

Diversidade beta de aves em habitats secundários da Pré-Amazônia maranhense e interação com modelos nulos

Alexandre de Almeida^{1,2,5}, Hilton Thadeu Zarate do Couto^{1,3} e Álvaro Fernando de Almeida^{1,4}

¹ Departamento de Ciências Florestais ESALQ – USP, Av. Pádua Dias, 11, 13400-970 Piracicaba, SP, Brasil. E-mails:

² aalmeida@esalq.usp.br, ³ htzcouto@esalq.usp.br, ⁴ almeida@esalq.usp.br

⁵ Biométrica Avaliações Biológicas e Manejo Ambiental, Rua Campos Salles, 1182, Centro, 13416-310 Piracicaba, SP, Brasil. E-mail: biometricambiental@com.br

Recebido em 2 de abril de 2002; aceito em 2 de setembro de 2003.

ABSTRACT. Beta diversity in birds in secondary habitats of Pré-Amazônia Maranhão and interactions with null models. Beta diversity was studied in the western part of the state of Maranhão, Brazil, employing cluster analysis using Morisita-Horn (“M-H”) and Jaccard (“cc”) indices. These beta diversity matrices were tested with taxonomic and guild matrices employing Monte Carlo randomization and Mantel test to: 1) test whether ecological guilds and geographic distribution guilds are coherent; 2) test whether guilds and taxonomic distributions are random, or whether they explain beta diversity, thereby having possible causal relations. The segregation between short and tall second growth was weak with both “M-H” and “cc”. Young eucalyptus plantations were most dissimilar within-habitat and between-habitats based on “cc”. Tall forests were the most dissimilar within-habitat and between-habitats based on “M-H”. With the exception of winter observations, the Mantel interactions showed congruence among matrices, indicating that the distribution of species was not random, showing guild coherence, with distribution patterns congruent with beta diversity patterns. For winter observations, Mantel congruence decreased, explaining 41% to 51% of the variability expressed by “M-H” matrices. Taxonomic matrices were inappropriate indicators of beta diversity.

KEY WORDS: beta diversity, birds, conservation, eucalypt forest, geographic distribution, guilds, Maranhão, neotropical forest, null models, seasonality, second growth, semideciduous forest, taxonomy.

RESUMO. A diversidade beta de aves em habitats secundários no extremo oeste do estado do Maranhão foi estudada através de análise de agrupamentos empregando índices de Morisita-Horn (M-H) e de Jaccard (cc). Estas matrizes de diversidade beta foram interagidas com matrizes taxonômicas e de guildas, utilizando randomizações de Monte Carlo e testes de Mantel pareado para: 1) testar se as guildas ecológicas e de distribuição geográfica foram propostas com coerência; 2) testar se a distribuição das espécies nos habitats quanto às guildas e à taxonomia é ao acaso em relação aos padrões de distribuição qualitativos/quantitativos e apenas qualitativos, ou se estes padrões explicam a diversidade beta, havendo possíveis relações causais. A segregação entre capoeiras altas e baixas foi fraca quanto aos agrupamentos de “M-H” e “cc”. As jovens plantações de eucalyptos foram os ambientes mais dissimilares entre si e em relação aos demais ambientes quanto ao agrupamento de “cc”. As matas altas foram os ambientes mais dissimilares entre si e em relação aos demais ambientes quanto aos agrupamentos de “M-H” resultantes das observações. Com exceção dos resultados da amostragem realizada através de observações na estação seca, as interações de Mantel mostraram congruência entre as matrizes, corroborando a hipótese de que a distribuição das espécies pelos ambientes não é aleatória, e indicando que houve coerência na determinação das guildas, uma vez que elas apresentaram padrões de distribuição em função dos ambientes, altamente congruentes com os padrões da diversidade beta. Para a amostragem realizada através de observações na estação seca, as interações de Mantel diminuíram e as relações de congruência explicaram apenas de 40,7% a 51,4% da variabilidade expressa pelas matrizes de “M-H”. As matrizes taxonômicas foram indicadores impróprios da diversidade beta.

PALAVRAS-CHAVE: diversidade beta, aves, conservação, floresta de eucalyptos, distribuição geográfica, Maranhão, floresta neotropical, modelos nulos, sazonalidade, sucessão, floresta semidescídua, taxonomia.

O conceito de guildas definido por Root (1967), agrupa em mesmo grupo funcional espécies similares quanto ao tipo e forma de exploração dos recursos. Os grupos de espécies formados podem independe dos níveis taxonômicos. A aplicação do conceito faz-se sobre espécies sintópicas, que partilham recursos e que por isso espera-se, a competição seja importante fator atuando dentro de cada guilda (Wiens 1989).

As guildas têm sido utilizadas no Brasil em estudos da estrutura trófica em assembléias de aves (Willis 1979, Almeida 1982, Motta-Júnior 1990, Aleixo e Vielliard 1995, Aleixo 1999) atribuindo ao conceito de Root (1967), relevante importância prática na utilização das aves como bio-indicadores ambientais. Contudo, exceto por Motta-Júnior

(*op. cit.*), que determinou guildas baseando-se na análise de fezes, as guildas que têm sido utilizadas pela maioria dos autores carecem de fundamentação rigorosa quanto às preferências alimentares das espécies. O trabalho pioneiro de Willis (1979) utilizou observações naturalísticas, embora extensos artigos fornecendo itens alimentares da dieta de muitas espécies já tivessem sido publicados (Moojen *et al.* 1941, Hempel 1949, Shubart *et al.* 1965) e não tenham sido consultados. Trabalhos seguintes consultaram Shubart *et al.* (1965), mas com poucas modificações mantiveram as guildas de Willis (1979), estabelecendo comparações. Como as categorias tiveram ampla aceitação pelos especialistas, é de se supor que tenham sido determinadas a contento, entretanto algumas

questões podem ser levantadas. Qual a importância de artrópodos na dieta das espécies incluídas em “granívoros de borda”? Ou além de artrópodos, sementes nas espécies que compõem a guilda “grandes frugívoros de chão”? O termo “onívoros de borda” não seria mais adequado, à luz de um índice de preferência alimentar? A mesma questão aplica-se aos “pequenos insetívoros de copa” aos “insetívoros de nível médio”. Não seriam todas estas espécies onívoras, caso suas preferências alimentares fossem analisadas? Por outro lado, cada espécie dentro da guilda “pequenos onívoros de sub-bosque”, não se utilizaria preferencialmente de itens alimentares, a ponto de fazerem parte de guildas mais “especializadas”? Diante da necessidade prática de agrupar espécies em grupos funcionais fundamentados com maior rigor, devem ser direcionados esforços para: i) elucidar melhor a história natural das espécies, por exemplo em relação às preferências alimentares e de habitats; ii) testar grupos funcionais em relação a padrões qualitativos e quantitativos observados na natureza em nível de comunidade. O presente trabalho explorou a diversidade beta, ou diversidade entre tipos de ambientes (Magurran 1989) através de matrizes e índices de similaridade, capazes de exprimir a distribuição qualitativa e quantitativa das espécies em campo. Além disto, testou grupos funcionais, através de randomizações de Monte Carlo e testes de Mantel, procedimento estatístico denominado “interação com modelo nulo”. Foram assim: i) verificadas as congruências das matrizes de similaridade em relação aos grupos funcionais (guildas) e à organização taxonômica (suposta filogenia); ii) ao mesmo tempo em que avaliou-se as possíveis relações causais das guildas e da taxonomia compelindo a diversidade beta. Os grupos funcionais foram estabelecidos com informações sobre dieta, habitat e distribuição geográfica, procurando representar a ecologia das espécies inventariadas ao longo de um gradiente ambiental, em uma região cuja paisagem pode ser definida como um grande mosaico de áreas, apresentando diversos graus de intervenção antrópica. A taxonomia seguiu a obra de maior influência na ornitologia brasileira da atualidade.

ÁREA DE ESTUDO E MÉTODOS

O estado do Maranhão, segundo Ab'Saber (1977), ocupa posição de transição entre os domínios Amazônico a oeste, da Caatinga a leste e do Cerrado ao sul. A área estudada é delimitada ao norte pela ferrovia Carajás, ao sul pelo rio Tocantins, a oeste pela fronteira estadual com o Pará, e a leste pela rodovia Belém-Brasília. O relevo se caracteriza por pequenas colinas e chapadas. A altitude oscila dos 100 m nas margens do Tocantins, aos 400 m no topo das chapadas, a noroeste de Açailândia. De acordo com a classificação de Köppen, o clima corresponde ao tipo Am: caracterizado como quente, com estação seca bem definida, sendo uma transição entre as condições úmidas da Amazônia e o semi-árido do nordeste. O regime térmico anual é expresso por valores de temperaturas elevadas, resultando em uma média anual de 25,9°C, a máxima média anual é de 32,8°C e a mínima de 20,2°C. A precipitação média anual é de 1546,7 mm, ocorrendo a maior média mensal no mês de março (294,1 mm) e as menores médias mensais nos meses de julho e agosto (8,1 e 8,3 mm, respectivamente). Estes dados foram cedidos pela Celmar S/A, e obtidos junto à Estação Meteorológica de Imperatriz-MA.

Segundo Eiten (1994), devido ao caráter de transição entre a floresta tropical úmida, genericamente conhecida como Floresta Amazônica e os cerrados da região sul do estado, a região é bastante complexa do ponto de vista botânico. As matas originais, ao norte da cidade de Imperatriz são caracterizadas como florestas mesófilas de interflúvio, sendo matas de terra firme de padrão Amazônico com alta biomassa e diversidade específica.

Atualmente, a cobertura vegetal é uma justaposição dos padrões originais com padrões secundários em diferentes estágios de intervenção antrópica. Os principais fatores que direcionaram a escolha dos tipos de ambientes a serem estudados foram: i) a abrangência ou predominância em termos de área ocupada; ii) o acesso às localidades. As investigações começaram em 23/7/97 com uma análise de fotos aéreas em escala 1:10.000 e mapas em escalas 1:25.000, 1:40.000 e 1:75.000. Segundo o critério de maior representatividade em unidade de área, foram eleitos os ambientes: i) Eucaliptal; ii) Capoeira baixa; iii) Capoeira alta; iv) fragmentos residuais de Mata alta (tabela 1). Duas campanhas de levantamentos foram conduzidas com a finalidade de abranger eventuais efeitos sazonais nas composições específicas de aves. Uma em julho de 1997 com 16 dias, outra em dezembro do mesmo ano com 12 dias de atividades. As localidades pesquisadas se repetiram entre as estações de inverno e verão. A área disponível a ser estudada (80.000 ha) foi dividida em dois setores regionais (leste e oeste). Esta separação orientou o estabelecimento das repetições espaciais e a distribuição do esforço de amostragem (tabela 1).

Eucaliptais

Foram estudados talhões de *Eucalyptus urophylla* e de híbridos *E. grandis* x *E. urophylla* com idade variando entre 3 e 5 anos. Estas árvores atingiam altura em torno de 10 metros. O sub-bosque de todos os talhões encontrava-se incipiente em altura e densidade, claramente em fase inicial de desenvolvimento com baixa diversidade de plantas herbáceas e arbustivas. O solo estava coberto por uma camada densa, composta principalmente por folhas mortas de eucalipto. A área total coberta com plantios, disponível para o estudo e influenciando na paisagem, era de 31.000 ha.

Capoeira baixa

Representava o estágio inicial de sucessão vegetal regenerando após corte raso da formação florística original, com fisionomia variando de pasto sujo a “escrube”, vegetação arbustiva baixa e densa, apresentando altura entre 3 m a 5 m, formada principalmente por herbáceas, lianas e lenhosas arbustivas. Ocorriam árvores esparsas de até 10 m, notavelmente embaúba (*Cecropia* sp.) e a palmeira babaçu (*Orbignya phalerata*). O solo era recoberto por uma camada fina e descontínua de serrapilheira. Outras espécies características foram o lacre (*Vismia guianensis*), cabelo-de-cotia (*Allophylus peruvianus*), mutamba-preta (*Rollinia exsuka*), embaúba (*Cecropia obtusa*). A área recoberta com Capoeiras baixas, disponível para o estudo e atuando como fonte colonizadora de espécies de bordas e/ou áreas abertas representava cerca de 12.400 ha.

Capoeira alta ou mata secundária por regeneração sobre corte raso

Correspondia a um estágio médio de regeneração, com idade por volta de 10 a 15 anos, segundo informações de moradores locais. Apresentava fisionomia florestal com dois ou três estratos verticais pouco discerníveis, resultado da densidade do sub-bosque e do sub-dossel. O dossel tinha altura aproximada de 10 m a 15 m, com raras emergentes ultrapassando esta cota. Registrou-se a presença de lianas lenhosas, espécies arbustivas umbrófilas e poucas epífitas. O solo estava coberto por uma camada contínua de serrapilheira. Espécies comuns foram o mamuí (*Jacaratia spinosa*), ipê-amarelo (*Tabebuia serratifolia*), breu-vermelho (*Protium tenuifolium*), amesclão (*Tratinickia burselifolia*), jatobá (*Hymenaea coubaril*). A Capoeira alta ciliar caracterizava-se pela

Tabela 1. Ambientes, repetições e localidades de levantamentos no oeste do Maranhão.

Ambiente	Fazenda	Coordenadas geográficas
Eucaliptal leste (EL)	Boa fé	5°09'09"S e 47°46'05"O
Eucaliptal oeste (EO)	Jurema II	5°11'05"S e 48°12'29"O
Capoeira baixa leste (CBL)	Boa fé	5°09'09"S e 47°46'05"O
Capoeira baixa oeste (CBO)	Primavera	5°09'13"S e 48°16'38"O
Capoeira baixa ciliar (CBC)	Jurema II	5°09'13"S e 48°16'38"O
Capoeira alta leste (CAL)	Boa Esperança	4°59'05"S e 47°39'29"O
Capoeira alta leste (CAL)	Boa fé	5°09'09"S e 47°46'05"O
Capoeira alta oeste (CAO)	Primavera	5°09'09"S e 47°46'05"O
Capoeira alta ciliar (CAC)	Boa Esperança	4°59'05"S e 47°39'29"O
Mata alta leste (ML)	Boa Esperança	4°59'05"S e 47°39'29"O
Mata alta oeste (MO)	Primavera	5°09'13"S e 48°16'38"O
Mata alta ciliar (MC)	Primavera	5°09'13"S e 48°16'38"O

ocorrência do açáí (*Euterpe oleracea*) e do buriti (*Mauritia flexuosa*). A área total de Capoeiras altas, disponível para o estudo, somava cerca de 8.400 ha.

Mata alta

Eram fragmentos de floresta mesófila secundários por corte seletivo. A mata tinha altura entre 25 m e 30 m, com poucas emergentes acima desta cota, estrutura vertical ricamente diversificada com a ocorrência de espécies em várias alturas, lianas, epífitas, e aglomerados de folhas mortas. Espécies arbustivas e herbáceas umbrófilas, assim como uma camada contínua e densa de serrapilheira ocorriam em manchas sob o dossel descontínuo. As diversas clareiras resultantes da extração de espécies arbóreas contribuíram com o adensamento do sub-bosque ao redor, propiciando o desenvolvimento de espécies heliófilas. Algumas espécies arbóreas bem representadas, como a araracanga (*Aspidosperma desmathum*), sucupira (*Bowdichia nitida*) copaíba (*Copaifera reticulada*), camurim (*Parkia paraensis*), maparajuba (*Manilkara amazonica*), bacaba (*Oecocarpus* sp.) são indicadores do melhor estado de conservação deste ambiente em relação aos demais.

A Mata alta ciliar caracterizava-se pela ocorrência do açáí (*Euterpe oleracea*) e do buriti (*Mauritia flexuosa*). A Mata alta ciliar e a Mata alta oeste formavam um único fragmento com cerca de 90 ha, entretanto a primeira estendia-se mais além ao longo do rio. A Mata alta leste possuía cerca de 770 ha. Toda a área de Mata alta disponível para o estudo, e agindo como fonte de colonização de espécies de aves florestais equivalia a cerca de 11.600 ha.

Observações quantitativas

Utilizou-se nas observações o método do trajeto irregular, no qual cada ave que pudesse ser identificada, visualmente ou pela voz, era registrada apenas durante o tempo em que o pesquisador caminhava vagarosamente (menos de 1 km/h) pelo ambiente de interesse. Registros sonoros foram realizados somente quando foi possível definir se o ambiente de origem era o pesquisado no momento; portanto, todas as vocalizações à distância foram ignoradas. Atenção especial foi direcionada para não haver registro da mesma ave mais que uma vez. Foram reutilizadas em dias consecutivos as trilhas em capoeiras altas e matas, em virtude da relativa raridade destes ambientes e da dificuldade na abertura das trilhas. As observações ocorreram pela manhã das 5:30 h às 11:00 h e à tarde das 15:00 h às 18:00 h. Para a determinação das espécies, foram utilizados guias de campo, binóculos, e gravadores portáteis que facilitaram o registro e a atração de alguns espécimes através de "play-back". Auxiliaram na identificação as gravações contidas em Vielliard (1995a, b, c). A determinação das espécies em campo foi baseada confrontando as informações contidas nos seguintes guias: Meyer de Schauensee e Phelps (1979), Frisch (1981), Hilty e Brown

(1986), Dunning (1987), Narosky e Yzurieta (1989). Entre as saídas de campo, a seguinte literatura auxiliou nas determinações: Snethlage (1914), Pinto (1947 1949a, b), Grantsau (1989), Ridgely e Tudor (1989a, b), Sick (1997). Os esforços de amostragem (tabela 2), não foram balanceados entre as repetições, entretanto não houve variação significativa entre eles (Kruskal-Wallis: $p = 0,37$; $H = 1,1$; $g.l. = 3$).

Captura, marcação e recaptura com redes-neblina

Utilizou-se redes de cor preta, com 12 m de comprimento por 2,8 m de largura e malha de 2 cm entre nós adjacentes. Fixava-se cada uma entre duas varas de bambus presos ao solo por buracos aterrados. As redes foram dispostas em seqüência ao longo de trilhas retas, abertas nos ambientes de Capoeira alta e Mata alta. Em cada localidade estudada, foram armadas 15 redes. No período entre o amanhecer e próximo ao meio-dia, revistava-se as redes a cada 40 minutos. As aves capturadas eram cuidadosamente retiradas, transportadas em sacos de pano, posteriormente pesadas e medidas quando necessário, para a identificação segura da espécie. A determinação das espécies foi baseada confrontando as informações contidas na mesma literatura utilizada no método de observações em trajetos. Em seguida, as aves eram marcadas com cortes nas rêmiges secundárias e as vezes primárias, seguindo um código de individualização (Bierregaard e Lovejoy 1989, Oniki 1991). Em caso de dúvidas quanto à identificação da espécie, a ave era pesada, medida e fotografada. Também tomava-se uma descrição detalhada de sua morfologia. Após todo o processo os indivíduos eram soltos no local da captura. As fotos e as informações coligidas foram posteriormente comparadas com peles depositadas no Museu de Zoologia da USP. As estações de coleta em Mata alta e Mata alta ciliar da região oeste, apesar de estarem em uma mesma porção de mata, distavam aproximadamente 500 m entre si. Aves recapturadas foram exclu-

Tabela 2. Esforço de observações em horas por ambiente no oeste do Maranhão.

Ambiente	Eucaliptal	Capoeira baixa	Capoeira alta	Mata alta
LI	14,6	19,6	11	20,7
LV	20,2	18,8	17,5	18,5
OI	9,5	10,5	15,2	16,1
OV	12,8	15,2	16,4	18,8
CI	–	16,5	29,8	15,6
CV	–	14	24	17,6

Legenda: L - leste, O - oeste, C - ambiente ciliar, I - inverno, V - verão

Tabela 3. Esforço de capturas (horas/redes) por ambiente no oeste do Maranhão.

Ambiente	Capoeira alta	Mata alta
LI	–	246
LV	–	311
OI	338	264
OV	300	300
CI	312	324
CV	311	306

Legenda: L - leste, O - oeste, C - ambiente ciliar, I - inverno, V - verão

idas das análises (Remsen e Good 1996). Apenas os ambientes de Capoeira alta e Mata alta foram investigados com este método, porque eram as fitofisionomias mais complexas em estrutura, sendo aconselhado a associação de métodos para caracterizá-las melhor quanto a composição específica (Karr 1981). Os esforços de amostragem (tabela 3), não foram balanceados entre as repetições, entretanto não houve variação significativa entre eles (Kruskal-Wallis: $p = 0,19$; $H = 1,98$; $g.l. = 1$).

Convenções e métodos de análise

Os nomes científicos e a ordenação taxonômica adotados tanto nas relações de espécies, quanto nas matrizes taxonômicas, seguem Meyer de Schauensee (1966 1970) adaptados por H. Sick e José F. Pacheco em Sick (1997). O termo “grupo funcional” pode ser interpretado como um reflexo dos variados processos que têm conduzido ao arranjo observado das espécies, podendo ser representado pelo resultado de processos evolutivos (Ludwig e Reynolds 1988). Neste sentido, as espécies foram classificadas em dois tipos de grupos funcionais, segundo o conceito de Wilson (1999): i) guildas do tipo alfa, definidas em função do uso de recursos (D - dieta): carnívoros, herbívoros, necrófagos, insetívoros, néctar-insetívoros, onívoros; ii) guildas do tipo beta que correspondem à distribuição espacial (H - hábitat): áreas abertas e/ou antrópicas, aquático e/ou palustre, borda de mata, espaço aéreo, florestal, generalista. Também foram classificadas quanto à distribuição geográfica das espécies (DG): espécies com distribuição ampla (EA) ocorrendo dentro e fora da Amazônia Legal Brasileira (Acre, Amapá, Amazonas, oeste do Maranhão, norte do Mato Grosso, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins); espécies que no Brasil possuem distribuição restrita à Amazônia Legal (A); espécies endêmicas e/ou com distribuição geográfica restrita (E). Os agrupamentos foram estabelecidos obedecendo a Oren (1992), Ridgely e Tudor (1994a, b) e Sick (1997). Guildas mistas dos tipos alfa e beta (D/H - dieta e hábitat) foram criadas como uma aproximação à definição de Root (1967), que reúne em mesma categoria ecológica espécies que são similares quanto ao uso dos recursos, explorando-os de maneira similar (neste caso: a dieta, local e/ou modo de forrageio). Uma espécie foi considerada onívora se ingere alimentos de origem animal e vegetal, durante toda ou parte de sua vida. Ao passo que carnívoras, são aquelas que se alimentam de outros animais incluindo artrópodos, e herbívoras as que consomem alimentos de origem vegetal (folhas, sementes, frutos). Estes critérios e termos são baseados em Villet *et al.* (1970), e Nagy e Haufler (1987). As guildas (D/H) compostas de dieta e hábitat são:

- 1) carnívoros grandes: aquáticos e/ou palustres
- 2) carnívoros grandes: em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 3) carnívoros grandes: florestais;
- 4) carnívoros grandes: necrófagos;
- 5) carnívoros pequenos: insetívoros do espaço aéreo;
- 6) carnívoros pequenos: insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 7) carnívoros pequenos: insetívoros florestais;

- 8) carnívoros pequenos: insetívoros em vôo em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 9) carnívoros pequenos: insetívoros em vôo no dossel e/ou borda florestal;
- 10) insetívoros escaladores de troncos em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 11) insetívoros escaladores de troncos florestais;
- 12) herbívoros aquáticos;
- 13) herbívoros: em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 14) herbívoros: florestais;
- 15) onívoros: aquáticos e/ou palustres;
- 16) onívoros: frugívoros insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 17) onívoros: frugívoros insetívoros florestais;
- 18) onívoros: granívoros insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 19) onívoros: granívoros insetívoros florestais;
- 20) onívoros: nectarívoros insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 21) onívoros: nectarívoros insetívoros florestais;
- 22) onívoros: terrícolas em bordas e/ou áreas antrópicas;
- 23) onívoros: terrícolas florestais.

A seleção das espécies em cada uma das categorias alimentares e de habitats acima, basearam-se em observações pessoais do primeiro autor e informações de literatura: Willis (1979); Almeida (1982); Stotz e Bierregaard (1989), Motta-Júnior (1990), Novaes e Lima (1998), mas principalmente Schubart *et al.* (1965) e Sick (1997). A análise da biodiversidade de aves baseou-se no conceito de diversidade beta proposto por Whittaker (1977) e adotado por Magurran (1989). Este conceito representa a similaridade ou dissimilaridade entre cada ponto de amostragem da diversidade. A diversidade beta foi analisada por técnicas de agrupamentos, utilizando-se matrizes de similaridade em modo “Q”, comparação entre amostras (ou objetos) não definidas “a priori”, pelos seguintes índices.

i) Índice qualitativo de Jaccard (cc), a partir de matrizes de presença e ausência para dados conjuntos, entre ambos os métodos e amostragens, representando a macroestrutura das espécies distribuídas entre os ambientes. Descrito pelas fórmulas 1 e 2:

$$cc = c / (a + b + c) * 100, \text{ ou} \quad (1)$$

$$cc = c / (A + B - c) * 100 \quad (2)$$

Onde: “a” é o número de espécies exclusivas da amostra 1, “b” é o número de espécies exclusivas da amostra 2, “c” é o número de espécies comuns em 1 e 2, “A” é o número total de espécies em 1, e “B” é o número total de espécies em 2.

ii) Índice qualitativo/quantitativo de Morisita-Horn (M-H) (Wolda 1981) para métodos e campanhas ambos separados, obtido a partir de matrizes de abundância com número de indivíduos, descrito pela fórmula 3:

$$C_{mH} = 2 \sum (a_i a_j) / (da + db) aN bN \quad (3)$$

Onde, $da = \sum a_i^2 / aN^2$ e onde, aN é o número total de indivíduos na amostra “A”, “ a_i ” é o número de indivíduos da i -ésima espécie em “A”.

Os valores de distância sumarizados nos dendrogramas são positivos, sendo que os baixos índices denotam em menor similaridade, foram criados através da média aritmética não ponderada (“group average clustering”: UPGMA). Modelos nulos foram obtidos através de randomizações de Monte Carlo, verificando as congruências entre as matrizes de “M-H” e “cc” interagindo com matrizes taxonômicas (modo R, definindo relações entre descritores) e matrizes de guildas (modo Q). A interação entre a diversidade beta representando matrizes nulas, com as informações ecológicas e taxonômicas, testam a hipótese nula de que a distribuição das espécies nos ambientes é ao acaso, ou se há significativa correlação, sugerindo possível relação causal entre os padrões ob-

servados em campo. Na análise, os dados nominais foram transformados em valores de arco seno para padronizar as matrizes e depois em medidas de dissimilaridade (distância taxonômica) para gerar coeficientes entre todos os pares de descritores e reduzir a multidimensionalidade das matrizes de dados para matrizes de similaridade (Douglas e Matthews 1992), utilizando o FITOPAC (Shepherd 1992). Na elaboração das matrizes taxonômicas, foram consignados os seguintes valores: 1 para pares de espécies, 2 para espécies congêneres, 3 para espécies de mesma Subfamília, 4 para as espécies de mesma Família, 5 para as de mesma Subordem, 6 para as de mesma Ordem e 7 para as espécies de mesma Classe. O teste de Mantel pareado foi utilizado para:

- i) avaliar as correlações entre as matrizes de Morisita-Horn e as matrizes de guildas (métodos e campanhas separados);
- ii) avaliar as correlações entre a matriz de similaridade de Jaccard e as matrizes de guildas (métodos e campanhas reunidos);
- iii) avaliar as correlações entre as matrizes de Morisita-Horn e as matrizes taxonômicas (métodos e campanhas separados);
- iv) avaliar as correlações entre a matriz de similaridade de Jaccard e a matriz taxonômica (métodos e campanhas reunidos);
- v) calcular as correlações cofenéticas para todos os dendrogramas (Manly 1991).

As randomizações foram calculadas com 1000 permutações, tanto objetivando as correlações entre as matrizes, quanto para o cômputo das correlações cofenéticas dos dendrogramas. Utilizou-se para estas análises o programa NT-SYSp 2.02i (Rohlf 1998).

RESULTADOS

Os valores cofenéticos obtidos para todos os dendrogramas variaram entre os valores: $r = 0,913$ e $r = 0,872$ significativos a 1%, e $r = 0,974$ e $r = 0,899$ significativos a 5%, indicando que no processo de síntese na elaboração dos dendrogramas não houve distorção exacerbada de informação das matrizes originais. Um valor cofenético “r” acima de 0,8 é considerado aceitável em função da pequena distorção da matriz original (Valentin, 2000). A análise da diversidade beta obtida por observações gerou 2 dendrogramas. Estes agrupamentos, baseados no índice qualitativo e quantitativo de Morisita-Horn para levantamentos de inverno e verão encontram-se nas figuras 1 e 2, juntamente com os respectivos valores de cofenética. De acordo com estes dendrogramas,

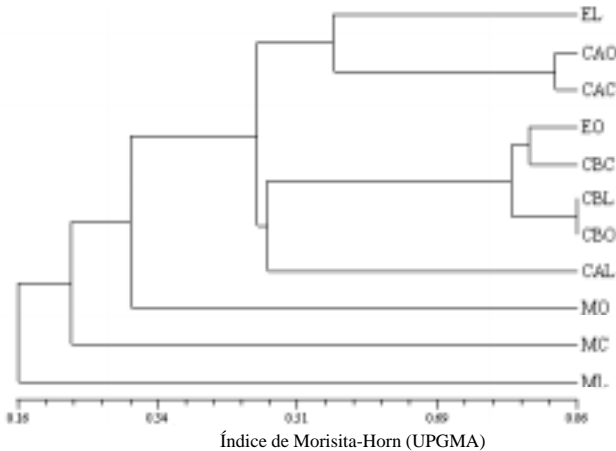


Figura 1. Dendrograma do índice de Morisita-Horn para observações de inverno ($r = 0,913$, $p = 0,002$). Siglas: EL - Eucaliptal leste, EO - Eucaliptal oeste, CBL - Capoeira baixa leste, CBO - Capoeira baixa oeste, CBC - Capoeira baixa ciliar, CAL - Capoeira alta leste, CAO - Capoeira alta oeste, CAC - Capoeira alta ciliar, ML - Mata alta leste, MO - Mata alta oeste, MC - Mata alta ciliar.

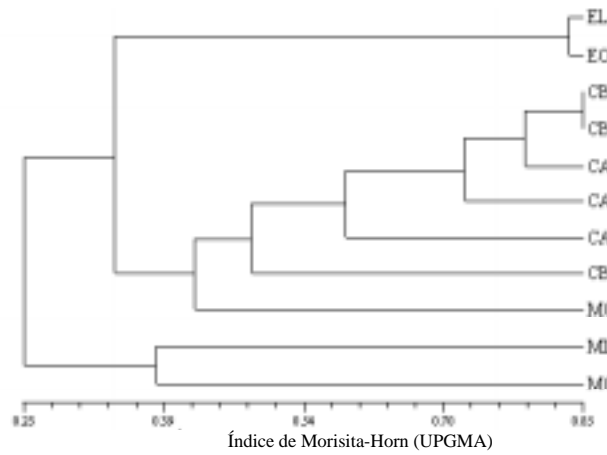


Figura 2. Dendrograma do índice de Morisita-Horn para observações de verão, ($r = 0,865$, $p = 0,002$). Siglas: EL - Eucaliptal leste, EO - Eucaliptal oeste, CBL - Capoeira baixa leste, CBO - Capoeira baixa oeste, CBC - Capoeira baixa ciliar, CAL - Capoeira alta leste, CAO - Capoeira alta oeste, CAC - Capoeira alta ciliar, ML - Mata alta leste, MO - Mata alta oeste, MC - Mata alta ciliar.

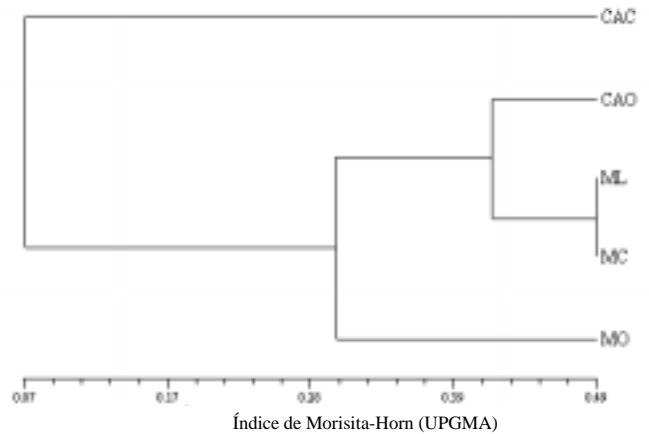


Figura 3. Dendrograma do índice de Morisita-Horn para capturas de inverno, ($r = 0,899$, $p = 0,012$). Siglas: EL - Eucaliptal leste, EO - Eucaliptal oeste, CBL - Capoeira baixa leste, CBO - Capoeira baixa oeste, CBC - Capoeira baixa ciliar, CAL - Capoeira alta leste, CAO - Capoeira alta oeste, CAC - Capoeira alta ciliar, ML - Mata alta leste, MO - Mata alta oeste, MC - Mata alta ciliar.

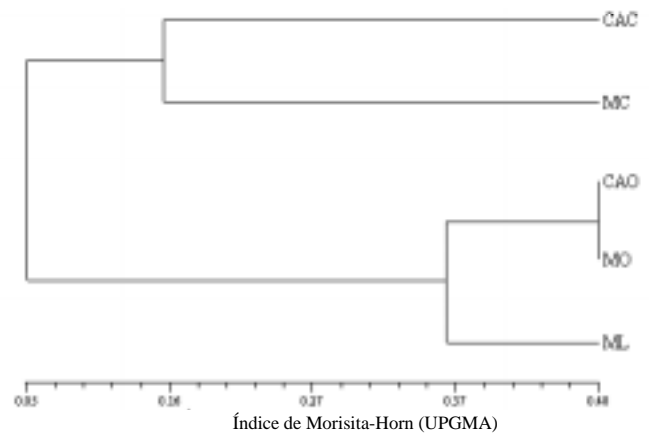


Figura 4. Dendrograma do índice de Morisita-Horn para capturas de verão ($r = 0,974$, $p = 0,033$). Siglas: EL - Eucaliptal leste, EO - Eucaliptal oeste, CBL - Capoeira baixa leste, CBO - Capoeira baixa oeste, CBC - Capoeira baixa ciliar, CAL - Capoeira alta leste, CAO - Capoeira alta oeste, CAC - Capoeira alta ciliar, ML - Mata alta leste, MO - Mata alta oeste, MC - Mata alta ciliar.

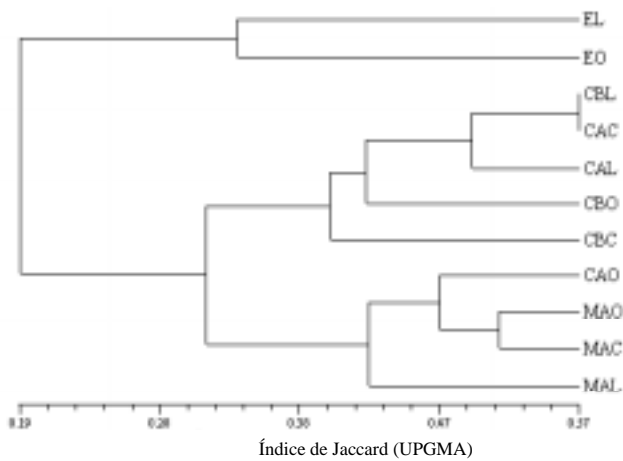


Figura 5. Dendrograma do índice de similaridade de Jaccard para ambos, os métodos e as amostragens ($r = 0,872$, $p = 0,002$). Siglas: EL - Eucaliptal leste, EO - Eucaliptal oeste, CBL - Capoeira baixa leste, CBO - Capoeira baixa oeste, CBC - Capoeira baixa ciliar, CAL - Capoeira alta leste, CAO - Capoeira alta oeste, CAC - Capoeira alta ciliar, ML - Mata alta leste, MO - Mata alta oeste, MC - Mata alta ciliar.

as Matas altas, fragmentadas e desbastadas seletivamente, foram os ambientes mais dissimilares entre si e em relação aos outros ambientes. A análise da diversidade beta obtida por capturas gerou 2 dendrogramas. Estes agrupamentos, baseados no índice qualitativo e quantitativo de Morisita-Horn para levantamentos de inverno e verão encontram-se nas figuras 3 e 4, juntamente com os respectivos coeficientes de correlação cofenética. Em ambos dendrogramas formaram-se dois grandes grupos, um composto por 3 ou 4 unidades amostrais mais similares apresentando valores de 0,29 e 0,37, respectivamente; outro bastante dissimilar representado pela Capoeira alta ciliar e também pela Mata alta ciliar, na figura 4. A análise da diversidade beta obtida através de ambos os métodos gerou 1 dendrograma. Este agrupamento, baseado na similaridade de Jaccard (presença e ausência) para os levantamentos de inverno e verão encontra-se na figura 5, juntamente com o respectivo valor de correlação cofenética. Segundo esta análise, os Eucaliptais foram os ambientes mais dissimilares entre si e em relação aos outros ambientes, quanto à composição específica.

Observa-se, em todos os cinco dendrogramas acima, que não houve segregação bem definida entre Capoeiras altas e baixas.

As correlações de Mantel entre as matrizes de Morisita-Horn com as matrizes de guildas e com as matrizes taxonômicas podem ser interpretadas através dos respectivos valores de interação (r) encontrados na tabela 4 para observações e na tabela 5 para capturas. As correlações de Mantel entre a matriz de similaridade (cc), com as matrizes de guildas, e também com as matrizes taxonômicas podem ser interpretadas através dos respectivos valores de interação encontrados na tabela 6. Estas interações mostraram congruência entre as matrizes de Morisita-Horn e as matrizes de guildas, assim como entre a matriz de Jaccard e as matrizes de guildas, corroborando a hipótese de que a distribuição das espécies pelos ambientes não é aleatória, e indicando que houve coerên-

Tabela 4. Interação de Mantel entre as matrizes taxonômicas, de guildas, e de Morisita-Horn (MH) obtidas através de observações. Siglas: MH - Morisita-Horn, D/H - dieta e hábitat, D - dieta, H - hábitat, DC - distribuição geográfica.

Matrizes	Inverno		Verão	
	r	p	r	p
MH vs. Guilda D/H	0,514	0,019	0,843	0,001
MH vs. Guilda D	0,407	0,039	0,800	0,001
MH vs. Guilda H	0,497	0,020	0,843	0,001
MH vs. Guilda DG	0,484	0,009	0,833	0,001
MH vs. Taxonômica	0,016	0,042	0,012	0,084

Tabela 5. Interação de Mantel entre as matrizes taxonômicas, de guildas, e de Morisita-Horn (MH) obtidas através de capturas. Siglas: MH - Morisita-Horn, D/H - dieta e hábitat, D - dieta, H - hábitat, DC - distribuição geográfica.

Matrizes	Inverno		Verão	
	r	p	r	p
MH vs. Guilda D/H	0,884	0,022	0,934	0,013
MH vs. Guilda D	0,902	0,023	0,881	0,037
MH vs. Guilda H	0,886	0,020	0,915	0,024
MH vs. Guilda DG	0,910	0,016	0,927	0,005
MH vs. Taxonômica	0,052	0,031	0,043	0,048

Tabela 6. Interação de Mantel entre a matriz taxonômica, e as matrizes de guildas com a matriz de similaridade de Jaccard (cc), ambos os métodos e amostragens. Siglas: cc - Jaccard, D/H - dieta e hábitat, D - dieta, H - hábitat, DC - distribuição geográfica.

Matrizes	r	p
cc vs. Guilda D/H	0,974	0,001
cc vs. Guilda D	0,987	0,001
cc vs. Guilda H	0,959	0,001
cc vs. Guilda DG	0,980	0,001
cc vs. Taxonômica	0,020	0,009

cia na determinação das guildas, uma vez que elas apresentaram padrões de distribuição em função dos ambientes, altamente congruentes com os padrões de distribuição qualitativa/quantitativa e qualitativa das espécies. Isto aplica-se aos dois métodos de inventário, nas duas estações. Exceto para as observações de inverno.

As guildas propostas explicaram a variabilidade em nível beta entre 80% e 98%, exceto para a amostragem realizada através de observações na estação seca, onde as interações de Mantel diminuíram e as relações de congruência explicaram apenas de 40,7% a 51,4% da variabilidade expressa pelas matrizes de Morisita-Horn e Jaccard.

As matrizes taxonômicas mostraram-se indicadores impróprios da estrutura geral das assembléias quanto aos aspectos de composição (índice de Jaccard) e composição e abundância (índice de Morisita-Horn).

A relação de espécies agrupadas em guildas encontra-se no anexo 1.

DISCUSSÃO

A segregação entre Capoeiras altas e baixas em relação aos índices de Morisita-Horn e Jaccard foi fraca, significando que a composição de espécies e abundância de indivíduos são muito similares nestes tipos de ambientes. Os dendrogramas de observações de verão e de Jaccard sugerem um “continuum” de gradiente ambiental, onde a complexidade de diversidade das assembléias aumenta dos Eucaliptais em direção às Matas altas. Tal como sugerido por Almeida *et al.* (*op. cit.*) observando a análise de variância onde os ambientes haviam sido agrupados em blocos. Os Eucaliptais apresentam-se como ambientes mais dissimilares entre si e em relação aos demais no dendrograma de Jaccard. Deve-se o fato provavelmente ao caráter homogêneo da cultura e simplicidade estrutural dos sub-bosques, tornando estes habitats pouco atrativos. Desta maneira, poucas aves visitariam ou estabeleceriam territórios. Como consequência quanto à diversidade, algumas características notáveis das assembléias são os baixos números de espécies e de indivíduos. As composições observadas seriam principalmente devido à visitação e/ou colonização das aves provenientes dos ambientes de entorno. Assim, cada Eucaliptal inserido em uma paisagem de mosaico única, apresentaria composição peculiar em amostragens não grandes em demasia. As Matas altas mostram-se semelhantes quanto à composição específica, como simulado por Urban e Smith (1989) e observado por Allegrini (1997), possivelmente em decorrência da taxa de substituição de espécies que diminui nos estágios mais avançados de sucessão vegetal. Apesar disto, são os ambientes mais dissimilares em relação aos demais e entre si quando a variável abundância de indivíduos está presente (M-H). Isto significa que apesar das simplificações, a medida que a variabilidade aumenta, os ambientes se distinguem mais. Odum (1950) encontrou resultados semelhantes utilizando índices de porcentagens de diferenças referentes à composição específica e densidade de aves por área. Os dendrogramas elaborados com dados de captura possuem menor capacidade de inferência ambiental, pois como as abundâncias obtidas através de redes-neblina são muito menores, o acaso assume grande importância na definição dos agrupamentos. Fenômenos que congregam muitas aves, como a passagem de um bando misto, de uma correição de formigas carnívoras, ou a captura de espécies com chamado agonístico, atraindo outras em direção às redes, podem ter influenciado os resultados, haja visto a sensibilidade do índice de M-H para as espécies mais comuns aos ambientes e abundantes, cujos números de indivíduos foram peculiarmente baixos. Ao contrário, a reunião de todos os dados qualitativos aumentou a definição dos ambientes em agrupamentos, como observa-se no dendrograma de presença e ausência (figura 5).

As interações de Mantel resultaram em altos valores de “r”, mostrando grande congruência entre as matrizes de diversidade beta e as matrizes de guildas, corroborando a hipótese de que a distribuição das espécies pelos ambientes não é aleatória, e mostrando que houve coerência na determinação das guildas, uma vez que elas apresentaram padrões

de distribuição em função dos ambientes altamente congruentes com os padrões de distribuição qualitativa e quantitativa das espécies. Este fato ocorreu exceto para as observações de inverno, cujos valores apesar de significativos, foram baixos, principalmente para a interação entre a matriz das guildas D (dieta) e a matriz de Morisita-Horn, sugerindo que possivelmente na estação seca, as assembléias se estruturam de modo diferenciado, provavelmente em função do caráter semi-descidua da vegetação, implicando na diminuição de recursos alimentares como néctar, frutos e artrópodes, tal como observado por Greenberg (1981), Loiselle e Blake (1994) e discutido por Recher (1990). Flores *et al.* (2001) observaram a forte influência da sazonalidade sobre a avifauna de floresta semi-descidua em nível gama. A escassez de recursos, pode ainda estar potencializada pelas fragmentações e simplificações que têm havido na estrutura das matas. A condição de paisagem em mosaico, onde a fisionomia florestal antes dominante foi sendo substituída por capoeiras e fragmentos simplificados, pode estar facilitando (pela proximidade entre os tipos fisionômicos: efeito de colonização) e potencializando (pelas simplificações: diminuição do volume de habitat disponível) estas alterações sazonais para aproximadamente algo mais de 30% da diversidade em nível gama na estação seca, pois, as diferenças entre os valores de “r” de inverno e verão, obtidos através da interação de Mantel entre as matrizes de guildas “versus” a matriz de Morisita-Horn foram: D/H vs. M-H = 0,329; D vs. M-H = 0,393; H vs. M-H = 0,346; DG vs. M-H = 0,349. O impacto de fragmentação florestal na região é recente; Oren (1988) reporta que o número de serrarias atuando no oeste do Maranhão variou de 79 em 1975, atingindo um pico de 409 em 1980. Segundo informação obtida no ano de 2001 junto ao IBAMA, Gerência Regional de Imperatriz MA, nos últimos 21 anos, das 300 serrarias que operavam na região deste estudo, 245 estão desativadas. Então, se na época da pesquisa, estivesse havendo uma resiliência ou persistência natural de algumas populações de aves, este possível fenômeno também estaria agravando a disputa por recursos sobretudo no inverno. Putman (1996) define resiliência como a capacidade de um sistema (comunidade) de se restabelecer durante ou após algum distúrbio, e continuar funcionando ainda que sua composição e estrutura possam ter mudado substancialmente. O termo persistência não implica em restabelecimento, seria o tempo de sobrevivência de um sistema ou de algum elemento definido dentro dele. Assim, uma população poderia ser mais estável que outra, demorando mais ou menos tempo para se extinguir. Futuras análises, investigando melhor possíveis flutuações populacionais entre os ambientes ao longo das estações, poderiam talvez, evidenciar correlações entre este fenômeno e a suposta alteração na estrutura das assembléias. As interações de Mantel obtidas através de capturas, exceto para a taxonomia, mantiveram-se elevadas nas duas estações, sugerindo que a amplitude de variação sazonal das assembléias de sub-bosque seja menor, ou não foi detectada tendo em vista o tamanho da amostra. As correlações entre a diversidade beta e os modelos taxonômicos foram: i) não significativa para observações de verão; ii) significativa (5%),

porém baixa no período da seca. Para capturas, estas correlações foram baixas, apesar de significativas a 5%. Para métodos e amostragens reunidos a correlação foi significativa (1%) e baixa. Isto mostra que os modelos taxonômicos propostos provavelmente têm pouca influência na determinação da diversidade beta, sendo indicadores impróprios da estrutura geral das assembléias quanto aos aspectos de composição e abundância. A diversidade beta das assembléias seria mais determinada pela distribuição geográfica e pela ecologia das espécies (hábitos alimentares e habitats) do que pela taxonomia utilizada nestas análises.

AGRADECIMENTOS

A Benedito D. do Amaral, Denize A. Machado, João R. de Freitas, Fábio Röhe, Márcio P. Carvalho, André L. Ravetta, Fábio R. Dário, Murilo G. Mello, Cássio G. Cezare, Ionara A. Fernandes, Sílvia H. de Oliveira, Maurício de A. Voivodic, Miguel P. Júnior, João L. F. Batista, Jefferson L. Polizel, Irngard R. de Almeida.

REFERÊNCIAS

- Ab'Sáber, A. N. (1977) Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52:1-21.
- Aleixo, A. (1999) Effects of a selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *Condor* 101:537-548.
- Aleixo, A. e J. M. E. Vielliard (1995) Composição e dinâmica da avifauna da mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12:493-511.
- Allegrini, M. F. (1997) *Avifauna como possível indicador ecológico para os estádios de regeneração da Mata Atlântica*. Tese de mestrado. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Almeida, A. F. de (1982) Análise das categorias de nichos tróficos das aves de matas ciliares e capoeiras em Anhembi, estado de São Paulo. *Silvic. S. Paulo* 15:1787-1795.
- Almeida, A. de; H. T. Z. do Couto e A. F. de Almeida (2002) Diversidade alfa de aves em habitats secundários da Pré-Amazônia maranhense, Brasil. Submetido para *Ararajuba*.
- Bierregard, R. O. Jr. e T. E. Lovejoy, (1989) Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19:215-241.
- Douglas, M. E. e W. J. Matthews (1992) Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater fish assemblage. *Oikos* 65:213-224.
- Dunning, J. S. (1987) *South American Birds, a photographic guide to identification*. Pennsylvania: Harrowood Books.
- Eiten, G. (1994) *Dois travessias na vegetação do Maranhão*. Brasília: Editora da Universidade de Brasília.
- Flores, B.; D. I. Rumiz, e G. Cox (2001) Avifauna del bosque semi-deciduo Chiquitano (Santa Cruz, Bolivia) antes e después de um aprovechamiento florestal selectivo. *Ararajuba* 9:21-32.
- Frisch, J. D. (1981) *Aves brasileiras*. São Paulo: Dalgas-Ecoltec.
- Grantsau, R. (1989) *Os beija-flores do Brasil*. Rio de Janeiro: Expressão e Cultura.
- Greenberg, R. (1981) The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 13:241-251.
- Hempel, A. (1949) Estudo da alimentação natural de aves silvestres do Brasil. *Arq. Inst. Biol. S. Paulo* 19:237-268.
- Hilty, S. L. e W. L. Brown, (1986) *A guide to the birds of Colombia*. Princeton: Princeton University Press.
- Karr, J. R. (1981) Surveying birds in the tropics. *Studies in Avian Biology* 6:62-67.
- Loisele, B. e J. G. Blake (1994) Annual variation in birds and plants of a second-growth woodland. *Condor* 96:368-380.
- Ludwig, J. A. e J. F. Reynolds (1988) *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. New York: J. Wiley e Sons, Inc.
- Magurran, A. E. (1989) *Diversidad Ecológica y su Medición*. Barcelona: Veda.
- Manly, B. J. (1991) *Randomization and Monte Carlo methods in Biology*. London: Chapman & Hall.
- Meyer de Schauensee, R. (1966) *The Species of Birds of South America and Their Distribution*. Narbeth: Livingston.
- (1970) *A Guide to the Birds of South America*. Narbeth: Livingston.
- Meyer de Schauensee, R. e Phelps Jr., W.H. (1979) *A Guide to the Birds of Venezuela*. Princeton: Princeton University Press.
- Moojen, J.; J. M. C. Carvalho e H. S. Lopes (1941) Observações sobre o conteúdo gástrico das aves brasileiras. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 36:405-444.
- Motta-Junior, J. C. (1990) Estrutura trófica e composição de três habitats terrestres na região central do Estado de São Paulo. *Ararajuba* 1:65-71.
- Nagy, J. G. e J. B. Haufler (1987) Nutrición de los Animales Silvestres, p.135-149. Em: S.D. Schemnitz (ed.). *Manual de Técnicas de Gestión de Vida Silvestre*. The Wildlife Society.
- Narosky, T. e Yzurieta, D. (1989) *Birds of Argentina and Uruguay; a field guide*. Buenos Aires: Editora Vasquez Mazzini.
- Novaes, F. C. e M. F. C. Lima (1998) *Aves da Grande Belém. Municípios de Belém e Ananindeua, Pará*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Oniki, Y. (1991) Marcação e estudo de aves pelo corte de penas. *Revista Ornitológica Mineira* 39:14-15.
- Odum, E. P. (1950) Bird populations of the highlands (North Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology* 31:587-605.
- Oren, D. C. (1988) Uma reserva biológica para o Maranhão. *Ciência Hoje* 8:36-45.
- (1992) Conservação da natureza na Amazônia brasileira: uma orientação sobre prioridades baseada em aves. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, série Zoologia 8:259-268.
- Pinto, O. (1947) Contribuição à ornitologia do baixo Amazonas, estudo crítico de uma coleção de aves do Pará. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo* 5:311-482.
- Pinto, O. (1949a) Esboço monográfico dos Columbidae brasileiros. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo* 7:241-324.
- (1949b) Conceito atual e nomenclatura revista das aves alistadas no "catálogo" de E. Sneath. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 10:1-409.
- Putman, R. J. (1996) *Community Ecology*. London: Chapman & Hall.
- Recher, H. F. (1990) Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biology* 13:333-336.
- Ridgely, R. S. e G. Tudor. (1989a) *The birds of South America, v.1, The Oscine Passerines*. Austin: University of Texas Press.
- (1989b) *The birds of South America, v.2, The Suboscine Passerines*. Austin: University of Texas Press.
- Rohlf, F. J. (1988) *NTSYSsp 2.02i*. New York: Exter Software Inc.
- Root, R. B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Schubart, O.; A. Aguirre e H. Sick (1965) Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. *Arquivos de Zoologia* 12:95-249.
- Shephert, G. J. (1992) *FITOPAC 2.04c*. Campinas: UNICAMP.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Sneath, E. (1914) *Catálogo das aves Amazônicas*. Boletim do Museu Goeldi 8:1-530.
- Stotz, D. F. e R. O. Bierregaard (1989) The birds of the fazendas Porto Alegre, Esteio e Dimona north of Manaus, Amazonas, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 49:861-872.

- Urban, D. L. e T. M. Smith (1989) Microhabitat pattern and structure of forest bird communities. *The American Naturalist* 133:811-829.
- Valentin, J. L. (2000) *Ecologia numérica, uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos*. Rio de Janeiro: Interciência.
- Vielliard, J. M. E. (1995a) *Aves do Parque Nacional Serra da Capivara*. UNICAMP, FINEP, FUMDHAM, compact disc.
- (1995b) *Cantos de Aves do Brasil*. UNICAMP, Academia Brasileira de Ciências, SBO, Atualidades Ornitológicas, CNPQ, IBAMA, IPEVS, compact disc.
- (1995c) *Guia Sonoro de Aves do Brasil, CD 1*. UNICAMP, Academia Brasileira de Ciências, SBO, Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, Atualidades Ornitológicas, CNPQ, IBAMA, IPEVS, compact disc.
- Villee, C. A.; W. F. Walker Jr. e F. E. Smith (1970) *Zoologia*. México DF: Interamericana.
- Whittaker, R. H. (1977) Evolution of species diversity in land communities, p. 1-67. Em: M.K. Hecht, W.C. Steere e B. Wallace (eds.) *Evolutionary Biology* 10. New York: Plenum.
- Wiens, J. A. (1989) *The Ecology of Bird Communities, Vol.1: Foundations and Patterns*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Willis, E. O. (1979) The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos do Museu de Zoologia* 33:1-25.
- Wilson, J. B. (1999) Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86:507-522.
- Wolda, H. (1981) Similarities indices, sample size, and diversity. *Oecologia* 50:296-302.

Anexo 1. Classificação de espécies do oeste do Maranhão em guildas.

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
Carnívoros grandes: aquáticos e/ou palustres			
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	C	A	EA
<i>Anhinga anhinga</i>	C	A	EA
<i>Ardea cocoi</i>	C	A	EA
<i>Casmerodius albus</i>	C	A	EA
<i>Butorides striatus</i>	C	A	EA
<i>Pilherodius pileatus</i>	C	A	EA
<i>Tigrisoma lineatum</i>	C	A	EA
<i>Botaurus pinnatus</i>	C	A	EA
<i>Ciconia maguari</i>	C	A	EA
<i>Phaetusa simplex</i>	C	A	EA
<i>Rhynchops niger</i>	C	A	EA
<i>Ceryle torquata</i>	C	A	EA
<i>Chloroceryle amazona</i>	C	A	EA
Carnívoros grandes: em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Elanus leucurus</i>	C	AA	EA
<i>Gampsonyx swainsonii</i>	C	AA	EA
<i>Elanoides forficatus</i>	C	AA	EA
<i>Ictinia plumbea</i>	C	AA	EA
<i>Buteo brachyurus</i>	C	AA	EA
<i>Asturina nitida</i>	C	AA	EA
<i>Rupornis magnirostris</i>	C	AA	EA
<i>Buteogallus meridionalis</i>	C	AA	EA
<i>Buteogallus urubitinga</i>	C	AA	EA
<i>Geranospiza caerulescens</i>	C	AA	EA
<i>Herpetotheres cachimans</i>	C	AA	EA
<i>Daptrius ater</i>	C	AA	A
<i>Milvago chimachima</i>	C	AA	EA
<i>Polyborus plancus</i>	C	AA	EA
<i>Falco rufifigularis</i>	C	AA	EA
<i>Tyto alba</i>	C	AA	EA
<i>Otus choliba</i>	C	B	EA
<i>Glaucidium brasilianum</i>	C	B	EA

Anexo 1. Continuação

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
Carnívoros grandes florestais			
<i>Leptodon cayanensis</i>	C	F	EA
<i>Leucopternis</i> sp	C	F	–
<i>Daptrius americanus</i>	C	F	EA
Herbívoros aquáticos			
<i>Opisthocomus hoazin</i>	H	A	EA
Herbívoros: em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Zenaida auriculata</i>	H	AA	EA
<i>Columbina talpacoti</i>	H	AA	EA
<i>Columbina picui</i>	H	AA	EA
<i>Claravis pretiosa</i>	H	B	EA
<i>Scardafella squammata</i>	H	AA	EA
<i>Leptotila verreauxi</i>	H	AA	EA
<i>Aratinga solstitialis jandaya</i>	H	AA	EA
<i>Aratinga aurea</i>	H	AA	EA
<i>Forpus xanthopterygus</i>	H	AA	EA
<i>Brotogeris chiriri</i>	H	AA	EA
<i>Brotogeris</i> sp	H	AA	EA
Herbívoros florestais			
<i>Columba speciosa</i>	H	F	EA
<i>Columba cayemensis</i>	H	F	EA
<i>Columba subvinacea</i>	H	F	A
<i>Columba plumbea</i>	H	F	EA
<i>Leptotila rufaxilla</i>	H	F	EA
<i>Geotrygon montana</i>	H	F	EA
<i>Guaruba guarouba</i>	H	F	E
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	H	F	EA
<i>Pyrrhura perlata</i>	H	F	E
<i>Pyrrhura picta</i>	H	F	A
<i>Pionus menstruus</i>	H	F	EA
<i>Pionus maximiliani</i>	H	F	EA
<i>Amazona amazonica</i>	H	F	EA
<i>Amazona farinosa</i>	H	F	EA
Carnívoros pequenos: insetívoros do espaço aéreo			
<i>Chordeiles rupestris</i>	I	E	A
<i>Chaetura</i> sp	I	E	
<i>Panyptila cayennensis</i>	I	E	EA
<i>Tachycineta albiventer</i>	I	E	EA
<i>Phaeoprogne tapera</i>	I	E	EA
<i>Progne chalybea</i>	I	E	EA
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	I	E	EA
Carnívoros pequenos: insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Laterallus viridis</i>	I	AA	EA
<i>Coccyzus euleri</i>	I	B	EA
<i>Piaya cayana</i>	I	G	EA
<i>Piaya minuta</i>	I	G	EA
<i>Crotophaga ani</i>	I	AA	EA

Anexo 1. Continuação

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
<i>Guira guira</i>	I	AA	EA
<i>Tapera naevia</i>	I	B	EA
<i>Nyctibius griseus</i>	I	B	EA
<i>Chordeiles acutipennis</i>	I	AA	EA
<i>Podager nacunda</i>	I	AA	EA
<i>Nyctidromus albicollis</i>	I	B	EA
<i>Caprimulgus parvulus</i>	I	B	EA
<i>Chloroceryle americana</i>	C	A	EA
<i>Chloroceryle inda</i>	C	A	EA
<i>Taraba major</i>	I	B	EA
<i>Sakesphorus luctuosus</i>	I	B	E
<i>Thamnophilus doliatus</i>	I	B	EA
<i>Thamnophilus palliatus</i>	I	B	EA
<i>Furnarius leucopus</i>	I	AA	EA
<i>Synallaxis frontalis</i>	I	AA	EA
<i>Synallaxis albescens</i>	I	AA	EA
<i>Synallaxis gujanensis</i>	I	AA	A
<i>Certhiaxis cinnamomea</i>	I	AA	EA
<i>Cranioleuca vulpina</i>	I	B	EA
<i>Camptostoma obsoletum</i>	I	AA	EA
<i>Phaeomyias murina</i>	I	AA	EA
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	I	B	EA
<i>Hemitriccus striaticollis</i>	I	B	EA
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	I	B	EA
<i>Todirostrum cinereum</i>	I	AA	A
<i>Todirostrum maculatum</i>	I	AA	A
<i>Todirostrum fumifrons</i>	I	AA	EA
<i>Tolmomyias flaviventris</i>	I	B	EA
<i>Myiophobus fasciatus</i>	I	B	EA
<i>Fluvicola nengeta</i>	I	AA	EA
<i>Campylorhynchus turdinus</i>	I	B	EA
<i>Donacobius atricapillus</i>	I	AA	EA
<i>Thryothorus leucotis</i>	I	B	EA
<i>Troglodytes aedon</i>	I	AA	EA
<i>Polioptila plumbea</i>	I	AA	EA
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	I	AA	EA
<i>Vireo olivaceus</i>	I	AA	EA
<i>Hylophilus pectoralis</i>	I	AA	EA
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	I	A	EA
<i>Nemosia pileata</i>	I	AA	EA
Carnívoros pequenos: insetívoros florestais			
<i>Crotophaga major</i>	I	B	EA
<i>Chloroceryle aenea</i>	C	F	EA
<i>Thamnophilus punctatus</i>	I	F	EA
<i>Thamnophilus aethiops</i>	I	F	EA
<i>Thamnophilus amazonicus</i>	I	F	A
<i>Dysithamnus mentalis</i>	I	F	EA
<i>Thamnomanes caesius</i>	I	F	EA

Anexo 1. Continuação

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
<i>Myrmotherula axillaris</i>	I	F	EA
<i>Myrmotherula hauxwelli</i>	I	F	A
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	I	F	A
<i>Formicivora rufa</i>	I	F	E
<i>Formicivora grisea</i>	I	F	EA
<i>Cercomacra cinerascens</i>	I	F	A
<i>Cercomacra laeta</i>	I	F	A
<i>Pyriglena leuconota</i>	I	F	EA
<i>Sclateria naevia</i>	I	F	A
<i>Hylophylax poecilonota</i>	I	F	A
<i>Formicarius analis</i>	I	F	A
<i>Conopophaga roberti</i>	I	F	E
<i>Philydor ruficaudatus</i>	I	F	A
<i>Automolus infuscatus</i>	I	F	A
<i>Automolus rufipileatus</i>	I	F	A
<i>Sclerurus mexicanus</i>	I	F	EA
<i>Myiopagis gaimardii</i>	I	F	EA
<i>Mionectes oleagineus</i>	I	F	EA
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	I	F	EA
<i>Lophotriccus galeatus</i>	I	F	A
<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>	I	F	A
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	I	F	EA
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	I	F	EA
<i>Platyrinchus saturatus</i>	I	F	A
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	I	F	EA
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	I	F	A
<i>Myiobius atricaudus</i>	I	F	EA
<i>Lathrotriccus euleri</i>	I	F	EA
<i>Attila spadiceus</i>	I	F	EA
<i>Thryothorus genibarbis</i>	I	B	EA
<i>Microcerculus marginatus</i>	I	F	A
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	I	F	EA
<i>Basileuterus flaveolus</i>	I	F	EA
Insetívoros escaladores de troncos em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Picumnus cirratus</i>	I	AA	EA
<i>Picumnus exilis</i>	I	B	EA
<i>Picumnus</i> sp	I	AA	–
<i>Colaptes melanochloros</i>	I	AA	EA
<i>Melanerpes candidus</i>	I	AA	EA
<i>Veniliornis passerinus</i>	I	AA	EA
<i>Xiphorhynchus picus</i>	I	B	EA
Insetívoros escaladores de troncos florestais			
<i>Piculus flavigula</i>	I	F	EA
<i>Celeus elegans</i>	I	F	A
<i>Dryocopus lineatus</i>	I	F	EA
<i>Melanerpes cruentatus</i>	I	F	A
<i>Campephilus rubricollis</i>	I	F	A

Anexo 1. Continuação

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
<i>Xenops minutus</i>	I	F	EA
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	I	F	EA
<i>Dendrocincla merula</i>	I	F	A
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	I	F	EA
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	I	F	EA
<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	I	F	A
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	I	F	EA
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	I	F	EA
<i>Xiphorhynchus spixii</i>	I	F	A
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	I	F	A
Carnívoros pequenos: insetívoros em vôo em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Galbula ruficauda</i>	I	B	EA
<i>Nystalus chacuru</i>	I	B	EA
<i>Nystalus striolatus</i>	I	B	A
<i>Myiarchus ferox</i>	I	AA	EA
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	I	AA	EA
<i>Myiarchus swainsoni</i>	I	AA	EA
<i>Philohydor lictor</i>	I	AA	EA
<i>Pitangus sulphuratus</i>	I	AA	EA
<i>Megarhynchus pitangua</i>	I	AA	EA
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	I	AA	EA
<i>Myiozetetes similis</i>	I	AA	EA
<i>Tyrannus melancholicus</i>	I	AA	EA
Carnívoros pequenos: insetívoros em vôo no dossel e/ou borda florestal			
<i>Brachygalba lugubris</i>	I	F	EA
<i>Galbula cyanicollis</i>	I	F	A
<i>Notharchus macrorhynchus</i>	I	F	EA
<i>Notharchus tectus</i>	I	F	A
<i>Bucco tamatia</i>	I	F	A
<i>Malacoptila rufa</i>	I	F	A
<i>Monasa spp</i>	I	F	EA
<i>Chelidoptera tenebrosa</i>	I	F	EA
<i>Colonia colonus</i>	I	F	EA
Carnívoros necrófagos			
<i>Coragyps atratus</i>	N	E	EA
<i>Cathartes aura</i>	N	E	EA
<i>Cathartes burrovianus</i>	N	E	EA
Onívoros aquáticos e/ou palustres			
<i>Anhima cornuta</i>	O	A	EA
<i>Jacana jacana</i>	O	A	EA
<i>Hoploxypterus cayanus</i>	I	A	EA
Onívoros frugívoros/insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Elaenia flavogaster</i>	O	AA	EA
<i>Myiodynastes maculatus</i>	O	AA	EA
<i>Empidonomus varius</i>	O	AA	EA
<i>Turdus amaurochalinus</i>	O	AA	EA
<i>Mimus saturninus</i>	O	AA	EA

Anexo 1. Continuação

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
<i>Schistochlamys melanopis</i>	O	B	EA
<i>Cissopis leveriana</i>	O	B	EA
<i>Tachyphonus luctuosus</i>	O	B	EA
<i>Tachyphonus rufus</i>	O	AA	EA
<i>Ramphocelus carbo</i>	O	AA	EA
<i>Thraupis episcopus</i>	O	AA	A
<i>Thraupis palmarum</i>	O	AA	EA
<i>Euphonia chlorotica</i>	O	AA	EA
<i>Euphonia violacea</i>	O	B	EA
<i>Euphonia cayennensis</i>	O	B	A
<i>Tangara cayana</i>	O	AA	EA
<i>Conirostrum speciosum</i>	O	AA	EA
<i>Saltator maximus</i>	O	B	EA
<i>Saltator coerulescens</i>	O	B	EA
<i>Saltator atricollis</i>	O	AA	EA
<i>Icterus jamacaii</i>	O	AA	EA
Onívoros: frugívoros/insetívoros florestais			
<i>Trogon viridis</i>	O	F	EA
<i>Trogon violaceus</i>	O	F	EA
<i>Momotus momota</i>	O	F	EA
<i>Pteroglossus aracari</i>	O	F	EA
<i>Pteroglossus inscriptus</i>	O	F	EA
<i>Pteroglossus bitorquatus</i>	O	F	E
<i>Ramphastos vitellinus</i>	O	F	EA
<i>Ramphastos tucanus</i>	O	F	A
<i>Legatus leucophaeus</i>	O	F	EA
<i>Pachyramphus viridis</i>	O	F	EA
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	O	F	EA
<i>Pachyramphus rufus</i>	O	F	A
<i>Tityra cayana</i>	O	F	EA
<i>Tityra semifasciata</i>	O	F	EA
<i>Tityra inquistor</i>	O	F	EA
<i>Pipra rubrocapilla</i>	O	F	EA
<i>Pipra fasciicauda</i>	O	F	EA
<i>Chiroxiphia pareola</i>	O	F	EA
<i>Manacus manacus</i>	O	F	EA
<i>Tyrannneutes stolzmanni</i>	O	F	A
<i>Schiffornis turdinus</i>	O	F	EA
<i>Lipaugus vociferans</i>	O	F	EA
<i>Querula purpurata</i>	O	F	A
<i>Piprites chloris</i>	O	F	EA
<i>Turdus fumigatus</i>	O	F	EA
<i>Turdus leucomelas</i>	O	F	EA
<i>Turdus nudigenis</i>	O	F	E
<i>Granatellus pelzeni</i>	O	F	A
<i>Hemithraupis guira</i>	O	F	EA
<i>Tachyphonus cristatus</i>	O	F	EA
<i>Caryothraustes canadensis</i>	O	F	EA

Anexo 1. Continuação

D/H - dieta e hábitat	“D”	“H”	“DG”
<i>Pitylus grossus</i>	O	F	A
<i>Passerina cyanooides</i>	O	F	A
<i>Psarocolius decumanus</i>	O	F	EA
<i>Cacicus cela</i>	O	F	EA
<i>Icterus cayanensis</i>	O	B	EA
Onívoros: granívoros/insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Volatinia jacarina</i>	O	AA	EA
<i>Sporophila lineola</i>	O	AA	EA
<i>Sporophila nigricollis</i>	O	AA	EA
<i>Oryzoborus angolensis</i>	O	AA	EA
<i>Gnorimopsar chopi</i>	O	AA	EA
<i>Scaphidura oryzivora</i>	O	AA	EA
Onívoros: granívoros/insetívoros florestais			
<i>Tiaris fuliginosa</i>	O	F	EA
<i>Arremon taciturnus</i>	O	F	EA
Onívoros: nectarívoros/insetívoros em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Glaucis hirsuta</i>	NI	B	EA
<i>Phaethornis ruber</i>	NI	B	EA
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	NI	AA	EA
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	NI	B	EA
<i>Lophornis sp</i>	NI	B	-
<i>Hylocharis cyanus</i>	NI	B	EA
<i>Amazilia versicolor</i>	NI	B	EA
<i>Topaza pella</i>	NI	B	A
<i>Heliomaster longirostris</i>	NI	B	EA
<i>Coereba flaveola</i>	NI	AA	EA
Onívoros: nectarívoros/insetívoros florestais			
<i>Phaethornis superciliosus</i>	NI	F	EA
<i>Phaethornis superciliosus</i>	NI	F	EA
<i>Campylopterus largipennis</i>	NI	F	EA
<i>Chlorestes notatus</i>	NI	B	EA
<i>Thalurania furcata</i>	NI	F	EA
<i>Heliothryx aurita</i>	NI	F	EA
Onívoros: terrícolas em bordas e/ou áreas antrópicas			
<i>Crypturellus soui</i>	O	B	EA
<i>Crypturellus parvirostris</i>	O	AA	EA
<i>Rhynchotus rufescens</i>	O	AA	EA
<i>Ortalis superciliaris</i>	O	B	E
<i>Porzana albicollis</i>	O	AA	EA
Onívoros: terrícolas florestais			
<i>Crypturellus undulatus</i>	O	F	EA
<i>Crypturellus tataupa</i>	O	F	EA
<i>Penelope superciliaris</i>	O	F	EA
<i>Penelope pileata</i>	O	F	E

Legenda: “D” - dieta, C - carnívoros, H - herbívoros, N - necrófagos, I - insetívoros, NI - néctar-insetívoros, O - onívoros; “H” - hábitat, AA - áreas abertas e/ou antrópicas, A - aquáticos e/ou palustres, B - borda de mata, E - espaço aéreo, F - florestal, G - generalista; “DG” - distribuição geográfica, A - amazônica, EA - extra amazônica, E - endêmica e/ou com distribuição restrita.

BRANCA