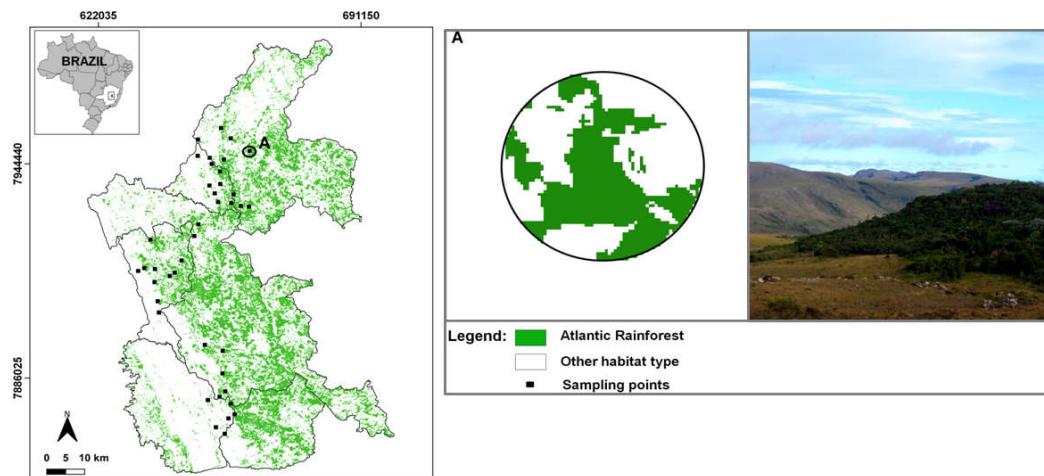
Habitat-dependent species are more sensitive to native habitat cover change due to their higher dependency on specific resources and/or environmental conditions and lower dispersal capacity (Laurance et al. 2004; Hahn et al. 2011; Si et al. 2016). Therefore, their distribution is mainly restricted to areas with a high proportion of native habitat cover (Martensen et al. 2012). On the other hand, habitat-generalist species are less affected by changes in habitat structure due to their higher resilience and dispersal capacity (Hahn et al. 2011; Carrara et al. 2015; Liao et al. 2017). Therefore, the native habitat cover may limit differently the occurrence of species (Liao et al. 2017; Boesing et al. 2018).

In this context, we tested whether the  $\beta$ -diversity differences of the forest-dependent and habitat-generalist birds among landscapes are determined by forest cover. We expected that landscapes with greater forest cover differences exhibited more differences in  $\alpha$ -diversity. Thus,  $\beta$ -diversity will be greater between these landscapes due to bird species gain or loss. Second, we tested whether there is a threshold determining a change in species distribution across the gradient of forest cover. We expected the existence of varied distribution thresholds at the species level, as different species show distinct responses to decreased forest cover. Lastly, we tested whether forest cover changes affect bird  $\alpha$ -diversity according to habitat-specificity (i.e. forest-dependent vs habitat-generalist). We expected that landscapes with a lower forest cover would show  $\alpha$ -diversity of dependent bird species due to a reduced number of dispersal events and increased extinction processes (Morante-Filho et al. 2016; Si et al. 2016). On the other hand, habitat-generalist birds would show high  $\alpha$ -diversity in areas with a lower forest cover because they are more resilient to environmental alterations and are more competitive in searching for resources (Pillai et al. 2010; Si et al. 2016).

## Methods

### Study area

We conducted this study at the Espinhaço Mountain Range state of Minas Gerais, southeastern Brazil ( $19^{\circ}07'01''$ – $18^{\circ}48'24''$ S and  $43^{\circ}43'49''$ – $43^{\circ}74'22''$ W; Fig. 1) in the Brazilian Atlantic forest range - a highly fragmented biome that had already lost  $\sim 72\%$  of its original area of distribution (Rezende et al. 2018). The Atlantic forest remnants in the study region are embedded in a natural grassland matrix called ‘campos rupestres’ (rocky outcrops grasslands) and pastures. Forest in this region is either continuous or naturally fragmented, in the latter case forming the so-called ‘*capões de mata*’, often located in the valleys bordering rocky formations and associated with small streams (Fig.1A; Coelho et al. 2018a).



**Figure 1.** Study sites in the Brazilian Atlantic Forest within the state of Minas Gerais. Atlantic Forest cover is shown in green, and the 40 sampling points are represented as black squares. Highlighted (A) is one 1000 m-radius buffer around a sampling point (forest fragment) used to calculate the forest cover area (first picture, panel A), and one photo of the landscape sampled (second picture, panel A).

The surveyed forest fragments are located between 900 and 1400 m a.s.l. The climate is type Cwb (subtropical highland climate with dry winters) according to Köppen’s classification (Alvares et al. 2013). The relative air humidity at the highlands of the Espinhaço Mountain Range is always high due to nebular condensation of humid air (Coelho et al. 2016). Temperature varies seasonally, ranging from 14.7 to 30.3°C in the summer (wet season) and from 9.2 to 29.5 °C in the winter (dry season) (da Silva et al. 2019).

The Atlantic Forest has a large number of forest-dependent, endemic and endangered species (Scarano and Ceotto 2015). The bird group is highlighted for having 223 endemic

species, of which a large amount is forest-dependent species (Vale et al. 2018). Birds are an excellent model to study how changes on native habitat cover affect patterns of  $\beta$ - and  $\alpha$ -diversity. Birds are a major group of bioindicators, as they respond rapidly to alterations in habitat structure (Sekercioglu 2006; Alexandrino et al. 2016). In addition, there is a large amount of knowledge about the geographic distribution and taxonomy of bird species (Hasui et al. 2018).

### **Landscape sampling design**

We selected 40 sampling points (forest fragments) distant at least 1000 m from each other (Table S1). In each point, we evaluated the forest cover area in the buffer with a 1000-m radius at each sampling point (Fig.1A). The forest cover was calculated using land-cover and land-use images from the MapBiomas project using software QGIS (QGIS Development Team 2021) in plugin LecoS (Jung 2016). Our selected landscapes ranged from 1.3% to 90% of forest cover. We used a 1000-m radius since this value corresponds to the range of movement of most bird individuals within the same forest fragment (Marini 2010).

### **Bird species sampling and classification**

We surveyed avian communities at each sampling point (i.e. forest fragment) by the point count method (Bibby et al. 1992; Ralph et al. 1995; Bibby et al. 2000), which consists in observing and hearing individuals of all bird species at each sampling point for 10 minutes over a 50-m radius. At each one of the 40 sampled landscapes, we established one hearing point in the forest fragment interior far at least 50 m from any forest edges. Only individuals perching and/or singing within the detection radius were considered. Birds seen above the canopy were disregarded. To enhance cryptic and rare species detection, we replicated each point four times from July 2020 to May 2021 (two in dry season and two in wet season). Surveys were conducted during the first 5-6h after sunrise (between 5:00 and 10:00 AM), as that is the period of highest bird activity (De Araújo et al. 2021). Samplings were not performed under rain conditions to avoid bias on abundance estimates.

We consulted specialized literature to classify species into forest-dependent or habitat-generalists (Silva 1995; Parker III et al. 1996; Alexandrino et al. 2016). Forest-dependent species occur preferably in the forest interior and only rarely occur in other environments (Carrara et al. 2015; Morante-Filho et al. 2016). On the other hand, habitat-generalist species

occur in both primary and secondary forests (especially the edge) and open areas (Carrara et al. 2015; Morante-Filho et al. 2016).

### **Data analysis**

We estimated sampling sufficiency as the sum of data on forest-dependent and habitat-generalist bird species registered across the four sampling campaigns by constructing rarefaction curves and extrapolating the total abundance data (see Chao et al. 2014). We calculated sampling coverage by using Hill numbers of  $q = 0$  (species richness) to estimate sampling sufficiency (Chao et al. 2014). We performed this analysis using the “iNEXT” package (Hsieh et al. 2016).

We also tested whether the  $\beta$  diversity differences of the forest-dependent and habitat-generalist birds among landscapes are determined by forest cover. To assess community composition, we estimated the differences in composition of forest-dependent and habitat-generalist bird species by calculating the  $\beta$  diversity and its components using the Podani approach (Podani and Schmera 2011; Legendre 2014). For this approach, we first calculated the Sorensen’s dissimilarity index using the “BAT” package (Cardoso et al. 2015) because it gives higher weight to the species shared among sampling units (Anderson et al. 2011). We then decomposed the total  $\beta$  diversity (Sorensen’s dissimilarity) of forest-dependent and habitat-generalist assemblages into richness difference ( $\beta_{\text{rich}}$ ) and species replacement ( $\beta_{\text{repl}}$ ) (Legendre 2014) to assess which of the two components represents the main driver of differences in bird composition ( $\beta$ -diversity) concerning forest cover. Finally, we used partial Mantel tests to analyze whether differences in  $\beta$ -diversity and the components species replacement and richness difference were either positively or negatively correlated with the matrix of forest cover variation (calculated using Euclidean distance). Partial Mantel tests were also used to verify spatial autocorrelation between sampling locations using “vegan” package (Oksanen et al. 2019).

To assess species-specific thresholds across the forest cover gradient, we performed the Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN) (Baker and King 2010) using the “TITAN2” package (Baker et al. 2019). TITAN detects changes in species distribution across environmental gradients, in our case being represented by the differences in forest cover. Such changes are assessed by indicator-species scores (IndVal), which compare the frequency of species records among sampling points. We then used bootstraps to calculate the confidence interval of the location of change points for each taxon along the forest cover gradient (see

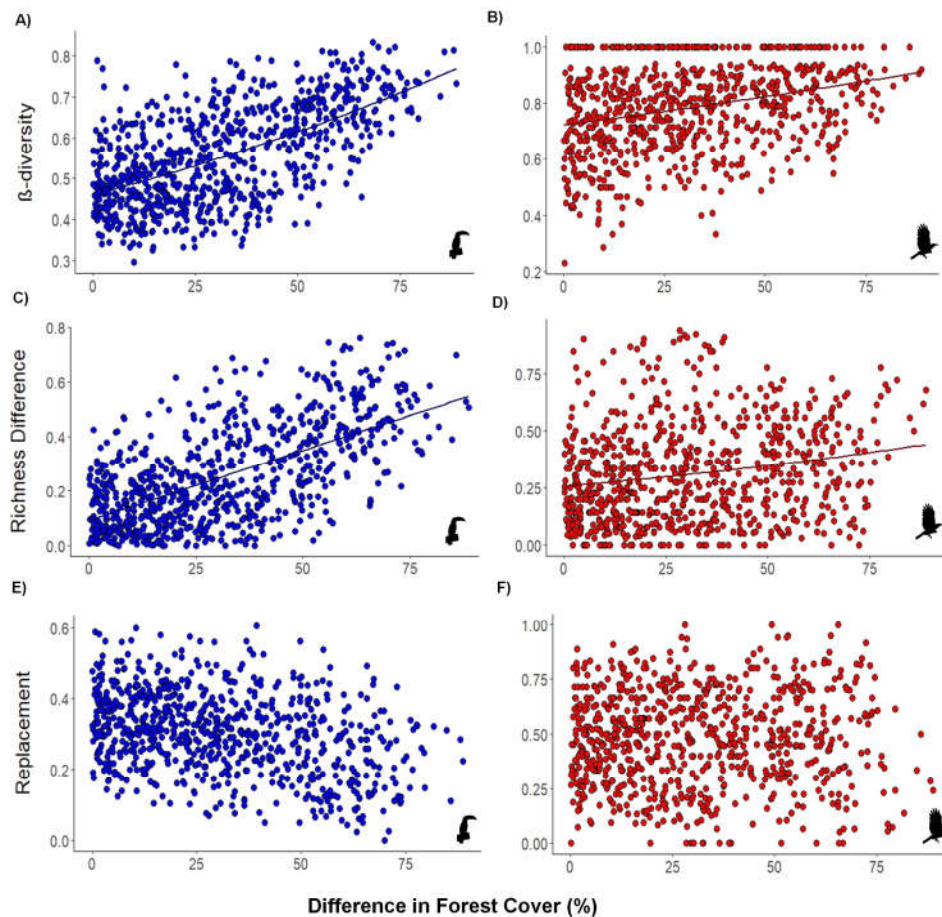
Baker and King 2010, 2013). We performed all analyses in R software version 4.21 (R Development Core Team 2021).

To address our last hypothesis on how forest-dependent and habitat-generalist  $\alpha$ -diversity responds to variations in the forest cover by using generalized linear models (GLMs), we modeled forest-dependent species richness by using a negative binomial error distribution. We used a Poisson distribution corrected for overdispersion (quasi-Poisson) for the  $\alpha$ -diversity of habitat-generalist species. We selected the best distribution errors for each model based on data assumptions (Olsson 2002) and verifying model residuals (Crawley 2013) using the “RT4Bio” R package (Reis Jr. et al. 2015).

## Results

We recorded 3662 individuals from 132 bird species across the field surveys (Table S2), of which 88 (66.2%) were forest-dependent and 45 (33.8%) were habitat-generalists (Table S2). The Golden-crowned Warbler (*Basileuterus culicivorus*) showed the highest values of frequency (40) and abundance (403 individuals). The values of sampling coverage for communities of forest-dependent and habitat-generalist species were 98.8% and 98.1%, respectively.

The  $\beta$ -diversity of forest-dependent ( $r = 0.6093$ ,  $p = 0.001$ ) and habitat-generalist ( $r = 0.2868$ ,  $p = 0.001$ ) assemblages were positively correlated with the variation in forest cover (Fig. 2a, d). Additionally, only the  $\beta$  diversity of forest-dependent birds ( $r = 0.1522$ ,  $p = 0.008$ ) was also positively correlated with geographic distance. In the  $\beta$  diversity partitioning, the components richness difference ( $\beta_{\text{rich}}$ ) and species replacement ( $\beta_{\text{repl}}$ ) showed different associations with forest cover. The  $\beta_{\text{rich}}$  component was positively associated with forest cover for forest-dependent ( $r = 0.6257$ ,  $p = 0.001$ ) and habitat-generalist ( $\beta_{\text{rich}}$ :  $r = 0.1987$ ,  $p = 0.003$ ) bird species (Fig. 2b,e). However, the  $\beta_{\text{repl}}$  component did not show significant relationships with forest cover for both forest-dependent ( $r = -0.3561$ ,  $p > 0.05$ ) and habitat-generalist ( $\beta_{\text{repl}}$ :  $r = 0.0172$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 2c,f).

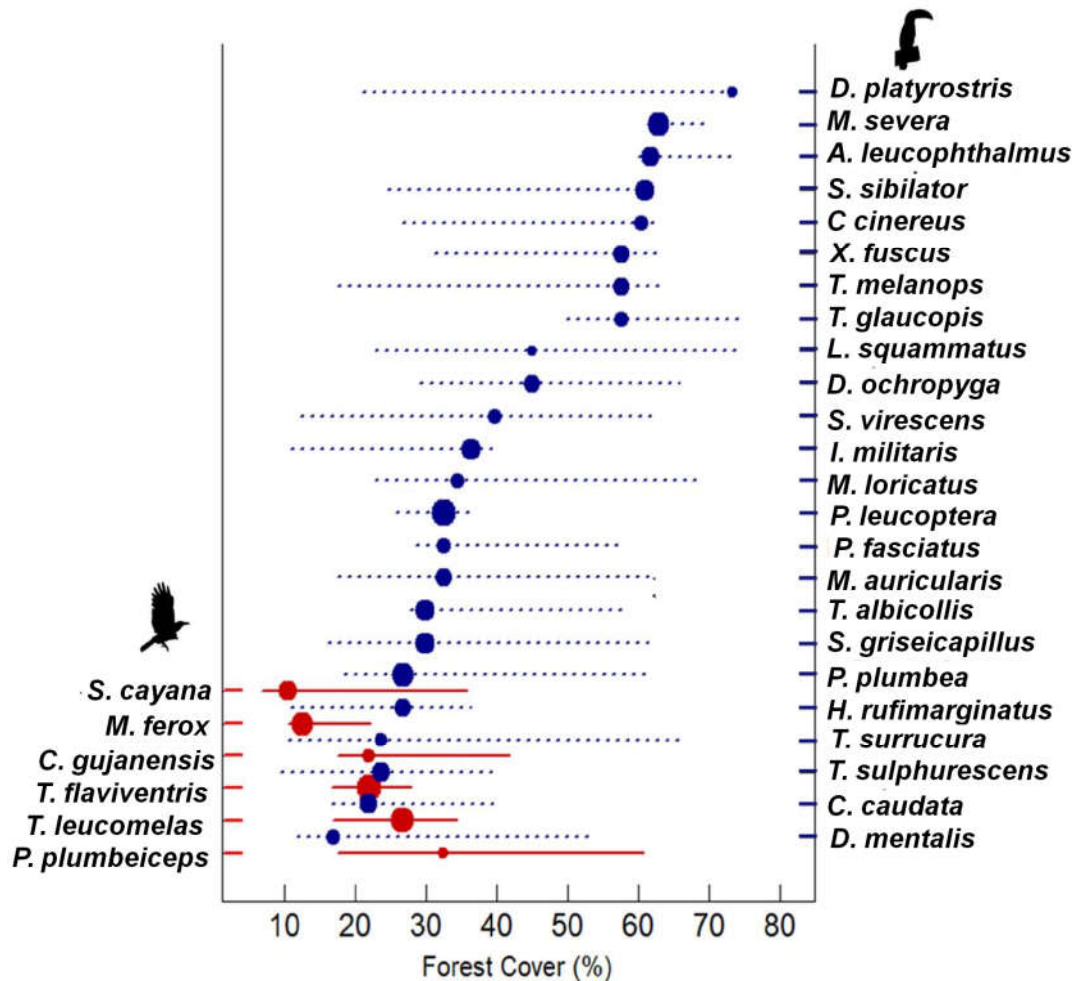


**Figure 2.** Relationship between the difference of forest cover percentage and the  $\beta$ -diversity (A and D) and its components – richness difference (B and E) and species replacement (C and F) – in forest-dependent (blue dots) and habitat-generalist (red dots) bird species. Solid line:  $p < 0.05$ ; no line:  $p > 0.05$ .

For the species-specific threshold across the forest cover gradient, we found that bird species (22.5% of the total) showed significant changes in distribution patterns, of which 80% ( $N = 24$ ) presented a negative response to decreased forest cover and 20% ( $N = 6$ ) presented positive responses (Fig. 3). Overwhelming, forest-dependent species showed negative responses with the greatest changes in distribution values found for Planalto Woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*) and Tufted Antshrike (*Mackenziaena severa*), both showing distribution thresholds higher than 60% of forest cover (Fig. 3, Table S3). Conversely, all species that responded positively forest cover loss were habitat-generalists. The highest values were found for Burnished-buff Tanager (*Stilpnia cayana*) and Short-crested Flycatcher

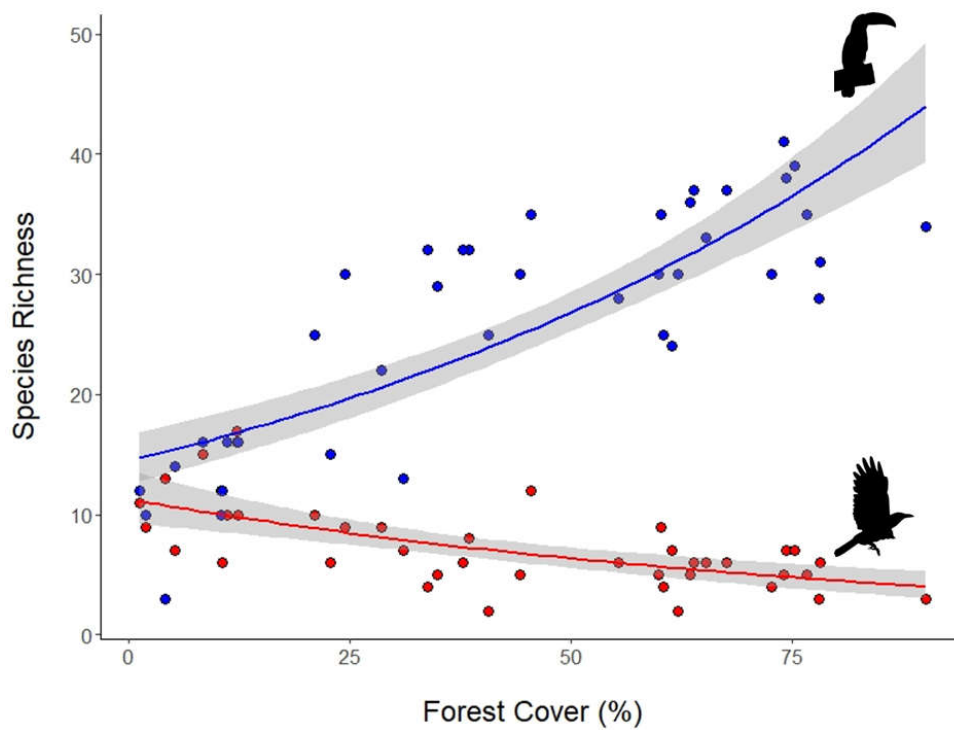


(*Myiarchus ferox*), which showed distribution thresholds of ca. 10% of forest cover (Fig. 3, Table S3).



**Figure 3.** Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN) of 30 bird species that showed significant changes in frequency and abundance over a forest cover gradient. Blue circles correspond to negative (z-) indicator taxa for forest cover decrease (left axes) (forest-dependent species) and red circles correspond to positive (z+) indicator taxa for forest cover decrease (right axes) (habitat-generalist species). Circles are sized in proportion to z scores. Lines overlapping each circle represent 5 and 95% percentiles among 500 bootstrap replicates.

We found opposite effects of forest cover on  $\alpha$ -diversity of forest-dependent and habitat-generalists. The decrease of forest cover across sampling points negatively influenced the richness of forest-dependent bird species ( $r^2 = 0.5824$ ,  $p < 0.001$ ) and positively influenced the richness of habitat-generalist species ( $r^2 = 0.422$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 4).



**Figure 4.** Effects of forest cover on the richness of forest-dependent (blue dots) and habitat-generalist (red dots) bird species according to the forest cover in 40 landscapes of the Atlantic Forest.

## Discussion

We assessed the  $\alpha$ -diversity and composition patterns of forest-dependent and habitat-generalist bird assemblages along a forest-cover gradient in the Atlantic Forest. We found that there is no compensatory replacement of forest-dependent bird species by habitat-generalist species in the least forest cover landscapes, and we also demonstrated that the species loss of forest-dependent birds and gain of habitat-generalist birds was the primary cause of the increase in  $\beta$ -diversity. We also found that 30 species showed thresholds, in which 18 reduction of distribution in landscapes with a low 30% of forest cover. In addition, we found opposite effects of forest cover on the  $\alpha$ -diversity according to habitat-specificity. While forest-dependent are negatively impacted by forest decrease, habitat-generalist responded positively. Thus, this study extends the current knowledge on the relationship between  $\beta$ -diversity in bird species assemblages. Taken together, this is a novel finding reinforcing the importance of considering species-specific responses when planning landscape management and conservation activities.

The lack of compensatory replacement of forest-dependent bird by habitat-generalist bird we found, don't was reported by previous studies, especially when considering highly deforested landscapes (e.g. Morante-Filho et al. 2015, 2016, 2018). In fact, the decrease of forest-dependent bird corresponds to double the gain of habitat-generalist bird. For example, a 10% decrease in forest cover corresponds to the loss of four forest-dependents and the gain of two habitat generalists. According to Morante-Filho (2015, 2016),  $\beta$ -diversity across landscapes with different forest cover are explained solely by species replacement. However, without analyzing the partitioned  $\beta$  diversity, it is quite problematic to infer if differences in composition are explained solely by species replacement, since replacement is not the only component of  $\beta$ -diversity.

The degree of change in forest cover may determine species distribution thresholds and might thus lead to abrupt shifts in species distribution within the community contributing to the observed patterns (Pardini et al. 2010; Boesing et al. 2018; Püttker et al. 2020). Hence, we corroborated our hypothesis that predicted the existence of varied species distribution thresholds across the forest cover gradient. The distribution thresholds ranged from ~73% to ~23% among forest-dependent birds and from ~32% to ~10% among habitat-generalist birds. We found 22 species with threshold values higher than 30% of forest cover; eight of them showed values higher than 50% (Fig. 4, Table S2). Tropical fish also showed variation in the species-specific threshold, in which more sensitive species showed threshold less than 20%

forest cover loss (Brejão et al 2018). These results demonstrating that the community level thresholds might mask the response of more sensitive species for which the threshold are way higher, such as the endemic Tufted Antshrike (*Mackenziaena severa*). Furthermore, this method can be an interesting method for identifying bioindicator species, contributing to the identification and reduction of impacts on the whole community.

The pattern of species loss/gain was responsible for differences in  $\beta$ -diversity in the forest cover gradient. Based on this result, we can infer that environmental filtering is the main deterministic factor that drive the dynamics of assemblages. Forest cover loss leads to barriers against the movement and establishment of forest-dependent birds, i.e. dispersal events, and more susceptible to local extinction events, by either deterministic or stochastic processes (Sekercioglu et al. 2002; Uezu and Metzger 2011; Fahrig 2013). Therefore, populations of these birds tend to be smaller or do not occur in areas with lower proportion of forest cover (Si et al. 2016; Liao et al. 2017). On the other hand, habitat-generalist birds shown more dispersal capacity in open areas (Morante-Filho et al. 2016; Boesing et al. 2018), and also tend to be superior competitors when searching for resources in areas with decreased native habitat cover (Pillai et al. 2010; Wiens et al. 2010). Thus, landscapes subjected to structural changes due to decreased forest cover tend to be inadequate for forest-dependent species, but friendlier to habitat-generalist species, promoting colonization.

### **Implications for conservation**

We highlight that conservation measures that evaluate forest-dependent species separately from the overall assemblage may help better identify the requirements of the more sensitive species. We found that assessing the assemblage separately in forest-dependents and habitat-generalists yielded opposite results of species composition patterns. Joint comparisons of assemblages might lead to errors in devising conservation strategies, as species convergent responses may generate either null or more moderate compositional shift patterns. Additionally, we also point out that partitioned  $\beta$ -diversity proved to be an effective tool for accessing the patterns of change in bird assemblages across a gradient of forest cover. In our study, the landscapes with the highest forest cover should be given priority for conservation, as they can concentrate a higher number of bird species, especially those that are most sensitive, like forest-dependent ones. This would lead to increased chances of protection of those species. Therefore, a finer-scale assessment in terms of species and composition may

help maximize the positive results of conservation strategies, especially for species under higher threat.

Moreover, maintenance of a diverse landscape including some areas with less forest cover can be important for the maintenance of ecosystem services provided by generalist species. For example, generalist bird species have a great role in restoring in degraded areas (Carlo and Morales 2016), because they disperse seeds from high forest cover to low forest cover areas. We observed several habitat generalist species that are seeds dispersal agents, and can help in the environmental restoration process, including Purple-throated euphonia (*Euphonia chlorotica*), Pale-breasted thrush (*Turdus leucomelas*) and Creamy-bellied thrush (*Turdus amaurochalinus*). These species may be also especially relevant in keeping the connectivity between forest patches.

In our study area, fire and cattle raising are the major factors leading to forest area decrease (Coelho et al. 2018b). Changes in forest microclimates have been leading to the exclusion not only of several species (mainly forest-dependent) but also of ecosystem services. For instance, Gardner et al. (2019) found that decreased number of frugivorous bird species may cause damage to forest dynamics such as reduced carbon sequestration and lowered food availability. In landscapes having less than 30% of forest cover, we found that major seed dispersers from the Atlantic forest, such as the Red-ruffed fruitcrow (*Pyroderus scutatus*), Dusky-legged guan (*Penelope obscura*), and Yellow-legged thrush (*Turdus flavipes*) were excluded. Therefore, these more sensitive species may of special concern for conservation measures in the region.

Brazilian forestry legislation (Law 12.651) determines that all rural properties within the Atlantic Forest domain must maintain a legal reserve with native vegetation, accounting for ca. 20% of the total property size. We found that ~23% of forest-dependent species show distribution thresholds above 30% of forest cover. Regarding species richness, several other studies have also reported distribution thresholds above the 30% benchmark (see Martensen et al. 2012; Muylaert et al. 2016; Boesing et al. 2018). Thereby, the benchmark of 20% of forest cover established by Brazilian law provides no protection for a large portion of forest-dependent bird species, which tend to be excluded from landscapes with such extension of forest cover. Therefore, we highlight the importance of law based in evidence and suggest the elaboration of studies with other biological groups to support the review of the law in Brazil and other countries.

## References

- Alexandrino ER, Buechley ER, Piratelli AJ, et al (2016) Bird sensitivity to disturbance as an indicator of forest patch conditions: An issue in environmental assessments. *Ecol Indic* 66:369–381. doi: 10.1016/j.ecolind.2016.02.006.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22: 711–728.
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, et al (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecol Lett* 14:19–28. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x.
- Baguette M, Blanchet S, Legrand D, et al (2013) Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biol Rev* 88:310–326. doi: 10.1111/brv.12000
- Baker ME, King RS (2010) A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods Ecol Evol* 1:25–37. doi: 10.1111/j.2041-210x.2009.00007.x.
- Baker ME, King RS (2013) Of TITAN and straw men: An appeal for greater understanding of community data. *Freshw Sci* 32:489–506. doi: 10.1899/12-142.1
- Baker M, King R, Kahle D (2019) TITAN2: Threshold Indicator Taxa Analysis. R package version 2.4.
- Banks-Leite C, Pardini R, Tambosi LR, et al (2014) Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345:1041–1045. doi: 10.1126/science.1255768.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of  $\beta$ -diversity. *Glob Ecol Biogeogr*: 19:134–143. doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Glob Ecol Biogeogr* 21:1223–1232. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x.
- Bhakti T, Goulart F, Azevedo CS, Antonini Y (2018) Does scale matter? The influence of three-level spatial scales on forest bird occurrence in a tropical landscape. *PLoS One* 13: 1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0198732.
- Boesing AL, Nichols E, Metzger JP (2018) Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* 41:1520–1533. doi: 10.1111/ecog.03365.
- Brejão GL, Hoeninghaus DJ, Pérez-Mayorga MA, et al (2018) Threshold responses of Amazonian stream fishes to timing and extent of deforestation. *Conserv Biol* 32: 860–871. doi: 10.1111/cobi.13061.
- Bibby JC, Burgues ND, Hill DA (1992) *Bird Census Techniques*. Academic Press, London, pp 127.
- Buckley LB, Jetz W (2008) Linking global turnover of species and environments. *Proc Natl*

Acad Sci USA 105:17836–17841. doi: 10.1073/pnas.0803524105.

Calisto M, Gonçalves JF, Ligeiro P (2016) Water resources in the Rupestrian Grasslands of the Espinhaço mountains. In: Fernandes GW (eds) Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil. Springer, New York, pp 129–156.

Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, et al (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am J Bot* 98:572–592. doi: 10.3732/ajb.1000364.

Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC (2015) BAT - Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of  $\alpha$ - and  $\beta$ -taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods Ecol Evol* 6:232–236. doi: 10.1111/2041-210X.12310.

Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, et al (2015) Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biol Conserv* 184:117–126. doi: 10.1016/j.biocon.2015.01.014.

Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, et al (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84:45–67. doi: 10.1890/13-0133.1.

Coelho MS, Fernandes GW, Pacheco P, et al (2016) Archipelago of montane forests surrounded by Rupestrian grasslands: new insights and perspectives. In: Fernandes GW (eds) Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil. Springer, New York, pp 129–156.

Coelho MS, Carlos PP, Pinto VD, et al (2018a) Connection between tree functional traits and environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. *Flora* 238:51–59. doi: 10.1016/j.flora.2017.04.003.

Coelho MS, Neves FS, Perillo LN, et al (2018b) Forest archipelagos: A natural model of metacommunity under the threat of fire. *Flora* 238: 244–249. doi: 10.1016/j.flora.2017.03.013.

da Silva PG, Nunes CA, Ferreira LF, et al (2019) Patch and landscape effects on forest-dependent dung beetles are masked by matrix-tolerant dung beetles in a mountaintop rainforest archipelago. *Sci Total Environ* 651:1321–1331. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.09.195.

De Araújo CB, Jardim M, Saturnino NSF, et al (2021) The optimal listening period for an effective assessment of bird richness and composition: a case study of Neotropical forest. *J Ornithol* 162:303–306. doi: 10.1007/s10336-020-01812-6.

Estavillo C, Pardini R, Da Rocha PLB (2013) Forest loss and the biodiversity threshold: An evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One* 8:1–10. doi: 10.1371/journal.pone.0082369.

Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.
- Fahrig L (2017) Ecological Responses to Habitat Fragmentation per Se. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:1–23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612.
- Gardner CJ, Bicknell JE, Baldwin-Cantello W, et al. (2019) Quantifying the impacts of defaunation on natural forest regeneration in a global meta-analysis. *Nat Commun* 10: 45-90. doi.org/10.1038/s41467-019-12539-1.
- Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, et al (2010) Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:16732–16737. doi: 10.1073/pnas.0910275107.
- Hahn IJ, Vergara PM, Römer U (2011) Habitat selection and population trends in terrestrial bird species of Robinson Crusoe Island: habitat generalists versus forest specialists. *Biodivers Conserv* 20: 2797-2813.
- Hasui É, MetzgerJP, Pimentel RG, et al (2018) Atlantic birds: a data set of bird species from the Brazilian Atlantic Forest. *Ecology* 99: 1-497. <https://doi.org/10.1002/ecy.2119>.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A, McInerny G (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (hill numbers). *Methods Ecol Evol* 7:1451–1456.
- Jung M (2016) LecoS - A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecol Inform* 31:18–21. doi: 10.1016/j.ecoinf.2015.11.006.
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes  $\beta$ -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x.
- Laurance SGW, Stouffer PC, Laurance WF (2004) Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conserv Biol* 18:1099–1109. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00268.x.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of  $\beta$ -diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 23:1324–1334. doi: 10.1111/geb.12207.
- Liao J, Bearup D, Blasius B (2017) Diverse responses of species to landscape fragmentation in a simple food chain. *J Anim Ecol* 86:1169–1178. doi: 10.1111/1365-2656.12702.
- Luck GW, Carter A, Smallbone L (2013) Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS One* 8:1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0063671.
- Magnago LFS, Rocha MF, Meyer L, et al (2015) Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers*



Conserv 24: 2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-0961-1.

MapBiomas – Coleção [5.1] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil. <http://www.mapbiomas.org>. Accessed 25 may 2021.

Marini MÂ (2010) Bird movement in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Stud Neotrop Fauna Environ* 45:1–10. doi: 10.1080/01650521003656606.

Martensen AC, Ribeiro MC, Banks-Leite C, et al (2012) Associations of Forest Cover, Fragment Area, and Connectivity with Neotropical Understory Bird Species Richness and Abundance. *Conserv Biol* 26:1100–1111. doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01940.x.

Morante-Filho JC, Faria D, Mariano-Neto E, Rhodes J (2015) Birds in Anthropogenic Landscapes: The Responses of Ecological Groups to Forest Loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One* 10:1–18. doi:10.1371/journal.pone.0128923.

Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Faria D (2016) Patterns and predictors of  $\beta$ -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: A multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *J Anim Ecol* 85:240–250. doi: 10.1111/1365-2656.12448.

Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Pessoa MS, et al (2018) Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecol Appl* 28:2024–2032. doi: 10.1002/eap.1791.

Nogueira OMA, Palmeirim AF, Peres CA et al. (2021) Synergistic effects of habitat configuration and land-use intensity shape the structure of bird assemblages in human-modified landscapes across three major neotropical biomes. *Biodivers Conserv* 30: 3793–3811. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02275-8>.

Muylaert RL, Stevens RD, Ribeiro MC (2016) Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. *Ecol Appl* 26:1854–1867. doi: 10.1890/15-1757.1

Ochoa-Quintero JM, Gardner TA, Rosa I, et al (2015) Thresholds of species loss in Amazonian deforestation frontier landscapes. *Conserv Biol* 29:440–451. doi: 10.1111/cobi.12446.

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Wagner H (2019) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-5.

Olsson U (2002). *Generalized Linear Models: An Applied Approach*. Studentlitteratur AB, Lund, pp 232.

QGIS Development Team (2021) QGIS: Geographic information system. Version 3.12. Open source geospatial foundation project. Retrieved from <https://www.qgis.org>.

Parker III TA, Stoz DF, Fitzpatrick JW (1996) Ecological and distributional databases. In: Stoz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA, Moskovits DK (eds). *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp 113-436.

Pardini R, Bueno AA, Gardner TA, et al (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5:136-166.

doi: 10.1371/journal.pone.0013666.

Pillai P, Loreau M, Gonzalez A (2010) A patch-dynamic framework for food web metacommunities. *Theor Ecol* 3:223–237. doi: 10.1007/s12080-009-0065-1

Pizo MA, Tonetti VR (2020) Living in a fragmented world: Birds in the Atlantic Forest. *Condor* 122:1-14. doi: 10.1093/condor/duaa023.

Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. *Oikos* 120:1625–1638. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x.

Powell LL, Zurita G, Wolfe JD, et al (2015) Changes in Habitat Use at Rain Forest Edges Through Succession: A Case Study of Understory Birds in the Brazilian Amazon. *Biotropica* 47:723–732. doi: 10.1111/btp.12253.

Püttker T, Crouzeilles R, Almeida-Gomes M, et al (2020) Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biol Conserv* 241:108368. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108368.

R Development Core Team (2021) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Ralph CJ, Droege S, Sauer JR (1995) Monitoring bird population by point counts. General Technical Report, Albany, pp 187.

Reis Jr R, Oliveira ML, Borges GRA (2015) RT4Bio: R Tools for biologists, R package, Version 1.0.

Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, et al (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect Ecol Conserv* 16:208–214. doi: 10.1016/j.pecon.2018.10.002.

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021.

Roque FDO, Menezes JFS, Northfield T, et al (2018) Warning signals of biodiversity collapse across gradients of tropical forest loss. *Sci Rep* 8:1–8. doi: 10.1038/s41598-018-19985-9.

Scarano FR, Ceotto P (2015) Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodivers Conserv* 24:2319–2331. doi: 10.1007/s10531-015-0972-y.

Sekercioglu CH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol Evol* 21:464–471. doi: 10.1016/j.tree.2006.05.007.

Sekercioglu CH, Ehrlich PR, Daily GC, et al (2002) Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:263–267. doi: 10.1073/pnas.012616199.

Si X, Baselga A, Leprieur F, et al (2016) Selective extinction drives taxonomic and functional

$\alpha$ - and  $\beta$ - diversities in island bird assemblages. *J Anim Ecol* 85:409–418. doi: 10.1111/1365-2656.12478.

Sick H (2001) *Ornitologia Brasileira*. Nova Forteira, Rio de Janeiro, pp 910.

Silva JMC (1995) Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia* 21:69–92.

Soininen J, Heino J, Wang J (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr* 27: 96-109.

Thompson PL, Rayfield B, Gonzalez A (2017) Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography* 40:98–108. doi: 10.1111/ecog.02558.

Uezu A, Metzger JP (2011) Vanishing bird species in the Atlantic Forest: Relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. *Biodivers Conserv* 20:3627–3643. doi: 10.1007/s10531-011-0154-5.

Vale MM, Tourinho L, Lorini ML, Rajão H, Figueiredo MSL (2018) Endemic birds of the Atlantic Forest: Traits, conservation status, and patterns of biodiversity. *J Field Ornithol* 89:193–206. doi: 10.1111/jof.12256.

Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, et al (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol Lett* 13:1310–1324. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x.

### Supplemental material information

**Table S1.** Sampling points evaluated in the study, with respective values of forest cover, longitude and latitude (SRC: SIRGAS 2000 / UTM zone 23S).

<b>Sampled areas</b>	<b>Forest Cover (%)</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>
1	28.63	7880333.31	654520.29
2	22.79	7879439.82	651434.87
3	61.38	7892859.18	655355.68
4	73.94	7875547.33	658478.28
5	59.86	7881825.12	655991.34
6	74.22	7878435.37	657477.67
7	65.28	7894490.51	650650.33
8	75.23	7886711.94	655290.94
9	1.32	7874447.99	656858.24
10	4.23	7872023.00	653551.00
11	11.22	7870244.08	655877.62
12	33.82	7906394.79	638253.67
13	38.4	7913283.83	641418.40
14	34.94	7911626.92	637403.39
15	77.96	7914190.46	642731.29
16	44.23	7915443.10	634710.20
17	67.51	7917527.85	644527.89
18	63.89	7923165.27	636313.85
19	60.42	7927377.25	648935.84
20	24.46	7915191.26	637496.69
21	1.95	7914660.94	633102.20
22	10.55	7924179.00	647873.00
23	5.26	7903326.64	638562.19
24	40.7	7950837.63	657473.17
25	63.42	7935547.00	658199.00
26	31.1	7938380.02	654705.36
27	45.49	7943841.48	652470.51
28	37.73	7933450.82	654116.79

29	55.29	7953637.26	654919.70
30	90.04	7941791.46	654653.42
31	60.12	7932377.42	660108.06
32	76.55	7945056.04	655649.99
33	72.57	7947387.42	662419.17
34	78.1	7933157.15	657608.10
35	62.07	7932176.66	662258.02
36	10.48	7935829.73	653246.81
37	12.29	7945523.00	651931.00
38	8.36	7946054.32	648761.14
39	21.09	7950497.58	648833.07
40	12.39	7937961.09	651850.29

**Table S2.** Classification of species sampled in relation to habitat use.

<b>Species</b>	<b>Habitat use</b>
<i>Antilophia galeata</i>	Forest dependent
<i>Automolus leucophthalmus</i>	Forest dependent
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Forest dependent
<i>Campephilus robustus</i>	Forest dependent
<i>Celeus flavescens</i>	Forest dependent
<i>Chiroxiphia caudata</i>	Forest dependent
<i>Conopophaga lineata</i>	Forest dependent
<i>Contopus cinereus</i>	Forest dependent
<i>Corythopsis delalandi</i>	Forest dependent
<i>Cranioleuca pallida</i>	Forest dependent
<i>Crypturellus obsoletus</i>	Forest dependent
<i>Crypturellus tataupa</i>	Forest dependent
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	Forest dependent
<i>Drymophila ochropyga</i>	Forest dependent
<i>Drymophila ferruginea</i>	Forest dependent
<i>Drymophila malura</i>	Forest dependent
<i>Dysithamnus mentalis</i>	Forest dependent

<i>Eleoscytalopus indigoticus</i>	Forest dependent
<i>Euphonia pectoralis</i>	Forest dependent
<i>Geotrygon montana</i>	Forest dependent
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	Forest dependent
<i>Hemitriccus diops</i>	Forest dependent
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	Forest dependent
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	Forest dependent
<i>Ilicura militaris</i>	Forest dependent
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Forest dependent
<i>Lepidocolaptes squamatus</i>	Forest dependent
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	Forest dependent
<i>Leptotila rufaxilla</i>	Forest dependent
<i>Leptotila verreauxi</i>	Forest dependent
<i>Lochmias nematura</i>	Forest dependent
<i>Mackenziaena leachii</i>	Forest dependent
<i>Mackenziaena severa</i>	Forest dependent
<i>Malacoptila striata</i>	Forest dependent
<i>Manacus manacus</i>	Forest dependent
<i>Micrastur semitorquatus</i>	Forest dependent
<i>Mionectes rufiventris</i>	Forest dependent
<i>Myiobius barbatus</i>	Forest dependent
<i>Myiopagis caniceps</i>	Forest dependent
<i>Myiopagis viridicata</i>	Forest dependent
<i>Myiornis auricularis</i>	Forest dependent
<i>Myiothlypis flaveola</i>	Forest dependent
<i>Myrmorderus loricatus</i>	Forest dependent
<i>Neopelma pallescens</i>	Forest dependent
<i>Nonnula rubecula</i>	Forest dependent
<i>Pachyramphus castaneus</i>	Forest dependent
<i>Patagioenas plumbea</i>	Forest dependent
<i>Penelope obscura</i>	Forest dependent
<i>Penelope superciliaris</i>	Forest dependent
<i>Phacellodomus erythrophthalmus</i>	Forest dependent

<i>Phaethornis ruber</i>	Forest dependent
<i>Phaethornis eurynome</i>	Forest dependent
<i>Dendroma rufa</i>	Forest dependent
<i>Phyllomyias fasciatus</i>	Forest dependent
<i>Phyllomyias griseicapilla</i>	Forest dependent
<i>Phylloscartes ventralis</i>	Forest dependent
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	Forest dependent
<i>Pteroglossus aracari</i>	Forest dependent
<i>Pyriglena leucoptera</i>	Forest dependent
<i>Pyroderus scutatus</i>	Forest dependent
<i>Pyrrhura frontalis</i>	Forest dependent
<i>Ramphastos vitellinus</i>	Forest dependent
<i>Schiffornis virescens</i>	Forest dependent
<i>Sclerurus scansor</i>	Forest dependent
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	Forest dependent
<i>Sirystes sibilator</i>	Forest dependent
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Forest dependent
<i>Spizaetus tyrannus</i>	Forest dependent
<i>Strix virgata</i>	Forest dependent
<i>Synallaxis cinerascens</i>	Forest dependent
<i>Synallaxis ruficapilla</i>	Forest dependent
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Forest dependent
<i>Tangara cyanoventris</i>	Forest dependent
<i>Thalurania furcata</i>	Forest dependent
<i>Thalurania glaucopis</i>	Forest dependent
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Forest dependent
<i>Todirostrum poliocephalum</i>	Forest dependent
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Forest dependent
<i>Trichothraupis melanops</i>	Forest dependent
<i>Trogon chrysochloros</i>	Forest dependent
<i>Trogon sarrucura</i>	Forest dependent
<i>Turdus albicollis</i>	Forest dependent
<i>Turdus flavipes</i>	Forest dependent

<i>Vireo chivi</i>	Forest dependent
<i>Xenops rutilans</i>	Forest dependent
<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	Forest dependent
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	Forest dependent
<i>Asemospiza fuliginosa</i>	Habitat generalist
<i>Chionomesa lactea</i>	Habitat generalist
<i>Cacicus haemorrhous</i>	Habitat generalist
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Habitat generalist
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	Habitat generalist
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	Habitat generalist
<i>Coereba flaveola</i>	Habitat generalist
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Habitat generalist
<i>Dryocopus lineatus</i>	Habitat generalist
<i>Elaenia flavogaster</i>	Habitat generalist
<i>Elaenia obscura</i>	Habitat generalist
<i>Euphonia chlorotica</i>	Habitat generalist
<i>Formicivora serrana</i>	Habitat generalist
<i>Hemitriccus nidipendulus</i>	Habitat generalist
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	Habitat generalist
<i>Hylophilus amaurocephalus</i>	Habitat generalist
<i>Lophornis magnificus</i>	Habitat generalist
<i>Megarynchus pitangua</i>	Habitat generalist
<i>Myiarchus ferox</i>	Habitat generalist
<i>Myiarchus swainsoni</i>	Habitat generalist
<i>Nyctibius grandis</i>	Habitat generalist
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	Habitat generalist
<i>Patagioenas cayennensis</i>	Habitat generalist
<i>Patagioenas picazuro</i>	Habitat generalist
<i>Phaethornis pretrei</i>	Habitat generalist
<i>Piaya cayana</i>	Habitat generalist
<i>Picumnus cirratus</i>	Habitat generalist
<i>Pionus maximiliani</i>	Habitat generalist
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	Habitat generalist



<i>Psittacara leucophthalmus</i>	Habitat generalist
<i>Ramphastos toco</i>	Habitat generalist
<i>Saltator similis</i>	Habitat generalist
<i>Scytalopus petrophilus</i>	Habitat generalist
<i>Synallaxis spixi</i>	Habitat generalist
<i>Stilpnia cayana</i>	Habitat generalist
<i>Thraupis ornata</i>	Habitat generalist
<i>Thraupis palmarum</i>	Habitat generalist
<i>Tersina viridis</i>	Habitat generalist
<i>Tolmomyias flaviventris</i>	Habitat generalist
<i>Troglodytes musculus</i>	Habitat generalist
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Habitat generalist
<i>Turdus leucomelas</i>	Habitat generalist
<i>Turdus rufiventris</i>	Habitat generalist
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Habitat generalist
<i>Veniliornis passerinus</i>	Habitat generalist

---

**Table S3.** Species-thresholds are based on the sum of the z- and z+ obtained through indicator species index (IndVal). Associated percentiles correspond to the frequency distribution of thresholds from 500 bootstrap replicates.

<b>Species</b>	<b>Abbreviation</b>	<b>Thresholds (%)</b>	<b>Indicator Value index (IndVal)</b>
<i>Automolus leucophthalmus</i>	A.leucophthalmus	61.73	56.97
<i>Chiroxiphia caudata</i>	C.caudata	32.46	78.68
<i>Contopus cinereus</i>	C.cinereus	61.73	46.90
<i>Cychlarys gujanensis</i>	C.gujanensis	21.94	64.14
<i>Dysithamnus mentalis</i>	D.mentalis	32.46	72.00
<i>Drymophila ochropyga</i>	D.ochropyga	32.46	64.00
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	D.platyrostris	73.26	56.46
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	H.rufimarginatus	32.46	76.19

<i>Ilicura militaris</i>	I.militaris	34.38	81.21
<i>Lepidocolaptes squamatus</i>	L.squamatus	44.86	43.82
<i>Myiornis auricularis</i>	M.auricularis	32.46	74.12
<i>Myiarchus ferox</i>	M.ferox	12.34	76.2
<i>Myrmorderus loricatus</i>	M.loricatus	34.38	63.49
<i>Mackenziaena severa</i>	M.severa	63.70	68.04
<i>Phyllomyias fasciatus</i>	P.fasciatus	32.46	68.85
<i>Pyriglena leucoptera</i>	P.leucoptera	32.46	95.42
<i>Patagioenas plumbea</i>	P.plumbea	23.625	82.84
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	P.plumbeiceps	32.46	46.85
<i>Sittasomus griseicapilus</i>	S.griseicapilus	32.46	81.54
<i>Sirystes sibilator</i>	S.sibilator	60.90	80.34

## Capítulo 2

### **A cobertura florestal afeta distintamente comunidade de aves frugívoras e insetívoras e suas funções ecossistêmicas**

Paulo Ricardo Siqueira<sup>1</sup>; Andrea Larissa Boesing<sup>2</sup>; Pedro Giovâni da Silva<sup>1</sup>; Tiago Vinicius Fernandes<sup>1</sup>; Pietro Kiyoshi Maruyama<sup>1</sup> Frederico de Siqueira Neves<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

<sup>2</sup> Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre (SBIK-F), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Frankfurt, Germany

## Resumo

As alterações na cobertura do habitat podem ser responsáveis pelo impacto na diversidade de espécies, que afeta então o fornecimento das funções ecossistêmicas. Além disso, os grupos de espécies podem mostrar distintas respostas das funções ecossistêmicas diante da variação na cobertura dos habitat. Contudo, a avaliação das respostas dos diferentes grupos de espécies e de suas funções ecossistêmicas em relação ao gradiente de cobertura do habitat é ainda insatisfatória e contraditória. Assim, avaliamos os efeitos do gradiente de cobertura florestal (8%-90%) na abundância e composição de espécies nas assembleias de aves frugívoras e insetívoras no domínio da Mata Atlântica. Para funções ecossistêmicas, nós avaliamos a frugivoria e a predação através do consumo de frutos e lagartas artificiais, respectivamente. Nós observamos que a cobertura florestal tem um efeito maior nas alterações da abundância de aves frugívoras do que na abundância de aves insetívoras. Nós verificamos que as alterações na composição das espécies são moldadas por diferentes processos, sendo para as aves frugívoras por perda/ganho de espécies, e para as aves insetívoras por substituição de espécies. Em relação às funções ecossistêmicas, quanto à frugivoria, em paisagens com menor cobertura florestal encontramos que a abundância de aves influenciou no consumo de frutos. Houve um aumento no consumo de frutos grandes e uma diminuição no consumo de frutos pequenos. A ocorrência de espécies generalistas e o aumento da luminosidade podem ter contribuído com o aumento da frugivoria nessas áreas. Por outro lado, a redução da abundância das aves frugívoras, principalmente das dependentes da floresta, pode ter causado a diminuição do consumo de frutos pequenos. Para a predação, nós não encontramos qualquer efeito da abundância de frugívoros na predação. Nós concluímos que as mudanças na cobertura florestal afetam mais fortemente as aves frugívoras do que as insetívoras. Além disso, as mudanças nas aves frugívoras podem gerar alterações importantes na dispersão de sementes e no estabelecimento das plantas, e conseqüentemente, na dinâmica florestal.

Palavras-chave: Serviços ecossistêmicos, Frugivoria, Insetivoria, Mata Atlântica

### Abstract

Change in habitat cover can impact biodiversity, affecting the provision of ecosystem functions. In addition, species assemblages may show distinct responses to changes in habitat cover. However, assessments of the responses of different groups and their ecosystem functions in relation to habitat cover gradients are still unsatisfactory and contradictory. Thus, we evaluated the effects of forest cover gradient (8%-90%) on the abundance and species composition of frugivorous and insectivorous bird assemblages in the Atlantic Forest domain. We also assessed whether changes in these assemblages influence the provision of ecosystem functions. We assessed frugivory and predation for ecosystem functions by consuming artificial fruits and caterpillars, respectively. We observed that forest cover has a higher effect on the abundance of frugivorous birds than on the abundance of insectivorous birds. Moreover, changes in species composition are shaped by different processes: by species loss/gain for frugivorous birds and species replacement for insectivorous birds. For frugivory, there was an increase in large fruit consumption and a decrease in small fruit consumption in landscapes with less abundance of frugivorous birds. The occurrence of generalist species and the increase in brightness levels may have increased the rate of large fruit consumption in landscapes with less forest cover. On the other hand, the reduction in the abundance of frugivorous birds, mainly forest-dependent ones, may have caused a decrease in small fruit consumption. For predation, we found no effect of forest cover on the predation rate of artificial caterpillars. We conclude that changes in forest cover affect frugivorous birds more strongly than insectivores birds. In addition, detected effects on frugivorous birds could imply important changes in seed dispersal and plant establishment and, consequently, in forest dynamics according to landscape characteristics.

Keywords: Ecosystem services, Frugivory, Insectivory, Montane Atlantic forest

## Introdução

O conhecimento da variação da diversidade de espécies entre paisagens heterogêneas pode nos ajudar a compreender como as funções e os serviços ecossistêmicos são afetados localmente (Philpott et al. 2009; Coster et al. 2015; Boesing et al. 2018). A diminuição da abundância de indivíduos em paisagens com menor proporção de habitat nativo tem se destacado como um dos principais fatores responsáveis pela redução das funções ecossistêmicas (Galetti et al. 2013; Tur et al. 2014; Rumeu et al. 2017). Por exemplo, em florestas tropicais, até 90% das plantas podem sofrer redução na propagação causada pela perda de abundância da fauna. Além disso, a dinâmica das mudanças das funções ecossistêmicas em paisagens com diferentes proporções de habitat nativo são idiossincráticas (Bregman et al. 2016). Grupos de espécies distintos apresentam diferentes requerimentos ecológicos (Galetti et al. 2013), portanto podem ser diferentemente afetados pela variação da cobertura de habitat nativo. Porém, apesar de trabalhos indicarem possíveis reduções nas funções ecossistêmicas, existem poucos estudos avaliando como mudanças na proporções de habitat nativo afeta o papel desempenhado pelas espécies (Morante-Filho & Faria et al. 2017).

Mudanças nas funções ecossistêmicas podem gerar redução na aptidão dos produtores primários (Jordano et al. 2007; Gunnarsson et al. 2018). A dispersão de sementes é uma dessas funções afetadas, ocorrendo exclusões e/ou substituições dos agentes funcionais (espécies de frugívoros). As consequências dessas mudanças são a redução ou perda de alguns processos ecossistêmicos, tais como a regeneração natural e variabilidade genética de plantas (Jordano et al. 2007; Galetti et al. 2013; Gonzales –Varo et al. 2016). Outra função ecossistêmica que pode ser afetada pela modificação na vegetação nativa é a predação (Mooney et al. 2010; Mäntylä et al. 2011). A redução dos predadores tem sido apontada como causadora do aumento da herbívora nos ecossistemas (Singer et al. 2017; Zverev et al. 2020), pois esses são os principais reguladores da abundância dos insetos herbívoros (Maas et al. 2013). Os efeitos do aumento da herbívora podem alterar a dinâmica populacional (Singer et al. 2017; Gunnarsson et al. 2018), atuando diretamente no estabelecimento, crescimento e reprodução das plantas (Morante-Filho et al. 2016b). Assim, estudar como e quanto as funções ecossistêmicas são afetadas pelas alterações na proporção de habitat nativo é crucial para melhorar nossa compreensão sobre como futuras mudanças ambientais podem alterar a dinâmica ecossistêmica (Mitchell et al. 2015; Morante-Filho & Faria 2017).

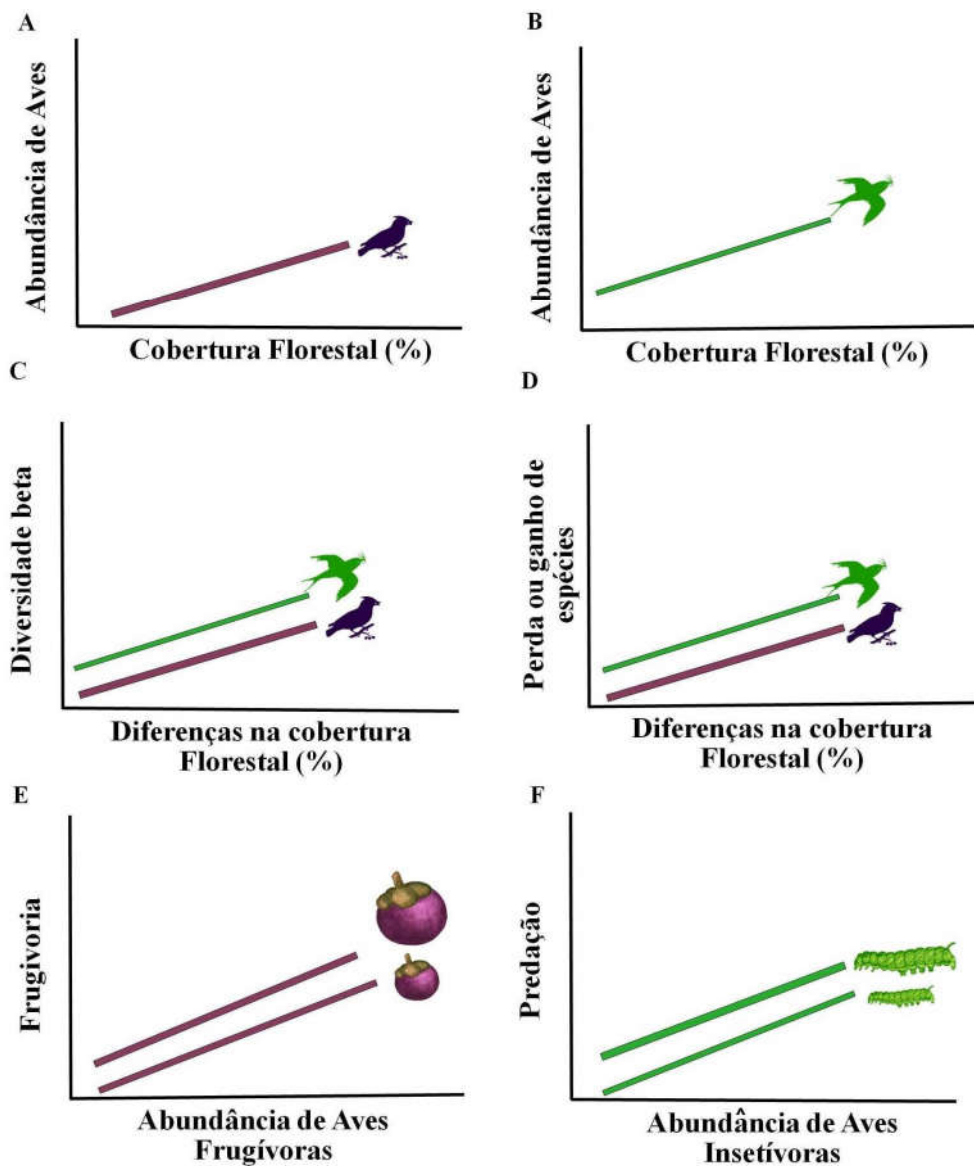
As aves têm se destacado como bons modelos para entender como mudanças estruturais das paisagens afetam as funções ecossistêmicas (e.g. Menezes et al. 2016; Boesing

et al. 2018). Dentre as importantes funções ecossistêmicas das aves, dispersão de sementes (Sekercioglu 2006; Whelan et al. 2008) e predação (Singer et al. 2017; Nyffeler et al. 2018) tem sido amplamente avaliadas. A redução na abundância e riqueza das aves pode modular os processos de estabelecimento e reprodução de aproximadamente 30% das espécies de angiospermas (Whelan et al. 2016), sendo que em florestas tropicais esse número pode chegar até 70% (Sekercioglu 2006). Por outro lado, as aves têm sido indicadas como um dos principais grupos responsáveis pela predação de artrópodes, como nas florestas tropicais montanhosas (Sam et al. 2014; Roslin et al. 2017). Nyffeler e colaboradores (2018) destacaram que as aves insetívoras podem consumir mundialmente entre 400 e 500 milhões de toneladas de artrópodes por ano, no qual em torno de 70% são consumidos em florestas tropicais.

Nesse estudo, nós analisamos a influência da cobertura florestal na abundância de aves frugívoras e insetívoras, e de suas respectivas funções ecossistêmicas na Mata Atlântica Altimontana. Esse ecossistema é um dos mais ameaçados do mundo, no qual em torno de 72% da área original foi destruída por atividades antrópicas (Rezende et al. 2018). Além disso, apresenta distribuição bem fragmentada na paisagem, no qual há ampla variação na proporção de cobertura floresta (Ribeiro et al. 2009; Rezende et al. 2018). A Mata Atlântica também se destaca por apresentar uma grande proporção de espécies de aves frugívoras e insetívoras, nas quais várias são endêmicas e ameaçadas de extinção (Pizo & Tonetti 2020; MMA 2022), e que apresentam grande variação na abundância com a variação na proporção de cobertura florestal. Desta forma, a Mata Atlântica representa um bom modelo de estudo para entender como as alterações nas proporções de habitat afetam os padrões de abundância das aves e consequentemente suas funções ecossistêmicas.

Nós testamos as seguintes hipóteses: i) a variação na cobertura florestal influencia a abundância de aves frugívoras e insetívoras (Fig. 1a e 1b). Nós esperamos que quanto menor a cobertura florestal menor a abundância de aves frugívoras e insetívoras. Áreas com menor cobertura florestal apresentarem redução do espaço florestal (Fahrig 2013), e também na redução da heterogeneidade do habitat (MacArthur & MacArthur 1961), o que acarreta na redução populacional das espécies; ii) a variação na cobertura florestal influencia as diferenças na composição de espécies de aves frugívoras e insetívoras. Nós esperamos que as paisagens com maiores diferenças na cobertura florestal apresentam maiores diferenças na diversidade de espécies (Fig. 1c). Assim, a diversidade  $\beta$  será maior entre essas paisagens devido ao ganho ou perda de espécies de aves (Fig. 1d); iii) a variação na abundância de aves

frugívoras e insetívoras afeta diretamente a frugivoria e predação. Nós esperamos que paisagens com maior abundância de aves apresentam maior intensidade de frugivoria (Menezes et al. 2016) (Fig. 1f) e predação (Schwab et al. 2020) (Fig. 1e).



**Figura 1.** Previsões teóricas sobre as hipóteses (A, B e C) testadas no presente estudo.



## Material e Métodos

### Área de estudo

Nós realizamos o estudo em áreas de Mata Atlântica na Serra do Espinhaço no estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil (Fig. 2A), em áreas localizadas entre 1000 e 1400 m de elevação. Nesta região as manchas florestais de Mata Atlântica estão imersas em uma matriz composta por campos rupestres e pastagens. O clima da região do estudo é do tipo *Cwb* (clima subtropical de altitude com invernos secos) segundo a classificação de Köppen (De Alvares et al. 2013). A temperatura varia sazonalmente, sendo essa variação de 14,7 a 30,3°C no verão austral (estação chuvosa) e de 9,2 a 29,5°C no inverno (estação seca) (da Silva et al. 2019).

Ao longo da área de estudo, nós selecionamos 15 paisagens amostrais distantes entre si em pelo menos 1000 m (Fig. 2B). Nós calculamos a cobertura florestal usando imagens de cobertura e uso do solo do projeto MapBiomas usando o programa QGIS (QGIS Development Team 2021) no plugin LecoS (Jung 2016). Nós avaliamos a área de cobertura florestal em um raio de 1000 m em cada ponto de amostragem. Utilizamos um raio de 1000 m porque esse valor corresponde à amplitude de movimento da maioria das aves florestais (Marini 2010). Essas paisagens (e.g., *buffer* de raio de 1000 m ao redor de um ponto amostral) diferem em sua proporção de cobertura florestal, variando de 8% a 90%.

### Caracterização das comunidades de aves

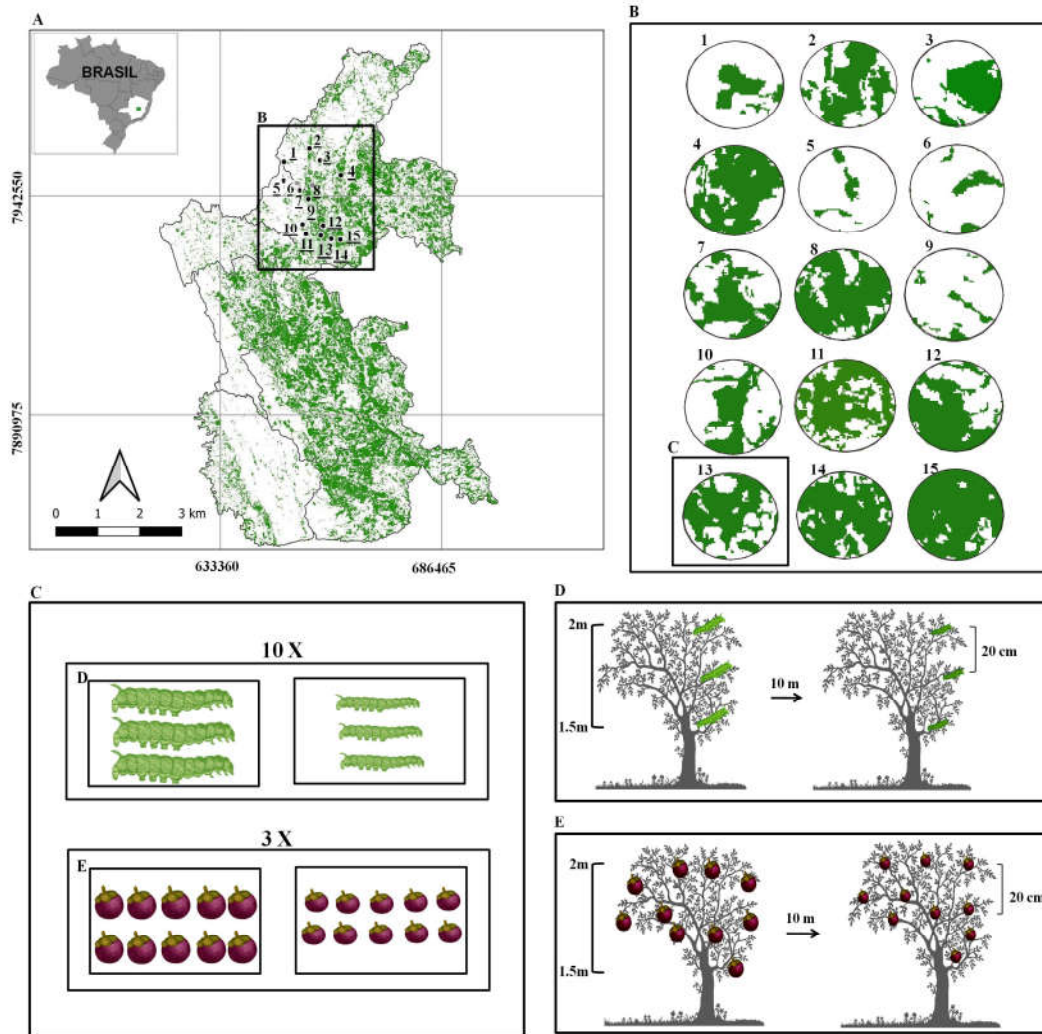
Em cada paisagem, nós amostramos em uma mancha florestal as aves insetívoras e frugívoras pelo método de contagem por pontos de escuta (Bibby et al. 1992; Ralph et al. 1995; Bibby et al. 2000). Esse método consiste em observar e ouvir indivíduos de todas as espécies de aves em cada ponto de amostragem por 10 minutos em um raio de 50 m. Em cada mancha florestal, nós estabelecemos um ponto de escuta no interior da paisagem florestal distante pelo menos 50 m de qualquer borda da floresta. Nós consideramos apenas os indivíduos empoleirados e/ou cantando dentro do raio de detecção. As aves observadas acima do dossel foram desconsideradas. Para melhorar a detecção de espécies raras, nós amostramos cada ponto quatro vezes, de julho de 2020 a maio de 2021 (duas na estação seca e duas na estação chuvosa - total de 60 eventos amostrais), e as amostragens foram realizadas sempre durante as primeiras 6 h após o nascer do sol (de Araújo et al. 2021). Nós classificamos as aves como insetívoras e frugívoras seguindo Lima et al. (2010), Manhães et al. (2010) e Wilman et al. (2014) e Oniki-Willis et al. (2022) (ver material suplementar: Tab. S2 e S3).

### **Experimento de frugivoria e predação**

Nós usamos frutos e lagartas artificiais para avaliar a taxa de frugivoria e predação, pois estudos anteriores utilizando aves mostraram que elas aceitaram prontamente os frutos e lagartas artificiais, podendo ser utilizados como *proxy* para avaliar suas funções (ver Galetti et al. 2003; Low et al. 2014; Sam et al. 2015; Menezes et al. 2016). Os frutos foram confeccionados de massa de modelar de plastilina roxa escura (mistura entre vermelho e preto) no formato esférico (Fig. 2C). As lagartas foram confeccionadas de massa de modelar de plastilina verde (Argila atóxica: Acrilex verde 512) (Fig. 2C). Nós fizemos as frutos e lagartas artificiais em duas categorias: *frutos*: grandes (14 mm diâmetro) e pequenos (7 mm diâmetro); *lagartas*: grandes (45 mm de comprimento, 4,5 mm de diâmetro) e pequenas (25 mm de comprimento, 2,5 mm de diâmetro). Estes tamanhos foram escolhidos porque estão na faixa de frutos mais consumidos pelas aves (Wheelwright 1985; Galetti et al. 2011).

Em cada mancha florestal, para os frutos, nós selecionamos seis árvores distantes 30 m entre si em um transecto de 100 m. (Fig. 2B). Das seis árvores, três receberam 10 frutos grandes, e outras três receberam 10 frutos pequenos (Fig. 2B e D). Para as lagartas, nós selecionamos 20 árvores, 10 m distantes entre si, em um transecto de 100 m. Das 20 árvores, 10 receberam lagartas grandes, sendo três por árvores, e as outras 10 receberam lagartas pequenas, sendo também três por árvore (Fig. 2C-E). O experimento foi realizado distante da borda por pelo menos 70 m.

Este experimento foi conduzido em fevereiro 2021, e a frugivoria e predação foram acessadas a cada 72 h ao longo de 15 dias. Quantificamos as marcas de frugivoria e predação como dados de presença-ausência. Após cada avaliação do experimento, os frutos e as lagartas artificiais que estavam com marcas eram substituídos. Nós identificamos as marcas realizadas pelas aves através de imagens disponíveis na literatura (Low et al. 2014; Tvardikova & Novotny 2012).



**Figura 2.** Região do estudo e desenho experimental aplicado no presente trabalho. (A) Localização espacial das 15 paisagens amostrais estudados na faixa da Mata Atlântica brasileira no sudeste do Brasil (no estado de Minas Gerais), no qual a cor verde indica a presença de Mata Atlântica, e a cor branca indica pastagens e/ou campos rupestres. (B) Desenho amostral aplicado em cada um das 15 paisagens amostrais. Nós amostramos um fragmento dentro de cada paisagem, no qual apresentava três parcelas contendo frutos artificiais grandes e pequenos, e também 10 parcelas contendo lagartas artificiais grandes e pequenas. (C) Dentro de cada parcela, nós colocamos 20 frutos artificiais, sendo 10 grandes e 10 pequenos, e seis lagartas artificiais, sendo três grandes e três pequenas. (D) e (E) \*O tamanho dos frutos e lagartas artificiais na figura não representa a proporção real em relação às árvores amostradas.

### Análise estatística

Para testar nossa primeira hipótese sobre como a abundância de aves frugívoras e insetívoras respondem à variação na cobertura florestal, nós usamos modelos lineares generalizados (GLMs). Para a abundância das aves frugívoras e insetívoras, nós usamos o somatório total de registros dos indivíduos de cada grupo ao longo das quatro amostragens. Para modelar a abundância de aves frugívoras e insetívoras em resposta à variação na cobertura florestal, nós utilizamos a distribuição de erro Poisson.

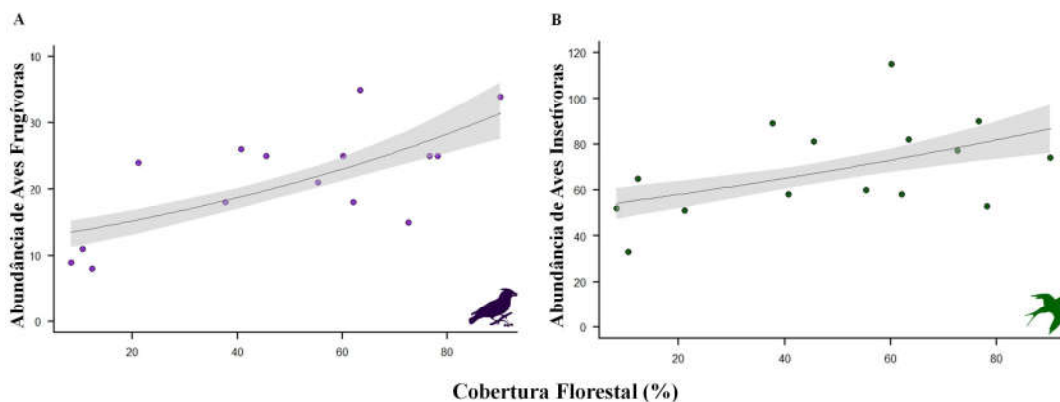
Na segunda hipótese, nós testamos se as diferenças na composição (diversidade  $\beta$ ) das aves frugívoras e insetívoras entre as paisagens são determinadas pelas diferenças na cobertura florestal. Para avaliar a composição de cada assembleia, nós estimamos as diferenças na composição de espécies de aves calculando a diversidade  $\beta$  e seus componentes usando a abordagem de Podani & Schmera (Podani & Schmera 2011; Legendre 2014). Para esta abordagem, primeiro calculamos o índice de dissimilaridade de Sorensen usando o pacote “BAT” (Cardoso et al. 2015), método que dá maior peso às espécies compartilhadas entre as unidades amostrais (Anderson et al. 2011). Em seguida, decompomos a diversidade  $\beta$  total (dissimilaridade de Sorensen) em diferença de riqueza ( $\beta$ rich) e substituição de espécies ( $\beta$ repl) (Legendre 2014) para avaliar qual dos dois componentes representa o principal fator de diferenças na composição de aves em relação à cobertura florestal. Por fim, usamos o teste de Mantel parcial, usando o pacote “vegan” (Oksanen et al. 2019), para investigar se as diferenças na diversidade  $\beta$  e nos componentes são positivamente ou negativamente correlacionadas com a matriz de variação da cobertura florestal (calculada usando a distância euclidiana).

Na terceira hipótese, nós avaliamos se a frugivoria e a predação por aves respondem à variação na abundância de aves frugívoras e insetívoras, respectivamente, usando modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMMs). Nós calculamos a proporção de frugivoria e predação pela razão entre o número de modelos atacados e número total de modelos avaliados por fragmento ao final de 360 horas de monitoramento. Para modelar a proporção de frugivoria e predação de aves em resposta abundância de aves frugívoras e insetívoras, nós usamos GLMMs com distribuição de erros binomial, com a identidade do fragmento como fator aleatório. Nós conduzimos as análises usando a função “glmer” do pacote “lme4” (Bates et al. 2015), selecionando os melhores erros de distribuição para todos os modelos (Olsson 2002), e verificamos os resíduos resultantes (Crawley 2013). Todas as análises foram feitas no programa R versão 4.2.1 (R Development Core Team 2021).

## Resultados

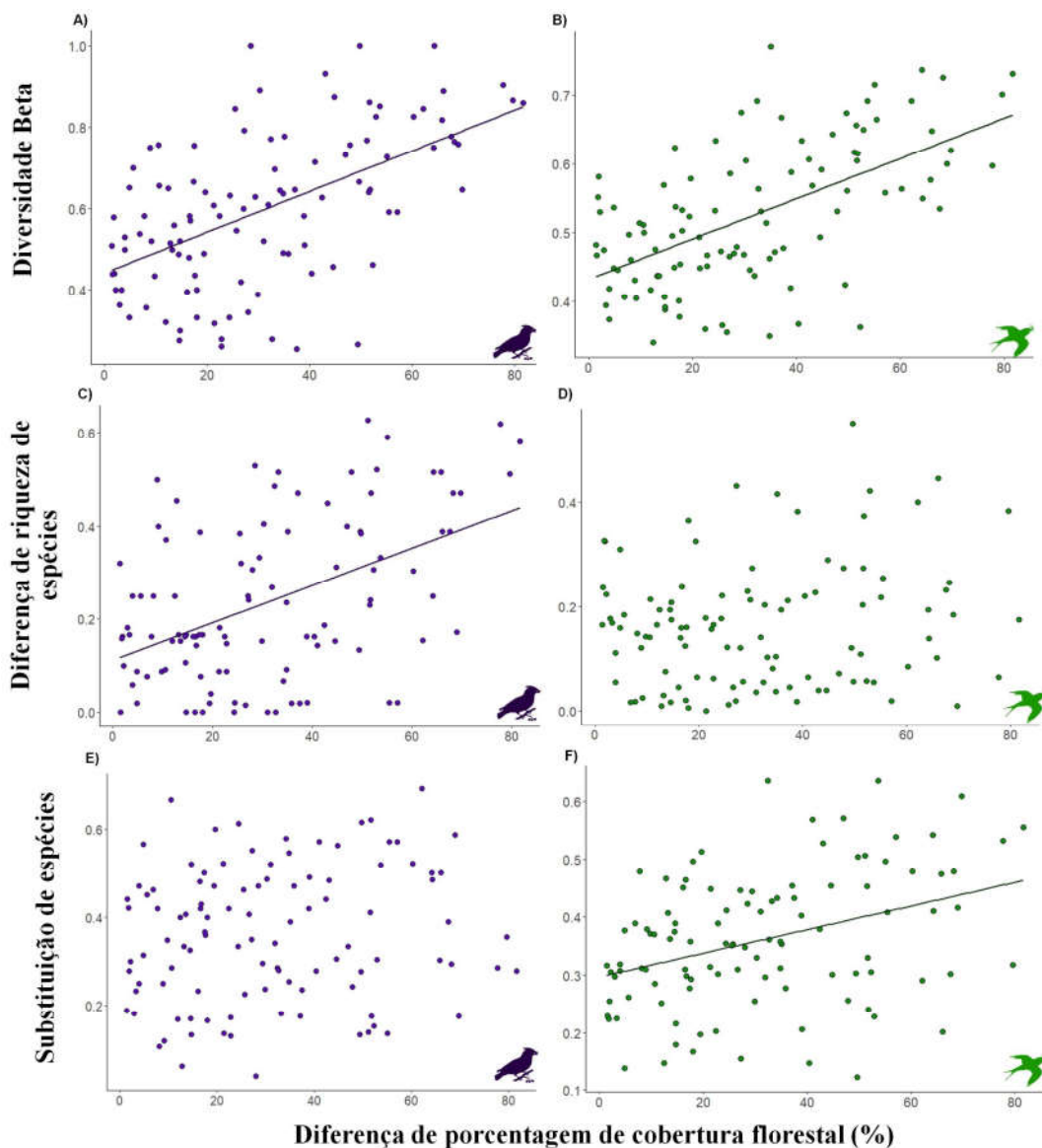
Registramos um total de 97 espécies e 1539 registros. Destas, 24 espécies de aves foram classificadas como frugívoras e 78 espécies como insetívoras (Tab. S2 e S3). *Chiroxiphia caudata* (N = 60 registros) e *Ilicura militaris* (N = 43) foram as mais comuns dentre as frugívoras, e *Basileuterus culicivorus* (N = 148) e *Herpsilochmus rufimarginatus* (N = 87) foram as espécies mais comuns dentre as insetívoras.

Encontramos uma relação positiva entre cobertura florestal e abundância de aves frugívoras ( $r^2 = 0.3952$ ,  $p = 0,0003$ ; Fig. 3A) e insetívoras ( $r^2 = 0.0687$ ,  $p = 0,0300$ ; Fig. 3B).



**Figura 3.** Efeitos da cobertura florestal na abundância de aves frugívoras (A) e insetívoras (B) nos 15 fragmentos amostrados.

A diversidade  $\beta$  de aves frugívoras ( $r = 0.5516$ ,  $p = 0,001$ ) e insetívoras ( $r = 0.5894$ ,  $p = 0,003$ ) foi positivamente correlacionadas com a variação na cobertura florestal (Fig. 4A e 4D). A partição da diversidade  $\beta$  em componentes de diferença de riqueza ( $\beta_{rich}$ ) e substituição de espécies ( $\beta_{repl}$ ) de aves frugívoras e insetívoras apresentou diferentes associações com a cobertura florestal. Para as aves frugívoras, nós encontramos que o componente  $\beta_{rich}$  foi associado positivamente com cobertura florestal ( $r = 0.4826$ ,  $p = 0.001$ ), e o componente  $\beta_{repl}$  não mostrou relação com a cobertura florestal ( $r = 0.1349$ ,  $p = 0,135$ ; Fig. 4B e 4E). Para as aves insetívoras, o componente  $\beta_{repl}$  foi associado positivamente com a cobertura florestal ( $r = 0,1987$ ,  $p = 0,003$ ). Porém, o componente  $\beta_{rich}$  não mostrou relação com a cobertura florestal ( $r = 0.1569$ ,  $p = 0,102$ ; Fig. 4C e 4F).



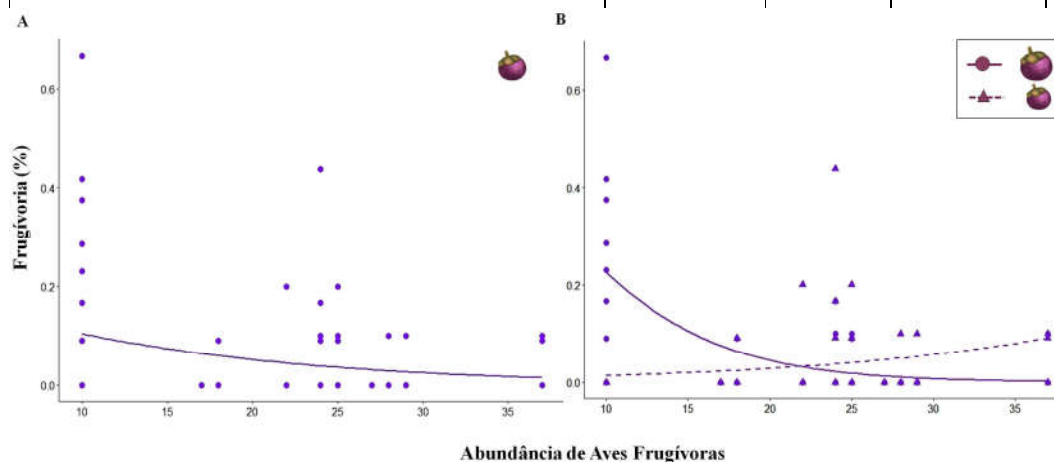
**Figura 4.** Relação entre a diferença de porcentagem de cobertura florestal e a diversidade  $\beta$  (A e B) e seus componentes – diferença de riqueza (C e D) e substituição de espécies (E e F) – e aves frugívoras (círculos roxos) e em aves insetívoras (círculos verdes). Linha sólida:  $p < 0,05$ ; sem linha:  $p > 0,05$ .

Em relação à frugivoria, dos 946 frutos artificiais expostos, 57 (6%) foram consumidos por aves. Destes, 39 (68%) foram frutos grandes e 18 (32%) frutos pequenos. A abundância de aves frugívoras influenciou a probabilidade de frugivoria. A frugivoria dos frutos pequenos aumentou com a maior abundância de aves frugívoras, por outro lado, a frugivoria em frutos grandes diminuiu com o aumento da abundância de aves frugívoras (Fig. 5, Tab. 1).

Em relação à predação, encontramos vestígios de predação em 140 lagartas (15%), das 930 expostas, das quais apenas 26% (N = 36) foram predadas por aves. Verificamos um total de 27 lagartas grandes (71%) e nove lagartas pequenas (29%) predadas. Para a predação, não detectamos nenhum efeito da abundância de aves insetívoras (Tab. 1).

**Tabela 1.** Coeficientes dos modelos avaliados nas relações entre a abundância de aves frugívoras e insetívoras e as variáveis tamanho de frutos e frugivoria.

<b>Predação</b>	<b>Inclinação</b>	<b>Chisq</b>	<b>p</b>
Tamanho das lagartas	-	7.8654	<b>0.005</b>
Abundância de aves insetívoras	0.0088	0.0737	0.786
Abundância de aves insetívoras: Tamanho das lagartas	-0.0329	1.968	0.1607
<b>Frugivoria</b>	<b>Inclinação</b>	<b>Chisq</b>	<b>p</b>
Tamanho do fruto	-	3.1257	0.0771
Abundância de aves frugívoras	-0.20781	3.9772	<b>0.04612</b>
Abundância de aves frugívoras: Tamanho dos frutos	0.28383	22.2489	<b>0.000024</b>



**Figura 5.** Relação entre abundância de aves frugívoras e a proporção total de frugivoria (A) e a também entre a frugivoria em frutos pequenos e grandes (B). Linha sólida representa fruto grande; Linha tracejada representa fruto pequeno; Círculo representa fruto grande; Triângulo representa fruto pequeno.

## Discussão

Nós acessamos os padrões de abundância e composição de aves frugívoras e insetívoras ao longo de um gradiente de cobertura florestal em paisagens altimontanas, e das suas respectivas funções ecossistêmicas de frugivoria e predação. A redução na proporção de cobertura florestal influencia mais fortemente a abundância de aves frugívoras do que insetívoras. Verificamos também que diferenças de cobertura florestal afetam a composição de espécies por diferentes processos, no qual nas aves frugívoras o principal processo é por perda ou ganho de espécies, e nas aves insetívoras é a substituição de espécies. Nós também obtivemos resultados distintos em relação às funções ecossistêmicas. A abundância de aves insetívoras não afeta a predação de lagartas, mas a abundância de aves frugívoras determina positivamente a função de frugivoria. Porém, os feitos diferem para a frugivoria de frutos grandes e pequenos. Frutos grandes são mais consumidos em paisagens com menor abundância de aves frugívoras, e frutos pequenos são menos consumidos nestas mesmas paisagens. Nosso estudo revelou que a cobertura florestal é uma força modeladora de aves, principalmente de aves frugívoras. As alterações nas comunidades geram diferentes respostas das funções ecossistêmicas, como frugivoria e predação. Deste modo, acrescentamos informações sobre como as alterações na proporção de cobertura florestal podem influenciar na provisão das funções ecossistêmicas.

As alterações da cobertura de habitat nativo estão entre os principais fatores causadores de mudanças na estrutura das comunidades e nas funções ecossistêmicas (Karp et al. 2012; Morante-Filho et al. 2018; Zvereva et al. 2020). Nossos resultados corroboram a importância da cobertura florestal na abundância de aves frugívoras e insetívoras, já que a abundância destes diminui em paisagens com menor proporção de cobertura florestal. Apesar de termos encontrado diferenças significativas para a abundância de ambos os grupos, o efeito da cobertura florestal sobre as aves insetívoras foi menor (frugívoros:  $r^2 = 0.3952$ , inclinação da reta = 0.0107; insetívoros:  $r^2 = 0.0687$ , inclinação da reta = 0.0057). Além disso, encontramos que as aves frugívoras e insetívoras apresentam diferenças nos processos que geram mudanças na composição de espécies. Com o aumento das diferenças na proporção de cobertura florestal, as aves frugívoras tendem a ser distintas devido à perda ou ganho de espécies. Assim, o principal processo gerador de mudanças na composição de aves frugívoras não é a substituição de espécies, como observado por Morante-Filho et al. (2018) e Jones et al. (2021). Esse padrão foi gerado principalmente por mudanças na diversidade de espécies dependentes de floresta, pois a composição de generalistas de habitat não foi diferente entre



paisagens com diferentes proporções de cobertura florestal (ver material suplementar: Fig. S2). Por outro lado, as aves insetívoras tendem a ser diferentes com as mudanças na cobertura florestal devido à substituição de espécies. Esse padrão de substituição foi promovida pela mudança de espécies dependentes de florestas por espécies de aves generalistas (ver material suplementar: Fig. S3). Assim, existe uma compensação na assembleia de aves insetívoras frente à diminuição na proporção de cobertura florestal, como foi observado por Jones et al. (2021). Portanto, podemos afirmar que as aves respondem de forma distinta à cobertura florestal. Além disso, podemos afirmar que aves frugívoras são mais dependentes da cobertura florestal, assim a redução de cobertura florestal pode levar a efeitos negativos para a frugivoria e dispersão de sementes (Menezes et al. 2021).

Diferentemente do esperado, encontramos que a abundância de aves frugívoras afetou diferentemente a proporção de frugivoria de acordo com os tamanhos de frutos. O aumento da abundância causou um decréscimo da frugivoria em frutos grandes e aumentou a frugivoria em frutos pequenos. O aumento da frugivoria em frutos grandes pode ser resultado de dois principais mecanismos: primeiro, a uma maior visibilidade dos frutos grandes em paisagens com menor cobertura florestal (Galetti et al. 2003; Dirzo et al. 2007; Terraube et al. 2016). E em segundo, devido a uma maior diversidade de espécies generalistas (Galetti et al. 2003; Morante-filho et al. 2018; ver capítulo 1 desta tese). Áreas que apresentam menor cobertura florestal tendem a apresentar uma maior intensidade luminosa (Laurance et al. 2004; Magnago et al. 2015), o que aumenta a probabilidade de encontro do frutos grandes (Carlo & Morales 2016; Carlo et al. 2022), especialmente para espécies que localizam o fruto por acromatismo (Cazetta et al. 2009), como as generalistas de habitat. Além disso, áreas com menor cobertura florestal, podem servir de refúgios temporários para muitas espécies que se deslocam entre paisagens em busca de recursos, especialmente as aves frugívoras generalistas de habitat e onívoras, e isso pode aumentar a chance do fruto grande ser consumido (Morante-Filho et al. 2018; Boesing et al. 2022). Esse aumento de aves frugívoras generalistas também foi verificado em nosso estudo (ver material suplementar: Fig.S1). Em relação aos frutos pequenos, a redução da abundância de aves que consomem principalmente essa categoria de frutos (especialmente menores que 10 mm), como os da família Pipridae (Hasui et al. 2009; Cestari & Pizo 2013; Silva et al. 2018), pode ter influenciado a queda na provisão da função ecossistêmica em áreas de menor cobertura florestal. No presente estudo os piprídeos *Chiroxiphia caudata* e *Ilicura militaris*, que contribuíram 30% para o registro total de espécies frugívoras, apresentaram redução na abundância com a diminuição da cobertura

florestal (ver material suplementar: Fig. S4). Trabalhos anteriores também relataram redução do consumo de frutos em paisagens com menor cobertura florestal (Bonfim et al. 2013; Menezes et al. 2016). Um mecanismo que pode ter contribuído para a redução na abundância de aves frugívoras é a quantidade de biomassa de frutos (Morante-Filho et al. 2018). Paisagens com menor proporção de cobertura florestal apresentam redução na biomassa de frutos (Pessoas et al. 2017), o que pode levar a exclusão de várias espécies, especialmente as dependentes de floresta, como foi observado neste estudo (ver material suplementar: Fig. S1). A redução de espécies dependentes de florestas podem gerar mudanças nas funções exercidas por aves nessas paisagens (Menezes et al. 2021). Portanto, as mudanças da diversidade de aves frugívoras, moldadas via variação da cobertura florestal, geram distintas respostas das aves em termos de desempenho de suas das funções ecossistêmicas.

Ao contrário das nossas expectativas, também não observamos influência da abundância de aves insetívoras na predação de lagartas artificiais. Dois mecanismos podem ser responsáveis por esse padrão de resposta dessa função, sendo estes: a disponibilidade do recurso alimentar e a baixa influência da cobertura florestal sobre a abundância. Primeiro, estudos anteriores realizados com insetos (abelhas, borboletas, formigas, rola-bostas e vespas) na mesma região do nosso estudo (Pereira et al. 2017; da Silva et al. 2019; Perillo et al. 2020; Brant et al. 2021) encontraram uma grande diversidade de insetos tanto em regiões com elevada e baixa proporção de floresta. Assim, a disponibilidade de alimento pode ser uma importante força para a manutenção da abundância e do número de espécies. Segundo, nós observamos que algumas espécies não apresentaram variação perceptível na abundância em relação à proporção de cobertura florestal. Sendo duas dessas as espécies *Basileuterus culicivorus* e *Herpsilochmus rufimarginatus*, que contribuíram com ~22% do total de registros de aves insetívoras (material suplementar: Fig. S5). Este fato pode evidenciar o menor efeito da cobertura florestal sobre a redução de abundância de aves insetívoras, e consequentemente, na predação.

Nós verificamos que a predação de lagartas por aves apresentou um maior valor do que em outros trabalhos realizados na região tropical. Obtivemos uma proporção de predação de aves de ~26% do total de lagartas predadas. Rossi e colaboradores (2022) e Zvereva e colaboradores (2019) registraram proporção de predação por aves de ~9% e 12%, respectivamente. Nós encontramos que as aves apresentaram preferência em consumir lagartas de maior tamanho, no qual apresentou ~71% do total de lagartas consumidas por aves. A maior detectabilidade das lagartas de maior tamanho é atribuída ao fato de as aves

serem predadores orientadas visualmente (Singer et al. 2017; Gunnarsson et al. 2018), o que pode ser um fator que contribuiu para a maior proporção de predação de lagartas maiores. Isso demonstra que as aves podem ter uma maior pressão sobre presas maiores (Singer et al. 2017). Em relação aos frutos artificiais, ~7% do total de frutos expostos foram consumidos. Desses, 90% foram consumidos por aves. Menezes et al. (2016) encontraram como resultado um valor ~8% de frutos consumidos. Esse resultado reforça as aves como principais dispersores de sub-bosque de áreas de Mata Atlântica Altimontanas. Portanto as mudanças na abundância e composição de aves frugívoras podem alterar a distribuição das plantas na Mata Atlântica, influenciando na provisão dos serviços ecossistêmicos.

### **Conclusões**

Nossos resultados somam e melhoram informações sobre os padrões de mudanças na composição das comunidades de aves insetívoras e frugívoras, e também dos mecanismos que atuam na dinâmica das suas funções, sendo elas frugivoria e predação, em nível de paisagem. Destacamos que (i) as aves frugívoras são mais afetadas pela proporção de cobertura florestal do que as aves insetívoras, e (ii) a perda de espécies é o principal fator que contribui para mudanças na composição de aves frugívoras entre paisagens com menor proporção de cobertura florestal. Por outro lado, aves insetívoras apresentam a substituição de espécies como o principal processo de mudanças na composição de espécies em paisagens altimontanas. Do ponto de vista numérico, as aves frugívoras podem ser mais afetadas caso ocorram perdas de cobertura florestal, apresentando também grande risco de perda de função ecossistêmica – como a dispersão de sementes (Galetti et al. 2013; Emer et al. 2018; Menezes et al. 2021). Assim, destacamos que diferentes grupos funcionais podem apresentar respostas distintas mesmo sendo influenciados pelas mesmas forças modeladoras. Em relação às funções ecossistêmicas, (iii) a frugivoria em frutos grandes é maior, e a de frutos pequenos é menor em paisagens com maior cobertura florestal. A maior abundância de espécies de aves generalistas intensifica a pressão sobre o consumo dos frutos grandes (Boesing et al. 2022), e a redução da abundância de grupos específicos, como os pípideos, reduz o consumo sobre os frutos pequenos. Finalmente, para a predação, (iv) a substituição de espécies que gera uma compensação da composição de aves insetívoras entre paisagens com diferentes proporções de cobertura florestal pode ser explicada como o fator principal para a manutenção de níveis próximos de predação entre paisagens com diferenças na proporção de cobertura florestal. Portanto, a perda de espécies em áreas de menor cobertura florestal pode desequilibrar a

dinâmica e estrutura florestal da Mata Atlântica, reduzindo a reposição de indivíduos e espécies na população, e também a restauração natural, no qual irá influenciar negativamente nos processos de chuva de sementes. Assim, é de extrema importância desenvolver medidas que protejam as funções ecossistêmicas.

### Referências Bibliográficas

- Bibby JC, Burgues ND, Hill DA (1992) *Bird Census Techniques*. Academic Press, London, pp 127.
- Boesing AL, Nichols E, Metzger JP (2018) Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography (Cop)* 41:1520–1533. doi: 10.1111/ecog.03365.
- Boesing AL, Bianchi FJJA, Rojas A, et al (2022) Seasonality modulates habitat cover effects on avian cross-boundary responses and spillover. *Ecography (Cop)* 2022:. doi: 10.1111/ecog.06461.
- Bonfim JDA, Silva RM, de Fernandes Souza V, et al (2013) Effects of shade cocoa plantation on artificial fruit consumption by birds in two contrasting landscapes in Southern Bahia, Brazil. *J Trop Ecol* 29:313–319. doi: 10.1017/S0266467413000369.
- Brant HSC, Da Silva PG, Castro FS, et al (2021) Spatiotemporal patterns of ant metacommunity in a montane forest archipelago. *Neotrop. Entomol* 1–13. doi: 10.1007/s13744-021-00901-2.
- Carlo TA, Camargo PHSA, Pizo MA (2022) Functional ecology of Neotropical frugivorous birds. *Ornithol Res* 30:139–154. doi: 10.1007/s43388-022-00093-2.
- Carlo TA, Morales JM (2016) Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology* 97:1819–1831. doi: 10.1890/15-2147.1.
- Cazetta E, Schaefer HM, Galetti M (2009) Why are fruits colorful? the relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evol Ecol* 23:233–244. doi: 10.1007/s10682-007-9217-1.
- Cestari C, Pizo MA (2013) Frugivory by the White-bearded Manakin (*Manacus manacus*, Pipridae) in restinga forest, an ecosystem associated to the Atlantic forest. *Biota Neotrop* 13:345–350. doi: 10.1590/S1676-06032013000200038.
- Da Silva PG, Nunes CA, Ferreira LF, et al (2019) Patch and landscape effects on forest-dependent dung beetles are masked by matrix-tolerant dung beetles in a mountaintop rainforest archipelago. *Sci Total Environ* 651:1321–1331. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.09.195.
- De Araújo CB, Jardim M, Saturnino NSF, et al (2021) The optimal listening period for an effective assessment of bird richness and composition: a case study of Neotropical forest. *J Ornithol* 162:303–306. doi: 10.1007/s10336-020-01812-6.
- De Coster G, Banks-Leite C, Metzger JP (2015) Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proc R Soc B Biol Sci* 282:. doi: 10.1098/rspb.2014.2844.
- Dirzo R, Mendoza E, Ortiz P (2007) Size-Related Differential Seed Predation in a Heavily Defaunated Neotropical Rain Forest. *Biotropica* 39:355–362. doi: 10.1111/j.1744-

7429.2007.00274.x.

Emer C, Galetti M, Pizo MA, et al (2018) Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecol Lett* 21:484–493. doi: 10.1111/ele.12909.

Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130.

Galetti M, Alves-costa CP, Cazetta E (2003) Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and.pdf. *Biol Conserv* 111:269–273.

Galetti M, Pizo MA, Morellato LPC (2011) Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotrop* 11:181–193. doi: 10.1590/s1676-06032011000100019.

Galetti M, Guevara R, Cortes MC, et al (2013) Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science* (80- ) 340:1086–1090. doi: 10.1126/science.1233774.

Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, et al (2010) Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:16732–16737. doi: 10.1073/pnas.0910275107.

Gunnarsson B, Wallin J, Klingberg J (2018) Predation by avian insectivores on caterpillars is linked to leaf damage on oak (*Quercus robur*) *Oecologia* 188:733–741. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4234-z>.

Hasui É, Gomes VSM, Kiefer MC, et al (2009) Spatial and seasonal variation in niche partitioning between blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) and greenish schiffornis (*Schiffornis virescens*) in southeastern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 44:149–159. doi: 10.1080/01650520903381729.

Jones HH, Barreto E , Murillo O, Robinson SK (2021) Turnover-driven loss of forest-dependent species changes avian species richness, functional diversity, and community composition in Andean forest fragments. *Glob Ecol Conserv* 32:1-12.

Jordano P, García C, Godoy JA, García-Castaño JL (2007) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proc Natl Acad Sci* 104:3278–3282. doi: 10.1073/pnas.0606793104.

Hasui É, MetzgerJP, Pimentel RG, et al (2018) Atlantic birds: a data set of bird species from the Brazilian Atlantic Forest. *Ecology* 99: 1-497. <https://doi.org/10.1002/ecy.2119>.

Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes  $\beta$ -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x.

Laurance SGW, Stouffer PC, Laurance WF (2004) Effects of Road Clearings on Movement Patterns of Understory Rainforest Birds in Central Amazonia. *Conserv Biol* 18:1099–1109. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00268.x.

- Lima CA, Siqueira PR, Gonçalves RMM, et al (2010) Dieta de aves da Mata Atlântica: uma abordagem baseada em conteúdos estomacais. *Ornitol Neotrop* 21:425–438.
- Low PA, Sam K, McArthur C, et al (2014) Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: guidelines for best practice. *Entomol Exp Appl* 152:120–126. doi: 10.1111/eea.12207.
- MapBiomas – Coleção [5.1] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil. <http://www.mapbiomas.org>. Accessed 25 may 2021.
- Marini MÂ (2010) Bird movement in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Stud Neotrop Fauna Environ* 45:1–10. doi: 10.1080/01650521003656606.
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology*. doi: 10.2307/1932254.
- Magnago LFS, Rocha MF, Meyer L, et al (2015) Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers Conserv* 24:2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-0961-1.
- Manhães MA, Loures-Ribeiro A, Dias MM (2010) Diet of understory birds in two Atlantic Forest areas of southeast Brazil. *J Nat Hist* 44:469–489.
- Mäntylä E, Klemola T, Laaksonen T (2011) Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia* 165:143–151. doi: 10.1007/s00442-010-1774-2.
- Menezes I, Cazetta E, Morante-Filho JC, Faria D (2016) Forest Cover and Bird Diversity: Drivers of Fruit Consumption in Forest Interiors in the Atlantic Forest of Southern Bahia, Brazil. *Trop Conserv Sci* 9:549–562. doi: 10.1177/194008291600900128.
- Menezes ÍP, Emer C, Cazetta E, Morante-Filho JC (2021) Deforestation Simplifies Understory Bird Seed-Dispersal Networks in Human-Modified Landscapes. *Front Ecol Evol* 9:1–12. doi: 10.3389/fevo.2021.640210.
- Ministério do Meio Ambiente – MMA (2022) Lista das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção, Fundação Biodiversitas, Brasília.
- Mooney KA, Gruner DS, Barber NA, et al (2010) Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:7335–7340. doi: 10.1073/pnas.1001934107.
- Morante-Filho JC, Faria D, Mariano-Neto E, Rhodes J (2015) Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. *PLoS One* 10:1–18. doi: 10.1371/journal.pone.0128923.
- Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Faria D (2016) Patterns and predictors of  $\beta$ -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: A multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *J Anim Ecol* 85:240–250. doi: 10.1111/1365-2656.12448
- Morante-Filho JC, Faria D (2017) An Appraisal of Bird-Mediated Ecological Functions in a

- Changing World. *Trop Conserv Sci* 10:194008291770333. doi: 10.1177/1940082917703339.
- Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Pessoa M de S, et al (2018) Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecol Appl* 28:2024–2032. doi: 10.1002/eap.1791.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Wagner H (2019) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-5.
- Olsson U (2002). *Generalized Linear Models: An Applied Approach*. Studentlitteratur AB, Lund, pp 232.
- Oniki-Willis Y, Willis E, Machado VL, Lopes LE (2022) Stomach contents of birds from the Brazilian Cerrado savannas. *Ornithol Res* 30:241–246.
- Parker III TA, Stoz DF, Fitzpatrick JW (1996) Ecological and distributional databases. In: Stoz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA, Moskovits DK (eds). *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp 113-436.
- Pereira GCN, Coelho MS, Beirão MDV, et al (2017) Diversity of fruit-feeding butterflies in a mountaintop archipelago of rainforest. *PLoS One* 12:e0180007. doi: 10.1371/journal.pone.0180007.
- Perillo LN, Barbosa NPU, Solar RRC, Neves, FS (2020) Patterns of diversity in a metacommunity of bees and wasps of relictual mountainous forest fragments. *Journal of Insect Conservation*, 24, 17-34.
- Pessoa MS, Rocha-Santos L, Talora DC, et al (2017) Fruit biomass availability along a forest cover gradient. *Biotropica* 49:45–55. doi: 10.1111/btp.12359.
- Philpott SM, Soong O, Lowenstein JH, et al (2009) Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecol Appl* 19:1858–1867. doi: 10.1890/08-1928.1.
- Pizo MA, Tonetti VR (2020) Living in a fragmented world: Birds in the Atlantic Forest. *Condor* 122:. doi: 10.1093/condor/duaa023.
- QGIS Development Team (2021) QGIS: Geographic information system. Version 3.12. Open source geospatial foundation project. Retrieved from <https://www.qgis.org>.
- R Development Core Team (2021) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>
- Ralph CJ, Droege S, Sauer JR (1995) Monitoring bird population by point counts. General Technical Report, Albany, pp 187.
- Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, et al (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect Ecol Conserv* 16:208–214. doi: 10.1016/j.pecon.2018.10.002.
- Rossi LC, Berenguer E, Lees AC, et al (2022) Predation on artificial caterpillars following



understorey fires in human-modified Amazonian forests. *Biotropica* 00: 1–10. <https://doi.org/10.1111/btp.13097>.

Rumeu B, Devoto M, Traveset A, et al (2017) Predicting the consequences of disperser extinction: richness matters the most when abundance is low. *Funct Ecol* 31:1910–1920. doi: 10.1111/1365-2435.12897.

Sam K, Koane B, Novotny V (2014) Herbivore damage increases avian and ant predation of caterpillars on trees along a complete elevational forest gradient in Papua New Guinea. *Ecography* 37: 001–008. doi: 10.1111/ecog.00979

Sekercioglu CH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol Evol* 21:464–471. doi: 10.1016/j.tree.2006.05.007.

Singer MS, Clark RE, Lichten-Marck IH, et al (2017) Predatory birds and ants partition caterpillar prey by body size and diet breadth. *J Anim Ecol* 86:1363–1371. doi: 10.1111/1365-2656.12727.

Silva SM, Agne CE, Aleixo A, Bonatto SL (2018) Phylogeny and systematics of *Chiroxiphia* and *Antilophia* manakins (Aves, Pipridae). *Mol Phylogenet Evol* 127:706–711. doi: 10.1016/j.ympev.2018.06.016.

Terraube J, Archaux F, Deconchat M, et al (2016) Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecol Evol* 6:5178–5189. doi: 10.1002/ece3.2273.

Tvardikova K, Novotny V (2012) Predation on exposed and leaf-rolling artificial caterpillars in tropical forests of Papua New Guinea. *J Trop Ecol* 28:331–341. doi.org/10.1017/S02664674120002.

Tur C, Vigalondo B, Trøjelsgaard K, et al (2014) Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals. *J Anim Ecol* 83:306–317. doi: 10.1111/1365-2656.12130.

Wenny DG, DeVault TL, Johnson MD, et al (2011) Perspectives in ornithology the need to quantify ecosystem services provided by birds. *Auk* 128:1–14. doi: 10.1525/auk.2011.10248.

Wheelwright NT (1985) Fruit-Size, Gape Width, and the Diets of Fruit-Eating Birds. *Ecology* 66:808–818. doi: 10.2307/1940542.

Wilman H, J. B, J. S, et al (2014) EltonTraits 1.0 : Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95:2027.

Zverev V, Zvereva EL, Kozlov M V. (2020) Bird predation does not explain spatial variation in insect herbivory in a forest–tundra ecotone. *Polar Biol* 43:295–304.

Zvereva EL, Paolucci LN, Kozlov M V. (2020) Top-down factors contribute to differences in insect herbivory between saplings and mature trees in boreal and tropical forests. *Oecologia* 193:167–176. doi: 10.1007/s00442-020-04659-z.

### Material Suplementar

**Tabela S1.** Pontos amostrados no estudo, com seus respectivos valores de latitude, longitude e cobertura florestal (SRC: SIRGAS 2000 / UTM zona 23S).

Fragmento	Latitude	Longitude	Cobertura
			florestal (%)
1	7950837.63	657473.17	40.702
2	7935547.00	658199.00	63.425
3	7943841.48	652470.51	45.492
4	7933450.82	654116.79	37.734
5	7953637.26	654919.70	55.286
6	7941791.46	654653.42	90.036
7	7932377.42	660108.06	60.121
8	7945056.04	655649.99	76.551
9	7947387.42	662419.17	72.565
10	7933157.15	657608.10	78.104
11	7932176.66	662258.02	62.075
12	7935829.73	653246.81	10.476
13	7945523.00	651931.00	12.291
14	7946054.32	648761.14	8.361
15	7950497.58	648833.07	21.086

**Tabela S2.** Espécies insetívoras avaliadas no estudo, com informações sobre o tamanho corporal, dependência florestal e concentração de inseto na dieta (de acordo com Lima et al. 2010; Manhães et al. 2010; Wilman et al. 2014). Nesse estudo consideramos espécies que apresentaram até 50% da dieta composta por insetos.

Espécie	Tamanho corporal	Dependente florestal	Concentração
			de insetos na dieta
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	15	N	100
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	16.5	N	100
<i>Formicivora serrana</i>	12	N	100
<i>Hemitriccus nidipendulus</i>	9.8	N	100

<i>Picumnus cirratus</i>	9.5	N	100
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	9.5	N	100
<i>Scytalopus petrophilus</i>	11	N	100
<i>Synallaxis spixi</i>	16.7	N	100
<i>Tyrannus melancholicus</i>	21.1	N	100
<i>Veniliornis passerinus</i>	15	N	100
<i>Automolus leucophthalmus</i>	19.1	S	100
<i>Basileuterus culicivorus</i>	12	S	100
<i>Campephilus robustus</i>	36	S	100
<i>Conopophaga lineata</i>	12.9	S	100
<i>Contopus cinereus</i>	14	S	100
<i>Cranioleuca pallida</i>	14	S	100
<i>Dendroma rufa</i>	18.5	S	100
<i>Drymophila ferruginea</i>	13.5	S	100
<i>Drymophila malura</i>	14.4	S	100
<i>Drymophila ochropyga</i>	11.5	S	100
<i>Eleoscytalopus indigoticus</i>	10	S	100
<i>Hemitriccus diops</i>	12	S	100
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	15.1	S	100
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	12.2	S	100
<i>Lathrotriccus eulери</i>	13.8	S	100
<i>Lepidocolaptes squamatus</i>	19	S	100
<i>Lochmias nematura</i>	15	S	100
<i>Mackenziaena severa</i>	24.6	S	100
<i>Malacoptila striata</i>	20.8	S	100
<i>Myiobius barbatus</i>	13.1	S	100
<i>Myiornis auricularis</i>	84.2	S	100
<i>Myiophilypis flaveola</i>	15	S	100
<i>Myrmoderus loricatus</i>	15.5	S	100
<i>Nonnula rubecula</i>	14	S	100
<i>Phylloscartes ventralis</i>	12	S	100
<i>Platyrrinchus mystaceus</i>	10	S	100
<i>Synallaxis cinerascens</i>	14.5	S	100

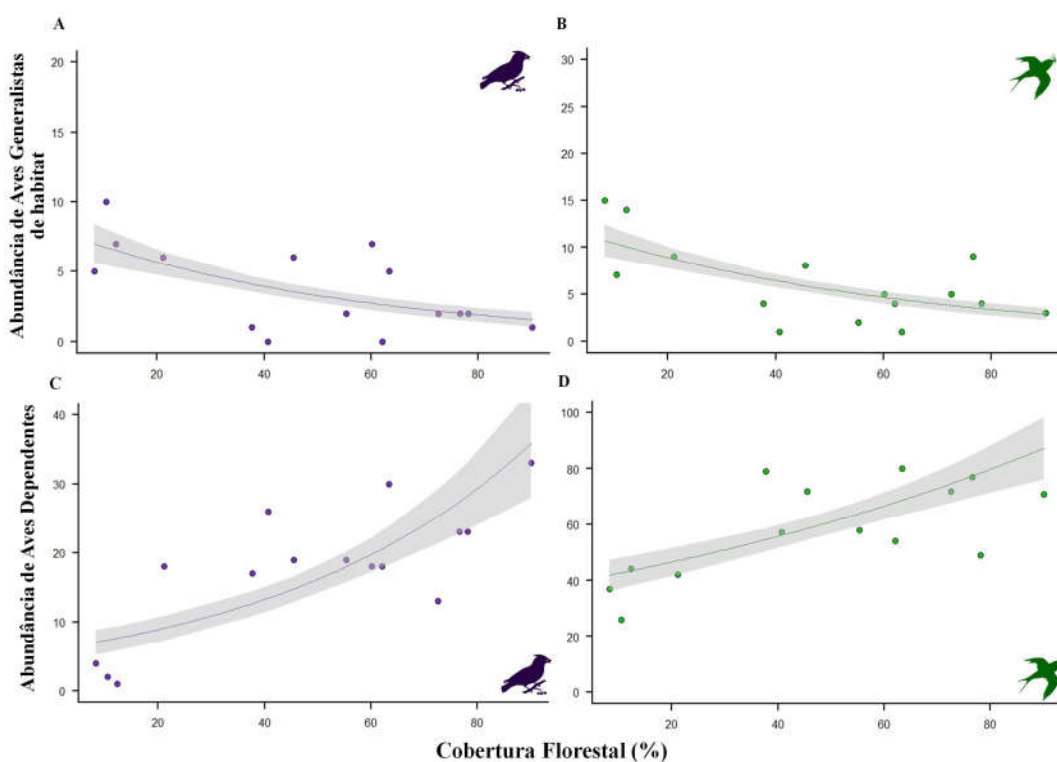
<i>Synallaxis ruficapilla</i>	15.8	S	100
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	18	S	100
<i>Todirostrum poliocephalum</i>	9	S	100
<i>Xenops rutilans</i>	12	S	100
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	17.2	S	100
<i>Nyctibius grandis</i>	51	N	90
<i>Corythopsis delalandi</i>	13.6	S	90
<i>Dysithamnus mentalis</i>	11.9	S	90
<i>Pachyramphus castaneus</i>	14.4	S	90
<i>Pyriglena leucoptera</i>	17	S	90
<i>Sittasomus griseicapilus</i>	15.3	S	90
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	13.5	S	90
<i>Tolmomyias flaviventris</i>	13.9	N	80
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	26.1	S	80
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	13	S	80
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	13	S	80
<i>Myiopagis caniceps</i>	12.3	S	80
<i>Neopelma pallescens</i>	14	S	80
<i>Phyllomyias fasciatus</i>	11.3	S	80
<i>Sirystes sibilator</i>	18.3	S	80
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	15	S	80
<i>Trogon surrucura</i>	27.5	S	80
<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	30	S	80
<i>Turdus leucomelas</i>	22.5	N	70
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	10	S	70
<i>Trichothraupis melanops</i>	17.4	S	70
<i>Cacicus haemorrhous</i>	22.8	N	60
<i>Hylophilus amaurocephalus</i>	11.8	N	60
<i>Saltator similis</i>	22	N	60
<i>Mackenziaena leachii</i>	22	S	60
<i>Phyllomyias griseocapilla</i>	10	S	60
<i>Turdus albicollis</i>	22	S	60
<i>Vireo chivi</i>	16.8	S	60

<i>Elaenia obscura</i>	18	N	50
<i>Myiarchus ferox</i>	19.2	N	50
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	14.8	N	50
<i>Turdus rufiventris</i>	24.6	N	50
<i>Mionectes rufiventris</i>	13	S	50
<i>Schiffornis virescens</i>	15.5	S	50

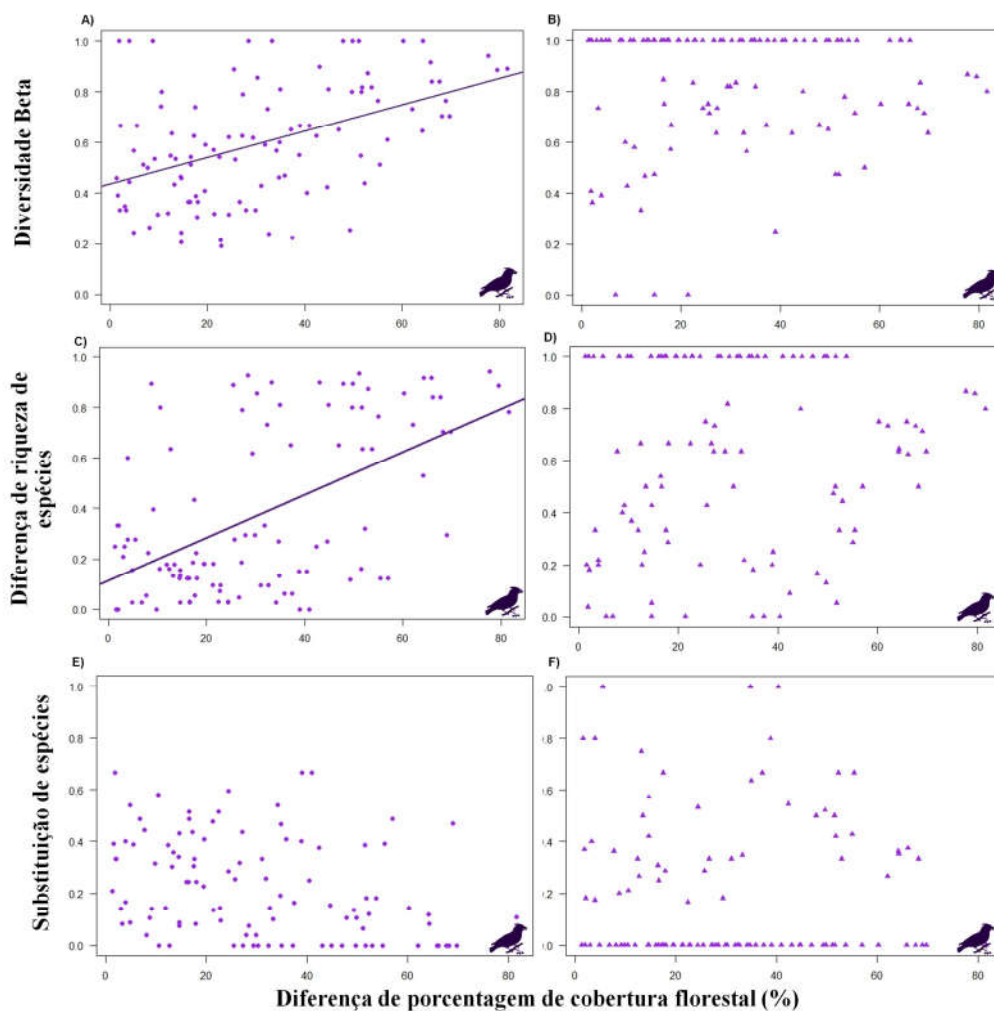
**Tabela S3.** Espécies de aves frugívoras avaliadas no estudo, com informações sobre o tamanho corporal, dependência florestal e concentração de frutos na dieta (de acordo com Lima et al. 2010; Manhães et al. 2010; Wilman et al. 2014). Nesse estudo consideramos espécies que apresentaram até 50% da dieta composta por frutos, exceto para *Saltator similis*, *Turdus albicollis*, *Turdus leucomelas* e *Trichothraupis melanops*. Essas espécies apresentaram proporção de frutos na dieta abaixo de 50% por Wilman et al (2014), mas apresentaram constante frequência de consumo de frutos por Lima et al. (2010); Manhães et al. (2010) e Oniki-Willis et al. (2022). Assim, foram incluídas no grupo de espécies frugívoras.

<b>Espécie</b>	<b>Tamanho corporal</b>	<b>Dependente florestal</b>	<b>Concentração de fruto na dieta</b>
<i>Euphonia chlorotica</i>	9.5	N	100
<i>Penelope superciliaris</i>	55	F	90
<i>Stilpnia cayana</i>	15	N	90
<i>Pteroglossus aracari</i>	44.5	F	80
<i>Turdus flavipes</i>	20.5	F	80
<i>Penelope obscura</i>	71.5	F	80
<i>Thraupis ornata</i>	18	N	80
<i>Tersina viridis</i>	16.4	N	70
<i>Antilophia galeata</i>	14.2	F	60
<i>Thraupis palmarum</i>	16.5	N	60
<i>Mionectes rufiventris</i>	13	F	50
<i>Tangara cyanoventris</i>	13.5	F	50
<i>Schiffornis virescens</i>	15.5	F	50
<i>Patagioenas plumbea</i>	34	F	50

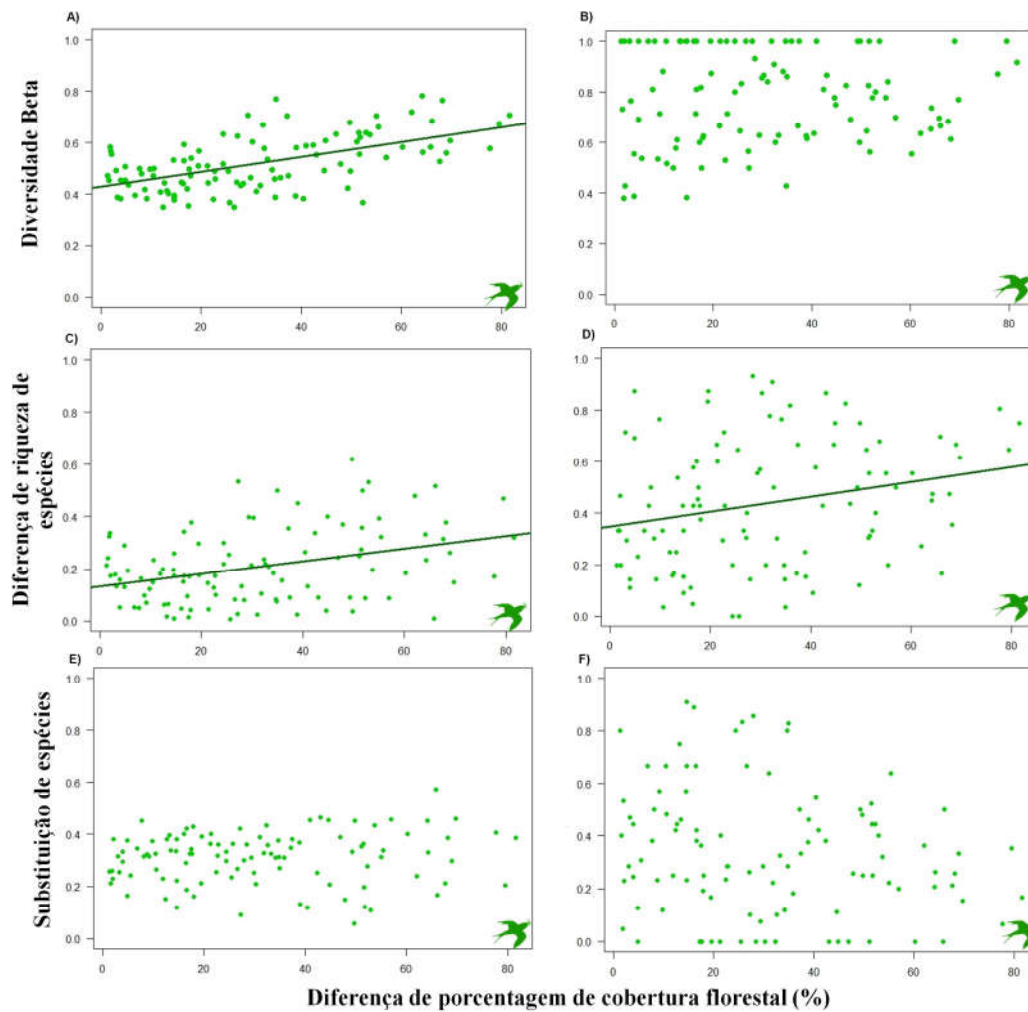
<i>Ilicura militaris</i>	11.2	F	50
<i>Chiroxiphia caudata</i>	15.3	F	50
<i>Elaenia obscura</i>	18	N	50
<i>Turdus rufiventris</i>	24.6	N	50
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	14.8	N	50
<i>Myiarchus ferox</i>	19.2	N	50
<i>Turdus albicollis</i>	22	F	40
<i>Saltator similis</i>	22	N	30
<i>Turdus leucomelas</i>	22.5	N	30
<i>Trichothraupis melanops</i>	17.4	S	20



**Figura S1.** Efeitos da cobertura florestal na abundância de espécies de aves frugívoras (pontos roxo) dependentes da floresta (A) e generalistas de habitat (C), e de aves insetívoras (pontos verde) dependentes da floresta (B) e habitat-generalista (D) de acordo com a cobertura florestal em 15 paisagens amostradas.

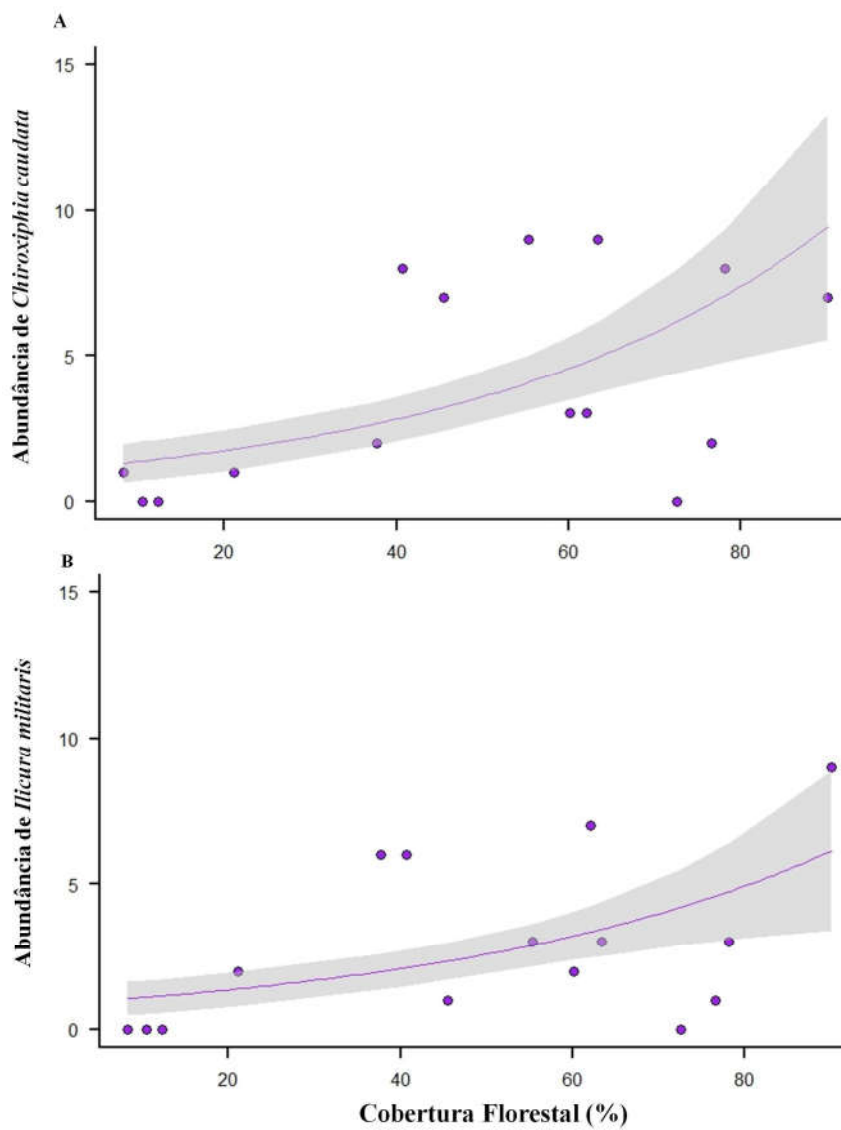


**Figura S2.** Relação entre a diferença da percentagem de cobertura florestal e a diversidade  $\beta$  (A e D) e os seus componentes - diferença de riqueza (B e E) e substituição de espécies (C e F) - em espécies de aves frugívoras dependentes de floresta (Círculos roxo) e generalistas de habitat (Triângulos roxo). Linha sólida:  $p < 0,05$ ; sem linha:  $p > 0,05$ .

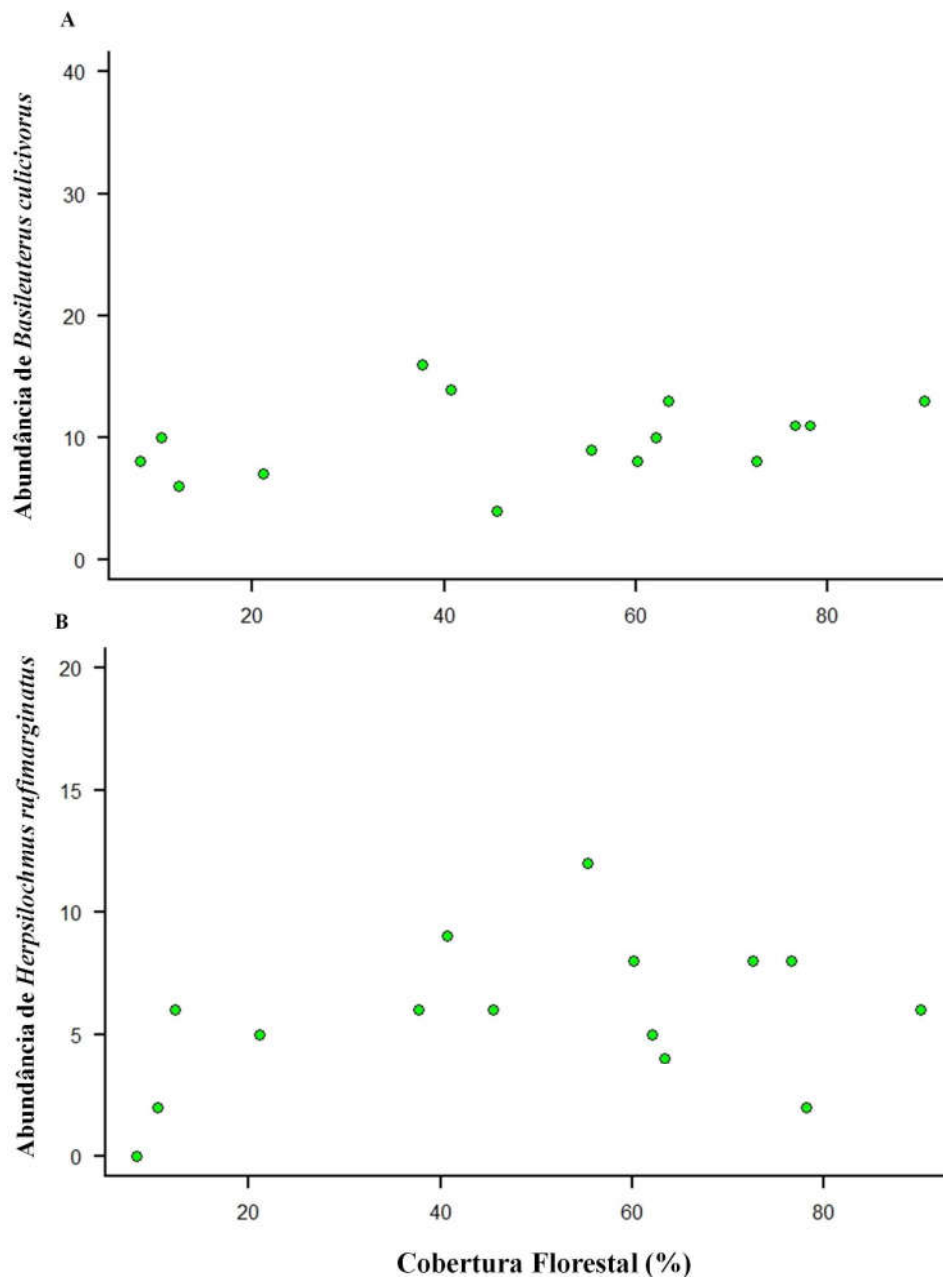


**Figura S3.** Relação entre a diferença da porcentagem de cobertura florestal e a diversidade  $\beta$  (A e D) e os seus componentes - diferença de riqueza (B e E) e substituição de espécies (C e F) - em espécies de aves insetívoras dependentes de floresta (Círculos verdes) e generalistas de habitat (Triângulos verde). Linha sólida:  $p < 0,05$ ; sem linha:  $p > 0,05$ .





**Figura S4.** Efeitos da cobertura florestal na abundância das espécies (A) *Chiroxiphia caudata* e (B) *Ilicura militaris*.



**Figura S5.** Efeitos da cobertura florestal na abundância das espécies (A) *Basileuterus culicivorus* e (B) *Herpsilochmus rufimarginatus*.

## Conclusões Gerais

Nesta tese, investiguei como gradientes de cobertura vegetal modulam a diversidade de aves e seus papéis no funcionamento ecossistêmico. Especificamente, a cobertura florestal influencia a diversidade das comunidades de aves, onde paisagens altimontanas com menor cobertura florestal apresentam menor riqueza e abundância de espécies dependentes de floresta. Além disso, paisagens com menor cobertura da vegetação possuem maior diversidade de aves generalistas de habitat. Interessantemente, esse padrão não é ‘compensatório’ (e.g. perde-se mais espécies e indivíduos dependentes de floresta do que se ganha generalistas de habitat). Esses resultados acrescentam informações relevantes sobre os padrões de diversidade de aves dependentes de floresta e generalistas de habitat em regiões altimontanas. Destaco também a importância para a discussão sobre a efetividade das leis para a proteção de áreas de Mata Atlântica em regiões altimontanas, já que fornece informações sobre quais espécies podem ter maior probabilidade de ocorrer em determinada faixa do gradiente de cobertura florestal. Além disso, nós verificamos que a porcentagem de cobertura florestal proposta pelo código florestal, lei de número 12651, que estabelece uma porcentagem mínima de 20% não é efetiva para a proteção de espécies dependentes de floresta.

Aqui, também avaliei as respostas das aves pertencentes a diferentes grupos funcionais (i.e., frugívoros e insetívoros), em frente às diferentes proporções de cobertura florestal. Encontrei que o padrão de maior substituição de espécies relatado na literatura não se aplica para as aves frugívoras, nas quais tendem a reduzir a abundância e perder espécies em áreas com menor cobertura florestal. Por outro lado, verifiquei que mudanças de aves insetívoras ocorreram devido a substituição de espécies. Nesse grupo funcional observa-se um maior volume de espécies generalistas de habitat ocupando paisagens com a menor proporção de cobertura florestal. Com relação às funções ecossistêmicas avaliadas, verifiquei um aumento no consumo de frutos grandes, e uma diminuição no consumo de frutos pequenos em paisagens com menor cobertura florestal. Para a predação, nós não encontramos qualquer efeito da cobertura florestal. Desta forma, nossos resultados sugerem que a cobertura florestal foi uma importante força modeladora de aves frugívoras e de suas funções ecossistêmicas.

A manutenção da cobertura florestal em ambientes altimontanos é fundamental para a manutenção de espécies dependentes de floresta e de serviços como a frugivoria. Alterações nas comunidades de aves podem gerar alterações importantes na dispersão de sementes e estabelecimento plantas, e conseqüentemente, na dinâmica florestal. Paisagens

que apresentam menos de 30% da área original de florestas podem ter um efeito irversível para a comunidade de aves e suas funções ecossistêmicas. Destaco a importância de ações de restauração de cobertura florestal em ambientes altimontanos onde esse habitat foi perdido por ações antrópicas, ambientes que são muitas vezes negligenciados.

### Referências bibliográficas

- Andren H. (1994). Effects of habitat fragmentation in birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. *Oikos*, 71, 355-366.
- Boesing AL, Nichols E, Metzger JP (2018) Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* 41:1520–1533. doi: 10.1111/ecog.03365
- Brant HSC et al (2021) Spatiotemporal patterns of ant metacommunity in a montane forest archipelago. *Neotrop. Entomol* 1–13. doi: 10.1007/s13744-021-00901-2.
- Calisto M, Gonçalves JF, Ligeiro P (2016) Water resources in the Rupestrian Grasslands of the Espinhaço mountains. In: Fernandes GW (Ed.). *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. pp. 129-156, Springer International Publishing, Switzerland.
- Carrara LA, Faria LCP (2012) Aves de floresta montana da Serra do Cipó: Mata Atlântica da Cadeia do Espinhaço. *Cotinga* 34: 43-56.
- Coelho MS, Fernandes GW, Pacheco P, Diniz V, Meireles A, Santos RM, Carvalho FA, Negreiros D (2016) Archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands: new insights and perspectives. In: Fernandes GW (Ed.) *Ecology and Conservation of mountain-top grasslands in Brazil*, Springer, New York, pp 129-146.
- Coelho MS, Neves FS, Perillo LN, Morellato LP & Fernandes GW (2018) Forest archipelagos: A natural model of metacommunity under the threat of fire. *Flora* 238: 244-249
- Fahrig L. (1998). When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecol Model* 105: 273-292
- Fahrig L (2017) Ecological Responses to Habitat Fragmentation per Se. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:1–23.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112.

- Galetti M, Guevara R, Cortes MC, et al (2013) Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science* 340:1086–1090. doi: 10.1126/science.1233774
- Kellermann JL, Johnson MD, Stercho AM, Hackett SC (2008) Ecological and economic services provided by birds on Jamaican Blue Mountain coffee farms. *Conserv Biol* 22:1177–1185
- Kerr JT & Packer L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385:252-254.
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology* 42:460-496. doi: 10.2307/1932254
- Nyffeler M, Şekercioğlu ÇH, Whelan CJ (2018) Insectivorous birds consume an estimated 400–500 million tons of prey annually. *Sci Nat* 105:5-13.
- Pianka ER. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am Nat* 100: 33-46.
- Püttker T, Crouzeilles R, Almeida-Gomes M, et al (2020) Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biol Conserv* 241:108368. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108368
- Roslin T, Hardwick B, Novotny V et al (2017) Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science* 356:742–744
- Roth RR. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-782.
- Sam K, Koane B, Novotny V (2014) Herbivore damage increases avian and ant predation of caterpillars on trees along a complete elevational forest gradient in Papua New Guinea. *Ecography* 37: 001–008. doi: 10.1111/ecog.00979
- Sekercioğlu CH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol Evol* 21:464–471. doi: 10.1016/j.tree.2006.05.007
- Sick H (2001) *Ornitologia Brasileira*. Nova Forteira, Rio de Janeiro, pp 910.

Singer MS, Clark RE, Lichter-Marck IH, et al (2017) Predatory birds and ants partition caterpillar prey by body size and diet breadth. *J Anim Ecol* 86:1363–1371. doi: 10.1111/1365-2656.12727

Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.

Thompson PL, Rayfield B, Gonzalez A (2017) Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography* 40:98–108. doi: 10.1111/ecog.02558

Valente EL (2009) Relações solo-vegetação no Parque Nacional da Serra do Cipó, Espinhaço Meridional, Minas Gerais. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa