

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS

CRISTINA MAGALHÃES SILVA

**SELEÇÃO SEXUAL E OS RISCOS DE EXTINÇÃO EM PAISAGENS  
FRAGMENTADAS**

Alfenas/MG

2015

CRISTINA MAGALHÃES SILVA

**SELEÇÃO SEXUAL E OS RISCOS DE EXTINÇÃO EM PAISAGENS  
FRAGMENTADAS**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Tecnologia Ambiental da Universidade Federal de Alfenas.

Área de concentração: Ecologia

Orientador: Profa. Dra. Érica Hasui

Alfenas/MG

2015

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)  
Biblioteca Central da Universidade Federal de Alfenas

Silva, Cristina Magalhães  
Seleção sexual e os riscos e extinção em paisagens fragmentadas  
/ Cristina Magalhães Silva. -- Alfenas/MG, 2015.  
137 f.

Orientadora: Érica Hasui.  
Dissertação ( Mestrado em Ecologia e Tecnologia Ambiental ) -  
Universidade Federal de Alfenas, 2015.  
Bibliografia.

1. Extinção (Biologia). 2. Paisagens fragmentadas. 3. Conservação  
da natureza. 4. Dimorfismo sexual (Animais). I. Hasui, Érica. II. Título.



**MINISTERIO DA EDUCAÇÃO**  
**Universidade Federal de Alfenas / UNIFAL-MG**  
**Programa de Pós-graduação – Ecologia e Tecnologia Ambiental**  
 Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700. Alfenas - MG CEP 37130-000  
 Fone: (35) 3299-1419 (Coordenação) / (35) 3299-1392 (Secretaria)  
[www.unifal-mg.edu.br/ppgecoambiental/](http://www.unifal-mg.edu.br/ppgecoambiental/)



### CRISTINA MAGALHÃES SILVA

**“Seleção Sexual e os riscos de extinção em paisagens fragmentadas”**

A Banca julgadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Tecnologia Ambiental pela Universidade Federal de Alfenas. Área de Pesquisa: Meio Ambiente Sociedade e Diversidade Biológica.

Aprovado em: 28 de outubro de 2015.

Profa. Dra. Érika Hasui  
 Instituição: UNIFAL - MG

Assinatura: 

Dr. Danilo Boscolo  
 Instituição: USP

Assinatura: 

Prof. Dr. Flávio Nunes Ramos  
 Instituição: UNIFAL - MG

Assinatura: 

Dedico este trabalho à minha mãe e meu irmão, Mariene e Roberto, e ao meu companheiro Pedro, dos quais sempre tive apoio, e a curiosidade, pois sem a sua existência, nada teria-se iniciado. .

## AGRADECIMENTOS

Foram dois anos caminhando com muito esforço e dedicação, para que este trabalho se tornasse realidade. Porém, não posso dizer que este caminho tenha se tornado extenso ou exaustivo, pois graças ao apoio de pessoas que se já não eram, se tornaram queridas, lembrei dessa passagem com muita alegria e saudade. Agradeço a todos que participaram desses dois anos de quase casamento, “na alegria e na tristeza”.

Em especial agradeço três pessoas: Minha mãe, Mariene, meu companheiro Pedro e minha orientadora Érica Hasui.

Infelizmente, ou felizmente, nós não podemos separar problemas da vida “real” dos problemas acadêmicos, e tanto os últimos anos da minha graduação, como todos os anos do meu mestrado foram atravessados por muitas dificuldades “de gente grande”. Mãe, nesse período nossas vidas mudaram completamente e tivemos que aprender a conviver com outras realidades. Porém, mesmo com todas as barreiras que apareceram, você nunca me desestimulou a seguir os estudos e meus sonhos, pelo contrário, sempre colocou os em primeiro lugar, acima de tudo. Por isso lhe agradeço hoje e sempre.

Assim, não posso deixar de agradecer a você Pedro, meu companheiro, nunca poderia imaginar que a universidade me daria a oportunidade de encontrar, além de sabedoria, também o amor. Você foi meu principal pilar esses anos todos, aquele que estava ali do meu lado em qualquer momento. Você era sempre o primeiro a me dizer que eu era capaz, que essa era minha vocação. Você nunca colocou qualquer impecilho de convivência acima dos meus objetivos e sempre estava disposto a resolver qualquer problema que podia para me ajudar, à essa humildade e dedicação, meu para sempre, obrigado.

Érica, nós estivemos juntas não só nesses dois anos de mestrado, pois você me acompanhou desde a graduação, me apoiando em incentivando a superar os obstáculos. Porém, não é só como mestre e professora que te admiro, também te admiro como pessoa. Gostaria, se puder, levar comigo um pouco de você, principalmente algo que você inconscientemente ou não, me passou: a alegria. Tentarei sempre sorrir frente a qualquer situação ou adversidade da vida. Afinal, percebi que mesmo os maiores problemas que passamos para tornar esse trabalho realidade será lembrado com muitas risadas, e não rancor. No final dessa saga, percebo que a sua alegria e a alegria do nosso grupo como um todo foi o ponto principal para tornar algo difícil, em algo prazeroso, em algo que valhesse a pena.

Agradeço também a todo o grupo do ECOFRAG, pelas reuniões de estudos, que estimularam ainda mais minha busca por conhecimento, principalmente aos mestres que estavam dispostos a guiar este caminho: Flávio Ramos e Rogério Grasett; também agradeço ao grupo pelos momentos de lazer, como as noites de pizza, que nos aproximaram ainda mais e me permitiu fazer amigos, que espero levar para o resto da vida.

Em especial à Carina Santos, Michele Molina, pelo primeiros passos dados nessa vida de pesquisa; a Julia Dell, Jader Costa e Bárbara Emanuelle, pelos outros passos dados, mas principalmente pelo esforço em campo e trabalho em grupo, e de onde muitos dados desses trabalho não teriam sido coletados.

Ao Lucas Maure, pelos passos finais, trocamos muitas idéias e figurinhas que foram importantíssimos para o amadurecimento desse trabalho.

Não posso deixar de agradecer também nossos suplentes de campo, os Leos: Leonardo Ueda e Leonardo Fernandes, a Rute Maria e ao Diego Assis, que nos ajudaram com trilhas e com coletas esporádicas, mesmo que esse não fosse o enfoque do seus próprios trabalhos.

À turma da Ciências Biológicas Bacharelado de 2009, todos foram essenciais na minha caminhada para ser além de bióloga, cientista.

Porém, alguns se tornam mais que colegas, por isso agradeço também aos outros amigos que adquiri: Mariana Belmonte, Luana Cunha, Flavia Torres, Mateus Simões, Felipe Siconha, Melina Augusto, Pedro Torres, Nádia Souza, Paulo Fernando, Daniel Torrico, Ana Laura Bento, Felipe Bassega, Lísley Lemos, Natália Smapaio, Leonardo Fernandes, Julianne Caravita, Thamires Casagrande, Thaís Pimenta, Felipe Araujo.

Aos colegas docentes e aos discentes do Programa de Ecologia e Tecnologia Ambiental, pelo engradecimento de saberes. Agradeço ao professor Luiz Beijo, pela orientação com nossas análises estatísticas, o que ajudou a enriquecer o trabalho.

Aos meus amigos distantes, Camila Sampaio, Lídia Amorim, Judite Lima e Lívia Cabral, que sempre se orgulharam de mim.

Ao colega Lucas Ferrante por me oferecer estadia quando precisava apresentar parte desse trabalho como projeto oral de Congresso, e também por me estimular a continuar na área acadêmica.

Aos avaliadores da minha qualificação Alexandre Uezu e Danilo Boscolo, pelas críticas e comentários construtivos.

Por fim a minha família no geral, pelo apoio e à Companhia Vale do Rio Doce e a FACEPE, pela bolsa de estudos e pelo financiamento estrutural do projeto.

*A ciência são pássaros que chegam  
não se sabe de onde e pousam  
no livro que lês.  
Quando fechas o livro, eles alçam voo  
como de um alçapão.  
Eles não têm pouso  
nem porto  
alimentam-se um instante em cada par de mãos  
e partem.  
E olhas, então, essas tuas mãos vazias,  
no maravilhado espanto de saberes  
que o alimento deles já estava em ti...*

*Adaptado de “Os Poemas” de Mario Quintana*

## **RESUMO**

Paisagens fragmentadas aumentam os riscos de extinção de espécies com competição sexual, porque existe uma relação antagônica entre a seleção sexual e seleção natural. Este é o caso das espécies dicromáticas, pois seu padrão dimórfico de plumagem pode ser mais conspícuo aos predadores, além de ter custos energéticos altos para serem produzidos, o que exige uma diversidade alta de recursos. Sendo assim, paisagens fragmentadas podem acentuar as desvantagens dessas espécies, pois diminuem a disponibilidade de habitat e interferem nos padrões de movimentação das espécies (i.e . no uso de conectores da paisagem). Portanto, analisamos os efeitos da quantidade habitat e sua agregação na paisagem, na diversidade de espécies dicromáticas e monocromáticas, e coletamos dados de presença dessas espécies, através da técnica de focal, em 79 árvores dispersas em pastos de 8 paisagens diferentes. Os dados foram analisados por GLM, GLMM e GAM, e os melhores modelos mostram que o dicromatismo ( $p<0,001$ ) é uma característica que aumenta a vulnerabilidade das espécies em paisagens fragmentadas. A quantidade de habitat é um fator que aumenta a diversidade dessas espécies ( $p<0,001$ ), mas espécies dicromáticas possuem menos tolerância a perda de habitat, pois possui limiar em torno de 35.5% de habitat na paisagem, do que monocromáticas, que possuem limiar de 26.6%. Além disso, o dicromatismo também diminui as chances de presença de espécies nas árvores dispersas da paisagem. Ademais, outras características da paisagem foram importantes fatores que influenciam a diversidade e movimentação de todas as espécies. A agregação foi mais importante pra espécie com baixa dependência florestal, a porcentagem de mata na paisagem aumentou o uso de árvores dispersas e a distância absoluta das árvores dispersas diminuem a utilização das árvores, para todas as espécies. Ainda, a altura da árvore ( $p<0,001$ ) aumentou a presença das espécies, tanto espécies com alta dependência florestal, como baixa, e a presença de predadores nas árvores dispersas diminuiu a presença das espécies. Portanto, os resultados indicam que espécies selecionadas sexualmente, possuem maiores riscos de extinção em paisagem fragmentadas.

Palavras-chave: Fragmentação. Dicromática. Extinção. Árvores Dispersas, Habitat

## ABSTRACT

Fragmented landscapes enhance the extinctions risks of species with sexual competition, because sexual and natural selection has an antagonistic relation. This is the case of dichromatic species, because their pattern of color plumage could be more conspicuous to predators and more energetic costly to be made, which requires a high diversity of resources. Thus, fragmented landscapes could enhance even more the disadvantages of these sexual selected species, because it decrease habitat quantity and availability and inhibit animal movement (i.e in the use of landscape structure connectors). Thus, we analyzed the influence of habitat amount and habitat aggregation in species diversity of dichromatic and monochromatic species, and collected data from presence/absence by focal technique, in 79 scattered trees on pastures of 8 different landscapes. Data were analyzed using GLM, GLMM and GAM and the best models showed that dichromatism ( $p<0,001$ ) is a characteristic that enhances species vulnerability to fragmentation. Habitat amount is a factor that increases species diversity, but the tolerance to habitat loss for dichromatic species is lower, as the critical threshold is 35.5% of habitat amount to them, compared to 26.6% for monochromatic. Besides, dichromatism inhibits the presence of species in scattered trees on the landscape. Likewise, other landscape characteristics were important to enhance or decrease species diversity and presence. Habitat aggregation was important to species with low forest dependence, the percentage of trees in the landscape enhanced the presence of species in scattered trees and tree distance from the fragment decreased the presence of species on them. Additionally, tree height ( $p<0,001$ ) increases the presence of both low and high forest dependent species and the presence of predators decrease the presence of these species on scattered trees. Wherefore, our result shows that species sexually selected, can have more extinction risks in fragmented landscape

Key-Words: Fragmentation. Dichromatic. Extinction. Scattered Trees. Habitat

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

<b>Figura 1</b> – Ilustração da teoria de percolação na ecologia de paisagem.....	30
<b>Figura 2</b> - Diagrama de um vórtice de extinção .....	31
<b>Figura 3</b> –Mapa da área de estudo do manuscrito 1 .....	64
<b>Figura 4</b> – Box-plot da diversidade de espécies .....	66
<b>Figura 5</b> – Gráfico dos limiares críticos .....	67
<b>Figura 6</b> – Esquema do padrão de resposta dos limiares críticos .....	68
<b>Figura 7</b> – Mapa da área de estudo do manuscrito 2 .....	95
<b>Figura 8</b> – Mapa com a representação dos buffers de 100m em volta dos fragmentos.....	96
<b>Figura 9</b> – Diagrama dos resultados da razão de chance.....	97
<b>Figura 10</b> – Gráfico da média de presença de espécies pela distâncias das árvores .....	98
<b>Figura 11</b> – Fluxograma sobre a relação da seleção sexul e os riscos de extinção .....	119

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> – Melhores modelos do manuscrito 1 .....	66
<b>Tabela 2</b> – Melhores modelos do manuscrito 2 .....	102
<b>Tabela Suplementar 1</b> – Apêndice A .....	122
<b>Tabela Suplementar 2</b> – Apêndice B .....	127
<b>Tabela Suplementar 3</b> – Apêndice C .....	130
<b>Tabela Suplementar 4</b> – Apêndice D .....	131

## SUMÁRIO

1	<b>CONTEXTUALIZAÇÃO DOS RISCOS DE EXTINÇÃO PELA SELEÇÃO SEXUAL .....</b>	11
1.1	INTRODUÇÃO .....	11
1.2	PAISAGEM .....	14
1.2.1	Habitat .....	15
1.2.1.1	Habitat threshold .....	16
1.2.2	Fragmentação .....	17
1.2.3	Conectividade .....	19
1.2.3.1	Árvores dispersas .....	21
1.4	SELEÇÃO NATURAL .....	22
1.4.1	Seleção natural e o antagonismo .....	24
1.4.1.1	Dimorfismo na plumagem entre os sexos e os riscos de extinção .....	28
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	34
2	<b>CAPÍTULO 1: SEXUAL SELECTION ENHANCES SPECIES SENSIBILITY IN FRAGMENTED LANDSCAPES AND INFLUENCES CRITICAL THRESHOLDS .....</b>	48
2.1	ABSTRACT .....	49
2.2	INTRODUCTION.....	50
2.3	MATERIALS AND METHODS .....	51
2.3.1	Meta-analysis: database gathering.....	51
2.3.2	Study region .....	52
2.3.2.1	Landscape variables .....	52
2.3.3	Bird database .....	54
2.3.3.1	Bird data .....	54
2.3.3.2	Dependent variable: Fisher's alpha .....	55
2.3.4	Statistical analyses.....	55
2.4	RESULTS.....	56
2.5	DISCUSSION .....	56
2.5.1	Sexual selection: disadvantages in fragmented landscapes .....	57
2.5.2	How do the sexual traits interfere on the species diversity or in their vulnerability during habitat loss and fragmentation? .....	59
2.6	CONCLUSION .....	62
	BIBLIOGRAPHICAL REFERENCES .....	69
3	<b>CAPÍTULO 2: SEXUAL SELECTION AND THE USE OF SCATTERED TREES AS STEPPING STONES IN FRAGMENTED LANDSCAPES .....</b>	76
3.1	ABSTRACT .....	79
3.2	INTRODUCTION.....	80
3.3	MATERIALS AND METHODS .....	82
3.3.1	Study sites .....	82
3.3.2	Predicted variables .....	83
3.3.3	Bird species data.....	84
3.3.4	Statistical analyses.....	85
3.4	RESULTS.....	87
3.5	DISCUSSION .....	88
3.5.1	Does plumage dimorphism influence the occurrence of a species among scattered trees of open matrix? Do occurrence rates impact extinction risks in fragmented landscapes .....	89
3.5.2	Why does chromatism influence the odds of a species occurrence in scattered trees of open matrices .....	90
3.6	Future Research.....	92
3.7	CONCLUSION .....	93
	BIBLIOGRAPHICAL REFERENCES .....	100
4	<b>CAPÍTULO 3: DISCUSSÃO E CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	111
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	117
	<b>APÊNDICE A .....</b>	119
	<b>APÊNDICE B .....</b>	124
	<b>APÊNDICE C .....</b>	127
	<b>APÊNDICE D .....</b>	128

## 1 Contextualização dos riscos de extinção pela seleção sexual

### 1.1 Introdução

O desenvolvimento urbano e agrícola das sociedades, ao longo dos últimos séculos, tem transformado as configurações espaciais das paisagens naturais dos diferentes bioma (FAHRIG, 2003; ELLIS et al., 2010; FAO, 2012; HANSEN et al., 2013). A expansão vertical dos centros urbanos tem aumentado as áreas da periferia em direção às áreas rurais e habitats naturais (PEIXOTO, 2005; UNITED NATIONS, 2004), porém o maior impacto sobre os habitats naturais é devido a modernização da agropecuária, que tem fornecido condições para que o total de áreas potenciais de cultivo aumentem (PRIMACK e RODRIGUES, 2001; FAO, 2013). Portanto, cada vez mais, a ocupação e desmatamento desses remanescentes resultam na transformação de paisagens homogêneas<sup>1</sup>, com longas áreas contínuas de habitat natural, em paisagens heterogêneas<sup>2</sup>, compostas de mistos de áreas urbanas, rurais (i.e. atividades agrícolas) e manchas de remanescentes naturais, desconectados uns dos outros (WILCOVE et al., 1986; VIANA, 1990; MCGARIGAL e MCCOMB, 1995; HAILA, 2002; FAHRIG, 2003, 2005). Essa nova configuração é vista como uma paisagem de mosaicos<sup>3</sup>, onde as áreas urbanas e rurais são consideradas áreas de não habitat, denominadas matrizes, e as manchas de remanescentes de habitats naturais são denominadas fragmentos (MCGARIGAL e MCCOMB, 1995).

Essa transição de paisagem pode surtir efeitos positivos ou negativos nas espécies, pois cada espécie reage às novas configurações de forma diferente. Por exemplo, espécies generalistas<sup>4</sup> tendem a ser beneficiadas e aumentarem em abundância, já as especialistas são prejudicadas<sup>5</sup> (WILCOVE et al., 1986; HASUI, 1994; ANDRÉN, 1997; KREMSATER e BUNNELL, 1999; LAURANCE et al., 2001, 2002; KRAUSS et al., 2003; EWERS e DIDHAM, 2005; HOFFMEISTER et al., 2005; TABARELLI et al., 2005; PARDINI et al., 2009; METZGER et al., 2009; MARTENSEN et al., 2012;). Apesar desta adversidade, pesquisas mostram que, na visão geral da comunidade, a fragmentação tende a aumentar as

<sup>1</sup> Paisagens Homogêneas são constituídas de uma única unidade (TURNER e GARDNER, 2001)

<sup>2</sup> Paisagens Heterogêneas são constituídas de mais de uma unidade. O grau de heterogeneidade vai depender de quantas unidades diferentes existem. (TURNER e GARDNER, 2001)

<sup>3</sup> Paisagem heterogênea, com manchas iguais ou diferentes umas das outras, distribuídas de maneira disforme (FAHRIG, 2003).

<sup>4</sup> Espécies generalistas são aquelas que têm pouca restrição às condições do ambiente, de alta flexibilidade de adaptação, altas taxas de crescimento populacional, dispersão e migração. (TOWNSEND et al., 2010)

<sup>5</sup> Espécies especialistas são aquelas que têm grande restrição de condições ao ambiente, com dietas bastante específicas, baixo grau de crescimento populacional, dispersão e migração. (TOWNSEND et al., 2010)

taxas de extinção e diminuir a riqueza e abundância de espécies (SISK et al., 1994; YOUNG e CLARKE, 2000; FAHRIG, 2002; LAURANCE et al., 2002; EWERS e DIDHAM, 2005; LAURANCE E PERES, 2006; METZGER et al., 2009;).

Com isso, temos a diminuição da complexidade das cadeias tróficas que regulam a dinâmica ecossistêmica<sup>6</sup> (TSCHARNTKE et al., 1998; CAGNOLO et al., 2009; KRAUSS et al., 2010), e, portanto, a perda de serviços ecossistêmicos<sup>7</sup> necessários ao desenvolvimento humano (PRIMACK e RODRIGUES, 2001; UNITED NATIONS, 2005; TOWNSEND et al., 2010). Tal realidade tem se mostrado insustentável à manutenção das sociedades atuais e das próximas gerações. Por isso, nas últimas décadas, houve um crescimento de movimentos pró-sustentabilidade<sup>8</sup> (IUCN et al., 1991; LAGO, 2005; INCONVENIENT TRUTH, 2006; TOWNSEND et al., 2010; FAO, 2012) e a concordância da necessidade de se estudar as consequências das alterações antrópicas no meio ambiente natural, entre eles, os efeitos da fragmentação na paisagem (LUBCHENCO et al., 1991). A fragmentação florestal podem ter consequências tanto a nível de habitat, a exemplo da perda de área total de habitat e efeitos de borda, quanto a nível de paisagem, com a perda de conectividade entre os habitats (DIAMOND, 1975; AMBUEL e TEMPLE, 1983; KPOS, 1989; MALCOLM, 1994; RODRIGUES, 1998; DEBINSKI e HOLT, 2000; BENNETT, 2003; ; PARKER et al., 2005; EWERS et al., 2007; FLETCHER et al., 2007; BARBARO et al., 2012).

A perda de habitat é nocivo a diversidade de espécies e persistência das populações, simplismente pela relação de que áreas maiores cabem maiores quantidades de espécies, além de que habitats reduzidos diminuem a diversidade de recursos disponíveis para as elas (MACARTHUR e WILSON, 1967; FAHRIG, 1997, 2002). Já conectividade da paisagem depende tanto de características intrínsecas da matriz que os separa, quanto de características intrínsecas das espécies que vão atravessar essa matriz (FAHRIG e MERRIAM, 1985; WIENS e MILNE, 1989; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; BENNETT, 2003; KINDLMANN e BUREL, 2008). Isso porque as matrizes que intercalam os fragmentos agem como uma barreira à movimentação de espécies (BASCOMPTE e SOLÉ, 1996; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000), pois sua unidade espacial, composição de vegetação, tipo de solo, entre outros fatores, podem ser incompatíveis com as características das espécies presentes nos fragmentos.

<sup>6</sup> A dinâmica ecossistêmica se refere a complexa rede de interações e flutuações nas alterações biológicas e físicas do meio, que regulam um estado de equilíbrio característico do ecossistema em questão.

<sup>7</sup> Serviços ecossistêmicos são todas as funções e resultados obtidos pela dinâmica ecossistêmica, que são utilizados, direta ou indiretamente, pelo ser humano. (TOWNSEND et al., 2010)

<sup>8</sup> Sustentabilidade consiste na utilização de recursos de tal maneira, que elas se mantenham disponíveis para as gerações futuras (PRIMACK e RODRIGUES, 2001)

Para aumentar a permeabilidade<sup>9</sup> da matriz às espécies, ou seja, para aumentar o fluxo de espécies nas matrizes, têm-se sugerido a aplicação de unidades como corredores ecológicos<sup>10</sup> (FORMAN e GODRON, 1981; BENNETT, 1990, 2003; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; HADDAD e TEWKSURY, 2005;), aglomerados de árvores ou pequenas manchas florestais (VAN DER REE et al., 2003; CHAN-MCLEOD e MOY, 2007; GARCÍA-FECED et al., 2011), agroflorestas (UEZU et al., 2008) ou árvores dispersas (FISCHER e LINDENMAYER, 2002; MANNING et al., 2006; HERRERA e GARCÍA, 2009). Estas últimas servem como poleiros para algumas espécies, diminuindo as distâncias máximas que elas precisariam atravessar dentro da matriz para chegar ao fragmento oposto. Estes poleiros são chamados de *stepping stones* e agem como conectores dentro da paisagem (BAUM et al, 2004; KIDLTMANN e BUREL, 2008).

A eficiência dos *stepping stones*, ao agirem como conectores dentro de uma paisagem, pode depender de características inerentes a eles (DEMARS et al., 2010), mas também, de características inerentes às espécies que os utilizarão. Características intrínsecas das espécies como baixa capacidade de vôo ou alta atratividade à um predador, podem desfavorer a sua presença nos *stepping stones*, e consequentemente, diminuir a eficiência da utilização dessas unidades, como conectores de paisagem. Este pode ser o caso de espécies selecionadas sexualmente, por apresentarem caracteres exagerados, que são dispendiosos energeticamente, ou plumagens coloridas e chamativas. Tais características sexuais, como a plumagem chamativa, podem se destacar em contraste com solo e a vegetação (HAILMAN, 1979; MACEDONIA et al., 2004) e facilitar a identificação de indivíduos dessas espécies, por predadores<sup>11</sup> (JOHNSON, 1991; TANAKA, 1996; HASSELL, 1996). Portanto, esses efeitos negativos podem ser ainda maiores em árvores dispersas, visto que elas fornecem pouca cobertura de copa para refúgio.

Como a plumagem pode favorecer a espécie reprodutivamente, mas desfavorecer com relação à sobrevivência (DOHERTY, 2003), a seleção sexual estaria agindo como uma antagonista da seleção natural (DARWIN, 1859, 1871; FISHER, 1915; THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015). Esse paradigma de relação antagonística entre seleção sexual e natural tem sido muito estudado ao longo dos anos (LANDE, 1980; KIRKPATRICK, 1982;

<sup>9</sup> A permeabilidade da matriz é vista como um filtro, quanto mais a qualidade da matriz facilita a entrada e fluxo de espécies na unidade espacial, mais permeável a matriz é considerada, e menos filtragem ela exerce (UMETSU et al., 2008).

<sup>10</sup> Corredor ecológico é uma unidade em filete composta de árvores, que pode ser muito estreita para servir como habitat ou fragmento

<sup>11</sup> Predadores verdadeiros são aqueles que matam as presas ou consomem itens da presa ao longo de suas vidas, como exemplo de alguns lagartos, que comem os ovos das aves. (TOWNSEND et al., 2010)

WILKINSON, 1987; MOLLER, 1989; REYNOLDS e GROSS, 1990; ANDERSSON, 1994; MOLLER e HEDENSTROM, 1999), porém, ainda não se sabe como a fragmentação pode interferir no equilíbrio dessa relação. Poderia a fragmentação, por causa do isolamento, exercer uma pressão negativa suficiente nas espécies selecionadas sexualmente e aumentar os riscos de extinção das populações presentes nos remanescentes?

Espécies dicromáticas são selecionadas sexualmente. As fêmeas dessas espécies selecionam os padrões de cores que lhes são mais atrativos, em geral, as cores mais fortes e vívidas dentre os indivíduos (BAKKER, 1993; ANDERSSON, 1994). Com isso, os machos das populações que possuem padrão de cores diferentes das fêmeas podem ser mais chamativos aos predadores (STUART-FOX et al., 2003). Se, as espécies com caracteres selecionados sexualmente sofrem maiores efeitos da fragmentação, pois utilizam menos ou não utilizam os conectores, ou são mais predadas nas árvores dispersas (i. e. *stepping stones*) da paisagem, perdendo assim a capacidade de manter uma metapopulação<sup>12</sup>, então elas podem ter maiores riscos de extinção nessas paisagens.

## 1.2 Paisagem

A paisagem é a unidade da ciência de Ecologia de Paisagens. Sua área de estudo pode ser delimitada em diferentes escalas espaciais e temporais. Ela é representada também pela variedade espacial, tanto biológica quanto física, que podem lhe proporcionar uma aparência estrutural homogênea ou heterogênea (WILCOVE et al., 1986; FAHRIG, 2003; METZGER et al., 2009). Atualmente, o processo de fragmentação de habitats tem formado paisagens compostas de manchas, ao quais são denominadas paisagens em mosaico (FAHRIG, 2002, 2003). As unidades que compõem uma paisagem em mosaico são: remanescentes de habitats naturais, chamados de fragmentos; unidades díspares ao natural chamados de matrizes, considerados como manchas de não habitat que dominam a paisagem (FORMAN, 1995), e conectores ou barreiras estruturais ao fluxo de espécies, que podem ser naturais ou antrópicas (MCGARIGAL e MCCOMB, 1995). Nessas paisagens, os fragmentos são os remanescentes de habitats dividido em manchas desconexas e com mais bordas que habitat anterior à fragmentação. Já as matrizes são manchas que circundam os remanescentes na paisagem (TURNER, 2001; HAILA, 2002; FAHRIG, 2005). Além disso, são áreas normalmente mais homogêneas que os biomas naturais, ou seja, possuem uma variedade de unidades e uma

<sup>12</sup> Metapopulação é uma população composta de populações menores, dispersas em diferentes remanescentes, mas que mantêm uma relação de fonte e dreno (PRIMACK e RODRIGUES, 2001; TOWNSEND et al., 2010)

riqueza menor de espécies, pois geralmente são compostas de monoculturas agrícolas, como uma área de pasto ou plantação de café. Por isso, são vistas como áreas de não habitat para as espécies, ou de baixa permeabilidade (FAHRIG e MERRIAM, 1985; WIENSR e MILNE, 1989; BASCOMPTE e SOLÉ, 1996; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; BENNETT, 2003; KINDELMANN e BUREL, 2008). Não obstante, outras unidades podem se interpor entre um fragmento e uma matriz, como rodovias automobilísticas ou corredores ecológicos que atravessam a paisagem. Elas podem ser classificadas como barreiras às espécies, ao diminuir o fluxo delas na paisagem, ou podem ser classificadas como conectores, ao aumentar o fluxo delas na paisagem (FISCHER e LINDENMAYER, 2002; MANNING et al, 2006; HERRERA e GARCÍA, 2009).

No padrão de composição da paisagem em mosaico, a proporção de matrizes, fragmentos e outras unidades na paisagem mediam os padrões da dinâmica de paisagem (METZGER, 2001). Os estudos da dinâmica de uma paisagem fragmentada, ou seja, a interação e os processos das partes físicas e biológicas de uma paisagem fragmentada, são inspirados na dinâmica de biogeografia de ilhas, proposta por Macarthur e Wilson (1967). Portanto, os fragmentos estão para as ilhas e continentes, assim como as matrizes estão para o mar que circunda as ilhas. Assim, tanto o tamanho de um fragmento e as distâncias entre eles, quanto a qualidade da matriz à travessia de espécies, podem influenciar a perpetuação delas, a força das relações bióticas e abióticas e o equilíbrio ecossistêmico, da mesma maneira, que o tamanho das ilhas e a distância entre elas influenciam. Ou seja, ilhas maiores comportam uma riqueza e abundância maior, ilhas mais próximas (i.e. menos isoladas) têm maiores fluxos de dispersão e migração, e ilhas maiores e mais conectadas tem maior abundância e riqueza de espécies, além de menores taxas de extinção.

### **1.2.1 Habitat**

Habitat é o ambiente em que a espécie naturalmente ocorre. Pode ser considerado a estrutura da paisagem, com todos seus componentes, aos quais as espécies são dependentes por possuirem ligação intrínseca à sua história natural de vida (MORRISON et al., 1992; BLOCK and BRENNAN, 1993). Dykstra (2004) define habitat como o conjunto de recursos tanto bióticos quanto abióticos que são necessários para suprir as exigências energéticas, de segurança e reprodutivas da espécie específica. Isso inclui fontes, abundância e diversidade de alimento, incidência de predadores, densidade de parceiros, entre outros recursos. Porém, habitat não é imutável, já que ele flutua com relação ao estágio de vida das espécies e à

sazonalidade do ano. Por esse motivo habitat é o conjunto de recursos intrínsecos à uma espécie específica, em escala temporal e espacial (JONES et al., 1994; WEIR and HARESTAD, 2003). Por esse motivo existe uma sobreposição entre o conceito de habitat de uma espécie e os de home range e nicho ecológico (MORRISON et al., 1992). Isso porque o home range da espécie é conceituado como os limites da área territorial da qual a espécie naturalmente utiliza para sobreviver e reproduzir, mas que também pode mudar na escala temporal (BURT, 1943; KIE et al., 2010) e o nicho ecológico é entendido como a posição dinâmica da espécie na comunidade, que envolve tanto sua posição espacial (área que ela está presente) quanto sua complexidade de interações (competição por recursos e risco de predação) (HUTCHINSON, 1957; SCHOENER, 1974).

Por conseguinte, a perda de área de habitat acarreta também em uma perda de diversidade de recursos. Assim, se a diversidade de recursos é diminuída, pode-se aumentar a competição intra e interespecífica, e/ou tempo e energia gastos em atividades de forrageamento ou reprodução, com isso, a probabilidade de sobrevivência da espécie diminui, a manutenção das populações ficam mais improváveis e os riscos de extinção aumentam (BROWN, 1971; DIAMOND et al. 1976; SIMBERLOFF, 1976; FAHRIG, 1997). Portanto, ecológicos e conservadores têm pesquisado um valor limite na quantidade de habitat que se poderia diminuir e ainda evitar uma queda abrupta na riqueza e abundância de espécies (LINDENMAYER and LUCK, 2005; ROMPRÉ et al., 2010). Isso porque existe uma pressão da atividade econômica humana sobre esses ecossistemas naturais, onde tem-se tentado conciliar a utilização dos recursos naturais para uso humano, com a conservação ambiental. Esses valores de limites de habitat que podem ser perdidos, foram baseados na teoria de percolação das ciências físicas (STAUFFER and AHARONY, 1985; ORBACH, 1986) e podem também serem denominados nas ciências ecológicas de “*critical threshold*”, “*habitat threshold*” ou “*extinction threshold*” (DYKSTRA, 2004).

### **1.2.1.1 Habitat threshold**

A teoria de percolação surgiu dos estudos no padrão de movimento de fluídos e líquidos em poros, onde calculava-se um valor mínimo de canais (i.e. poros) que permitiria a passagem do material (STAUFFER and AHARONY, 1985; ORBACH, 1986). Assim, quando esse valor mínimo não era atingido, via-se que o líquido não “percolava” de um local para outro. Em ecologia da paisagem essa idéia foi incorporada para se analisar qual era o valor mínimo de área de habitat, para que as espécies ainda pudessem se movimentar na paisagem,

sem que fossem necessários utilizar outras áreas de não habitat (GARDNER et al., 1987). Em uma área de paisagem definida por pixels, as áreas de habitat e não habitat seriam representados por “clusters” específicos, que são definidos por quadradinhos de pixel com cores diferentes. Esses clusters seriam considerados conectados se um dos lados do quadrado se une a um dos lados de outro quadrado da mesma cor (Fig. 1)(Em alguns modelos também é considerado conectado, se o vértice dos quadradinhos se tocam). Então quando se tem um valor mínimo de clusters de uma cor, independente da configuração dentro dos limites estabelecidos da paisagem, eles sempre vão “criar” um caminho ao qual a espécie possa passar de um extremo ao outro (COLLINGE, 2009). Gardner (1987) propõem em seu trabalho com modelos neutros, que essa valor deve ser em torno de 59.28% de área de habitat em uma paisagem fragementa, porem, estudos espíricos chegaram a mostrar valores menores de área de habitat entorno de 20-40% (ANDRÉN, 1994; WITH and CRIST, 1995; VILLARD et al., 1999; BETTS, 2007; ZURITA and BELLOCQ, 2010; BOSCOLO and METZGER, 2011), mas que poderiam variar de 5% a 80% de área de habitat, dependendo da sensibilidade de espécie à perda de habitat e à fragmentação (FAHRIG, 2002)

### **1.2.2 Fragmentação**

A fragmentação do habitat é a conversão de uma área maior e continua, de habitat natural de uma paisagem, em áreas menores e desconexas. Geralmente acarreta em menos área de interior (e.g core habitat) e mais área de borda, junto com o aumento da sua insularidade, isto é, a inserção dessas manchas de habitat em um “mar” de matrizes (FAHRIG, 2003, 2005; EWERS e DIDHAM, 2005). A fragmentação pode acontecer via antrópica ou natural, com por exemplo, por intermédio do ser humano ao retirar um habitat natural e substitui-lo por outra unidade de paisagem, ou por meio de um evento natural, como um incêndio provocado por um raio (EWERS e DIDHAM, 2005). Porém, as taxas de fragmentação mediante atividades antrópicas são muito mais frequentes e intensas (COLLINGE, 2009), o que limita e prejudica a capacidade de resiliência do bioma. A fragmentação do habitat altera a capacidade de suporte<sup>13</sup> do ambiente, pois pela simples relação geométrica, uma área menor e com menos interior de habitat, terá menor disponibilidade e variedade de recursos, tanto alimentares, quanto reprodutivos (e. g.

---

<sup>13</sup> A capacidade suporte do ambiente é o limite em que o ambiente proporciona condições para que as populações cresçam em indíviduos, ou seja, para que as taxas de natalidade superem as de mortalidade (TOWNSEND et al., 2010)

nidificação) e de refúgio, do que um área maior (MACARTHUR and WILSON, 1967; BOECKLEN, 1986).. Nesses cenários podem existir um aumento na competição interespecífica<sup>14</sup> e intraespecífica<sup>15</sup>, e, portanto, aumento também nos efeitos de densidade dependente<sup>16</sup> (DIAMOND et al. 1976; SIMBERLOFF, 1976). Consequentemente, o efeito negativo da perda de interior de habitat, além de diminuir a riqueza e abundância de espécies (ANDRÉN, 1994; FAHRIG, 1997; LAURANCE et al., 2002; HILL e CURRAN, 2003; METZGER et al., 2009; RABELLO et al., 2010; MARTENSEN et al., 2012; JORDANI et al., 2015), é diminuir também o tamanho populacional delas. Isso pode refletir em maiores riscos de extinção local por vórtices de extinção<sup>17</sup> (Fig. 2), pois populações pequenas tem maiores chances de sofrerem com os efeitos da deriva genética<sup>18</sup>, efeitos negativos por estocacidade demográfica<sup>19</sup> e ambiental<sup>20</sup> (BERGER, 1990; PRIMACK e RODRIGUES, 2001).

Porém, outros efeitos negativos da fragmentação podem influenciar na perpetuação das espécies. A forma do fragmento têm influência na composição e estrutura das comunidades, pois, quanto mais complexa a forma, ou seja, quanto mais recortada ela é, menos riqueza de espécies são encontradas. Hill e Curran (2003) mostram que a composição de fragmentos com alta complexidade de forma é predominante de espécies de árvores generalistas e pioneiras, com pouca diversidade de espécies raras<sup>21</sup>, sendo que a predominância de espécies animais são aquelas com alta capacidade de migração<sup>22</sup>. Esses efeitos da forma do fragmento estão correlacionados aos efeitos de borda (EWERS e DIDHAM, 2007). O efeito de borda consiste na alteração nas características físicas e biológicas na borda circundante do fragmento, por conta do seu contato com outros ambientes

<sup>14</sup> Competição intraespecífica é a entre indivíduos de uma mesma espécie (PRIMACK e RODRIGUES, 2001)

<sup>15</sup> Densidade dependente é impacto em populações com altas densidades por área de habitat. A medida que a densidade aumenta, aumenta as competições. (TOWNSEND et al., 2010)

<sup>16</sup> Densidade dependente é impacto que se dá na populações com altas densidades por área de habitat. A medida que a densidade aumenta, aumenta as competições e as taxas de mortalidade sobreponem as de natalidade. (TOWNSEND et al., 2010)

<sup>17</sup> Vórtices de extinção são *feedback* positivos dos fatores de estocacidade ambiental e demográfica, e fatores genéticos em pequenas populações, que agem de maneira sinergética. Ampliando suas consequências (i.e efeitos negativos) e diminuindo cada vez mais as populações. (GILPIN e SOULÉ, 1986)

<sup>18</sup> Deriva genética é um processo estocástico, onde há flutuação na frequência de locos e alelos na população aleatoriamente. Alguns efeitos como o de fundador e gargalo são resultado da deriva genética. (RIDLEY, 2003)

<sup>19</sup> Estocacidade demográfica refere-se a flutuações aleatórias na população, por decorrência de variações em fatores populacionais, como as taxas de mortalidade e natalidade. (PRIMACK e RODRIGUES, 2001)

<sup>20</sup> Estocacidade ambiental refere-se a flutuações aleatórias na população, que ocorrem por conta de fatores ambientais ao acaso, como por exemplo, um terremoto (PRIMACK e RODRIGUES, 2001)

<sup>21</sup> Espécies raras são espécies que possuem distribuição restrita e abundância baixa (PRIMACK e RODRIGUES, 2001; TOWNSEND et al, 2010)

<sup>22</sup> Migração aqui refere-se a movimentação dentro e entre habitats, sendo este esporádico, como movimento por forrageio, ou com sentido de dispersão de juvenis e *gap-crossing* (GRUBB e DOHERTY, 1999; TOWNSEND et al., 2010)

(i. e. Matrizes), até uma distância específica para dentro do interior dele (MURCIA, 1995; KREMSATER e BUNNELL, 1999). Estudos mostram que entre o limite de 50 a 100m, ainda são encontrados efeitos da borda no fragmento (RODRIGUES, 1998; LAURANCE, 2001, LAURANCE e PERES, 2006). Na borda as condições hídricas são mais severas (i.e. umidade relativa do ar baixa) e há uma maior luminosidade incidente, rajadas de vento e temperaturas altas (MALCOLM, 1994; MURCIA, 1995). Com isso, a composição vegetal é alterada: as árvores antigas caem e dão lugar para novas, há uma diminuição de riqueza vegetativa, consequentemente, uma diminuição na riqueza de espécies animais e predominância de espécies generalistas e exóticas<sup>23</sup> invasoras (RODRIGUES, 1998; PARKER et al., 2005; LAURANCE et al., 2006; BARBARO et al., 2012). Essas alterações na borda da floresta acontecem ao longo do tempo, em direção ao interior do fragmento (i.e *core habitat*<sup>24</sup>), diminuindo-o ainda mais com o passar dos anos (MURCIA, 1995).

Não menos importante, há também o efeito do isolamento dos fragmentos. Este fator tem-se mostrado uma das principais razões da perda de diversidade espécies, em ambientes fragmentados, além dos efeitos em cascata<sup>25</sup> (FAHRIG e MERRIAM, 1985; KAPOS, 1989; LAURANCE et al., 2002; FAHRIG, 2003; HILL e CURRAN, 2003; VAN DER REE et al., 2003; MARTENSEN et al., 2012). O grau de isolamento de um fragmento, ou seja, o quanto ele está afastado de outros, vai depender das distâncias absolutas<sup>26</sup> entre um fragmento e outro, da relação da qualidade da matriz que os circunda, quanto à movimentação das espécies, e também, da presença de elementos na paisagem que possam diminuir ou ampliar essa migração (FAHRIG e MERRIAM, 1985; WIENSR e MILNE, 1989; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; BENNETT, 2003; KINDLMANN e BUREL, 2008). Consequentemente, a conectividade da paisagem tem grande influência nos efeitos do isolamento dos fragmentos dentro das comunidades e populações.

### 1.2.3 Conectividade

A conectividade é relacionada à nível de paisagem e pode ser definida como sendo o grau de capacidade da paisagem para facilitar o fluxo de indivíduos entre habitats (Taylor et al., 1993). Essa capacidade vai depender tanto do arranjo espacial das unidades da paisagem,

<sup>23</sup> Espécies exóticas são aquelas que não pertencem evolutivamente e naturalmente à composição da comunidade daquele habitat (PRIMACK e RODRIGUES, 2001; TOWNSEND et al., 2010).

<sup>24</sup> Core habitat é o termo que se dá ao interior do habitat, onde não há efeito de borda.

<sup>25</sup> Efeito em cascata são acontecimentos de feedback com efeito em dominó. Ou seja, um acontecimento gera outro acontecimento e assim sucessivamente.

<sup>26</sup> Distância absoluta é a distância real de um fragmento à outro.

como por exemplo, a distância entre *stepping stones* ou entre habitats, quanto da qualidade das matrizes, dos *stepping stones*, e de características intrínsecas dos organismos, como o tamanho corporal, o comportamento e as limitações fisiológicas (BENNETT, 1998; METZGER, 1999; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; METZGER, 2003; UEZU et al., 2005; KINDLMANN e BUREL, 2008; MARTENSEN et al., 2012). A distância absoluta entre os habitats (i.e. fragmentos) é um fator que diminui a conectividade da paisagem na relação que, quanto mais distantes forem os remanescentes, menos conectada ela estará (FAHRIG, 2003; HILL e CURRAN, 2003). Porém, essa conectividade da paisagem está correlacionada com a qualidade, ou permeabilidade da matriz (BAUM et al., 2004; UMETSU et al., 2008). Matrizes com menor semelhança aos habitats próximos, tendem a serem de menor permeabilidade às espécies das comunidades locais (BASCOMPTE e SOLÉ, 1996; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; UMETSU et al., 2008). Por exemplo, pastos por serem áreas abertas, com alta incidência de luz, altas temperaturas médias, baixa umidade relativa do ar, predominância de gramíneas e homogeneidade estrutural, costumam ser bem menos atrativas às espécies florestais, pois seu ambiente é mais severo e discrepante do que o interior de um fragmento florestal. Já um campo de plantação de café é composta de arbustos médios, o que dificulta a chegada de luz no solo e propicia um clima mais próximo do interior de um fragmento, o que beneficia espécies que vivem próximas ao solo. Assim, essas duas matrizes possuem atratividade, e consequentemente, permeabilidades diferentes para as espécies, sendo a matriz de café mais permeável que a de pasto (COELHO et al., 2012). Então, pode-se dizer que a estrutura da matriz, a sua composição biológica e condições físicas (e.g umidade do ar), e como todas essas características são vistas pelas espécies, é que irá definir a permeabilidade de uma matriz, e o quanto ela influencia na conectividade da paisagem. Além disso, o quanto conectada estará uma paisagem, pode também depender da relação sinérgica entre essas distâncias dos habitats e permeabilidade da matriz (TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; FAHRIG, 2003).

Tanto a permeabilidade da matriz pode ser melhorada, quanto as distâncias absolutas entre os fragmentos podem ser diminuídas, com a aplicação de outras unidades conectoras, chamadas de *stepping stones* (BENNETT, 1998; METZGER, 2003; KINDLMANN e BUREL, 2008; GARCÍA-FECED et al., 2011). Entre os *stepping stones* atualmente estudados e empregados na conservação, temos por exemplo: aglomerados de árvores (VAN DER REE et al., 2003; CHAN-MCLEOD e MOY, 2007; GARCÍA-FECED et al., 2011), que podem não ser muito densos para caracterizarem um habitat; árvores dispersas na paisagem (FISCHER e LINDENMAYER, 2002; MANNING et al, 2006; HERRERA e GARCÍA, 2009), que podem

estar isoladas umas das outras; ou até unidades artificiais, como tripés de bambus que foram utilizados por Dias (2008) para aumentar o fluxo de aves na matriz e assim catalisar a recuperação florestal na área. O princípio de se empregar uma unidade dessas como conector de paisagem, é que elas podem agir como poleiros<sup>27</sup> e diminuir as distâncias absolutas que as espécies precisariam atravessar para chegar aos destinos (KINDLMANN e BUREL, 2008). Algumas espécies precisam de um continuum de árvores para poderem se deslocar, como é característico de um corredor, contudo, muitas espécies também podem utilizar árvores dispersas e isoladas na paisagem, para tal fim (BENNETT, 1998). Portanto, árvores dispersas nas matrizes tem potencial de aumentar a conectividade da paisagem e a perpetuação de metapopulações.

### **1.2.3.1 Árvores dispersas**

Árvores dispersas têm sido utilizadas em projetos de conservação, já que tem o potencial de unidade conectora dentro da paisagem (FISCHER e LINDENMAYER, 2002; METZGER, 2003; MANNING et al., 2006; YABE et al., 2010), por aumentarem o fluxo de espécies na paisagem. Além disso, árvores dispersas ocupam menos área espacial na matriz do que corredores e fornecem serviços ecológicos para o melhoramento da qualidade das atividades agropecuárias. Por exemplo, Barion et al. (2012) mostram que, a sombra fornecida pelas árvores dispersas no pasto para o gado aumentam a produção e qualidade do leite produzido por ele. Além disso, outras opções da utilização dessas árvores dentro da matriz são a quebra do vento em áreas abertas, a regulagem da ciclagem de nutrientes (MANNING et al., 2006; TOWNSEND et al., 2010) no solo, e a restauração após o abandono agrícola, pelas teorias de nucleação e recrutamento de sementes (HERRERA e GARCÍA, 2009; REIS et al., 2010). Além dos benefícios aos produtores de áreas agrícolas nas matrizes, as árvores dispersas podem trazer benefícios na manutenção da biota e equilíbrio ecossistêmico, pois podem proporcionar, para diferentes tipos de táxons (LAW et al., 2000; FISCHER e LINDENMAYER, 2002; MANNING et al., 2006, 2009; CHAN-MCLEOD e MOY, 2007), unidades de refúgio (MANNING et al., 2009), habitats secundários, conectividade entre

---

<sup>27</sup> Um poleiro é toda unidade, natural ou artificial, que servem para acomodar as espécies, como por exemplo, o descanso que algumas aves precisam ter entre um vôo e outro.

habitats e, inclusive, aumentar a capacidade de resiliência<sup>28</sup> da paisagem (FISCHER et al., 2006; HERRERA e GARCÍA, 2009; REIS et al., 2010).

Com tantas vantagens, têm-se sugerido que na impossibilidade da aplicação de corredores ecológicos na matriz, sejam utilizadas árvores isoladas para aumentar a permeabilidade da matriz e a conectividade da paisagem (METZGER, 2003). Porém, se faz necessário saber até onde vai o potencial dessas unidades, para serem utilizadas em tal fim. Têm-se proposto que características intrínsecas das árvores, como tamanho da copa e disponibilidade de recursos, influenciam a presença das espécies nelas (DEMARS et al., 2010; YABE et al., 2010), além das características intrínsecas às espécies, como sensibilidade a fragmentação, tipo de habitat e *fitness* adaptativo (FISCHER e LINDENMAYER, 2002; CHAN-MCLEOD e MOY, 2007; GILLIES e COLLEEN, 2009; YABE et al., 2010). Portanto, espécies com características que possam comprometer seu *fitness* adaptativo, podem não ser favorecidas com essas unidaddess, como por exemplo, espécies selecionadas sexualmente. Essas espécies estão no limiar dos riscos de extinção, por causa da relação antagônica entre seleção natural e seleção sexual. Frente a distúrbios como a fragmentação, elas podem ser mais atrativas e susceptíveis a predadores e parasitas (ENDLER, 1980; WILKINSON, 1987; TANAKA, 1996; HASSELL, 1996; SHELDON e VERHULST, 1996; EMLEN, 2001), ainda mais em áreas abertas e com pouca cobertura vegetal que sirva de refúgio, como é o caso das árvores dispersas em uma área de pasto. Além disso, elas têm mais gastos energéticos para produzirem traços sexuais de qualidade, e por uma relação de *trade-off*, acabam por terem menos disponibilidade energética para investir em outras características, como por exemplo capacidade de voo, rapidez na locomoção, capacidade de forrageamento, entre outros, o que poderia comprometer ainda mais sua sobrevivência (MOLLER, 1989; PROMISLOW et al., 1992; PROMISLOW, 1992; SHELDON e VERHULST, 1996; BROOK, 1999; EMLEN, 2001).

#### **1.4 Seleção Natural**

No meio do século dezenove, Charles Robert Darwin e Alfred Russel Wallace propuseram a teoria da seleção natural, para explicar a origem das espécies e processo evolutivo, influenciados pelos trabalhos de Malthus (1798). No livro a *Origem das Espécies*,

---

<sup>28</sup> Resiliência é a capacidade de se voltar ao estado inicial, após um distúrbio. Ou seja, capacidade de recuperação em um determinado período de tempo (BRAND e JAX, 2007)

Darwin (1859) descreve que segundo a teoria do crescimento geométrico<sup>29</sup>, o tamanho populacional das espécies deveriam estar saturando o ambiente, porém muitos indivíduos morriam antes que isso acontecesse. Assim, algo deveria estar agindo para impedir que esse padrão ocorresse, ao que ele chamou de "Seleção Natural". A seleção natural funciona como o agente responsável, através de fatores físicos e biológicos, por selecionar variações individuais favoráveis, da mesma maneira que os humanos selecionavam os espécimes domésticos ou comerciais, que mais lhe agradavam, através da seleção artificial (i.e. suposições pré-estabelecidas) e hibridação. Assim, os indivíduos de uma população representam somente aqueles que sobreviveram e se reproduziram, geração após geração (TOWNSEND et al., 2010).

A seleção natural é mediada pelo sentido figurado da expressão “luta pela sobrevivência”, pois aqueles indivíduos ou espécies com maiores possibilidades de se proteger, vão ter menores taxas de mortalidade e teriam mais tempo de procurar parceiras e procriar. Isto é, aqueles que possuem caracteres mais “adaptados” (dependentes do genótipo<sup>30</sup> e fenótipo<sup>31</sup>), maior aclimatação às adversidades do meio (i.e. plasticidade fenotípica<sup>32</sup>) e maior aptidão de procriar e deixar descendentes (que também herdarão tais caracteres), são as que permanecerão através das gerações, no espaço e tempo da seleção natural (DARWIN, 1859; FISHER, 1930). Metaforicamente, Darwin (1859, p. 85) diz que “a seleção natural procura as variações mais sutis; repele as nocivas, conserva e acumula as que são úteis”. Sendo assim, vemos que a seleção natural dirige a espécie a um estado de perfeição (i.e. *optimal survival*), selecionando indivíduos e espécies que possuem os caracteres mais aptos à realidade do meio, até que, as adversidades físicas e/ou biológicas do meio mudem e os caracteres selecionados já não mais refletem esse estado de perfeição. Assim, a seleção natural novamente desfavorece esses caracteres e seleciona novos indivíduos e espécies mais adaptados.

Portanto, como as características selecionadas refletem o ambiente atual a elas (i.e. ambientes inalterados ou com mudanças módicas), quando as adversidades ou a condição do meio sobre o indivíduo mudam, elas podem interferir no seu sucesso evolutivo, aumentando as taxas de extinção. Como as atividades antrópicas, como a fragmentação da paisagem, tem

<sup>29</sup> O crescimento geométrico consiste no crescimento exponencial na proporção de  $y = f(x) = 2x$

<sup>30</sup> Genótipo por ser entendido como, o conjunto de todos os genes ou material genético nos gametas (Johannsen, 1911 *apud* Justina, 2010)

<sup>31</sup> Fenótipo pode ser entendido como, as características dos organismos, distinguíveis pela aparência e interferido pelo meio (Johannsen, 1911 *apud* Justina, 2010)

<sup>32</sup> Plasticidade fenotípica é a alteração da expressão genética que pode mudar comportamentos e traços nos indivíduos para melhor adaptá-los a uma condição ambiental

mudado rápida e drasticamente o meio natural, esse padrão de suposições tem-se refletido nos organismos em escala global. Temos atualmente estudos que mostram este tipo de padrão, como por exemplo, as mudanças nas condições climáticas do planeta, que tem mediado alterações nas riquezas e distribuição de corais marinhos, gerando altas taxas e riscos de extinção (THOMAS et al., 2004; CARPENTER et al., 2008); a disponibilidade e diversidade de recursos dentro de fragmentos cada vez menores, que têm diminuído populações de aves em Florestas Tropicais (TURNER, 1996), a susceptibilidade a predadores e competidores em ambientes antropizados, que tem aumentado os riscos de extinção em diversas populações (HASKELL, 1996; OWENS e BENNETT, 2000) e a amplitude da relação antagônica entre seleção natural e seleção sexual, que tem modificado, por exemplo, a composição de espécies de aves em comunidades presentes na América do Norte (DOHERTY et al., 2003) e o padrão de cores entre os sexos, de táxons de lagartos (WIENS, 1999).

Visto a possibilidade da ocorrência de uma relação contrária entre seleção sexual e seleção natural, estudos para elucidar os riscos de extinção em populações com seleção sexual têm se vistos necessários na última década (LANDE, 1980; KIRKPATRICK, 1982; WILKINSON, 1987; MOLLER, 1989; REYNOLDS e GROSS, 1990; ANDERSSON, 1994; MOLLER e HEDENSTROM, 1999).

#### **1.4.1 Seleção Sexual e o antagonismo**

A seleção sexual é inerente à seleção natural, pois é a força que seleciona os mais aptos a se reproduzirem e deixarem descendentes (DARWIN, 1859). Ela age na competição entre indivíduos do mesmo sexo (geralmente os machos), em assegurar o maior número de cópulas, tanto quanto o sucesso na fecundação (DARWIN, 1859; ANDERSSON, 1994; HOSKEN e HOUSE, 2011; THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015). As características que mediam tal competição podem ser divididas em dois tipos: traços sexuais primários e secundários. Os traços primários são aqueles que estão relacionados com a fecundação em si, como gônadas e vias genitais de cópula, que vão aumentar as chances de garantir que o embrião seja daquele indivíduo ou de que o embrião tenha sucesso na sobrevivência (WILKINSON e MCCRACKEN, 1999). Já os traços secundários são aqueles, que garantem as maiores quantidade de atos sexuais, como a atratividade de um ornamento específico, presente no sexo oposto (ANDERSSON, 1992, 1994), impressão digital dos cantos (MOLLER, 2005) ou capacidade e o tempo que o indivíduo gasta ao procurar e copular com fêmeas. Bateman (1948) mostrou que para espécies de *Drosophila melanogaster*

o número de vezes que os machos copulam é positivamente relacionado com o número de proles.

O traço secundário mais comum na seleção sexual é o dimorfismo sexual, ao qual permite o maior número de cópulas aos machos. Em aves do paraíso por exemplo, é nítida a diferença na fisionomia entre machos e fêmeas, sendo os machos muito mais coloridos e vistosos que as fêmeas (THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015). A explicação para tal divergência morfológica entre os dois sexos se dá porque, a coloração específica permite que as fêmeas discirnam entre machos da sua própria espécie ou de outra, impedindo hibridações, mas também escolham pelos machos mais atrativos (ANDERSSON, 1994). Existem três teorias distintas que tentam explicar o critério de seleção das fêmeas, no processo evolutivo dos traços secundários dos machos: a primeira é a teoria da ‘prole sexy’<sup>33</sup> (FISHER, 1930), onde as fêmeas escolheriam certos traços nos machos, pois a sua prole do sexo masculino também seria “atrativa” para outras fêmeas e assim, teria maiores sucessos reprodutivos (mesmo esses traços sendo muito extravagantes e prejudiciais à sobrevivência) (MOLLER, 1989); a segunda é a teoria do ‘gene bom’<sup>34</sup> (ZAHAVI, 1975), de que as fêmeas têm mais atratividade por ornamentos exagerados, porque, por serem mais dispendiosos eles poderiam representar que os indivíduos possuem genes melhores, pois mesmo eles sendo de maior custo, o indivíduo conseguiria expressar os traços sem prejudicar outras características pelo *trade-off* ou sua sobrevivência (HAMILTON e ZUK, 1982; MOLLER, 1991; BROJORGENSEN et al., 2007); a terceira é a hipótese do ‘pai bom’<sup>35</sup> (HOELZER, 1989), de que os ornamentos sexuais dos machos com qualidade refletem, na mesma proporção, o cuidado parental com a prole ou vantagens energéticas diretas para a fêmea (e.g canibalismo<sup>36</sup>), favorecendo assim o sucesso de sobrevivência dos filhotes (TRIVERS, 1972; THORNHILL, 1976; HOELZER, 1989).

A seleção sexual pode atuar prosperamente à seleção natural, ao favorecer coevoluções. Andersson (1994) mostra que a vocalização dos machos (*senders*<sup>37</sup>) da espécie *Acris crepitans* possam ter coevoluido com os a percepção auditiva das fêmeas (*receivers*<sup>38</sup>).

<sup>33</sup> A expressão original é “*The sex son theory*”

<sup>34</sup> A expressão original é “*The good gene theory*”

<sup>35</sup> A expressão original é “*The good parent process*”

<sup>36</sup> Canibalismo é uma comportamento que dá vantagens reprodutivas à fêmea e é comum em aranhas e outros artrópodes. Muitas vezes durante ou após o acasalamento, a fêmea come partes ou o parceiro inteiro, afim de abter uma vantagem energética, que vai aumentar as chances de sucesso da gestação (ELGAR, 1992)

<sup>37</sup> *Sender* é o termo usado para aqueles indivíduos ou sexo oposto, que possui a característica específica ao qual se está enviando as informações para o outro. (ANDERSSON, 1994)

<sup>38</sup> *Receiver* é o termo usado para o indivíduo ou sexo oposto, que está recebendo as informações e selecionando-as. (ANDERSSON, 1994)

Mas, apesar da seleção sexual poder agir paralelamente à natural, ela também opera de maneira contrária, quando diminui a população sexual efetiva<sup>39</sup> ou favorece a seleção de caracteres que diminuem a capacidade de sobrevivência do indivíduo (DARWIN, 1859, 1871; FISHER, 1915; PROMISLOW, 1992). O antagonismo da seleção por vias dessa relação funcionaria de modo que, a seleção natural selecionaria os caracteres evolutivos com maior *fitness*<sup>40</sup> de sobrevivência e a seleção sexual, caracteres com maior *fitness* reprodutivo, mesmo esses sendo desfavorecidos na sobrevivência do indivíduo (ANDERSSON, 1982). Isso acontece porque as vantagens evolutivas, daquele caráter na reprodução, prevalece aos custos de sobrevivência. Assim, a seleção sexual iria fixar na população os traços que são mais vantajosos reprodutivamente, até que a seleção natural contrabalançaria diminuindo a aptidão de sobrevivência do indivíduo (FISHER, 1915).

Porém, o equilíbrio das relações entre seleção sexual e natural respondem de maneiras diferentes, quando há um distúrbio que muda o cenário presente, como a fragmentação. A seleção natural diminuiria a capacidade de sobrevivência dessas espécies, que teriam menos tempo ao longo da vida de procriar, deixando cada vez menos prole para a próxima geração, ao mesmo tempo que a seleção sexual representaria uma carga maior à sobrevivência, pois as fêmeas continuariam a selecionar os traços mais vistosos, porém, que também diminuem a sobrevivência do macho. Isso geraria um *feedback* positivo, onde a seleção sexual estaria aumentando os efeitos da seleção natural sobre a espécie (TANAKA, 1996). Os resultados a nível populacional e de espécie poderiam ser: ocorrência de especiação<sup>41</sup> (THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015), fuga dos efeitos negativos pela plasticidade fenotípica, ou aumento das taxas de extinção (PROMISLOW, 1992).

A especiação pode ocorrer em contrário à extinção, quando há pressuposto de que a população possui uma alta variabilidade genética, além de tempo evolutivo suficiente para ter isolamento prezigótico na população, com ou sem barreira geográfica, e diminuição nos distúrbios sobre a população, dando capacidade de recuperação do tamanho populacional da espécie, através da reprodução dos indivíduos com os novos caracteres (PANHUIS et al., 2001; BIRAND et al., 2012; THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015). Tal fator é mostrado em alguns estudos, que constataram que há uma riqueza maior em clados de

<sup>39</sup> População sexual efetiva são aqueles indivíduos que são sexualmente ativos, ou seja, copulam e se reproduzem (TOWNSEND, et al., 2010)

<sup>40</sup> *Fitness* é o valor adaptativo que uma espécie possui. Aqueles que possuem maior valor adaptativo são os que sobrevivem e se reproduzem mais, deixando sua herança genética para a próxima geração (TOWNSEND et al., 2010)

<sup>41</sup> Especiação é o processo ao qual se obtém novas espécies através de outras precursoras. Indivíduos que passaram por um processo de isolamento reprodutivo e posterior diferenciação genética suficiente para serem consideradas espécies distintas. (THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015)

espécies que possuem competição sexual, em comparação com as que não possuem (BARRACLOUGH et al., 1995; MITRA et al., 1996; MOLLER e CUERVO, 1998; OWENS et al., 1999). Além disso, Roulin e Salamin (2010) mostram que existe uma mudança na pigmentação das penas dos indivíduos da espécie *Tyto alba*, em comparação com indivíduos de outras populações de diferentes ilhas e sobre diferentes taxas de predação (i.e. ilhas menores com maior isolamento, possuíam padrões mais discrepantes que as outras), o que poderia estar indicando um processo de especiação em andamento.

Já a plasticidade pode diminuir a intensidade da seleção, tanto quanto sua direção, quando altera a expressão de um gene que reflete nas características fenotípicas das espécies. Por exemplo, se há uma escassez na disponibilidade de um recurso, que faz parte da dieta de um indivíduo, ao exemplo dos carotenoides<sup>42</sup>, ele pode, ao invés de ter maior gasto energético para ampliar o tempo ou área de forrageamento e suprir essa escassez, diminuir o vigor das cores que serão produzidas pelos carotenoides, evitando maiores gastos energéticos (PRICE, 2006). Mas, o sucesso da plasticidade depende também do investimento e disponibilidade energética que a espécie terá. McLain (1993) fala que espécies com seleção sexual podem ter menos propensão a possuir plasticidade fenotípica, por causa do *trade off* energético que elas sofrem ao expressarem caracteres sexuais exagerados e dispendiosos. Por isso, frente a distúrbios que modifiquem o meio, essas espécies teriam menos “reserva energética” para mudar características e comportamentos e assim, tem uma maior flexibilidade para se “adaptar” a novas realidades. Além disso, mesmo existindo a possibilidade da seleção sexual promover especiação, ou da espécie diminuir os riscos de extinção por plasticidade fenotípica, ainda há maiores riscos de extinções nas populações com competição sexual, pois as espécies com competição sexual podem ser enquadradas na categoria de espécies “civilizadas” (PONGE, 2013).

Espécies civilizadas são aquelas com maior investimento em “*evolutionary costs*”, que são traços que lhes proporcionam um maior aproveitamento de recursos específicos (i.e. nicho restrito<sup>43</sup>), e/ou tornado-as especializadas em um estilo de vida. Assim, pela relação de *trade-off*, elas tem um maior investimento em “*evolutionary costs*”, mas menor em “*energetic costs*”, que são traços característicos de espécies generalistas, que asseguram que a espécie tenha competência de aproveitar de uma gama maior de recursos (i.e. ter um nicho mais

<sup>42</sup> Carotenoides são substâncias químicas derivadas do caroteno. Eles estão relacionados com a expressão diferentes padrões de cores encontrados nas plumas das aves (PRICE, 2006)

<sup>43</sup> Quando a espécie é mais especializada em poucos recursos, é dito que ela possui um nicho restrito. Assim, ela pode utilizar uma gama menor de recursos para sobreviver e evitar competição com outras espécies (TOWNSEND et al., 2010).

amplo) e/ou utilizar de novos recursos disponíveis. Portanto, espécies com traços baseados em “*energetic costs*” tem maior flexibilidade adaptativa frente a mudanças ambientais, já o oposto não. Categorias de espécies “civilizadas” sofrem maiores riscos de extinção, principalmente quando existem fatores que aumentem o isolamento das populações e impeça a manutenção de metapopulações (DOHERTY et al., 2003), ou ambientes de contínuos distúrbios e com baixa capacidade de resiliência das populações, como por exemplo, um ambiente fragmentado e circundado por atividades humanas (TANAKA, 1996). Pois, com a baixa habilidade de aproveitar de uma gama maior de recursos ou de translocação de nicho, historicamente, quando há um distúrbio, os riscos de extinção para esses tipos de espécies tendem a aumentar (PONGE, 2013).

#### **1.4.1.1 Dimorfismo na plumagem entre os sexos e os riscos de extinção**

A diferença cromática<sup>44</sup> entre sexos de uma mesma espécie é um tipo de dimorfismo sexual. O dimorfismo é o resultado da seleção sexual, que consiste na diferença da fisionomia entre machos e fêmeas de uma mesma espécie. Por exemplo, o macho ter um tamanho corporal e massa menor que a fêmea, ou ter um padrão de cores diferente da fêmea, que normalmente são mais conspícuos, é um tipo de dimorfismo entre sexos (BAKKER, 1993; ANDERSSON, 1994; THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY, 2015). Espécies que tem diferença cromática entre machos e fêmeas são chamadas de dicromáticas e as que não tem, de monocromáticas.

Especiés dicromática podem ter maiores riscos de extinção, por serem espécies com competição sexual (STUART-FOX et al., 2003). Estudos mostram que espécies dicromáticas tem menores chances de sucesso de reintrodução em ilhas do que espécies monocromáticas (SORCI et al., 1998; MCLAIN et al., 1999), devido à relação antagônica entre as pressões seletivas, natural e sexual. Os fatores chaves que tornam essas espécies mais vulneráveis à extinção ou ao fracasso do manejo de populações reintroduzidas são: baixo tamanho efetivo<sup>45</sup> da população sexualmente ativa, maior conspicuidade dos machos à predadores e o alto custo energético na produção de traços sexuais (ENDLER, 1980; WILKINSON, 1987; JOHNSON,

<sup>44</sup> A diferença cromática é a diferença no padrão de cores da fisionomia do sexo feminino e masculino de algumas espécies. Dicromatica tem dois padrões de cores, ou seja, os machos são de uma padrão e as fêmeas de outro, já as monocromática tem um único padrão de cor, as fêmeas e machos possuem padrões de cor idênticos.

<sup>45</sup> O tamanho efetivo da população ( $N_e$ ) é o número necessário para manter a variabilidade genética da população e a manutenção do tamanho mínimo viável para a perpetuação dele ao longo das gerações. Em populações com proporção desigual de sexos, é dada pela fórmula  $N_e = 4NmNf/Nm+Nf$  ( $Nm$  é o número de machos e  $Nf$  o número de fêmeas) (PRIMACK e RODRIGUES, 2001)

1991; TANAKA, 1996; HASKELL, 1996; SHELDON e VERHULST, 1996; EMLEN, 2001; MOORE E MOORE E WILSON, 2002; STUART-FOX et al., 2003)

As espécies dicromáticas naturalmente possuem um tamanho efetivo da população reprodutiva menor, porque nem todos os machos da população copulam, razão pela qual muitas dessas espécies possuem um comportamento de arena<sup>46</sup>, onde os machos beta participam do *display*<sup>47</sup> sexual, mas apenas o macho alfa cópula com as fêmeas que se sentirem atraídas pela exibição (PAYNE, 1984). Assim, nesse tipo de espécie, mesmo que a proporção sexual de indivíduos na população seja igual (i.e. número de fêmeas na população igual ao número de machos), o tamanho da população que irá se reproduzir é reduzido (i.e. número de pares). Com a diminuição da população efetiva, a espécie pode cair em vórtices de extinção (Fig. 2). Além disso, a predação pode ser um fator que age de maneira sinergética a ela, diminuindo ainda mais a proporção de machos na população e aumentando os efeitos negativos do tamanho efetivo dentro da população.

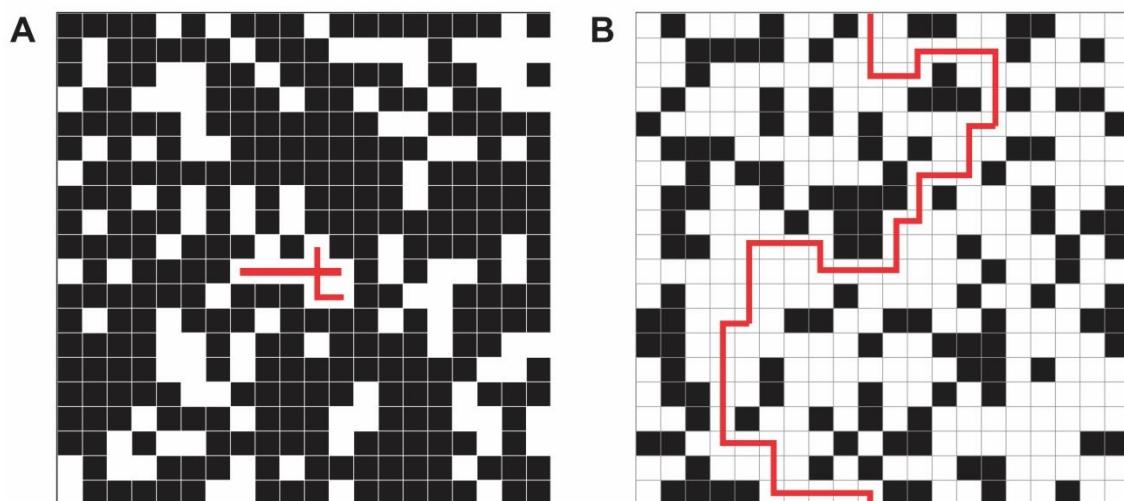
Em populações dicromáticas, as taxas de predação dos indivíduos machos podem ser maiores que as das fêmeas, já que elas são mais críticas do que eles (GOTMARK, 1993). Endler (1980, 1983) comprova que, o padrão de cores de espécies dicromáticas podem tornar os machos mais chamativos aos predadores em seu estudo com *guppies*, pois em áreas com altas taxas de predação, existe uma mudança na composição das espécies de *Poecilia reticulata*. Sendo que a predominância de indivíduos machos nos grupos de áreas com predadores são aqueles que possuem menor conspicuidade, e em áreas sem predadores, aqueles com maior conspicuidade. A predação também pode diminuir o sucesso reprodutivo dessas espécies, pois estudos indicam que para espécies com competição sexual que possuem cuidado parental, a taxa de predação nos ninhos é muito maior e é relacionada com o aumento da notabilidade do macho (OWENS e BENNETT, 1994).

Já o alto custo energético na produção dos ornamentos sexuais pode diminuir a capacidade de flexibilidade dessas espécies, ao enfrentarem distúrbios ambientais que não são favoráveis à sua sobrevivência e preservação. Visto que, por razão da relação de *trade off*, ao se gastar mais energia na produção de um ornamento exacerbado ou berrante, deve-se gastar menos na produção de outras características, como a manutenção de defesas (SHELDON e VERHULST, 1996; BROOK, 1999) ou a habilidade de forragear (MOLLER, 1989). Moore e Wilson (2002) mostram que existe uma relação entre o aumento de parasitismo, com o

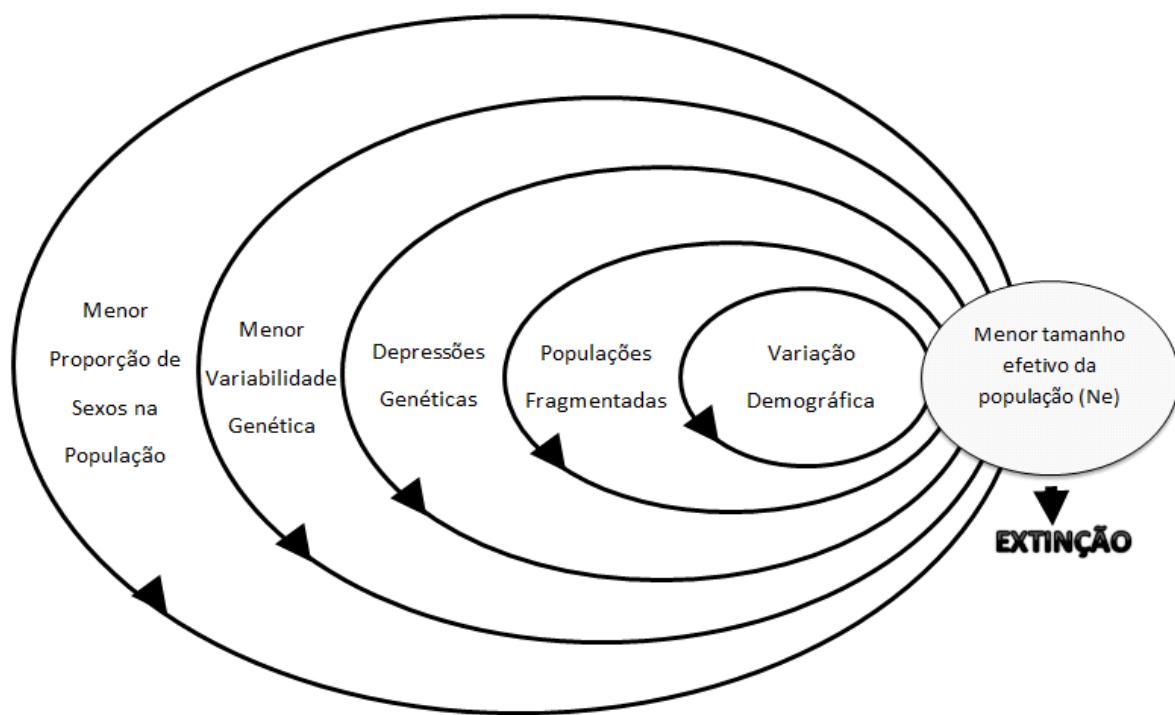
<sup>46</sup> Arena é um local onde um grupo de indivíduos de uma espécie se reúnem, para exibirem display sexual. (PAYNE, 1984)

<sup>47</sup> Display é um comportamento intrínseco de cada espécie, onde algum tipo de exibição ou “dança” é feita para atrair as fêmeas

aumento da conspicuidade dos machos, isso provavelmente ocorre porque o sistema imunológico desses indivíduos foram prejudicados pela falta de investimento energético. Porém, os riscos de extinção pelo custo energético podem não serem reais, caso as espécies sejam mediadas pela teoria do gene bom. Pois segundo essa teoria, as fêmeas escolhem justamente os machos que podem “ter esse gasto energético” sem prejudicarem sua sobrevivência, ou seja, esses machos possuem um *fitness* superior suficiente para se permitirem ter maiores gastos com a produção dos traços vistosos e não prejudicarem seu desempenho em outras características. Prinzing (2002) não encontrou maiores riscos de extinção em espécies dicromáticas e monocromáticas, em comparação com outros estudos (SORCI et al., 1998), porém, isso pode ter acontecido devido a existência de metapopulações (LEVINS, 1969; HANSKI e GILPIN, 1991). Isso indica que a conectividade da paisagem pode interferir nos efeitos negativos impostos pela seleção sexual e natural. Portanto, em paisagens fragmentadas, com pouca conectividade, há reais riscos de extinções, visto que, naturalmente, mesmo sem sofrer com os efeitos da relação antagônica entre seleção sexual e natural, as populações já estarão reduzidas pelos efeitos de densidade dependente e de baixa qualidade de habitat dos ambientes fragmentados (DIAMOND et al. 1976; SIMBERLOFF, 1976).



**Figura 1.** Ilustração de como funcionaria a teoria de percolação em ecologia de paisagem. Os quadrados (i.e Clusters) pretos são áreas de não habitat e os brancos áreas de habitat. (A) A maioria dos cluster são áreas de não habitat, assim as áreas de habitat ficam isoladas e o movimento do animal não “percola”. (B) Valor suficiente de clusters de área de habitat para que o movimento animal “percole”. (Fonte: do próprio autor)



**Figura 2.** Vórtice de extinção representando a continua e progressiva diminuição das populações com competição sexual por diferentes fatores. Esse fatores podem ser sinergéticos e ampliar seus efeitos, diminuindo ainda mais o tamanho efetivo da população e, assim, dirigir a espécie a riscos de extinção cada vez maiores. (Fonte: do próprio autor).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AL GORE, **An inconvenient Truth**. Direction: Davis Guggenheim. Production: Lawrence Bender, Scott Z. Burns and Laurie David. Music: Michael Brook Paramount Classics, 2006, DVD (108 minutes), Color. Son.
- ANDRÉN, H. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat. **Oikos**, v. 71, n. 3, p. 355-366, 1994
- AMBUEL, B.; TEMPLE, S. A. Area dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin USA forests. **Ecology**, v. 64, p.1057–1068, 1983.
- ANDERSSON, M. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. **Nature**, v. 299, p. 818-820, 1982.
- ANDERSSON, M. **Sexual Selection**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994.
- ANDRÉN, H. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. **Oikos**, v. 80, p. 193–196, 1997.
- BAKKER, T. C. M. Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. **Nature**, v. 363, p. 255 – 257, 1993.
- BARBARO, L., et al. Edge and area effects on avian assemblages and insectivory in fragmented native forests. **Landscape Ecology**, v. 27, n. 10, p. 1451–1463, 2012.
- BARION, M. R. L.; SILVA, H. C.; FERREIRA, S. G. C. A importância e os tipos das sombras utilizadas para bovinos a pasto. In. VI Mostra Interna de Trabalhos de Iniciação Científica, Maringá, 2012. **Anais**: Maringá: Centro Universitário Cesumar, 2012. Disponível em: <[http://www.cesumar.br/prppge/pesquisa/mostras/vi\\_mostra/](http://www.cesumar.br/prppge/pesquisa/mostras/vi_mostra/)>. Acesso em 13 de março de 2015.
- BARRACLOUGH, T. G.; HARVEY, P. H.; NEE, S. Sexual Selection and Taxonomic Diversity in Passerine Birds. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 259, n. 1355, p.211–215, 1995.
- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. **Journal of Animal Ecology**, v. 65, p.465-473, 1996.
- BATEMAN, A. J. Intra-sexual selection in Drosophila, **Heredity**, v. 2, p. 349–368, 1948.
- BAUM, K.A.; K.J. HAYNES, F.P. D.; CRONIN, J. T. The matrix enhances the effectiveness of corridors and *stepping stones*. **Ecology**, v. 85, n. 10, p. 2671-2676, 2004.
- BENNETT, A. F. (1998) **Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation**. 2 ed. Gland, Switzerland: IUCN; Cambridge, UK: IUCN, v. 14, 2003.
- BENNETT, A. F. Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. **Landscape Ecology**, v. 4, n. 2/3, p. 109-122, 1990.

- BERGER, J. Persistence of different sized populations an empirical assessment of rapid extinctions. **Conservation Biology**, v. 4, n. 1, p. 91-98, 1990.
- BETTS, M. G.; et al. Thresholds in songbird occurrence in relation to landscape structure. **Conservation Biology**, v. 21, p. 1046-1058, 2007.
- BIRAND, A.; VOSE, A.; GAYRILETS, S. (2012). Patterns of species ranges, speciation, and extinction. **The American Naturalist**, v. 179, n. 1, p. 1–21, 2012.
- BLOCK, W. M., BRENNAN, L. A. The Habitat Concept in Ornithology: Theory and Applications. **Current Ornithology**, v. 11, p. 35-91, 1993.
- BOECKLEN, W. J. Optimal design of nature reserves: Consequences of genetic drift. **Biological Conservation**, v. 38, n. 4, p. 323–338, 1986.
- BOSCOLO, D.; METZGER, J. P. Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. **Ecography**, v. 34, p. 1018-1029, 2011.
- BRAND, F. S.; JAX, K. Focusing the Meaning(s) of Resilience: Resilience as a Descriptive Concept and a Boundary Object. **Ecology and Society**, v. 12, n. 1, 2007. Disponível em <<http://www.ecologyandsociety.org/vol12/iss1/art23>>. Acesso em 06 de fevereiro de 2015.
- BRO-JORGENSEN, J.; JOHNSTONE, R. A.; EVANS, M. R. Uninformative Exaggeration of Male Sexual Ornaments in Barn Swallows. **Current Biology**, v. 17, p. 850–855, 2007.
- BROOK, S. A tradeoff between immunocompetence and sexual ornamentation. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v.96, p. 4478–4481, 1999.
- BROWN, J. H. Mammals on Mountaintops: Nonequilibrium Insular Biogeography. **The American Naturalist**, v. 105, n.945, p. 467-478, 1971.
- BURT, W. H. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 24, n.3, p. 346-352, 1943.
- CARPENTER, K. E., et al. One-Third of Reef-Building Corals Face Elevated Extinction Risk from Climate Change and Local Impacts. **Science**, v.321, p.560, 2008.
- CHAN-MCLEOD, A. C. A.; MOY, A. Evaluating Residual Tree Patches as stepping stones and Short-Term Refugia for Red-Legged Frogs. **Journal Of Wildlife Management**, v. 71, n. 6, p. 1836-1844, 2007.
- COELHO, M. T. P.; et al.. Efeito da permeabilidade relativa em diferentes tipos de matrizes sobre a avifauna. In: II Congresso de Ecologia de Paisagens - II Iale-Br e II Simpósio SCGIS-BR, 2012. **Anais**. Salvador: Associação Internacional de Ecologia de Paisagem – Brasil, 2012. p. 90-90.
- COLLINGE, S. K. **Ecology of fragmented Landscapes**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009.

- DARWIN, C. (1859) **A Origem das Espécies: e a seleção natural.** Trad. Caroline Kazue Ramos Furukawa. São Paulo: Madras, 2004.
- DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex.** London: John Murray. V. 1, 1871. Disponível em: <<http://darwin-online.org.uk>> Acesso em 09 de março de 2015.
- DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology**, v. 14, p. 342-355, 2000.
- DEMARS, C.A.; ROSENBERG, D.K.; FONTAINE, J. B. Multi-scale factors affecting bird use of isolated remnant oak trees in agro-ecosystems. **Biological Conservation**, v. 143, n. 6, p. 1485-1492, 2010.
- DIAMOND, J. M. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. **Biological Conservation**. v. 7, p. 129-146, 1975.
- DIAMOND, J. M., et al. Island Biogeography and Conservation: Strategy and Limitations. **Science**, v. 193, n. 4257, p.1027-1032, 1976.
- DIAS, C. R. **Poleiros artificiais como catalisadores na recuperação florestal**, 2008. 25f. Trabalho de conclusão de curso (Mestrado) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, 2008.
- DOHERTY, P. F. et al. Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v. 100, n. 10, p. 5858-5862, 2003.
- DYKSTRA, P. R. Thresholds in habitat supply: a review of the literature. **Wildlife Report No. R-27**, Province of British Columbia, Canada, 2004.
- ELGAR, M. A. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. In ELGAR, M. A.; CRESPI, B. J. **Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa**. Oxford: Oxford University Press. 1992, p. 128-155.
- ELLIS, E. C., et al. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. **Global Ecology and Biogeography**, v.19, p. 589-606, 2010.
- EMLEN, D. J. Costs and the Diversification of Exaggerated Animal Structures. **Science**, v. 291, n. 5508, p.1534-1536, 2001.
- ENDLER, J. A. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. **Environmental Biology of Fishes**, v. 9, n. 2, p. 173–190, 1983.
- ENDLER, J. A. Natural Selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. **Evolution**, v. 34, n. 1 p. 76-91, 1980.
- EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. **Conservation Biology**. v. 21, n. 4, p. 926-936, 2007.

- EWERS, R.M.; DIDHAM, R.K. Confounding factors in the detection of species response to habitat fragmentation. **Biological Review**, v. 81, p. 117–142, 2005.
- EWERS, R.M.; THORPE, S.; DIDHAM, R. K. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. **Ecology**, v. 88, p. 96–106, 2007.
- FAHRIG, L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. **Ecological Applications**, v. 12, n. 2, p. 346-353, 2002.
- \_\_\_\_\_. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.
- \_\_\_\_\_. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. **Journal of Wildlife Management**, v. 61, p. 603–610, 1997.
- \_\_\_\_\_. When is a landscape perspective important? In: WIENS, J. A.; MOSS, M. R. **Issues and Perspectives in Landscape Ecology**, Cambridge: Cambridge University Press, 2005, p. 3–10.
- FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Habitat Patch Connectivity and Population Survival. **Ecology**, v. 66, n. 6, p. 1762-1768, 1985.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales: Paddock trees as stepping stones. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, n. 5, p. 833-849, 2002.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B.; MANNING, A. D. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 4, n.2, p.80-86, 2006.
- FISHER, R. A. **The Genetical theory of natural selection**. Oxford: Clarendon Press, 1930. Disponível em: <<http://www.archive.org/stream/geneticaltheoryo031631mbp#page/n11/mode/2up>>. Acesso em 10 de março de 2015.
- FISHER, R. A. The evolution of sexual preference. **Eugenics Review**, v. 7, p. 184:192, 1915.
- FLETCHER, R. J., et al. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? **Canadian Journal of Zoology**, v. 85, p. 1017-1030, 2007.
- FORMAN, R. T. T.; GODRON, M. Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. **BioScience**, v. 31, n. 10, p. 733-740, 1981.
- FORMAN, R. T. T. (2001) **Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- GARCÍA-FECED, C.; SAURA, S.; ELENA-ROSSELLÓ, R. Improving landscape connectivity in forest districts: A two-stage process for prioritizing agricultural patches for reforestation. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 1, p. 154–161, 2011.

GARDNER, R. H., et al. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. **Landscape Ecology**, v. 1, n. 1, p. 19-28, 1987

GILLIES, C. S.; COLLEEN, C. C. Functional responses in habitat selection by tropical birds moving through fragmented forest. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 1, p. 182-190, 2009.

GILPIN, M. E and SOULÉ, M. E. Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction in SOULÉ, M. E. **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity**. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., p. 19–34, 1986.

GOTMARK, F. Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. **Proceeding of the Royal Society of London: Biological Science**, v. 253, n. 1337, p. 143-146, 1993.

GRUBB, T. C. Jr.; DOHERTY, P. F. Jr. On home-range gap-crossing. **The Auk**, v. 116, n. 3, p. 618-628, 1999.

HADDAD, N. M.; TEWKSURY, J. J. Low-quality habitat corridors and movement conduits for two butterfly species. **Ecological Applications**, v. 15, n. 1, p. 250–257, 2005.

HAILA, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research : from island biogeography to landscape ecology. **Ecological Applications**, v. 12, p. 321–334, 2002.

HAILMAN, J. P. (1979). Environmental light and conspicuous colors. In: BURTT, E. H., Jr. **The Behavioral Significance of Color**, New York: Garland STPM Press, 1979.

HAMILTON, W. D.; ZUK, M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? **Science**, v. 218, n. 4570, p.384–387, 1982.

HANSEN, M. C., et al. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. In: GLOBAL FOREST WATCH (GFW). **Global Forest Change**, Disponível em: <<http://earthenginepartners.appspot.com/science-2013-global-forest>>. Acesso em 06 de março de 2015.

HASKELL, D. G. Do bright colors at nests incur a cost due to predation? **Evolutionary Ecology**, v. 10, p. 285-288, 1996.

HANSKI, I.; GILPIN, M. **Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations**. London: Academic Press, 1991.

HASUI, E. **O papel das aves frugívoras na dispersão de sementes em um fragmento de floresta estacional semidecídua secundária em São Paulo, SP**. 1994. Trabalho de conclusão de curso (Mestrado) - IBUSP, São Paulo. 1994.

HERRERA, J. M.; GARCÍA, D. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. **Biological Conservation**, v. 142, p. 149–158, 2009.

- HILL, J. L.; CURRAN, P. J. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 1391-1403, 2003.
- HOELZER, A. G. The good parent process of sexual selection. **Animal Behaviour**, v. 38, p. 1067-1078, 1989.
- HOFFMEISTER, T. S., et al. Ecological and Evolutionary Consequences of Biological Invasion and Habitat Fragmentation. **Ecosystems**, v. 8, n. 6, p. 657-667, 2005.
- HOSKEN, D. J.; HOUSE, C. M. Sexual selection. **Current Biology**, v. 21, n. 2, p. 62-65, 2011.
- HOODE, A. E. Effect of artificial selection on male colour patterns on mating preference of female guppies, **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 256, n. 1346, p. 1-6, 1994.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, n. 22, p. 415-427, 1957. Reprinted in Classics in Theoretical Biology, Bulletin of Mathematical Biology, v.53, p. 193-213, 1991.
- IMPERIAL COLLEGE LONDON. Michael Gastner: Complexity and Networks. **Percolation Theory**. Disponível em <<http://wwwf.imperial.ac.uk/~mgastner/percolation/percolation.html>> Acesso em setembro de 2015
- JOHNSON, S. G. Effects of predation, parasites, and phylogeny on the evolution of bright coloration in North American male passerines. **Evolutionary Ecology**, v. 5, p. 52-62, 1991.
- JONES, J. L., et al. Selection of successional stages by fishers in north-central Idaho *in BUSKIRK, S.W., Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. London, England: Cornell University Press, 1994.
- JORDANI, M. X.; HASUI, E.; SILVA, V. X. Natural enemies depend on remnant habitat size in agricultural landscapes. **Journal of Forestry Research**, 2015.
- JUSTINA, L. A. D., et al. A herança genotípica proposta por Wilhelm Ludwig Johannsen. **Filosofia e História da Biologia**, v. 5, n. 1, p. 55-71, 2010.
- KAPOS, V. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v.5, p.173-185, 1989.
- KENT, E., et al. One-Third of Reef-Building Corals Face Elevated Extinction Risk from Climate Change and Local Impacts. **Science**, v. 321, n. 5888, p. 560-563, 2008.
- KIE, J. G., et al. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology?. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n.1550, p. 2221-2231, 2010.

- KINDLMANN, P.; BUREL, F. Connectivity measures: a review. **Landscape Ecology**, v. 23, p. 879–890, 2008.
- KIRKPATRICK, M. Sexual selection and the evolution of female choice. **Evolution**, v. 36, n. 1, p. 1-12, 1982.
- KRAMER-SCHADT, S.; KAISER, T.S.; FRANK, K., WIEGAND, T. Analyzing the effect of stepping stones on target patch colonization in structured landscapes for *Eurasian lynx*. **Landscape Ecology**, v. 26, p. 501-513, 2011.
- KRAUSS, J., et al. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. **Ecology Letters**, v. 13, p. 597-605, 2010.
- KRAUSS, J.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? **Journal of Biogeography**, v.30, p.889–900, 2003.
- KREMSATER, L.; BUNNELL, F. L. Edge effects: theory, evidence and implications to management of western North American forests. In ROCHELLE, J. A.; LEHMANN, L. A.; WISNIEWSKI, J. **Forest Fragmentation: Wildlife and Management Implications**, Boston, MA: Brill, 1999, p. 117–153.
- LAGO, A. A. C. **Estocolmo, Rio, Johanesburgo: O Brasil e as três conferências ambientais das Nações Unidas**. Brasília:[S.n.], 2006
- LANDE, R. Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 292-305, 1980.
- LAURANCE, W. F, et al. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. **Ecology**, v. 82, p. 105–16, 2001.
- LAURANCE, W. F., et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, p. 605–618, 2002.
- LAURANCE, W. F., et al. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 50, p. 19010-19014, 2006.
- LAURANCE, W. F.; PERES, C. A. **Emerging Threats to Tropical Forests**. Chicago: University of Chicago Press, 2006.
- LAW, B. S; CHIDEL, M.; TURNER, G. The Use by Wildlife of Paddock Trees in Farmland. **Pacific Conservation Biology**, v. 6, n. 2, p. 130-143, 2000
- LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, v. 15, p. 237–240, 1969..
- LINDENMAYER, D. B., LUCK, G. Synthesis: Thresholds in conservation and management. **Biological Conservation**, v.124, p.351–354, 2005.

LUBCHENCO, J., et al. The Sustainable Biosphere Initiative: An Ecological Research Agenda - A Report from the Ecological Society of America. **Ecology**, v. 72, n. 2, p. 371-412, 1991. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2937183>>. Acesso em 07 de março de 2015.

CAGNOLO, L. et al. Habitat Fragmentation and Species Loss across Three Interacting Trophic Levels: Effects of Life-History and Food-Web Traits. **Conservation Biology**, v. 23, n.5, p.1167–1175, 2009.

MACARTHUR, R. H; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 1967.

MACEDONIA, J. M.; et al. Sexual Dichromatism and Color Conspicuousness in Three Populations of Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*) from Oklahoma. **Journal of Herpetology**, v. 38, n. 3, p. 340-354, 2004.

MALCOLM, J. R. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. **Ecology**, v. 75, n. 8, p. 2438-2445, 1994.

MALTHUS, T. **An Essay on the Principle of Population**. London: London Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, 1798. Disponível em: <<http://www.esp.org>>. Acesso em 02 de fevereiro de 2015.

MANNING, A. D.; GIBBONS, P.; LINDENMAYER, D. B. Scattered trees: a complementary strategy for facilitating adaptive responses to climate change in modified landscapes? **Journal of Applied Ecology**, v. 46, n. 4, p. 915-919, 2009.

MANNING, A.; FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 132, n. 3, p. 311-321, 2006.

MARTENSEN, A. C., et al. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with Neotropical understory bird species richness and abundance. **Conservation Biology**, v. 26, p.1100-1111, 2012.

MCGARIGAL, K.; MCCOMB, W. C. Relationship between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. **Ecological Monographs**, v. 65, p. 235-260, 1995.

MCLAIN, D. K. Cope's rule, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. **Oikos**, v. 68, p. 490–500, 1993.

MCLAIN, D. K.; MOULTON, M. P.; SANDERSON, J. G. Sexual selection and extinction: the fate of plumage-dimorphic and plumage- monomorphic birds introduced onto islands. **Evolutionary Ecology Research**, v. 1, p. 549–565, 1999.

METZGER, J. P. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.71, n. 3-I, p. 445-463, 1999.

METZGER, J. P. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamics Atlantic forest region. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1166-1177, 2009.

METZGER, J. P. O que é ecologia de paisagens? **Biota Neotropica**, v.1, n. ½, p. 01-09, 2001.

METZGER, J. P. Como restaurar a conectividade de paisagens fragmentadas? In: KAGEYAMA, P.; OLIVEIRA, R.E.; MORAES, L.F.D.; GANDARA, F. B. **Restauração ecológica de ecossistemas naturais**. Botucatu: Fundação de Estudos e Pesquisa Agrícolas e Florestais - FEPAF, p. 49-76, 2003.

MITRA, S.; LANDEL, H., PRUETT-JONES, S. Species richness covaries with mating system in birds. **Auk**, v. 133, p. 544-551, 1996.

MOLEER, A. P. Song post exposure, song features, and predation risk. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 2, p. 155–163, 2005.

MOLLER, A. P. Viability costs of male tail ornaments in a swallow. **Nature**, v. 339, p.132-135, 1989.

MOLLER, A. P. Viability is positively related to degree of ornamentation in male swallows. **Proceedings of the Royal Society of London B.**, v. 243, p. 145-148, 1991.

MOLLER, A. P.; CUERVO, J. J. Speciation and feather ornamentation in birds. **Evolution**, v. 52, n. 3, p. 859-869, 1998.

MØLLER, A. P.; HEDENSTRÖM, A. Comparative evidence for costs of secondary sexual characters: adaptive vane emargination of ornamented feathers in birds. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 12, n. 2, p. 296-305, 1999.

MOORE, S. L.; WILSON, K. Parasites as a Viability Cost of Sexual Selection in Natural Populations of Mammals. **Science**. v. 297, n. 5589, p. 2015-2018, 2002.

MORRISON, M. L., MARCOT, B. MANNAN, W. Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications. Madison, WI: University of Wisconsin Press, 1992.

MUCHA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Tree**, v. 10, n. 2, p. 58-62, 1995.

ORBACH, R. Dynamics of fractal networks. **Science**, v. 231, p. 814-819, 1986.

OWENS, I. P. F.; BENNETT, P. M. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v. 97, n. 22, p. 12144–12148, 2000.

OWENS, I. P. F.; BENNETT, P. M. Mortality Costs of Parental Care and Sexual Dimorphism in Birds. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 257, n. 1348, p.1–8, 1994.

OWENS, I. P. F.; BENNETT, P. M.; HARVEY, P. H. Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, n.1422, p. 933–939, 1999.

PANHUIS, T. M.; et al. Sexual selection and speciation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n.7, p. 364–371, 2001.

PARDINI, R., et al. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of an agro-forestry mosaic in southern Bahia. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1178–1190, 2009.

PARKER, T. H., et al. Edge and area effects on the occurrence of migrant forest song-birds. **Conservation Biology**, v. 19, p. 1157–1167, 2005.

PAYNE, R. B. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. In: THE AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. **Ornithological Monographs N. 33**, California: University of California Press, 1984.

PEIXOTO, M. C. D. Expansão Urbana e proteção ambiental: um estudo a partir do caso de Nova Lima / MG. In: XI Encontro Nacional da Associação Nacional de Pós-Graduação e Pesquisa em Planejamento Urbano e Regional, 2005, Salvador, Bahia, Brasil. **Resumos**. Salvador: Universidade Federal da Bahia, 2005. Disponível em: <<http://www.xienanpur.ufba.br>>. Acesso em 2 de março de 2015.

PONGE, J. F. Disturbances, organisms and ecosystems: a global change perspective. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 4, p.1113–24, 2013.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. (2001). **Biologia da conservação**. Londrina: Planta, 2007.

PRINZING, A. et al. Does sexual selection influence population trends in European birds? **Evolutionary Ecology Research**, v. 4, p. 49-60, 2002.

PROMISLOW, D. E. L. Costs of sexual selection in natural populations of mammals. **Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences**, v. 247, n. 1320, p. 203-210, 1992.

PROMISLOW, D. E. L.; MONTGOMERIE, R.; MARTIN, T. E. Mortality Costs of Sexual Dimorphism in Birds. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 250, n. 132, p.143–150, 1992.

RABELLO, A.; NUNES, F.; HASUI, E. Efeito do tamanho do fragmento na dispersão de sementes de Copáiba (*Copaifera langsdorffii* Delf.). **Biota Neotropica**, v. 10, p. 047-054, 2010.

REIS, A; BECHARA, F.C.; TRES, D.R. Nucleation in Tropical ecological restoration. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 2, p. 244-250, 2010.

REYNOLDS, J. D.; GROSS, M. R. Costs and Benefits of Female Mate Choice: Is There a Lek Paradox? **The American Naturalist**. v. 136, n. 2, p. 230-243, 1990.

RIDLEY, M. (2003). **Evolução**. 3 ed. Trad. Henrique Ferreira, Luciane Passaglia, Rivor Fischer - Porto Alegre: Artmed, 2006.

RODRIGUES, F. **Edge effects on the regeneration of forest fragments in south Brazil**. 1998. 192f. Trabalho de conclusão de curso (Doutorado) - Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 1998.

ROMPRÉ, G., et al. Conserving biodiversity in managed forest landscapes: The use of critical thresholds for habitat. *The Forestry chronicle*, v.86, n. 5, p. 589-596, 2010.

ROULIN, A.; SALAMIN, N. Insularity and the evolution of melanism, sexual dichromatism and body size in the worldwide-distributed barn owl. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, n. 5, p. 925–34, 2010.

SCHOENER, T. W. Resource Partitioning in Ecological Communities. **Science**, New Series, v. 185, n. 4145, p. 27-39. 1974.

SHELDON, B. C.; VERHULST, S. R. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. **Trends in Ecology & Evolution**. v.11, n. 8, p. 317-321, 1996.

SIMBERLOFF, D. Experimental Zoogeography of islands: Effects of island size. **Ecology**, v. 57, n.4, p. 629-648, 1976.

SISK, T. D., et al. Identifying extinction threats. **Bioscience**, n. 44, p. 592-604, 1994.

SORCI, G.; MOLLER, A. P.; CLOBERT, J. Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. **Journal of Animal Ecology**, v. 67, n. 2, p. 263–269, 1998.

STAUFFER, D., AHARONY, A. **Introduction to percolation theory**. London: Taylor & Francis, 2ed., 1985.

STUART-FOX, D. M., et al. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. **Animal Behaviour**, v. 66, p.541–550, 2003.

TABARELLI, M., et al. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. **Conservation Biology**, v. 19, p. 695–700, 2005.

TANAKA, Y. Sexual selection enhances population extinction in a changing environment. **Journal of Theoretical Biology**, v. 180, n. 3, p. 197-206, 1996.

TAYLOR, P. D., et al. Connectivity is a vital element of landscape structure. **Oikos**, v. 68, n. 3, p. 571-572, 1993.

THE CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY. Birds of paradise project. Evolution in Isolation: The Science Behind the Beauty. 2015. Disponível em: <<http://www.birdsofparadiseproject.org/#!/50/Evolution%20in%20Isolation>>. Acesso em 16 de fevereiro de 2015.

THE WORLD CONSERVATION UNION (IUCN), UNITED NATIONS ENVIRONMENTAL PROGRAM (UNEP), WORLD WIDE FUND (WWF). **Caring for the earth, A strategy for Sustainable Living.** Gland, Switzerland: [S.n], 1991.

THOMAS, C. D; et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427, n. 6970, p. 145-148, 2004.

THORNHILL, R. Sexual Selection and paternal investment in insects. **The American Naturalist**, v. 110, n. 971, p.153-163, 1976.

TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. On the usage and measurement of landscape connectivity. **Oikos**, v. 90, p. 7-19, 2000.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia**. 3 ed. Trad. Leandro da Silva Duarte. Porto Alegre: Artmed, 2010.

TRIVERS, R. L. **Parental Investment and Sexual Selection**, Chicago: Aldine publishing company, 1972.

TSCHARNTKE, T.; GATHMANN, A.; STEFFAN-DEWENTER, I. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, p. 708–719, 1998.

TURNER, I. M. Species Loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, n. 2, p.200-209, 1996.

TURNER, M. G.; GARDNER, R. H. **Landscape Ecology - in theory and practice**. New York: Springer-Verlag: 2001.

UEZU, A., et al. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. **Biological Conservation**, v.123, p. 507-519, 2005.

\_\_\_\_\_, et al. Can agroforest woodlots work as stepping stones for birds in the Atlantic forest region? **Biodiversity and Conservation**, v.17, n.8, p.1907-1922, 2008.

UMETSU, F.; METZGER, J. P; PARDINI, R. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: A test with Atlantic forest small mammals. **Ecography**, v. 31, p. 359 – 370, 2008.

UNITED NATIONS. **Economic and Social affairs: World Urbanization Prospects – The 2014 revision**. New York: United Nations, 2014.

\_\_\_\_\_. Food and Agriculture Organization (FAO). **State of the World's Forests 2012**. Rome: United Nations, 2012

\_\_\_\_\_. Food and Agriculture Organization (FAO). **Statistical Yearbook: World food and agriculture**. Rome: UNITED NATIONS, 2013.

\_\_\_\_\_. Milleninium Ecosystem Assessment Board (MA). **Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis**. Washington, DC: Island Press, 2005.

VAN DER REE, R.; BENNETT, A. F.; GILMORE, D. C. Gap-crossing by gliding marsupials: thresholds for use of isolated woodland patches in an agricultural landscape. **Biological Conservation**, v. 115, n. 2, p. 241–249, 2003.

VIANA, V. M. Biologia e manejo de fragmentos florestais. In: Congresso Florestal Brasileiro, Campos do Jordão, 1990. **Anais**. Curitiba: Sociedade Brasileira de Silvicultura/Sociedade de Engenheiros Florestais, 1990. p. 113-118.

VILLARD, M. A.; TRZCINSKI, M. K.; MERRIAM, G. Fragmentation Effects on Forest Birds: Relative Influence of Woodland Cover and Configuration on Landscape Occupancy. **Conservation Biology**. v. 13, n. 4, p. 774-783, 1999.

WEIR, R. D., HARESTAD, A. S. Scale-dependent habitat selectivity by fishers in south-central British Columbia. **The Journal of Wildlife Management**, v.67, n.1, p. 73-82, 2003.

WIENS, J. J. Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 266, p. 1529-1536, 1999.

WIENSR, J. A.; MILNE, B. T. Scaling of ‘landscapes’ in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle’s perspective. **Landscape Ecology**, v. 3, n. 2, p. 87-96, 1989.

WILCOVE, D. S.; MCLEILAN, C.H.; DOBSON, A. P. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé, M.E. **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Massachusetts: Sinauer Associates Sunderland, 1986, cap. 11, p. 237-256.

WILKINSON, G. S. Equilibrium analysis of sexual selection in *Drosophila melanogaster*. **Evolution**, v. 41, n. 1, p. 11-21, 1987.

WILKINSON, G. S.; MCCRACKEN, G. F. (1999). Bats and balls: Sexual selection and sperm competition in bats. In: KUNZ, T. H.; FENTON, M. B. **Bat Ecology**, Chicago, University of Chicago Press, 2003, p. 128-155

WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary**. Princeton: Princeton University Press, 1996.

WITH, K. A., CRIST, T. O. Critical Thresholds in Species’ Responses to Landscape Structure. **Ecology**, v. 76, n. 8, p. 2446-2459, 1995.

YABE, R.S.; MARQUES, E.J.; MARINI, M.A. Movements of birds among natural vegetation patches in the Pantanal, Brazil. **Bird Conservation International**, v. 20, p. 400-409, 2010.

YOUNG, A. G; CLARKE, G. M. **Genetics, demography and viability of fragmented populations**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

ZAHAVI, A. Mate selection - a selection for a handicap. **Journal of Theoretical Biology**, v. 53, n. 1, p. 205–214, 1975.

ZURITA, G. A.; BELLOCQ, M. I. Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. **Landscape Ecology**, v. 25, n. 1, p. 147-158, 2010.

## **Capítulo 1**

**Sexual Selection enhances species sensibility in fragmented landscapes and influences  
critical thresholds**

**Manuscrito: Sexual Selection enhances species sensibility in fragmented landscapes and influences critical thresholds**

**Revista: Journal of Biogeography**

**TITLE: SEXUAL SELECTION ENHANCES SPECIES SENSIBILITY IN FRAGMENTED LANDSCAPES AND INFLUENCES CRITICAL THRESHOLDS**

**AUTHORS:** Cristina Magalhães Silva<sup>1</sup>, Érica Hasui<sup>1</sup>

**ADDRESS:**

**<sup>1</sup>Laboratório de Ecologia de Fragmentos Florestais – ECOFRAG, Universidade Federal de Alfenas – UNIFAL-MG, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700, CEP 37130-000, Alfenas, MG, Brasil**

**CORRESPONDING AUTHOR:**

**Érica Hasui,**

**Professional Address: Universidade Federal de Alfenas - Instituto de Ciências da Natureza. Rua Gabriel Monteiro da Silva, nº 700. CEP 37130-000. Alfenas – MG.Brasil.**

**Phone: +55 (35) 9173-9770**

**E-mail: [ericahasui@yahoo.com](mailto:ericahasui@yahoo.com)**

## 2.1 Abstract

Sexual selection can be antagonistic to natural selection, however, in fragmented landscapes, this relation can lead species to increasing risks of local extinction, because of habitat quantity and quality, and species' dispersal ability. Thus, we tested if the habitat quantity and aggregation is important in species diversity, if there is a critical threshold of habitat amount in which the great loss of species diversity is avoided and if there is a different response due to sexual selection. We also saw the dispersal capacity of species with sexual selection in plumage pattern, in open areas of non habitat, and compared to species with no sexual selection. We used meta-analysis and modelled our data comparing GLM, GLMM and GAM analysis. Our data based comprised 77 landscapes and a total of 202 bird species. Our results showed that sexual selection is the most important factor influencing diversity in fragmented landscapes. Landscape factors enhance the diversity of species in fragmented landscapes, but this is dependent on habitat specialization. We saw that there is a linear loss of species, since 100% of habitat until 60%. In this phase we lost more than 50% of the species pool, to both monochromatic and dichromatic species. However, after this percentage of habitat, we found a critical threshold that could avoid a second great loss of species and it varied with plumage dimorphism: dichromatic birds have a critical threshold of 35.5% of habitat amount and monochromatic birds a critical threshold of 26.6%. We concluded that sexual selection is a factor that can enhance species sensibility to fragmentation effects such as habitat loss and habitat spatial configuration. As their critical threshold is lower than expected to others species, when planning conservation management to high forest dependent species with sexual selection, this sensibility must be taking into consideration.

**Key-Words:** Fragmentation. Dichromatic Birds. Habitat Loss, Critical Threshold, Landscape Ecology

**Running-Head:** Sexual selection and Critical Threshold

## 2.2 Introduction

Sexual traits promote advantages during competition for partners (Darwin 1859, 1871). However, some of these traits may also be disadvantageous under natural selection, because some of them reduce effectiveness of anti-predator strategies (Andersson and Andersson, 1994). Thus, scholars have been supposed that the equilibrium in these antagonistic pressures may be altered during environmental change, interfering in the survival rates and, consequently, in local extinction risk (Arnqvist and Rowe; 2005; Lumley et al., 2015). But until now, studies did found direct empirical evidence about how the sexual traits interfere on the species diversity or in their vulnerability during environmental changes, like as habitat loss and fragmentation.

Here, we test the hypothesis that sexually dimorphic species are more sensitivity than monomorphic species under fragmentation and habitat loss. Specifically we focused in the differences of bird plumage pattern between sexes, which males normally have more conspicuous plumage color pattern (Andersson, 1994). This hypothesis is based on the following arguments: 1) More vulnerability to environmental stochasticity and the smaller effective population size (Sorci et al 1998). It happens because only a small number of males (mainly alpha males) contribute effectively to reproduction (Payne, 1984), which diminish the number of possible reproductive couples and consequently reduce the genetic variability and the fitness of population. The reduction on effective population size under fragmented process may increase the population risk to allee effect and consequently to extinction (Swift and Hannon, 2010); 2) higher predation risk of male, increasing the difference in sexual ratio in the population. Males of these species may suffer from higher risks of predation (i.e more conspicuous to predators than females). Then, in areas of non-habitat, as an example of open areas of pasture, the risks and rate of male predation is higher which can contribute to decrease their dispersal capacity. If males losses their dispersal capacity, metapopulations disappear (Hanski and Gilpin, 1991). Besides, if males have higher rates of mortality in fragmented landscapes, the ratio of males and females in the population is changed and the number of possible reproductive pairs decreased. This can be a synergic process that enhances the chances of alle effect in dichromatic populations and increase even more the risks of extinction. Thus, not only the amount in of habitat in the landscape, but also the habitat aggregation must increase diversity of species, especially to dichromatic species. Habitat aggregation secure that the distances between habitats is lower, and also that they would spend less time in areas of non-habitat to reach other habitats patches (Fahrig, 2003); 3)

Higher energetic cost in sexual ornaments production and 4) Habitat specialization. Since the expression of sexual ornaments is diet-dependent (Hudon et al., 2007; Catoni et al., 2009; LaFountain et al., 2015). Species with sexual selection may have higher habitat amount requirements, because of the resources diversity. If resources are poorly available, this can prejudice the trade-off to allocate energy in competitive displays for partners making them less attractive to females (Vehrencamp, et al., 1989; Hendry and Berg, 2011), or in the species ability to survive decreasing specie capacity to predator/immunological defense and foraging (Moller, 1989; Sheldon and Verhulst, 1996; Brook, 1999; Moore and Wilson, 2002). Besides, dichromatic species require specific microhabitat condition in sexual display, as the example of arena conditions (Payne, 1984). If these locations are disturbed the reproductive rituals may decrease, or even disappear.

To test this hypothesis, we did comparisons between regression models of monochromatic and dichromatic species. We predicted that species had a positive non-linear relationship with habitat amount, which mainly differed in the critical threshold. A critical threshold is an exponential decline of species across a small range of habitat loss (Swift and Hannon, 2010). The value of these thresholds vary from 20 – 40% of habitat in most studies (Andrén, 1994; With and Crist, 1995; Villard et al., 1999; Betts, 2007; Zurita and Bellocq, 2010; Boscolos and Metzger, 2011) and some suggesting a threshold of more than 60% of habitat (Fahrig, 2002; Swift and Hannon, 2010), because critical thresholds is specie-specific and will depend on specie sensitivity to habitat loss and fragmentation (Fahrig, 2002). Thus, we supposed that critical threshold should be in a higher habitat amount to dichromatic than to monochromatic species.

## **2.3 Materials and methods**

### **2.3.1 Meta-analysis: database gathering**

To test our hypotheses, we used a meta-analysis approach that gathered data from articles and academic literatures, which were surveyed from Web of Science, Zoological Record, Biological Abstracts and Biblioteca Digital Brasileira de Teses and Dissertações, Banco de Teses, Capes. Our database comprised studies that fulfilled some criterions: first, studies should use mist-net as the data collect technique. However this method can be somehow selective, as it only survey birds from understory stratum, it is also the best method to escape from human bias sampling (Karr 1981; Pearman 2002; Develey 2003); second,

studies that had data from the years of 2000 to 2008 with the data of capture and recapture of birds and the correspondent geographical coordinates; third, study areas must be from forestry biomes that comprehend the limits of Atlantic Forest geographic distribution with fragments unchanged through the years or with more than 20 years of regeneration process, which we standardized the vegetation structure and successional stage. Also, fragments must be in the range between 500m and 1100m. We chose to narrow our samples to this range, for two reasons: first, the data availability was much more abundant between this altitude zones, with too few data below 500m and higher than 1100m; second, it could grant a high complexity of topography, but also moderate climates. Thus, it comprised a good range of species communities' arrangement without compromise the peak of species richness (i.e mid domain effect) (McCain, 2004; Herzog et al., 2005; Rahbek, 2005).

### **2.3.2 Study region**

In our study we gathered 77 landscapes from six different Brazilian states: Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Paraná and Santa Catarina, comprising a regional scale extension of 1.200.000 km<sup>2</sup> (Fig. 3). This allowed our study samples to cover a wide range of forest fragment types, such as coastal forests, Araucaria mixed forest and semi-deciduous forests. It also comprises regions of endemism and transitions between Atlantic forest and other biomes (Ribeiro et al., 2009). With different regions we get a wide range of topography, climate and species communities' arrangement.

Originally, Brazil had a continuous extension of 1.350.000km<sup>2</sup> of Atlantic forests, but until 2009, only 16% of their area remained (Ribeiro et al, 2009). Unfortunately, they were also highly fragmented in several small patches, which are located mainly in particular areas, and only a few in protected forest reserves.

#### **2.3.2.1 Landscape variables**

To calculate landscape metrics, we used maps of “Fundação SOS Mata Atlântica and Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais” from the period of 2004 (SOS Mata Atlântica and INPE 2008) that had the landscapes structures classified as binary classes of forest and non-forest, according to land type, to create raster files' maps of 50m pixel sizes. Then, we generate a buffer of 1km ratio limit from the center point of each mist-net coordinates to

calculated landscape variables metrics, such as amount of habitat, forest clumpiness and cohesion, using the FRAGSTATSTM (McGarigal et al. 2002).

The amount of habitat represented the quantity of forest patch habitats what was available to species in the landscape. It was calculated by the PLAND index given in FRAGSTATS, where the amount of habitat in the landscape is the sum of the areas of all forest patches in that landscape limit, divided by the total area of the landscape limit in the equation:

$$\text{PLAND} = P_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} \times 100$$

Where  $P_i$  is the proportion of the landscape occupied by patch type “i”,  $a_{ij}$  is the area (in  $\text{m}^2$ ) of patch “ij” and  $A$  is the total landscape area (in  $\text{m}^2$ ). Forest clumpiness and/or cohesion represent the how is level of forest aggregation in the landscape. They represent different form to evaluate patch aggregation, and so, were correlated metrics that were not present in the same model in statistical analysis (Fox, 2000).

The clumpiness index was calculated by the deviation proportional to the adjacencies from the same class, in a scenario where they are spatially randomly distributed, following the equation:

$$\text{Given } G_i = \left( \frac{g_{ij}}{(\sum_{k=1}^m g_{ik}) - \min - e_i} \right)$$

$$\text{CLUMPY} = \left[ \frac{G_i - P_i}{P_i} \text{ for } G_i < P_i \& P_i < 5, \text{ else } \frac{G_i - P_i}{1 - P_i} \right]$$

The  $g_{ij}$  is the number of joints between pixels of the patch “i” and  $g_{ik}$  is the number of joints between pixels of the patch “i” and “k”, both of them based on the double-count method,  $\min - e_i$  is the minimum perimeter of the patch “i” in the total number of cells, to get the maximal clumpy of the class. Also, the clumpiness has a minimum and maximum level of aggregation that ranges from ranged from  $-1 \leq X \leq 1$ , in which, the  $-1$  value indicates that patches are totally disaggregated in the landscape, the zero value shows that the clumpiness of the patches is perfect random in the landscape, and the  $+1$  indicates that the landscape consist of a only total dense forest patch. Finally, the cohesion index used was the Patch Cohesion

Index and corresponds to a measurement of the physical connectedness of the patches, and is calculated based on this equation:

$$\text{COHESION} = \left| 1 - \frac{\sum_{j=1}^n p_{ij}}{\sum_{j=1}^n p_{ij} \sqrt{a_{ij}}} \right| \times \left[ 1 - \frac{1}{\sqrt{Z}} \right]^{-1} \times (100)$$

In the formula,  $p_{ij}$  is the perimeter of the patch  $ij$ ,  $a_{ij}$  is the number of cells of the patch “ij” and  $Z$  is total area of the landscape (i.e. number of cells that represents the landscape). The maximum and minimum values of this index are in the range of  $0 < X < 100$ , and the value of zero correspond to patches that is perfectly disconnected in the landscape.

Finally, altitude data was collect from the online database EROS (2015) of the Shuttle Radar Topography Mission (SRTM), and was used to narrow or fragments to those between 500m and 1100m of altitude.

### **2.3.3 Bird database**

#### **2.3.3.1 Bird data**

To compare the species diversity landscape sites of independent sources and sample design, we excluded the recaptures from the abundance and we standardized the pool data from constant effort mist netting (100 net-hours) at each site (Stouffer & Bierregard 1995). Likewise, to also standardize the sample period, we narrowed our studies, to studies from the year of 2000 to 2008, gathered geographic coordinates and information of the study areas, as forest formation. Besides, all study sites neet to have at least 20 years of regeneration, in order to have a group of forest fragments with similar successional vegetation stages and reduce the bias in capture rate and composition (Blake and Loiselle, 2001). Nevertheless, the nomenclatures of the species were reviewed following the Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2014). Then, we classified species in monochromatic and dichromatic following field guides and the literature available (Ridgely and Tudor, 1994, 1997; Sick, 1997; Sigrist, 2006, 2009; Stotz *et al.*, 1996) and also classified both precious groups in to high forest dependent species and low forest dependent species based on the BirdLife international datazone (2015) classification.

### 2.3.3.2 Dependent variable: Fisher's Alpha

We calculated the bird diversity with the software Past, version 3.04 (Hammer *et al.*, 2001) and used as a response variable for the landscape predictors. The index chosen was the Fisher alpha index (Fisher *et al*, 1943), which is a good parametric index to evaluate species' diversity (Kempton and Taylor, 1976). Fisher alpha is also a valuable statistical indicator of the relation richness and abundance of a community (Alonso *et al.* 2008), because it ponder the species' dominance in the community (May 1975) and independence of sampling effort (Rodrigues, 2011).

### 2.3.4 Statistical analyzes

We used factorial ANOVA and Tukey HSD to test the differences in Fisher alpha diversity among dichromatism and forest dependence groups and to look for their pairwise differences. After this, we run the Generalized Linear Models (GLM), Generalized Linear Mixed Models (GLMM) and Generalized Additive Models (GAM) with the Gaussian distribution (identity link) to model the Fisher' alpha diversity with landscape variables. GLM, GLMM and GAM models were produced using BBMLE, lme4 and GAM packages, respectively, in the statistical package R (R-project 2014). They are good analyses to model ecological data, because they are a good statistical approach to be using with uncommon data set (Cordeiro and Demétrio, 2009). The difference of GLMM and GAM to GLM is that GLMM allows the policing of predicted effects from other variables in the models (Faraway, 2006) and GAM models support smooth function to some variables (Hastie and Tibshirani, 1995). We used two criterions to choose best model(s): (1) Residuals analyses must be normally distributed and non-significant (Residuals of Pearson, see Cordeiro and Demétrio, 2009); and (2) have the Akaike Index Criterion ( $\Delta AIC$ ) value below 2.0 ( $\Delta AIC \leq 2.0$ ). The  $\Delta AIC$  (AKAIKE, 1974) is a good criterion index in the choosiness of models, because it weights the explicative value of complex models versus more simple models, but considering the parsimony of the models (Bolker 2006). The choosiness of the models was made using the bbmle package (Bolker, 2010) in the software R, version 3.2, and is represented in the equation:

$$AIC = 2k - 2\log(L)$$

In which  $L$  is the maximum likelihood of the model and  $k$  is the number of independently adjusted parameters within the model. Furthermore, we estimated habitat threshold of high forest dependent species using segmented package, inside R software.

## 2.4 Results

We analyzed 202 bird species, from 74 (36.6%) dichromatic and 128 (63.4%) monochromatic species, in 77 landscape sites (Table S1). We found the greatest Fisher's alpha diversity (FA) in high forest dependent species (ANOVA;  $F_{1,333}=350.15$ ;  $p<0.001$ ) and for monochromatic species (ANOVA;  $F_{1,333}=59.81$ ;  $p<0.001$ ). We also found significant difference between the interaction of these factors (ANOVA – interaction of factors;  $F_{1,333}=46.72$ ;  $p<0.001$ ; Tukey HSD, Test Between  $MS_{333} = MS = 1.0916$ ,  $p <0.001$ ; Fig. 4).

Chromatism plumage had effect in enhancing or decreasing FA and change its interference according the landscape context. This variable was present in best models ( $\Delta AICc < 2$ ,  $w_i > 0.83$ ), with significant effects, for both high and low forest dependent species (Table 1). However, the effect of landscape factors varied between forest groups. High forest dependent species were affected by habitat amount, whereas low forest dependent species were affected by aggregation.

High forest dependent species showed a positive nonlinear relationship to the habitat amount with two critical thresholds that differed between dichromatism groups. There was a rapid decline in FA until the habitat amount reaches  $58.31\% \pm 0.34\%$  for dichromatic and  $56.63\% \pm 0.28\%$  for monochromatic species (Fig. 5). The second threshold occurs when the habitat amount declines to  $35.55 \pm 0.72$  for dichromatic and  $26.63 \pm 0.49\%$  for monochromatic species. Below this point, there was a slighter decline in FA. Between these thresholds habitat amount showed weak effect on FA for both sexual plumage groups. Nevertheless, habitat aggregation increased species diversity to only low forest dependent groups, for both Monochromatic and Dichromatic. Although, to dichromatic species the relation was stronger ( $p < 0.001$ ) than to monochromatic species ( $p < 0.05$ ), because of the difference in the statistical significance of the forest aggregation in species diversity.

## 2.5 Discussion

Our work shows that 1) sexually dimorphic traits clearly increased the species sensitivity to fragmentation and habitat loss, independently of their habitat specialization; 2)

However, the sensitivity of forest dependent species is context dependent of the habitat amount. The higher differences between dichromatic and monochromatic species was found around critical threshold of habitat amount (range 26% to 36%), where dichromatic species showed lower tolerance to habitat loss; (3) On the other hand, species with lower forest dependence were more influenced by the habitat aggregation with the strongest effect to dichromatic species.

### **2.5.1 Sexual Selection: Disadvantages in fragmented landscapes**

Phylogenetic studies demonstrated that sexual selection has potential to drive speciation and the diversification inside the clade (Barracough et al., 1995; review by Panhuis et al., 2001). However, at the same time, the traits of sexual selection can also decline the survival chances, due the extravagance and conspicuity of the sexual ornaments that increase the predation risk (Andersson, 1994). Nonetheless, under fragmentation and habitat loss process, this antagonistic strength should favor the natural selection and, consequently species under stronger sexual selection should have lower chance to persist in the landscape. (Darwin, 1859, 1871; Fisher, 1915; Andersson, 1994).

It is happen because fragmentation can act negatively to the reproductive success of dichromatic birds, due to the edge effect. In the edge of habitat patches, many of the natural characteristics of the core habitat is modified, such as higher mean temperatures and luminosity levels, low air humidity and severe average conditions (Malcolm, 1994; Murcia, 1995). Changing physical and chemical conditions result in a turnover of vegetation structure and composition (Rodrigues, 1998), dominated by generalists over specialist species, and consequently, an increase in predation rate (Parker et al., 2005; Laurance et al., 2006; Barbaro et al., 2012). This can be affecting the nesting success of dichromatic birds that have male parental care. Miller (1999) found that the brightness of plumage coloration on cardinals can decrease the nest success, in locals with vegetation structure different from the habitat core, because there is a higher predation on male adults more conspicuous to predators, than dull males. Consequently, the edge can be a harsh place to nest, in which the species can avoid nesting or can have lower nesting success, due to the higher predation (Haskell, 1996).

Secondly, dichromatic birds can also have their reproductive success reduced due to habitat loss. Since dichromatic birds are normally species with arena and lek behavior (Dunn et al., 2001), they are dependent on the density of individuals (Fiske et al., 1998) and/or also on specific resource of the habitat (Bradbury and Gibson, 1983; Thery, 1992; Pople, 2013) to

perform and have success on their reproductive displays. Habitat resource is also an important factor that influences the vigor and quality or sexual ornaments, because many of the plumage colors of birds are from their diet base, such as carotenoids and flavonoids (Hudon et al., 2007; Catoni et al., 2009; LaFountain et al., 2015). If the availability of these specific nutrients decreases, them the consequences can be the increment in intraspecific competition and/or inhibit ornaments' brightness (McGlothlin et al., 2007), which can also reduce the reproductive output. Our results support the hypotheses that habitat amount is an important factor influencing dichromatic species diversity in fragmented landscapes. Mainly because the amount of habitat in the landscape was a significant factor that enhances species diversity, as the greater the percentage of habitat in the landscape, the greater will be the diversity of dichromatic species. But also, as our hypothesis predicted, the tolerance of habitat loss to dichromatic species is lower than monochromatic birds. Also, as Fahrig (2003) says, the amount of habitat in the landscape can be associated to their isolation. Then, as fewer habitats if available in the landscape more isolated should be habitat patches.

Thus, our third factor that can influence the survival of dichromatic population is landscape connectivity (Doherty et al., 2003). The spatial context of the landscape determines whether habitat is isolated or not, because it affects dispersal capacity of species (Fahrig, 2003) and animal movement in the landscape. In fragmented landscapes, animal movement is important due to metapopulation dynamics. Since, metapopulation dynamic reduce local extinction (Hanski and Gilpin, 1991; Gustafson & Gardner, 1996; Ewers and Didham, 2006), the connectivity of the landscape seems crucial to the survival of populations (Fahrig and Merriam, 1985, Debinski and Holt, 2000; Martensen et al., 2012). However, dichromatic birds can be more affect to habitat isolation, because their dispersal capacity is limited because exaggerated and extravagant ornament, such as plumage brightness, are more attractive not only to females, but also to predators (Götmark and Hohfält, 1995; Huhta et al., 2003). Some evidence of this hypothesis was found by Promislow (1992, 1994), as he found that males of dichromatic birds have more mortality rate and risk than females, due to their higher conspicuity to predators. Consequently, predation risk can increase when the species is moving through the landscape, because the conspicuity of sexual ornaments can be more prominent in open areas, with low vegetation cover and higher brightness (Hailman, 1979; Macedonia et al., 2004). Fahrig (1998) says that species in high fragmented landscapes are more prone to perish, because they spend more time in the matrix. Then these risks should be higher to dichromatic birds, because males are more susceptible to predation than females. As well, if the ratio of male/female is disturbed, by decreasing the proportion of males in the

population, the reproductive success of these species is compromised. Because as previous said, the quality of their reproductive displays can be density dependent and besides, as fewer males are in a population, more time females would spend to search and find partners (Lamberson et al., 1992), which can decrease the energy available to invest in the offspring (Matsuzana et al., 1981). These can turn the ratio of birth versus mortality in mortality overcoming birth rate, which decrease the survival of dichromatic populations.

Finally, extravagant ornaments are also costly to produce (Emlen, 2001). Then, dichromatic species may suffer from an extra load of natural selection, because, as these ornaments are costly to produce, the trade-off decreases the energy available to immunological defense (Sheldon and Verhulst, 1996; Brook, 1999) or to adaptive flexibility (Tanaka, 1996). These can make them more vulnerable to parasites (Moore and Wilson, 2002) and to have less capacity to stand up to environmental change (McLain, 1993; Ponge, 2013). Therefore, we can see that both habitat availability and configuration is important on maintenance of dichromatic populations, as they suffer more from habitat loss and isolation, than monochromatic birds. Even so, we could see that monochromatic species is also affect negatively by both habitat loss and isolation, and the spatial context is also important of the maintenance of their populations.

### **2.5.2 How do the sexual traits interfere on the species diversity or in their vulnerability during habitat loss and fragmentation?**

In a fragmented landscape, both amount and quality of habitat are essential to the maintenance and perpetuation of species. In reason that both of them can regulate the diversity and abundance of resources available to species, and more resources allow the landscape to support a higher range of species and also populations' sizes (MacArthur and Wilson, 1967). We proved that the amount of habitat is important to secure species perpetuation, because in our results the diversity of high forest dependent increased with amount of habitat in the landscape, for both dichromatic and monochromatic species.

High forest dependent species have habitat specialization more restricted to forest structure and resources, and normally have less ability to explore different habitats, as anthropic matrices, compared to low forest dependent species (Henle et al., 2004). Then, for high forest dependent species few habitat amounts in the landscape should lead to loss in species and genetic diversity (Gibbs, 2001), decrease population size, distribution and growth (Bascompte et al., 2002), unbalance trophic relations and break species interactions (Taylor

and Merriam, 1995), also reducing reproductive success (Kurki, 2000). Consequently, when the amount of habitat in the landscape decreases, those negative factors increase, enhancing local extinction risks (Fahrig, 2003; Henle et al., 2004).

Due to the higher risks of extinction with the loss of habitat in the landscape, studies has proposed threshold limits for conservation management where exist a limit of habitat loss in the landscape that can maintain most richness and abundance of species (Lindenmayer and Luck, 2005; Rompré et al., 2010). Our results showed that there is a common pattern in species response to habitat loss for both monochromatic and dichromatic species (Fig. 6). In reason that for both groups, the regression curve of the diversity response to the loss of habitat has the same three phases' pattern: A first phase with a huge linear loss of diversity; a second phase of equilibrium, without loss of diversity; and a third phase with more loss of species diversity, but with a lower slope.

The first phase of the regression curve has a similar value for both monochromatic and dichromatic species. The slope has a huge almost linear loss in species' diversity until there is around 55-60% of habitat remaining in the landscape, specifically the first great loss of diversity to dichromatic is until 58.3% and to monochromatic species is until there is 56.6% of habitat remaining. This must happen because most sensitive species are lost first, those with less tolerance to disturbed habitats and edge-effect that could not consider the altered patch as habitat (Banks-Leite, 2010). Studies have demonstrated that until 60% of habitat remaining the structural connectivity of the landscape remains (Metzger and Décamps, 1997), then, until this value, habitat quality play a greater role in maintain species than landscape connectivity by itself. Besides, as until this value the landscape is still structurally connected, people have suggested that this must be the common habitat critical threshold to most species (Dykstra, 2004). Indeed percolation theory (Orbach, 1986) predicts that critical threshold value is around 50-60% of habitat remaining in the landscape (Gardner et al., 1987). However, what we could see in our analyses is that species diversity decreases linearly from 100% habitat amount to 60%. In this phase, we lost a huge amount pf species: 55% of monochromatic species and 70% of dichromatic species. The critical threshold value of percolation theory to fluids (Orbach, 1986) is more precise to liquids, because the respective molecules have the same properties and consequently the same percolation value. Yet, species differ in their sensibility to habitat loss (Fahrig, 2003; Boscolo and Metzger, 2011) because of the habitat specialization and consequently, the critical thresholds may have different values (Andrén, 1994, 1997; Villard et al., 1999; Pardini et al., 2010; Boscolo and Metzger, 2011). What happens is that the level of tolerance to habitat loss and quality is species-specific

(Fahrig, 2002; Boscolo and Metzger, 2011) and some species cannot tolerate edge effect (e.g does not explore the edge). Then structural connectivity may not be sufficient to these species, because passageway must not meet the minimum requirements that they need to use them (e.g minimum area to avoid edge) (Beier and Noss, 1998). Therefore, with the loss of habitat the most sensitive species is lost until those that have more tolerance to edge or have more capacity to explore the landscape remains.

The second phase shows that the diversity of species stops to decrease in a function of the habitat amount. This happens when there less than 60% of habitat remaining. In this phase, species assemblages are compound majority with species that are maintained by the functional connectivity of the landscape and are more tolerant to small patche size. Due this reason, species can be tolerant to some degree of habitat loss and sexual selection should influence more in the critical threshold. In our results, dichromatic birds had less tolerance to the loss habitat after this phase than monochromatic. We found a critical threshold of 35.5% of habitat remaining to dichromatic birds and 26.6% of habitat remaining to monochromatic birds.

Sexual selection must decrease species tolerance to the loss of habitat in the landscape, because of the risk of predation when exploring areas of non habitat (Macedonia et al., 2004). Then, since dichromatic species have more risks of predation in these areas, animal movement can be inhibited in greater distances. Due to higher distances and time that species need to spend in areas of non-habitat, the chances of species to perish is higher (Fahrig, 2003). Therefore in fragmented landscapes, dichromatic species loses functional connectivity faster than monochromatic birds, which results in lower availability of habitat to them and consequently, falls in the lower tolerance of dichromatic species in habitat loss when compared to monochromatic. Other studies have found critical thresholds range close to our finds, most studies with critical thresholds to species between 20-40% of habitat amount in the landscape (Andrén, 1994; With and Crist, 1995; Villard et al., 1999; Betts, 2007; Zurita and Bellocq, 2010; Boscolo and Metzger, 2011), which agrees with our second threshold of 35.5% to dichromatic and 26.6% to monochromatic. Others studies found critical thresholds between 60-80% (Fahrig, 2002; Homan et al., 2004). In our results, monochromatic and dichromatic birds have the same pattern of diversity loss until the 60% threshold value, because species that is lost in this range is more influenced by the habitat speciation than to others species' particularities such as sexual plumage. After this range, sexual selection and others species intrinsic characteristics (Pardini et al., 2010) play a greater role in control critical thresholds

Nevertheless, spatial configuration should also influence the extinction risk in fragmented landscape. Even with high amount of habitat in the landscape, this habitat patches should be reachable (Fahrig, 2002, Fahrig and Merriam, 1985). Also, as dichromatic species proved to be dependent on habitat amount, when habitat is lower than the expected to support these species, landscape connectivity should be an important factor than can mitigate extinction risks (Uezu and Metzger, 2011). Habitat aggregation can indicate habitat isolation (Fahrig, 2002). That is because in landscapes with high habitat aggregation, distances that species need to travel to reach other fragments are shortened. In our analysis, the diversity of species with low forest dependence was more influenced by the habitat aggregation than to habitat amount in the landscape. Because low forest dependent species may use resources from anthropic matrices (Fahrig, 2001, Lovett et al., 2005), spatial configurations that make resources more accessible to them, such as habitat aggregation, should be more important in the maintenance of populations (Uezu and Metzger, 2011).

## 2.6 Conclusion

Our results have implications in conservation managements because we show that the critical threshold to avoid a huge diversity loss is more delicate than previously thought. First, there is loss of more sensitive species even with fewer loss of habitat quantity in the landscape. Second, structural connectivity can mitigate diversity loss only to species that has more tolerance to small patches and edge effects, then, critical threshold around 60% can only guarantee the perpetuation of these species. Third, our results raises a warning to the current amount of habitat in most landscape scenarios, to fragments with less than 60% of habitat remaining most sensitive species have already be lost. Fourth, we showed that the critical threshold can chance dependent on species intrinsic characteristics and based on which threshold chosen species assemblage that is maintaining will change. Consequently, the ecological and functional services that these species provides will also change (Paine, 1969; Schmitz et al., 2000).

Finally, sexual dimorphism (i.e., dichromatism) has negative effects in species sensitivity to fragmentation in the landscape, because they is strong influenced by habitat amount and patch isolation. Thus, for conservation purposes, we suggest the use of thresholds higher than 40% of habitat amount in the landscape, to protect the last assemble of specie, before the final huge drop in species diversity. Since the critical threshold to dichromatic species is 35.5% and monochromatic is 26.6%, the value of 40% of habitat should conserve

both dichromatic and monochromatic species. Unfortunately, to favor all species, we agree that conservation efforts must be on landscapes with 100% of habitat amount, because each percentage of habitats lost is influence in some specie loss. Finally, habitat amount in the landscape and their configuration is an important factor that must be taken into account when doing conservation management of forest environments, even in different communities' assemblages.

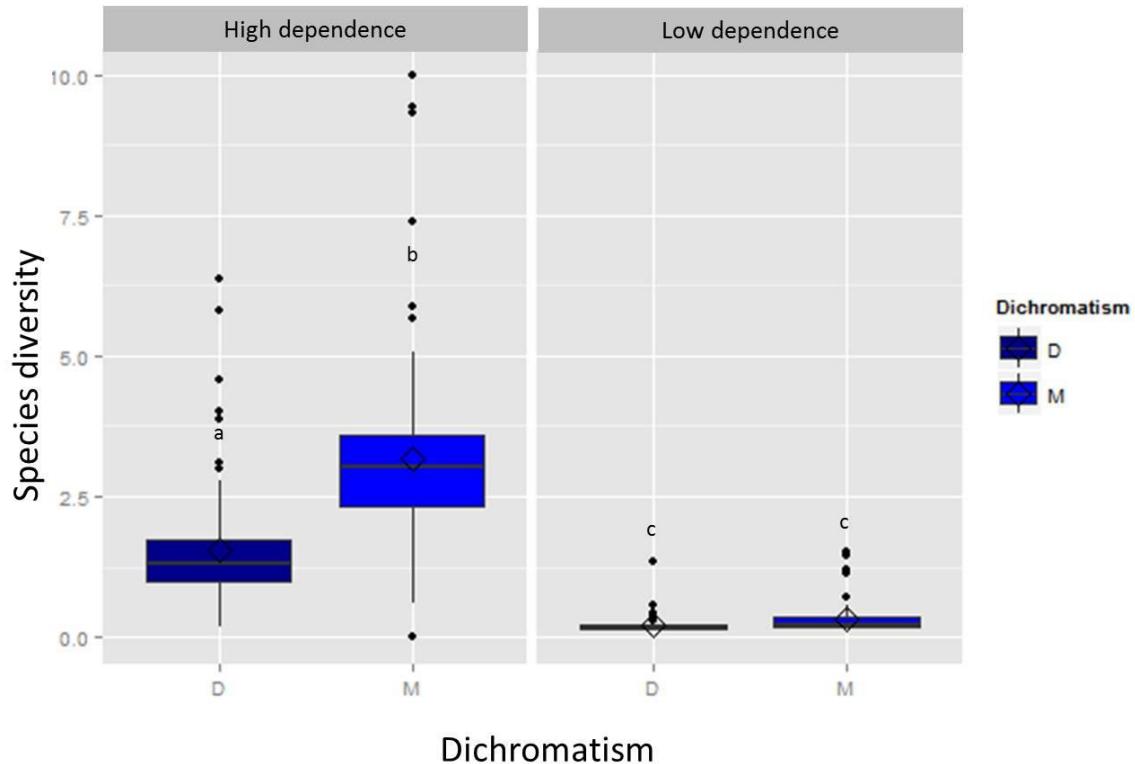


**Figure 3.** Map shows the 77 landscape sites of the study, in the regional distribution of six Brazilian states: Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Paraná and Santa Catarina, and also distributed in the different ecoregions (Fonte: Próprio autor)

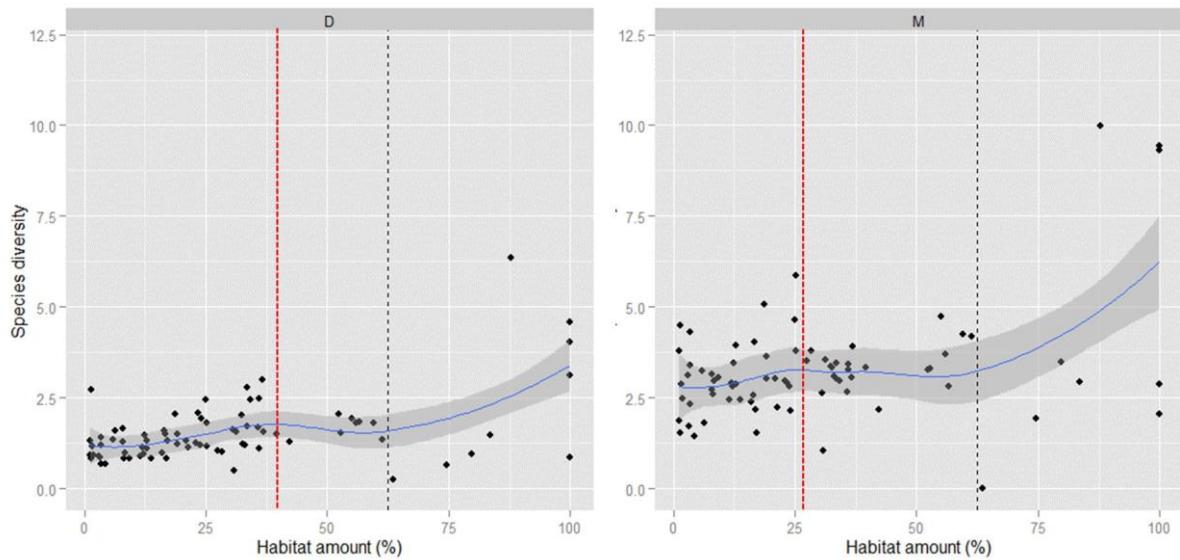
**Table 1** – Best Models between Generalized Additive models (GAM), Generalized Linear Models (GLM) and Generalized Linear Mixed Models (GLMM) that had acceptable  $\Delta\text{AIC}$  values, showing the best predictive variables that interfere on the variable response, diversity of species (Fisher's Alpha). Diversity of species was separated in analyzes accordingly to the forest dependence: high and low. The “~” indicates the response variable (diversity) relation to the predicted variables, “factor” means that the variable was categorical and the sum “+” correspond to additives effects between the variables.

Forest category	Regression model	Model	$\Delta\text{AIC}$ ( $\Delta i$ )	Weight (wi)
High forest dependent	GAM	FA ~ factor (D*** and M***) + PLAND***	0	1
High forest dependent	Null	FA ~ 1	367.4	<0.001
Low forest dependent	GAM	FA ~ factor (D** and M*) + CO***	0	0.8337
Low forest dependent	Null	FA ~ 1	20	<0.001

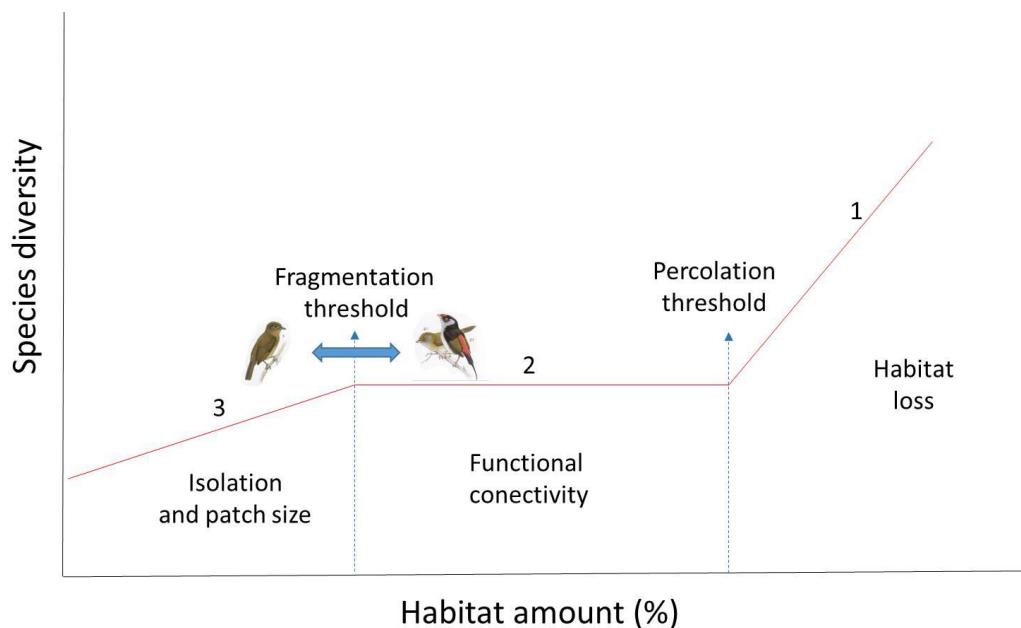
Note: The criterion of  $\Delta\text{AIC}$  maximum acceptable values was those below two (2.0). The  $p$  value was calculated by the Wald test, where \*\*\*means  $p < 0.00001$ , \*\*means  $p < 0.001$  and \*means  $p < 0.05$ . The acronyms meaning are: FA = Diversity index (Fisher's alpha); D = Dichromatic species and M = Monochromatic species; PLAND = Amount of habitats in the landscape; CO = Level of habitat aggregation (Cohesion index); Null = Null Model. For more details about landscape variables see Materials and Methods section. .



**Figure 4.** Box-plot graphic shows the statistical difference of the diversity of species (Fisher's alpha) between forest dependence group, and between Dichromatic (**D**) and Monochromatic (**M**) birds within each group. (Fonte: Próprio autor)



**Figure 5.** Graph shows the diversity of Dichromatic (**D**) and Monochromatic (**M**) species by the critical thresholds of habitat amount (%) where there is a huge loss of species. We found two values of thresholds. The black dotted line represents the first threshold and the red dotted line represents the second threshold. The thick gray line around the blue estimated line represents the confidence intervals (CI). (Fonte: Próprio autor)



**Figure 6.** Schematic graph shows the diversity of species by the critical thresholds of habitat amount (%) where there is a huge loss of species. (1) In this phase habitat loss lead to the loss of more than 50% of the diversity of species. (2) In this phase habitat loss is not the major drive in diversity loss and functional connectivity should play a greater role in maintaining species. (3) In this phase functional connectivity is lost and there is a critical threshold where the loss of even a little amount of habitat makes a huge decrease in species diversity. However, the tolerance do habitat loss is lower to dichromatic birds than to monochromatic. (Fonte: Próprio autor)

## Bibliographical References

- ALONSO, D., et al. The implicit assumption of simmetry and species abundance distribution. **Ecology Letters**, v. 11, p: 93-105, 2008.
- ANDERSSON, S. and ANDERSSON, M. Tail ornamentation, size dimorphism and wing length in the genus *Euplectes* (Ploceinae). **The Auk**, v. 111, p. 80-86, 1994.
- ANDERSSON, M. **Sexual Selection**. Princeton: Princeton University Press, 1994.
- ANDRÉN, H. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat. **Oikos**, v. 71, n. 3, p. 355-366, 1994.
- ANDRÉN, H.; DELIN, A.; SELLER, A. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. **Oikos**, v. 80, p. 193–196, 1997.
- ARNQVIST, G and ROWE, L. **Sexual Conflict**. London: Princeton University Press, 2005.
- BANKS-LEITE, C., et al. Edge effect as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. **Oikos**, v. 119, p.918-926, 2010.
- BARRACLOUGH, T. G.; HARVEY, P. H.; NEE, S. Sexual Selection and Taxonomic Diversity in Passerine Birds. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 259, n. 1355, p. 211-215, 1995.
- BASCOMPTE, J.; POSSINGHAM, H.; ROUGHGARDEN, J. Patchy populations in stochastic environments: critical number of patches for persistence. **The American Naturalist**, v. 159, p. 128–37, 2002.
- BEIER, P; NOSS, R. F. Do Habitat Corridors Provide Connectivity?. **Conservation Biology**, v.12, n. 6, p. 1241–1252, 1998.
- BETTS, M. G.; et al. Thresholds in songbird occurrence in relation to landscape structure. **Conservation Biology**, v. 21, p. 1046-1058, 2007.
- BirdLife INTERNATIONAL. **Datazone – Species**. Available in [<http://www.birdlife.org/>], accessed in 2015.
- BLAKE, J. G. and LOISELLE, B. A. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. **Auk**, v. 118, p.:304-326, 2001.
- BOLKER, B. **Ecological Models and Data in R**. New Jersey: Princeton University Press, 2006.
- \_\_\_\_\_. **bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation**. Pacote de R versão 0.9.7. 2010. Available in:[<http://R-project.org/package=bbmle>], accesssed in 2015.

BOSCOLO, D.; METZGER, J. P. Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. **Ecography**, v. 34, p. 1018-1029, 2011.

BRADBURY, J. W.; GIBSON, R. M. **Leks and Mate choice** in BATESON, P. **Mate Choice**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 109-138, 1983.

BROOK, S. A tradeoff between immunocompetence and sexual ornamentation. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v.96, p. 4478–4481, 1999.

CATONI, C.; PETERS, A.; SCHAEFER, H. M. Dietary flavonoids enhance conspicuousness of a melanin-based trait in male blackcaps but not of the female homologous trait or of sexually monochromatic traits. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 8, p. 1649-1657, 2009.

COMITÊ BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS (CBRO). **Lista de Aves do Brasil**. 2014. Available in [<http://www.cbro.org.br/CBRO/index.htm>], accessed in 2015.

CORDEIRO, G. M. and DEMÉTRIO, C. G. B. **Modelos Lineares Generalizados e Extensões**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2009.

DARWIN, C. (1859). **A Origem das Espécies**: e a seleção natural. Trad. Caroline Kazue Ramos Furukawa. São Paulo: Madras, 2004

\_\_\_\_\_. (1871). **The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex**. London: John Murray.

DEVELEY, P. F. **Métodos para estudos com aves**, In: Cullen, L. J. R., et al. **Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná and Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, p. 153-168, 2003.

DUNN, P. O.; WHITTINGHAM, L. A.; PITCHER, T. E. Amating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. **Evolution**, v. 55, n. 1, p. 161–175, 2001.

DYKSTRA, P. R. Thresholds in habitat supply: a review of the literature. **Wildlife Report No. R-27**, Province of British Columbia, Canada, 2004.

EARTH RESOURCES OBSERVATION and SCIENCE CENTER (EROS). **Shuttle Radar Topography Mission (SRTM)**. Available in [<http://eros.usgs.gov/>], accessed in 2015.

FAHRIG, L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. **Ecological Applications**, v. 12, n. 2, p. 346-353, 2002.

\_\_\_\_\_. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.

\_\_\_\_\_. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. **Journal of Wildlife Management**, v. 61, p. 603–610, 1997

\_\_\_\_\_. How much habitat is enough?. **Biological Conservation**, v. 100, p. 65–74, 2001.

FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Habitat Patch Connectivity and Population Survival. **Ecology**, v. 66, n. 6, p. 1762-1768, 1985.

FARAWAY, J. J. **Extending the linear models with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models**. United States: CRC Press, 2006

FISKE, P.; RINTAMAKI, P. T.; KARVONEN, E. Mating success in lekking males: a meta-analysis. **Behavioral Ecology**, v. 9, n. 4, p. 328-338, 1997.

FISHER, R. A, et al. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. **Journal of Animal Ecology**, v. 12, p. 42–58, 1943.

FOX, J. **An R and S-plus companion to applied regression**. United States of American: Sage publications, Inc, 2002.

LOVETT, G. M., et al. Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes, New York: Springer, 2005.

GARDNER, R. H.; et al. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. **Landscape Ecology**, v. 1, n. 1, p. 19-28, 1987.

GIBBS, J. P. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. **Biological Conservation**, v. 100, p. 15–20, 2001.

GÖTMARK, F.; HOHFÄLT, A. Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females?. **Oikos**, v. 74, p. 475-484, 1995.

HAMMER, O., et al. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n.1, pp 1-9, . 2001.

HASTIE, T. and TIBSHIRANI, R. **Generalized Additive Models**, 1995. Available in [<http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.46.8136&rep=rep1&type=pdf>], accessed in 2015.

HENLE, K.; et al. Predictors of species sensitivity to fragmentation. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 207-251, 2004.

HENDRY, A. P. and BERG, O. K. Secondary sexual characters, energy use, senescence, and the cost of reproduction in sockeye salmon. **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, n. 11, p. 1663-1675, 2011.

HERZOG, S. K. et al. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. **Ecography**, v. 28, n. 2, p. 209–222, 2005.

HUDON, J.; et al. Plumage carotenoids of the Pin-tailed Manakin (*Ilicura militaris*): evidence for the endogenous production of rhodoxanthin from a colour variant. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, v. 147, n. 3, p. 402-411, 2007.

HUHTA, E.; RYTKÖNEN, S.; SOLONEN, T. Plumage brightness of prey increases predation risk: an among-species comparison. **Ecology**, v. 84, p. 1793-1799, 2003.

KARR, J. R. **Surveying birds with mist nets**, In: Ralph, C. J., Scott, J. M., Estimating Numbers of Terrestrial Birds, Studies in Avian Biology, series no. 6, p. 62-67, 1981

KEMPTON, R. A. and TAYLOR, L. R. Models and statistics for species diversity. **Nature**, v. 262, p. 818-820, 1976

KURKI, S.; et al. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. **Ecology**, v. 81, p. 1985–1997, 2000.

LAFOUNTAIN, A. M.; PRUM, R. O.; FRANK, H. A. Diversity, physiology, and evolution of avian plumage carotenoids and the role of carotenoid-protein interactions in plumage color appearance. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v.572, p. 201–212, 2015.

LAMBERSON, R. H.; et al. A dynamic analysis of northern spotted owl viability in a fragmented forest landscape. **Conservation Biology**, v. 6, p. 505–512, 1992.

LINDENMAYER, D. B.; LUCK, G. Synthesis: Thresholds in conservation and management. **Biological Conservation**, v. 124, p. 351–354, 2005.

LUMLEY, A. J. et al. Sexual selection protects against extinction. **Nature**, v. 522, p. 470–473, 2015.

MACARTHUR, R. H; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 1967.

MACEDONIA, J. M.; et al. Sexual Dichromatism and Color Conspicuousness in Three Populations of Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*) from Oklahoma. **Journal of Herpetology**, v. 38, n. 3, p. 340-354, 2004

MAHAN, C.G.; YAHNER, R. H. Effects of forest fragmentation on behaviour patterns in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, p. 1991-1997, 1999.

MATSUZAWA, T.; et al. Dietary deprivation induces fetal loss and abortion in rabbits. **Toxicology**, v. 22, n. 3, p. 255-259, 1981.

McCAIN, C. M. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 19–31, 2004.

McGRIGAL K, et al. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst, 2002. Available in [<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>], accessed in 2015.

McGLOTHLIN, J. W.; et al. Diet quality affects an attractive white plumage pattern in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n.9, p. 1391-1399, 2007.

METZGER, J. P; DÉCamps, H. The structural connectivity threshold: a hypothesis in conservation biology at landscape scale. *Acta Oecologica*, v. 18, n.1, p. 2-12.1997.

MILLER, M. W. Relative effects of plumage coloration and vegetation density on nest success. **The Condor**, v. 101, p. 255-261, 1999.

MOLLER, A. P. Viability costs of male tail ornaments in a swallow. **Nature**, v. 339, p.132-135, 1989.

MOORE, S. L.; WILSON, K. Parasites as a Viability Cost of Sexual Selection in Natural Populations of Mammals. **Science**. v. 297, n. 5589, p. 2015-2018, 2002

ORBACH, R. Dynamics of fractal networks. **Science**, v. 231, p. 814-819, 1986.

PAINÉ, R. T. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. **The American Naturalist**, v. 103, n. 929, p. 91-93, 1969.

PANHUIS, T. M.; et al. Sexual selection and speciation. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 16, n. 7, p. 364-371, 2001.

PARDINI, R.; et al. Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes. **Plos One**, v. 5, n. 10, 2010. See [<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0013666>], accessed in September 27th, 2015.

PAYNE, R. B. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. In: THE AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. **Ornithological Monographs N. 33**, California: University of California Press, 1984.

PEARMAN, P. B. The scale of community structure: Habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. **Ecological Monographs**, v. 72, p. 19-39, 2002.

POPLE, R. G. Breeding biology of the White-winged Nightjar (*Eleothreptus candidans*) in eastern Paraguay. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 22, n. 2, p. 219-233, 2014.

RAHBEK, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters**, v. 8, p. 224–239, 2005.

RIBEIRO, M. C.; et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141–1153, 2009.

RIDGELY, R. S.; TUDOR, G. **The birds of South America: the oscine passerines**. Austin: University of Texas Press, v. 2, 1997.

ROMPRÉ, G.; et al. Conserving biodiversity in managed forest landscapes: The use of critical thresholds for habitat. **The Forestry Chronicle**, v. 86, n. 5, p. 589-596, 2010.

SCHMITZ, O. J., et al. Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. **The American Naturalist**, v. 155, n.2, p. 141-153, 2000.

SHELDON, B. C.; VERHULST, S. R. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. **Trends in Ecology & Evolution**. v.11, n. 8, p. 317-321, 1996

SICK, H. (1997). **Ornitologia Brasileira**. Rio de janeiro: Editora Nova Fronteira, 2001.

SIGRIST, T. **Aves Do Brasil: uma visão artística**. 2 ed. Avis Brasilis. São Paulo, 2006.

\_\_\_\_\_. **Guia de Campo Avis Brasilis: Avifauna Brasileira**. 4 ed. Avis Brasilis. São Paulo, 2014.

SISTEMA DISTRIBUÍDO DE INFORMAÇÃO. **speciesLink**. Available in [\[http://splink.cria.org.br\]](http://splink.cria.org.br), accessed in 2015

SOS Mata Atlantica and Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE). **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlantica, período de 2000 a 2008**  
Available in [\[http://www.sosmatatlantica.org.br\]](http://www.sosmatatlantica.org.br), accessed in 2015

SORCI, G.; MOLLER, A. P.; CLOBERT, J. Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. **Journal of Animal Ecology**, v. 67, n. 2, p. 263–269, 1998

STOTZ, D. F., et al. **Neotropical Birds: Ecology and conservation**. Chicago: The university of Chicago Press, 1996.

STOUFFER, P. C. and BIERREGARD, R. O. Jr. Use of amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. **Ecology**, v. 76, n. 8, p. 2429-2445, 1995.

SWIFT, T. L.; HANNON, S. J. Critical thresholds associated with habitat loss : a review of the concepts , evidence , and applications, **Biological Reviews**, v. 85, p. 35–53, 2010.

TAYLOR, P. D.; MERRIAM, G. Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. **Landscape Ecology**, v. 11, p. 181–189, 1995.

THERY, M. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 30, p. 227-23, 1992.

UEZU, A. and METZGER, J. P. Vanishing bird species in the Atlantic Forest: relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 14, p. 3627-3643, 2011.

VEHRENCAMP, S. L., et al. The energetic cost of display in male sage grouse. **Animal Behaviour**, v.38, n. 5, p. 885-896, 1989.

VILLARD, M. A.; TRZCINSKI, M. K.; MERRIAM, G. Fragmentation Effects on Forest Birds: Relative Influence of Woodland Cover and Configuration on Landscape Occupancy. **Conservation Biology**. v. 13, n. 4, p. 774-783, 1999.

WITH, K. A., CRIST, T. O. Critical Thresholds in Species' Responses to Landscape Structure. **Ecology**, v. 76, n. 8, p. 2446-2459, 1995.

ZURITA, G. A.; BELLOCQ, M. I. Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. **Landscape Ecology**, v. 25, n. 1, p. 147-158, 2010.

## **Capítulo 2**

**Sexual Selection and the use of Scattered Trees as Stepping Stones in Fragmented Landscapes**

**Manuscrito: Sexual Selection enhances species sensibility in fragmented landscapes and influences critical thresholds**

**Revista: Landscape Ecology**

**TITLE: SEXUAL SELECTION AND THE USE OF SCATTERED TREES AS  
STEPPING STONES IN FRAGMENTED LANDSCAPES**

**AUTHORS:** Cristina M Silva<sup>1</sup>, Érica Hasui<sup>1</sup>, Luiz A Beijo<sup>2</sup>

**ADDRESS:**

<sup>1</sup>**Laboratory of Ecology and Forest Fragments – ECOFRAG, Universidade Federal de Alfenas – UNIFAL-MG, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700, CEP 37130-000, Alfenas, MG, Brasil**

<sup>2</sup>**Departament of Exact Sciences, Universidade Federal de Alfenas – UNIFAL-MG, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700, CEP 37130-000, Alfenas, MG, Brasil**

**CORRESPONDING AUTHOR:**

**Érica Hasui,**

**Professional Address: Universidade Federal de Alfenas - Instituto de Ciências da Natureza. Rua Gabriel Monteiro da Silva, nº 700. CEP 37130-000. Alfenas – MG.Brasil.**

**Phone: +55 (35) 9173-9770**

**E-mail: [ericahasui@yahoo.com](mailto:ericahasui@yahoo.com)**

**Date of the manuscript draft: September, 30, 2015**

**Manuscript word count: 4890**

### **3.1 Abstract**

Context: Scattered trees can enhance dispersal ability in fragmented landscapes, and allow metapopulation dynamics. However, to species with sexual characteristics, scattered trees can have a different pattern of use, because of the disadvantages of sexual traits on species survival.

Methods: We collected presence information of dichromatic and monochromatic birds using focal technique. We used a total of 79 scattered trees within 8 different landscapes in Brazil and analyzed our data using generalized linear models and AIC.

Results: Models showed that dichromatism inhibits a species presence in scattered trees. But, tree height enhanced a species presence. Spatial context is a secondary factor influencing a species presence, percent of scattered trees in open matrix can enhance the presence of certain species and the fragment distance to the scattered tree limits functional connectivity, since greater distances decrease the odds of a species being present. We found that 360 m was the maximum distance for the presence of dichromatic birds. The presence of predators also inhibits the odds of species being present in scattered trees.

Conclusions: Species with greater sexual dimorphism have greater local extinction risks in fragmented landscapes, because the effectiveness of stepping stones within the landscape is limited to sexual dimorphic characteristics of the species, but also to characteristics of the trees and the landscape. With a population's isolation, the probability of extinction increases due to small population effects and stochastic demographic events.

**Keywords:** Dichromatic Birds; Extinction Risk; Connectivity; Fragmentation; Animal

Movement; Conservation; Dimorphism; Dispersion; Structures; Open Matrix;

**Running head:** Sexual selection and stepping stones

### 3.2 Introduction

Sexual selection and natural selection can have an antagonistic relationship (Darwin, 1859, 1871; Fisher, 1915; Andersson, 1994), because sexually selected traits can decrease species survival. Generally, males have sexual ornaments, which may be costly to maintain (Andersson, 1994). There is likely a tradeoff between energy allocated to sexual ornamentation, that allocated to other traits necessary for survival (Sheldon and Verhulst, 1996; Brook, 1999; Moore and Wilson, 2002) and that required to be flexible to environmental changes (McLain, 1993; Ponge, 2013). Sexually selected traits may be conspicuous to predators as well as to females, thus we may expect predation risk to be more prominent among males having sexual ornamentation (Macedonia et al., 2004). If high rates of predation, parasitism, and less capacity for adaptation to new selective forces exist within a species with sexually selected traits, risks of local extinction may be increased. Indeed, Doherty (2002) says that environmental changes can influence to dichromatic birds have more chances in disappearing. One reason is that for populations distributed in fragmented and disturbed landscapes, sexually dimorphic species can suffer from small effective population sizes.

Species with small populations (and small effective population size) in disturbed habitats have a greater threat of extinction (Gilpin and Soulé, 1986) due to their variable dispersal capacity (Henle, 2004; Ewers and Didham, 2006). Dispersal potential is dependent on the spatial context of the landscape and how does species interact to it (Gustafson & Gardner, 1996; Fahrig, 2003; Umetsu et al., 2008). Then, landscape connectivity is also an important factor in a species' persistence (Fahrig and Merriam, 1985; Debinski and Holt, 2000; Martensen et al., 2012). Thus, spatial configuration of landscape structures is an

important factor that can enhance or decrease a species' spatial movements (Wilcove et. al., 1986; Umetsu et al., 2008). As an example, heterogeneous landscapes have a great diversity of structures and resources (McLain and Barry, 2010) and are attractive to more species than landscapes compound majority of homogeneous non habitat areas (Gustafson & Gardner, 1996). "Stepping stones" (Forman and Godron, 1981; Van Der Ree et al., 2003; Chan-Mcleod and Moy, 2007; García-Feced et al., 2011), such as scattered trees (Fischer and Lindenmayer, 2002; Manning et al, 2006; Herrera and García, 2009), can enhance movements because they decrease the maximum distance that an individual needs to travel to reach another habitat patch (Fig. 6). Management plans have suggested the use of scattered trees to enhance landscape connectivity and permit animal movement between populations (Bennett, 1998). Scattered trees also have the potential to enhance connectivity for conservation purposes, because they occupy less area than green corridors, and because they can provide for some regulation of nutrient cycling. In addition they can help restore abandoned areas by nucleation and seed recruitment (Herrera and García, 2009; Reis et al., 2010),.

Although scattered trees provide a degree of connectivity in a conservation perspective, the efficiency of providing actual functional connectivity is dependent on intrinsic characteristics of those species of interest (Gillies and Colleen, 2009; Mars et al., 2010). Because scattered trees provide less canopy cover for use as refuge from predators, predation can influence the pattern by which species using scattered trees move across the landscape. If the potential of dispersion by sexually dimorphic species is decreased, sexual selection may be a factor that enhances risks of population extinction in fragmented landscapes by limiting metapopulation dynamics and consequently, decreasing effective population size.

Effective population size is influenced by the sex ratio in the population (i.e., numbers of males and females able to form reproductive pairs; Primack and Rodrigues, 2001). If males under pressure of sexual selection also have high predation risks and/or are more susceptible to parasitism in fragmented landscapes, male numbers may decline (Promislow et al., 1994) and, correspondingly the number of possible breeding pairs (Bessa-Gomes et al., 2003). This should be the case of dichromatic species (Andersson, 1994), because males of dichromatic species have a different pattern or intensity of color conspicuousness in comparison with females (Bakker, 1993; Andersson, 1994). We hypothesize that dichromatic species have lower measures of dispersal in landscapes with scattered trees when compared to monochromatic species and that the efficiency of scattered trees enhancing dispersal could be influenced either by landscape factors or by intrinsic characteristics of the trees.

### **3.3 Materials and Methods**

#### **3.3.1 Study sites**

This study was performed in southern Minas Gerais, southeastern Brazil (Fig. 7), among eight selected landscapes containing 79 scattered trees (i.e., 10 trees per landscape, excepting one landscape with only 9 trees; Table S2). Climatic conditions can be described as CWA (i.e., subtropical humid climate with warm, humid summers, and mild to cool winters; Köppen 1948), with a mean annual temperature of 23° C and mean annual rainfall of 1500 mm/yr (Costa, 1998). Landscapes were located in a transition area between savanna and semi-deciduous forest (SOS Mata Atlântica and INPE, 2012). However, the native vegetation is highly fragmented and surrounded by pastures and coffee and sugar cane plantations

(IBGE, 2014). We characterized areas with cattle and annual monocultures of corn and sugar cane as an open matrix, in which scattered trees (i.e., our sample units) serve as stepping stones between patches of original native forest.

We based landscape selection and their structures satellite images from 2009 and 2013 from Google Earth software, Version 7.1 and made. We did field visits to verify that images corresponded to the actual site at the time of data collection. Our requirements were to select mature semi-deciduous forest fragments of at least 10 ha in size within the open matrix. The area surrounding our study sites comprised pastures (6 sites), monocultures of corn (2 sites) and sugar cane (2 sites); these crops had been harvested at the time we sampled. Sampled sites had at least 10 scattered trees. One tree (i.e., unity sample) at each site was chosen randomly for measuring aspects of topography or hydrography. In addition, each tree had to meet the following criteria: 1) it was chosen two trees in each one of the five concentric bands with 100 m of one particular forest fragment (Fig. 8) the trees had 100 m minimum distance between them to ensure data independence.

### 3.3.2 Predicted variables

To calculate the landscape metrics we built 1.5 km-buffers around the centroid of the main forest fragment and classified the landscape by manually supervised vectorization satellite images from 2009 and 2013 from Google Earth. We classified land cover into forest fragment, open matrix (i.e. cattle and annual monocultures of corn and sugar cane) and scattered trees. We defined forest fragments as those areas larger than 0.5 ha and with a maximum of 50 m of edge. We defined as scattered trees with less than 0.5 ha ground cover, or tree clumps larger than 0.5 ha ground cover. After all, we calculated the following metrics:

- Percent of scattered trees in open matrix (TP): proportion of the landscape (%) cover by scattered trees in open matrix, where we defined 2 m-buffers around the centroid of the each isolated trees or tree clumps smaller than 0.5 ha in open matrix and sum the area of the buffers.
- Fragment distance to the scattered tree (FD): the distance between the isolated tree (i.e., unity sample) and nearest patch of forest of the landscape.
- Tree Height (TH): estimative of scattered tree height in the field separated in three classes: up to 8 m, between 8 m and 16 m and over 16 m.

### 3.3.3 Bird species data

We used focal animal sampling (Altmann, 1974) to determine species presence in each tree. Observations extended from October 2012 until August 2013. At each site, we made observations on two consecutive days; because day of observation did not influence analyses, we summed data from both days and considered a single sample for each tree in the specific landscape. We made observations of 20 min for each tree between 07:00 and 10:00 (UTC-3) using 8x40 binoculars. Observers recorded each species that landed in the tree. We considered a species if it perched in the tree and departed in the opposite direction from the fragment from which it came; we discarded birds that returned to the fragment from the direction, which they originated from analyses.

We recorded predator presence using the same methods. We recorded predators as present when seen in the tree, and also when seen within 50 m of the tree. We considered as predators species that have literature register of feeding on bird species sampled. Thus, we considered the following predators: Toco Toucan (*Ramphastos toco*), Southern Crested

Caracara (*Caracara plancus*; Travaini, 2001; Vargas et al, 2007) and Roadside Hawk (*Rupornis magnirostris*; Santos et al, 1996; Sick, 1997).

We used the term chromatism to describe the degree of plumage dimorphism that exists between the sexes. Species are described as monochromatic if sexes have similar plumages and are dichromatic if sexes have different plumages. We also used the term dependent to describe species that use exclusively forested habitats and nondependent to species that also used other type of habitat besides forests (e.g., forest galleries, forest edge and open matrices). Thus, we categorized species as monochromatic dependent, monochromatic nondependent, dichromatic dependent and dichromatic nondependent based in published descriptions and field guides (Ridgely and Tudor, 1994, 1997; Sick, 1997; Sigrist, 2006, 2009; Stotz et al., 1996).

### 3.3.4 Statistical analyses

First, we examined differences in distribution of dichromatic and monochromatic species among scattered trees using Chi-square test. Undertaking, our covariance analyses found no collinearity among variables, we applied Generalized Linear Models (GLM) using R software, version 3.0.3. We chose GLM analyses because these can encompass a variety of statistical linear models making these models more flexible (Cordeiro and Demétrio, 2009).

We added or removed variables in order to find those with the most important predictive ability and explain species responses. Along with the model analyses, we conducted residual analyses. In all models, the dependent variable was the presence or absence of the species in a binomial distribution using logit as the linking function. We chose the models with the best fit by using the Akaike Index Criterion ( $\Delta AIC$ , Akaike, 1974) with

the bbmle package (Bolker, 2010) and acceptable residuals. The AIC criterion index used in identifying the model with the best fit is defined by the following equation:

$$AIC = 2(-\log L + k)$$

Where L is the maximum likelihood function for the model and k is the estimated parameters. In our analyses, the maximum value accepted by the AIC were those with values equal or less than 2 ( $\Delta AIC \leq 2.0$ ); models with  $\Delta AIC$  values larger than 2.0 ( $\Delta AIC > 2.0$ ) were not considered. Our final models were those with the best predicted variables, good residuals assumptions and a  $\Delta AIC$  less than or equal to 2.

We did odds ratio analyses with the categorical predictive variables in order to know if there were differences in their influence on a species' presence in scattered trees. Odds ratio allows an estimate of the intensity of association of predicted factors with the presence or absence of other factor (Rumel, 1986).

$$Odds\ ratio = \frac{A}{B}$$

Where the A and b value represents the estimated coefficient extracted from the model. In our case, odds ratios were used to estimate the variation in chances that tree height could influence the presence of a species, and the chances of a species being present if they were either dichromatic or monochromatic. The values used in our analyses were the estimate coefficients present on plausible models. Odds ratios were calculated using R, version 3.0.3.

We used Bioestat 5.3 for linear and non-linear regression analyses and we selected the best fit relationship between species' presence and fragment distance to the scattered tree. In analyses the dependent variable was the mean presence of a species which was calculated as the sum of presence quantity divided by the total sampling size for each distance category. The distance category was distributed in order to achieve a proportional number of observations in each category. Regressions were calculated using the mean presence by the

mid-point of the group of tree distance categories (Table S3). We used the straight line equation to calculate the maximum fragment distance to the scattered tree that have the species' presence.

$$y' = a + bx$$

Where  $y'$  corresponded to the dependent variable, which we used the value of zero, to represent when species occurrence end and “ $x$ ” the maximum distance on "stepping stones" from fragment that dichromatic birds had occurred.

### 3.4 Results

We observed 90 birds of 26 species from 14 families perching in the scattered trees (Table S4 and S3). Among the species, we found no significant difference in the number of monochromatic and dichromatic species using scattered trees (chi-square = 3.846;  $p$  = 0.0776). However, model comparisons to evaluating factors that might influence individual bird occurrence in scattered trees found chromatism plumage and tree height to be important predictors that influence species presence in scattered trees. These traits were present in all plausible models ( $\Delta AIC_c < 2$ ) with significant effects (Table 2). Monochromatic species had higher chances of occurrence than dichromatic species in the scattered trees with an odds ratio 1.24 for dependent species (95% CI 1.27 to 1.23), but for nondependent dichromatic species were 1.67 higher than monochromatic for nondependent species (95% CI 1.54 to 1.96) (Fig. 9A). Tree height showed strong positive effect in the probability of bird occurrence with clear differences among tree height classes. The odds of bird occurrence increases 1.3 (95% CI 1.24 – 1.61) from the lowest (< 8 m) to the middle classes (between 8 m and 16 m), and 2.7 (95%

CI 1.56 - 2.71) from the middle to the highest (>16 m) classes, and up to 3.6 (95% CI 2.42 - 3.8) from the lowest (< 8 m) to the highest (> 16 m) classes (Fig. 9B).

Other scattered variables or predators occurrence had no significance by the Wald test, but were present in the better models (Table 2). Predators had a negative effect on bird occurrence resulting in a reduced probability of bird occurrence. Among landscape variables, we found a positive effect of percentage of scattered trees in open matrix and a negative effect of fragment distance to the scattered tree. Fragment distance to the scattered tree ranged from 1 to 519 m (mean = 136.64 m, median = 96 m). The scattered tree maximum distance where dependent species were found was 360 meters for dichromatic species ( $R^2 = 68.29\%$ ;  $p = 0.042$ , Fig. 10), although, distance had no significance to monochromatic species, so we could not estimate the maximum distance that scattered trees could be effective in attracting them.

### 3.5 Discussion

We found that: 1) plumage dimorphism affects the occurrence of species found in scattered trees within open habitats; 2) the use of scattered trees is conditioned by the combination of several factors intrinsically related to traits of both bird and tree species, and also to components of the landscape itself and predation risk; and 3) intrinsic predictors of bird (i.e., dichromatic plumage) and plant traits (i.e., tree height) are more important than the landscape context (i.e., percentage of scattered trees in open matrix and fragment distance to the scattered tree) or predation risk.

### **3.5.1 Does plumage dimorphism influence the occurrence of a species among scattered trees of open matrix? Do occurrence rates impact extinction risks in fragmented landscapes?**

Previous studies have shown that dichromatic species had significantly higher chances of becoming locally extinct compared with monochromatic species (McLain, 1995; Sorci et al., 1998; Doherty et al 2003). Theoretically, we expect that the extinction risk of dichromatic species should increase under changing environments, such as landscape fragmentation and habitat loss, because the extra costs of sexually ornaments can compromise the energy input into other traits necessary for a species to survive under new natural conditions (Endler, 1980; Sheldon and Verhulst; Wilkinson, 1987; Johnson, 1991; McLain, 1993; Tanaka 1996, Brook, 1999; Moore and Wilson, 2002; Henle et al. 2004; Ponge, 2013). Dispersal ability is one trait crucial for population maintenance in changing landscapes due to metapopulation dynamics (Hanski and Gilpin, 1991; Gustafson & Gardner, 1996; Ewers and Didham, 2006). Small and insulated populations of species with higher dispersal ability are more likely to be rescued from extinction by dispersing individuals and these species are also more likely to recolonize distant patches which reduces extinction risk (Brown and Kodric-Brown, 1977).

Our results agreed with this pattern showing the degree of use of scattered trees depends on plumage dimorphism (Gillies and Colleen, 2009; Mars et al., 2010). For species dependent on forest habitats, scattered trees are less effective in aiding dispersal for dichromatic species than for monochromatic species. Scattered trees are considered an important connector element in fragmented landscapes but their presence is not equally beneficial for all species (Fischer and Lindenmayer, 2002; Baum et al. 2004; Manning et al,

2006; Herrera and García, 2009). Conservation management plans sometimes consider scattered trees as a sufficient substitute to green corridors (Bennett, 1998).

At the population level, low dispersal potential can enhance the probability a species enters an extinction vortex (Gilpin and Soulé, 1986; Henle et al., 2004), because isolated populations are more susceptible to inbreeding effects and demographic stochastic events (Diamond, 1975). Yet at the community level, scattered trees may act as dispersal filter, affecting the assemblage of local communities (Stenseth and Saetre, 2003; Vellend 2010, Gabay et al. 2012). If monochromatic species have enhanced dispersal ability when compared to dichromatic species, we expect dichromatic species to be rarer in communities where dispersal is dependent on scattered trees (Weiher and Keddy, 1995; Gotelli, 2002; Cornwell, 2009). Our findings highlight the variation in the effectiveness of scattered trees in providing connectivity with implications for community structure and dynamics through dispersal filter processes.

### **3.5.2 Why does chromatism influence the odds of a species occurrence in scattered trees of open matrices?**

For different plumage dimorphism categories, the different probabilities of occurrence among scattered trees might be related to variation in antipredator strategies because of their different vulnerabilities to predators (Gotmark, 1993; Promislow et al., 1994; Macedonia et al., 2004). Selection against predation could lead to the evolution of antipredator behavior that incorporates knowledge of environmental features into strategies for avoiding or coping with predation risks (Cristescu et al. 2013). In our observations, dependence on forest habitats does influence the use of scattered trees. For dimorphic species,

forest habitats may be advantageous because forest environments are darker than open areas so sexual ornaments would be correspondingly less conspicuous to predators (Hailman, 1979; Marshall, 2003). Additionally, the reproductive success that sexual selection provides should exceed the costs of predation risk. If these species explore brighter habitats, these advantages are not sufficient to overcome predation risk

Species can evolve adaptive behaviors to reduce predation when moving from patch to patch such as choosing 1) a better resting spot that allows a preliminary view before traversing an open space (Vieira 2012); 2) routes that offer cover that minimize the risk of detection (Cristescu et al. 2013) or 3) shorter routes to reduce total time spent in areas with higher predation risk (i.e., open matrix; Tanaka, 1996). To get a better view of an open space, species can select, for example, the higher trees in open matrices. Our results demonstrate that tree height is an important factor for resting spot selection. Trees taller than 16 m are almost 4 times more likely to be used than trees smaller than 8 m. In addition to vegetation height, recent evidence suggests that vegetation structure (i.e., vegetation height or cover) can alter perceived predation risk (Whittingham et al. 2006). Open matrices, such as pasture areas or monoculture crops, have trended toward sparse and homogenous vegetation structure. Fine-scale heterogeneity in agricultural habitats is a management option that can help reduce predation risk (Whittingham et al. 2006). We found evidence that birds are more likely to use scattered trees as stepping-stones in landscapes with greater density of scattered trees. Other authors also found that birds tend to follow relatively densely vegetated areas, when moving through the landscape (Fischer and Lindenmayer 2002). They should avoid moving through areas without sites of refuge or defense (Bascompte and Solé, 1996; Tischendorf and FahrigG, 2000; Umetsu et al., 2008), especially for males of dichromatic species because of their greater conspicuousness (Hailman, 1979; Macedonia et al., 2004).

"Stepping stones" can be used to shorten traveling time between habitat patches (Silva et al. 2015). We found that the use of scattered trees as stepping stones is context dependent and that the effectiveness of trees as stepping stones decreases with their distance from forest patches. Trees farther apart than 360 m do not provide functional connectivity for dichromatic forest-dependent species. A conservation implication of this finding is the utility of trees as stepping stones in highly fragmented landscapes. In the Atlantic forest region of Brazil with a mean distance between forest fragments of 1441 m (Ribeiro et al., 2009), isolated trees can provide a degree of connectivity. With forest fragments widely spaced, forest species probably suffer the negative impacts of isolated populations – absence of metapopulations and consequently, small effective population size and likelihood of genetic drift and loss (Templeton et al., 1990) which increases extinction risks (Sorci et al., 1998; McLain et al., 1999). We can infer that the capacity for sexually dimorphic species to maintain metapopulations is small. Having a stable metapopulation should be a key factor in preserving populations (Prinzing, 2002) and decreasing risks of extinction (Promislow et al., 1992). If the risks of predation for males is greater than that for females (Promislow et al., 1994), population sex ratios may be affected (Bessa-Gomes et al., 2003; Primack and Rodrigues, 2001; Townsend et al., 2010), which may limit the effective population size (Payne, 1984), especially for species with plumage dimorphism (Payne, 1984; Bessa-Gomes et al., 2003).

### **3.6 Future research**

Habitat fragmentation has impact not only at a population level but also at a community level. However, community studies do not often take into account a species'

capacity of phenotypic plasticity; we do not know if the behavior of a species could change in a disturbance scenario.

Predation is a factor that can influence species behavior. We did not test predation directly. Studies to analyze the direct effect of predation in these species are necessary. Furthermore, analyzing the risks of predation across variable environments should help elucidate our understanding of extinction risks. Haskell (1996) has shown that conspicuousness can be a factor affecting both predation risks in nests and reproductive success.

Landscape factors can also influence species survival. As an example, we could evaluated that 360 m is the maximum distance of fragment to the scattered tree that a dichromatic species was present. However, we do not know if this distance of the scattered tree is effectiveness in other landscape structure or configuration (*i. e.*, habitat amount, aggregation or degree of heterogeneity).

### **3.7 Conclusion**

The effectiveness of the stepping stones can be relative to many factors, including those dependent on their spatial context within the landscape and also on the intrinsic characteristics of these structures and the species using them. Species with plumage dimorphism are most vulnerable to extinction vortices in fragmented landscapes due to their limited dispersal capacity. For conservation management plans, we suggest that trees greater than 16 m tall can be considered as stepping stones to enhance landscape connectivity among forest fragments. The spatial arrangement of these trees is also important and should be, at most, 360 m from the fragments. Finally, scattered trees seem less effective for dispersal of

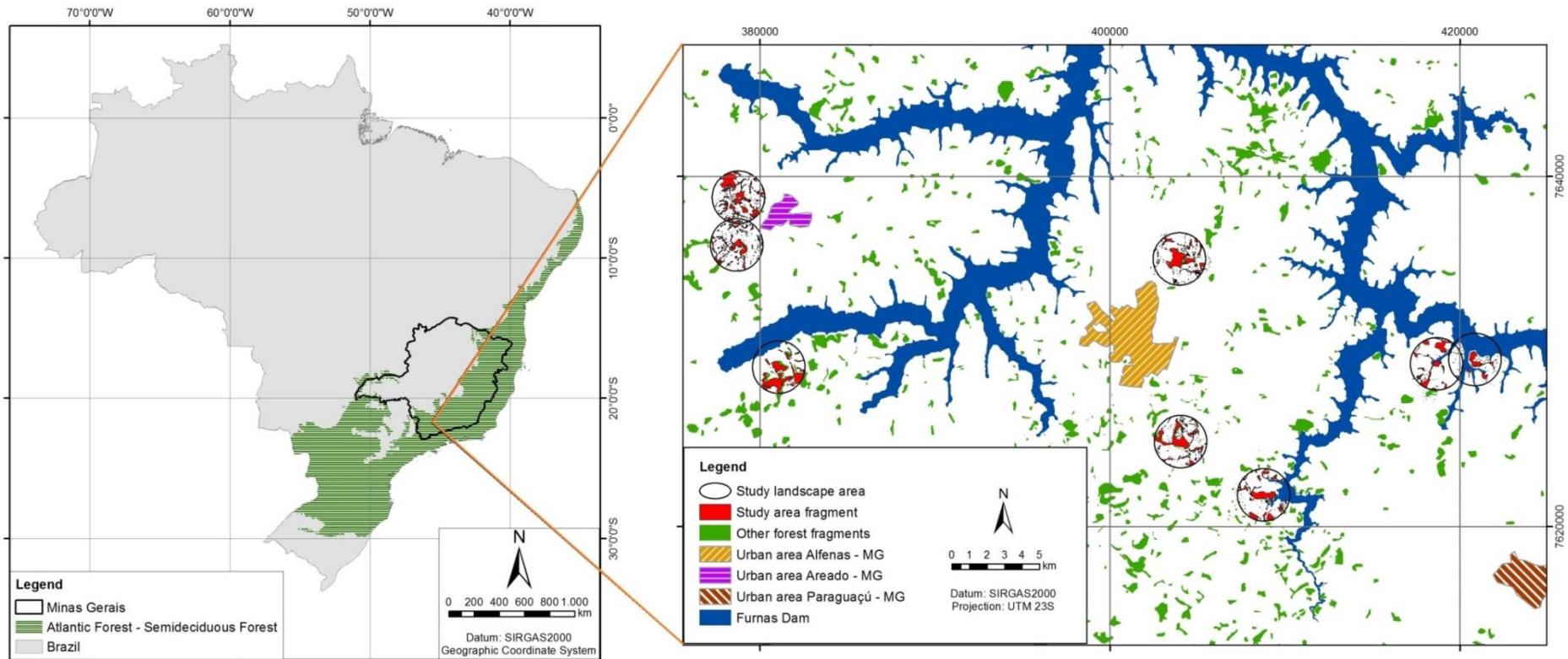
dichromatic species so that for the conservation of these species greater diversity is required for the open matrix.

### **Acknowledgments**

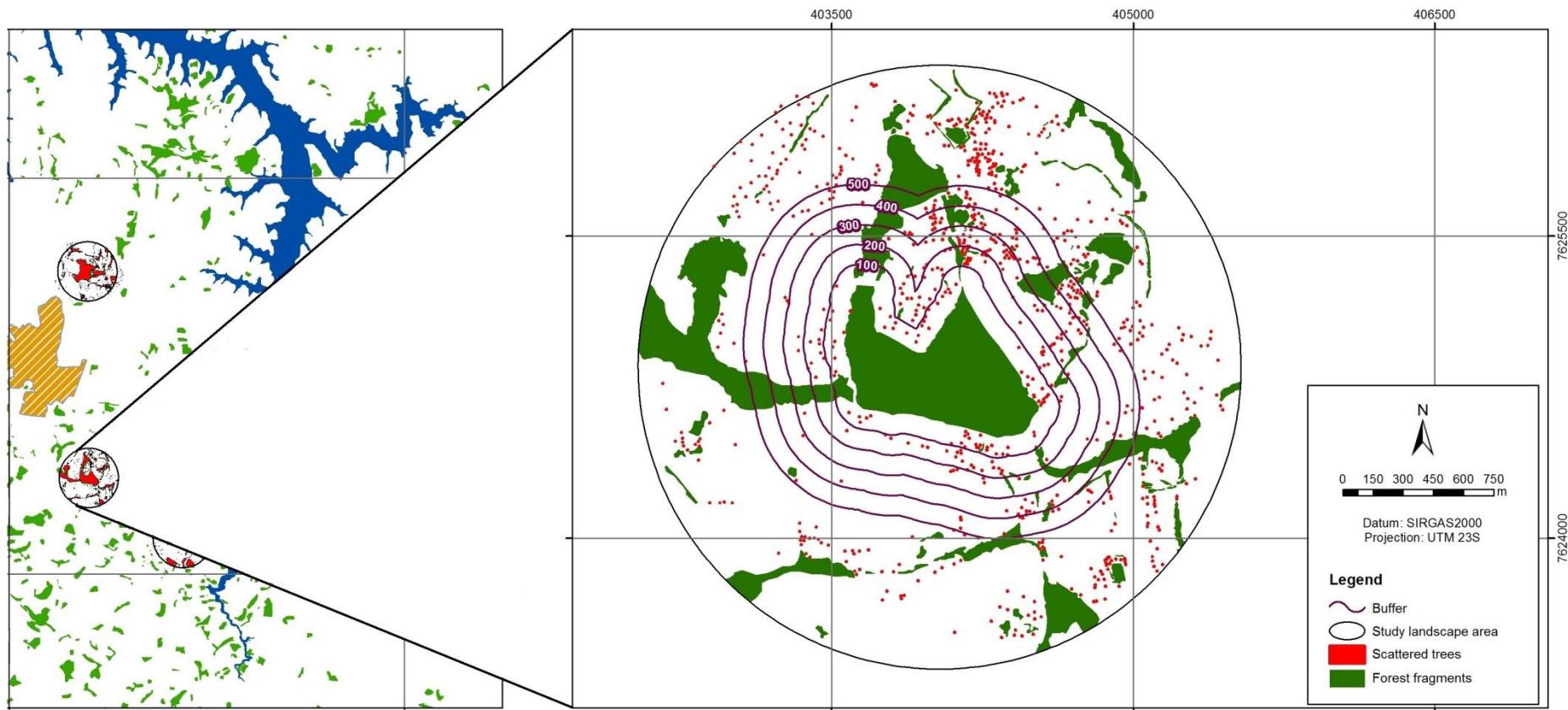
We thank the Foundation for Research Support of the State of Minas Gerais (FAPEMIG) and VALE S. A. for the financial support providing equipment and master scholarship (Process #RDP-00104-10). We appreciate the improvements in English usage made by Peter Lowther and Susan Heath through the Association of Field Ornithologists' program of editorial assistance. We are grateful to Pedro Herman Soares Vilela to help us with maps and figures and also the Laboratory of Ecology and Forestry Fragments (ECOFRAG) researchers and students for the intellectual and technical support with field work: Flavio Nunes Ramos, Rogério Grasetto, Jader Barbosa, Bárbara Emanuelle, Julia Dell, Leonardo Ueda, Leonardo Fernandes and Rute Maria.

### **Role of the funding source**

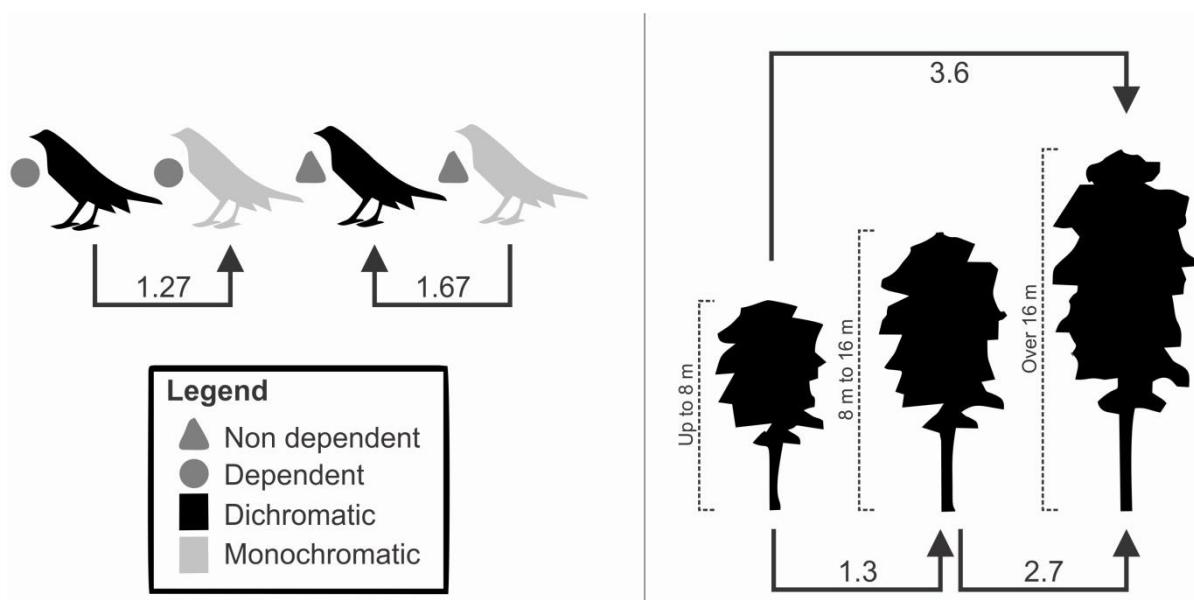
The corresponding authors ensure that none of the financiers of the project took part of any of the project development, such as data gathering, analysis, result interpretation, writing and to any decision to submit this paper for publication.



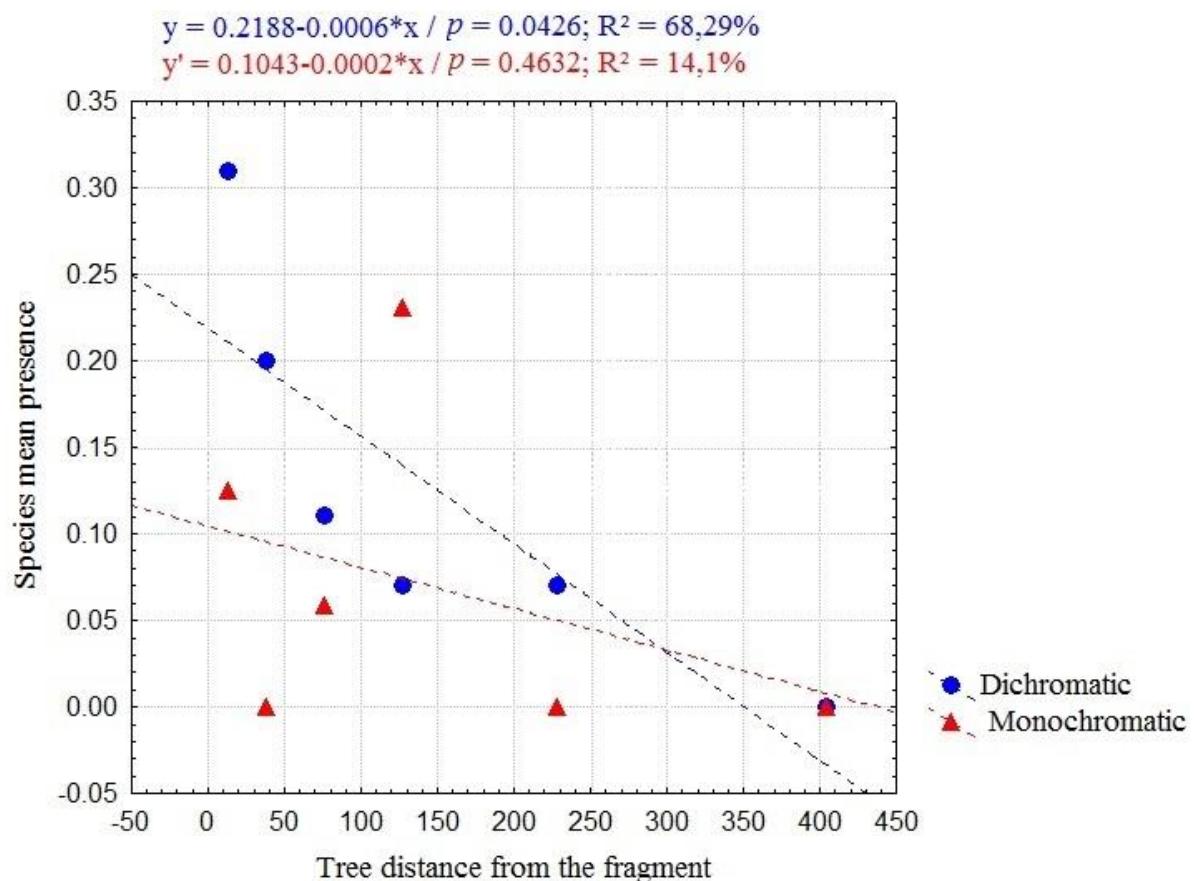
**Figure 7.** Study sites in the southern Minas Gerais State, Brazil. All forest fragments in the region correspond to semi-deciduous seasonal forests which is limited mostly to Brazil's Atlantic coast (Fonte: Próprio autor)



**Figure 8.** Map of one landscape showing the pattern of scattered trees in the landscape of one particular forest fragment with the 100 m concentric bands, which we used to choose scattered trees of different distances from the fragment. (Fonte: Próprio autor)



**Figure 9.** Diagram demonstrating the chances of presence in scattered trees by odds ratio analyses. Arrow direction indicates which category has greater probability in influencing a species presence in relation to the other category. Coefficient values represent a proportional increase in odds. (A) Odds ratio for presence in scattered trees comparing dichromatic and monochromatic forest dependent species. (B) Odds ratio for the presence of dichromatic or monochromatic species in trees of three different heights. (Fonte: Próprio autor)



**Figure 10.** Mean number of species present for both dichromatic and monochromatic species in relation to a fragment distance to the scattered tree (Fonte: Próprio autor)

**Table 2** – Best Generalized Linear Models (GLM) ranked according to  $\Delta AIC$  value showing predictive variables that interfere with species presence on scattered trees. “~” indicates variable dependent on predicted variables, “+” corresponds to additive effects between variables and “:” corresponds to interaction between them (e.g., “D:C” represents the interaction between dichromatism category and forest dependence category).

Model	Predictive variables	$\Delta AIC (\Delta i)$	Weight (wi)
1	S ~ TH** + TP + D:C**	0	0.1904
2	S ~ TH** + P + C:D**	0.1	0.1829
3	S ~ TH** + C:D**	0.5	0.1499
4	S ~ TH** + TP + FD + C:D**	0.5	0.1472
Null	S ~ 1	48.0	<0.001

Note: The criterion of dAIC maximum acceptable values was those below 2.0. The  $p$  value was calculated by the Wald test, where \*\*means  $p < 0.001$ . S = Species presence/absence; TH = Tree Height; TP = Percent of scattered trees in open matrix; C:D = interaction between chromatism and dependence; P = Presence of potential predators close to the scattered tree; FD = Fragment distance to the scattered tree; Null = Null Model.

## Bibliographical References

- Akaike H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19:716-723.
- Altmann J. (1974) Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49:227–267.
- Andersson M. (1994) Sexual Selection. Princeton University Press, London.
- Bakker TCM. (1993) Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature* 363:255 – 257.
- Bascompt, J; Solé RV. (1996) Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65:465-473.
- Baum KA; et al. (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671-2676.
- Bennett AF (1998) Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Bessa-Gomes C; et al. (2003) Mating behaviour influences extinction risk: insights from demographic modelling and comparative analysis of avian extinction risk. *Annales Zoologici Fennici* 40:231-245.

Brown JH; Kodric-Brown A. (1977) Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58(2):445-449.

Brook S. (1999) A tradeoff between immune competence and sexual ornamentation. *Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)* 96:4478–4481.

Chan-Mcleod ACA; Moy A. (2007) Evaluating Residual Tree Patches as stepping stones and Short-Term Refugia for Red-Legged Frogs. *Journal Of Wildlife Management* 71(6):1836-1844.

Cordeiro GM; Demétrio CGB. (2009) Modelos Lineares Generalizados e Extensões. Universidade de São Paulo, Brasil.

Costa CMR. (1998) Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para a sua conservação. Fundação Biodiversitas, Brasil.

Cristescu B; et al. (2013) Perception of Human-Derived Risk Influences Choice at Top of the Food Chain. *Plos One* Available from <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0082738> (accessed in 2015).

Darwin C. (1859) A Origem das Espécies: e a seleção natural. Madras, Brasil.

Darwin C. (1871) The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. John Murray, London.

Debinski DM; Holt RD. (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. Conservation Biology 14:342-355.

Diamond JM. (1975) The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. Biological Conservation 7:129-146.

Endler JA. (1980) Natural Selection on color patterns in Poecilia reticulata. Evolution 34(1):76-91.

Ewers RM.; Didham RK. (2005) Confounding factors in the detection of species response to habitat fragmentation. Biological Review 81:117–142.

Fahrig L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34:487–515.

Fahrig L. (2005) When is a landscape perspective important? *in* Wiens JA; Moss MR. Issues and Perspectives in Landscape Ecology. Cambridge University Press, London, pp. 3–10.

Fahrig L; Merriam G. (1985) Habitat Patch Connectivity and Population Survival. Ecology 66(6):1762-1768.

Fischer J; Lindenmayer DB. (2002) The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales: Paddock trees as stepping stones. Biodiversity and Conservation 11(5):833-849.

Fisher RA. (1915) The evolution of sexual preference. Eugenics Review 7:184-192.

Forman RTT; Godron M. (1981) Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. BioScience 31(10):733-740.

Fundação SOS Mata Atlântica; Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE). Atlas da Mata Atlântica. [Application developed by ArcPlan]. 2012. Provides information about Atlantic forests remnants. Available from <http://www.sosma.org.br/projeto/atlas-da-mata-atlantica> (accessed in 2015).

García-Feced C; et al. (2011) Improving landscape connectivity in forest districts: A two-stage process for prioritizing agricultural patches for reforestation. Forest Ecology and Management 261(1):154–161.

Gillies CS; Colleen CC. (2009) Functional responses in habitat selection by tropical birds moving through fragmented forest. Journal of Applied Ecology 47(1):182-190.

Gilpin ME; Soulé ME. (1986) Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction in Soulé ME. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, Inc., Sunderland . pp.19–34.

Gotelli JN; Ellison AM. (2002) Assembly rules for New England ant assemblages. Oikos 99:591–599.

Gotmark F. (1993) Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. Proceeding of the Royal Society of London: Biological Science 253(1337):143-146.

Gustafson EJ; Gardner RH. (1996) The Effect of Landscape Heterogeneity on the Probability of Patch Colonization. Ecology 77:94–107.

Hailman J. (1979) Environmental light and conspicuous colors *in* Burtt EH Jr. (1979) The Behavioral Significance of Color. Garland STPM Press, New York.

Haskell DG. (1996) Do bright colors at nests incur a cost due to predation?. Evolutionary Ecology 10:285-288.

Hanski I; Gilpin M. (1991) Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. Biological Journal of Linnean Society 42:3-16.

Henle K; et al. (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. Forest Research, 13:207-251.

Herrera JM; García D. (2009) The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. Biological Conservation 142:149–158.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). (2014) Cidades. Available from <http://cod.ibge.gov.br/235MX> (accessed in 2015).

Johnson SG. (1991) Effects of predation, parasites, and phylogeny on the evolution of bright coloration in North American male passerines. *Evolutionary Ecology* 5:52-62.

Kapos V. (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.

Macedonia JM; et al. (2004) Sexual Dichromatism and Color Conspicuousness in Three Populations of Collared Lizards (*Crotaphytus collaris* ) from Oklahoma. *Journal of Herpetology* 38(3):340-354.

Manning A; Fischer J; Lindenmayer D. (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* 132(3):311-321.

Mars CA; Rosenberg DK; Fontaine JB. (2010) Multi-scale factors affecting bird use of isolated remnant oak trees in agro-ecosystems. *Biological Conservation* 143(6):1485-1492.

Martensen AC; et al. (2012) Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with Neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology* 26:1100-1111.

McLain DK. (1993) Cope's rule, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. *Oikos* 68:490–500.

McLain CR; Barry J. (2010) Habitat heterogeneity, disturbance, and productivity work in concert to regulate biodiversity in deep submarine canyons. *Ecology* 91(4):964-976.

Miller JR; et al. (1996) Forest roads and landscape structure in the southern Rocky Mountains. *Landscape Ecology* 11(2):115-127.

Moore SL; Wilson K. (2002) Parasites as a Viability Cost of Sexual Selection in Natural Populations of Mammals. *Science* 297(5589):2015-2018.

Payne RB. (1984) Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds In: THE AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. *Ornithological Monographs* N. 33, University of California Press, California.

Ponge JF. (2013) Disturbances, organisms and ecosystems: a global change perspective. *Ecology and Evolution* 3(4):1113–1124.

Primack RB; Rodrigues E. (2001) Biologia da conservação. Planta, Londrina.

Prinzing A; et al. (2002) Does sexual selection influence population trends in European birds? *Evolutionary Ecology Research* 4:49-60.

Promislow DEL. (1992) Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 247(1320):203-210.

Reis A; Bechara FC; Tres DR. (2010) Nucleation in Tropical ecological restoration. *Scientia Agricola* 67(2):244-250.

Ribeiro MC; et al. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. Biological Conservation 142:1141–1153.

Ridgely RS; Tudor G. (1997) The birds of South America: the oscine passerines (2 ed.). University of Texas Press, Austin.

Ridgely RS; Tudor G. (1994) The birds of South America: the suboscine passerines. University of Texas Press , Austin.

Rumel D. (1986) “Odds ratio”: Algumas considerações. Revista de Saúde Pública da USP 20(3):253-258.

Santos WM; Rosado FR. (1996) Dados preliminares da biologia do Gavião (*Rupornis magnirostris*, Gmelin, 1788) na região noroeste do Paraná. Revista em Agronegócios e Meio Ambiente 2(3):421-430.

Sheldon BC; Verhulst SR. (1996) Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. Trends in Ecology & Evolution 11(8):317-321.

Sick H. (1997) Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de janeiro.

Sigrist T. (2006) Aves Do Brasil: uma visão artística (2 ed.).Avis Brasilis, São Paulo.

Sigrist T. (2014) Guia de Campo Avis Brasilis: Avifauna Brasileira (4 ed.). Avis Brasilis, São Paulo.

Sisk TD; et al. (1994) Identifying extinction threats. *Bioscience* 44:592-604.

Sorci G; Moller A; Clobert J. (1998) Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. *Journal of Animal Ecology* 67(2):263–269.

Stenseth NC; Saetre G. (2013) Sexual selection forms the structure and dynamics of ecological communities. *Proceedings of the National Academy Science of the United States of America* 100(10):5576–5577.

Stotz DF; et al. (1996) Neotropical Birds: Ecology and conservation. The University of Chicago Press, Chicago.

Tanaka Y. (1996) Sexual selection enhances population extinction in a changing environment. *Journal of Theoretical Biology* 180(3):197-206.

Templeton AR; et al. (1990) The Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77(1):13-27.

Tischendorf L; Fahrig L. (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.

Townsend, CR; Begon, M; Harper, JL (2010) Fundamentos em ecologia (3 ed.). Artmed, Brasil.

Travaini A; et al. (2001) Food habits of the Crested Caracara (*Caracara plancus*) in the Andean Patagonia: the role of breeding constraints. *Journal of Arid Environments* 48(2):211-219.

Umetsu F; Metzger JP; Pardini R. (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: A test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31:359 – 370.

Van Der Ree R; Bennett AF; Gilmore DC. (2003) Gap-crossing by gliding marsupials: thresholds for use of isolated woodland patches in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 115(2):241–249.

Vargas JR; Bó MS; Favero M. (2007) Diet of the southern Caracara (*Caracara plancus*) in Mar Chiquita reserve, southern Argentina. *Journal of Raptor Research* 41(2):113-121.

Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology. (2010) *The Quarterly Review of Biology* 85:183–206.

Paper presented at a conference VIEIRA, M. V. (2012) Probabilidade de movimentos entre habitats e distâncias de dispersão: abordagens complementares à inferência da conectividade em paisagens. Paper presented at the Congresso de Ecologia de Paisagens - II Iale-Br and II

Simpósio SCGIS-BR, Associação Internacional de Ecologia de Paisagem – Brasil, 48-48, 2012.

Wiensr JA; Milne BT. (1989) Scaling of ‘landscapes’ in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle’s perspective. *Landscape Ecology* 3(2):87-96.

Wilcove DS; McLeilan CH; Dobson, A. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone *in* Soulé, ME. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Sunderland. pp. 237-256.

Whittingham MJ; et al. (2006) Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *Journal of Applied Ecology* 43:640-650.

## **Capítulo 3**

### **Discussão e Conclusões Gerais**

Espécies com dimorfismo dicromático entre sexos tendem a terem maiores riscos de extinção em paisagens fragmentadas. Apesar de nosso trabalho não analisar diretamente taxas de extinção dessas espécies, nós expusemos pontos essenciais que acometem espécies dicrómaticas e influenciariam na perpetuação dessas populações em paisagens fragmentadas (Fig. 11). Nossos resultados mostraram que os principais fatores que aumentam a sensibilidade dessas espécies em paisagens fragmentadas são: (1) A seleção sexual que, por si só, gera consequências desvantajosas à sobrevivência dos indivíduos e frente a mudanças ambientais como a fragmentação da paisagem, pode surtir efeitos negativos na reprodução e diminuir a probabilidade de perpetuação de populações. (2) A alta dependência das espécies à configuração do habitat na paisagem, o que inclui a quantidade de habitat disponível, (3) e o baixo potencial de deslocamento em áreas de não habitat.

A seleção sexual age de maneira a aumentar o número de cópulas e/ou a fecundidade de ambos os sexos (DARWIN, 1859). Os caracteres secundários selecionados são aqueles que aumentam o número de cópulas, como é o caso da plumagem dimórfica entre os sexos em espécies dicromáticas. No caso, o diferente padrão de plumagem ou conspicuidade dos machos deve ser mais atrativo às fêmeas, para garantir àqueles com maior vigor, um número maior de cópulas quando competirem com outros indivíduos (ANDERSSON, 1994). Porém, a conspicuidade do vigor e/ou padrão de cores também pode ser atrativo aos predadores (MACEDONIA et al., 2004), além de serem caros energeticamente para serem expressados (SHELDON e VERHULST, 1996; BROOK, 1999; MOORE e WILSON, 2002). Em um habitat natural, que faça parte da história de vida da espécie, o efeito negativo da conspicuidade da plumagem aos predadores pode ser compensado, pois existe a coevolução de traços que permitem a existência de uma estratégia evolutiva estável (EEE)(ver SMITH, 1982), onde a vantagem reprodutiva supera o efeito negativo da predação. Além disso, em habitat florestais, a conspicuidade dos ornamentos e plumagens é atenuada pela luminosidade do ambiente, já que em áreas florestais há menos incidência de luz que em áreas abertas. Assim, a taxa de predação nesse ambiente acaba sendo menor, que em áreas de maior luminosidade, o que pode ser o caso de áreas de não habitat. Porém, em paisagens com habitats florestais fragmentados, as espécies são dependentes do seu sucesso no uso de áreas de não habitat (FAHRIG, 2003). Portanto, uma maior mortalidade em áreas de não habitat, devida a alta taxa de predação, se mostra um padrão desvantajoso para espécies com seleção sexual. Por fim, como esses traços são caros energeticamente para serem produzidos, devido à uma relação de trade-off, menos energia estaria disponível para essas espécies escaparem de efeitos negativos por plasticidade fenotípica (MCLAIN, 1993). Por isso, a quantidade de

habitat na paisagem deve influenciar na sobrevivência dessas espécies, pois: aumenta a diversidade de recursos; aumenta a proporção de floresta na paisagem e, com isso, locais de refúgio; diminui as distâncias entre habitats e o tempo gasto em áreas de não habitat.

Nos nossos resultados, vimos que quantidade de habitat na paisagem é um fator muito importante para aumentar a diversidade de espécies dicromáticas na paisagem ( $p < 0,001$ ). Além disso, um dos limites de habitat na paisagem que espécies dicromáticas toleram perder, antes que haja uma grande queda na diversidade de espécies, é menor do que para monocromáticas (35.5% para dicromáticas, 26.6% para monocromáticas). Isso se dá ao fato de que essas espécies possuem uma dependência muito alta de diversidade de recursos devido ao seu comportamento reprodutivo, como Arenas e *displays* sexuais. As arenas são áreas muitas vezes com características específicas, onde o display sexual é executado (PAYNE, 1984). Por poderem ter características específicas que atraem ou não à fêmea, são considerados como fator importante para que ocorra o encontro de pares e acasalamentos (PAYNE, 1984). Assim, se um habitat é perturbado, diminuindo-se sua qualidade e/ou quantidade, áreas que antes eram ou poderiam ser arenas, desaparecem. Isso diminuiria a quantidade de acasalamentos e também a probabilidade de encontro de pares reprodutivos (LAMBERSON et al., 1992). Além disso, os *display* sexuais, que são comportamento específicos das espécies, onde o macho “mostra” seus atributos atrativos às fêmeas (PAYNE, 1984), podem ser despendiosos energeticamente (ANDERSSON, 1994) e alguns, como os pigmentos da plumagem, além de serem energeticamente “caros”, tem sua conspicuidade e expressividade dependentes da dieta do indivíduo (HUDON et al., 2007; CATONI et al., 2009; LaFOUNTAIN et al., 2015). Por isso, a diversidade de recursos se mostra essencial para que o gasto energético dessas espécies sejam supridos, e/ou as substâncias específicas que dão vigor aos ornamentos sejam encorporadas na dieta do indivíduo. Consequentemente, se há maior disponibilidade (i.e quantidade e acesso) de habitat, também deve haver maior disponibilidade de diversidade de recursos.

Portanto, não só a quantidade de habitat na paisagem, mas também o acesso a ela, é importante para a manutenção de populações de espécies dicromáticas. Apesar de só termos encontrado uma relação forte entre agregação e diversidade de espécies dicromáticas, para espécies com baixa dependência florestal ( $p < 0.001$ ), ela também é um fator que pode aumentar a diversidade de espécies, pois diminuiria as distâncias entre as manchas florestais e aumentaria o fluxo de indivíduos entre habitats. Nas nossas análises, a não relação significativa da agregação com a diversidade de espécies para espécie de alta dependência florestal, pode ter ocorrido, pois existe a possibilidade da quantidade de habitat e agregação

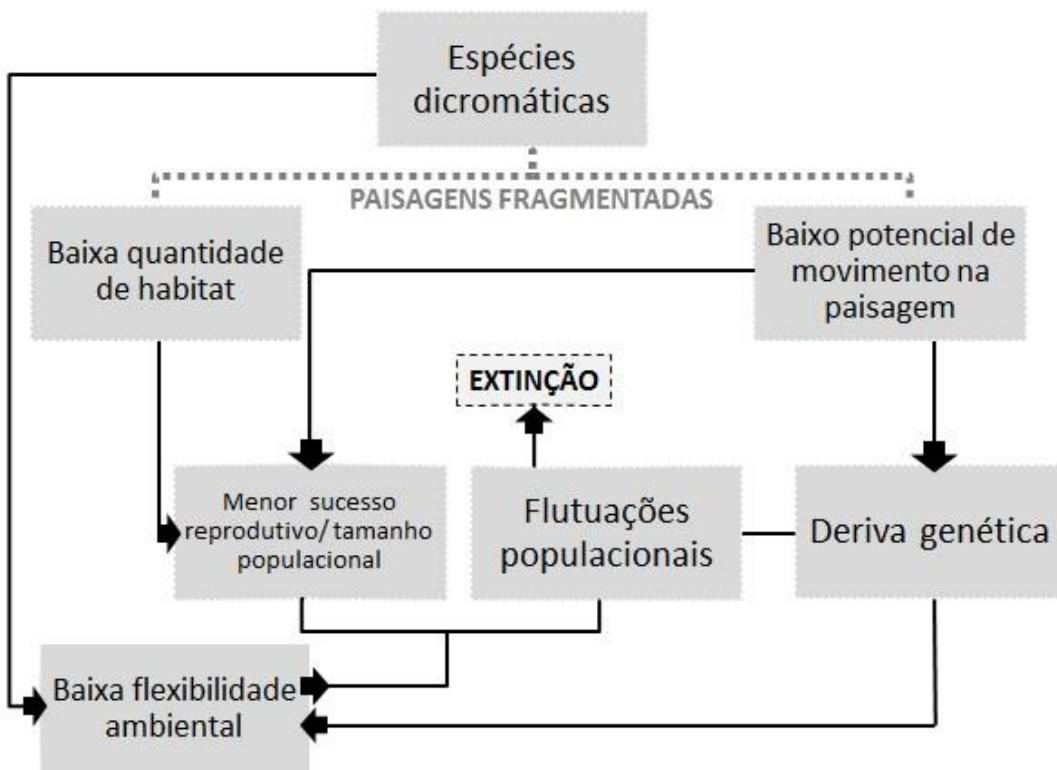
estarem correlacionados (FAHRIG, 2003). Assim, a quantidade de habitat, por si só, já estaria influenciando para que os habitats estivessem mais próximos ou não. Além disso, nossa variação de dados de agregação foi baixa, com muitos dados próximos de 100%, o que acaba limitando a interpretação dos resultados obtidos, pois essa faixa restrita não tem um boa representatividade da diversidade de espécies em agregações muito baixas. Por fim, a agregação aumenta para que aja troca de indivíduos entre habitats, que também é importante pois permite que metapopulações ocorram.

Metapopulações diminuem os riscos de extinções locais, pois populações menores que estão sujeitas a maior estocacidade demográfica podem aumentar com o recrutamento de novos indivíduos, oriundos de outras populações, ou locais em que essas espécies localmente desapareceram podem ser recolonizados (HANSKI e GILPIN, 1991). Esse fluxo de indivíduos entre habitats, seja por migração, dispersão ou forrageio, vai ser influenciado pela conectividade da paisagem (TAYLOR et al., 1993). Por sua vez, a conectividade vai depender tanto de características intrínsecas das espécies e quantidade e configuração de habitats na paisagem, quanto pela permeabilidade das áreas de não habitat e outras unidades da paisagem, como elementos conectores, que servem de “*stepping stones*” à movimentação das espécies (BENNETT, 1998; METZGER, 1999; TISCHENDORF e FAHRIG, 2000; METZGER, 2003; UEZU et al., 2005; KINDLMANN e BUREL, 2008; MARTENSEN et al., 2012).

Nós avaliamos a influência da seleção sexual no uso de árvores isoladas para se movimentar na paisagem, em áreas abertas de pasto. Nossos resultados mostram que o padrão de uso desses *stepping stones* é dependente do dimorfismo dicromático entre os sexos ( $p < 0.001$ ) e da história de vida das espécies. Para espécies com alta dependência florestal que possuem habitat natural florestal, o dicromatismo é um fator que diminui as chances das espécies utilizarem as árvores dispersas. Isso porque nessa condição, as desvantagens como alta predação devem superar as vantagens reprodutivas que o dicromatismo fornece. Já para espécies com baixa dependência florestal, o dicromatismo aumenta as chances de utilizar as árvores dispersas. Isso deve acontecer porque essas espécies possuem história de vida ligada à capacidade de uso de áreas de não habitat. Assim, para essas espécies, as árvores dispersas servem, além de unidade conectora e refúgio que garanta mais proteção contra predadores.

Por fim, concluímos que a seleção sexual é um fator que pode aumentar os riscos de extinção em paisagens fragmentadas. Visto que essas espécies possuem um relação de dependência muito forte com a quantidade e qualidade do habitat, sugerimos para planos de conservação, a utilização de habitats com áreas maiores e/ou paisagens com maior quantidade de habitat/área

em limites superiores à 35.5%. Além disso, o aumento da quantidade e qualidade de unidades conectoras se mostra essencial para a perpetuação de populações.



**Figura 11.** Fluxograma dos fatores que aumentam os riscos de extinção de espécies dicromáticas, em paisagens fragmentadas. Alguns fatores possuem feedback positivo, onde o aumento de um fator influencia no aumento do outro (e.g Menor sucesso reprodutivo aumenta as flutuações populacionais, e o inverso também ocorre) (Fonte: Próprio autor)

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSSON, M. **Sexual Selection**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994
- BENNETT, A. F. (1998) **Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation**. 2 ed. Gland, Switzerland: IUCN; Cambridge, UK: IUCN, v. 14, 2003.
- BROOK, S. A tradeoff between immunocompetence and sexual ornamentation. **Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)**, v.96, p. 4478–4481, 1999.
- CATONI, C.; PETERS, A.; SCHAEFER, H. M. Dietary flavonoids enhance conspicuousness of a melanin-based trait in male blackcaps but not of the female homologous trait or of sexually monochromatic traits. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 8, p. 1649-1657, 2009.
- DARWIN, C. (1859) **A Origem das Espécies: e a seleção natural**. Trad. Caroline Kazue Ramos Furukawa. São Paulo: Madras, 2004.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003
- HANSKI, I.; GILPIN, M. **Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations**. London: Academic Press, 1991.
- HUDON, J.; et al. Plumage carotenoids of the Pin-tailed Manakin (*Ilicura militaris*): evidence for the endogenous production of rhodoxanthin from a colour variant. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, v. 147, n. 3, p. 402-411, 2007.
- KINDLMANN, P.; BUREL, F. Connectivity measures: a review. **Landscape Ecology**, v. 23, p. 879–890, 2008.
- LAFOUNTAIN, A. M.; PRUM, R. O.; FRANK, H. A. Diversity, physiology, and evolution of avian plumage carotenoids and the role of carotenoid-protein interactions in plumage color appearance. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v.572, p. 201–212, 2015.
- LAMBERSON, R. H.; et al. A dynamic analysis of northern spotted owl viability in a fragmented forest landscape. **Conservation Biology**, v. 6, p. 505–512, 1992.
- MACEDONIA, J. M.; et al. Sexual Dichromatism and Color Conspicuousness in Three Populations of Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*) from Oklahoma. **Journal of Herpetology**, v. 38, n. 3, p. 340-354, 2004.
- MARTENSEN, A. C., et al. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with Neotropical understory bird species richness and abundance. **Conservation Biology**, v. 26, p.1100-1111, 2012
- MCLAIN, D. K. Cope's rule, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. **Oikos**, v. 68, p. 490–500, 1993

METZGER, J. P. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.71, n. 3-I, p. 445-463, 1999

METZGER, J. P. Como restaurar a conectividade de paisagens fragmentadas? In: KAGEYAMA, P.; OLIVEIRA, R.E.; MORAES, L.F.D.; GANDARA, F. B. **Restauração ecológica de ecossistemas naturais**. Botucatu: Fundação de Estudos e Pesquisa Agrícolas e Florestais - FEPAF, p. 49-76, 2003.

MOORE, S. L.; WILSON, K. Parasites as a Viability Cost of Sexual Selection in Natural Populations of Mammals. **Science**. v. 297, n. 5589, p. 2015-2018, 2002.

PAYNE, R. B. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. In: THE AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. **Ornithological Monographs N. 33**, California: University of California Press, 1984

SHELDON, B. C.; VERHULST, S. R. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. **Trends in Ecology & Evolution**. v.11, n. 8, p. 317-321, 1996.

SMITH, J. M. **Evolution and the Theory of Games**. London: Cambridge University Press, 1982.

TAYLOR, P. D., et al. Connectivity is a vital element of landscape structure. **Oikos**, v. 68, n. 3, p. 571-572, 1993

TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. On the usage and measurement of landscape connectivity. **Oikos**, v. 90, p. 7-19, 2000

UEZU, A., et al. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. **Biological Conservation**, v.123, p. 507-519, 2005

**APÊNDICE A – Tabela Suplementar nº 1 do capítulo 1**

**Table S1** – Table show species classification according to forest dependence and sexual plumage pattern

Species <sup>6</sup>	Sexual Plumage Pattern <sup>1,2,3,4</sup>	Forest Dependence <sup>5</sup>
<i>Accipiter poliogaster</i>	Monochromatic	High
<i>Amaurospiza moesta</i>	Dichromatic	High
<i>Amazilia fimbriata</i>	Monochromatic	High
<i>Amazilia lactea</i>	Monochromatic	High
<i>Amazilia versicolor</i>	Monochromatic	High
<i>Anabacerthia amaurotis</i>	Monochromatic	High
<i>Anabazenops fuscus</i>	Monochromatic	High
<i>Arremon flavirostris</i>	Dichromatic	High
<i>Arremon semitorquatus</i>	Dichromatic	High
<i>Arremon taciturnus</i>	Dichromatic	High
<i>Attila rufus</i>	Monochromatic	High
<i>Automolus leucophthalmus</i>	Monochromatic	High
<i>Baryphthengus ruficapillus</i>	Monochromatic	High
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Monochromatic	High
<i>Basileuterus flaveolus</i>	Monochromatic	High
<i>Basileuterus flaveolus</i>	Monochromatic	High
<i>Basileuterus hypoleucus</i>	Monochromatic	High
<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	Monochromatic	High
<i>Batara cinerea</i>	Dichromatic	High
<i>Buteo magnirostris</i>	Monochromatic	Low
<i>Cacicus chrysopterus</i>	Monochromatic	High
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Monochromatic	Low
<i>Campylorhamphus falcularius</i>	Monochromatic	High
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	Monochromatic	High
<i>Caprimulgus rufus</i>	Monochromatic	High
<i>Carpornis cucullata</i>	Dichromatic	High
<i>Celeus flavescens</i>	Monochromatic	Low
<i>Certhiaxis cinnamomeus</i>	Monochromatic	Low
<i>Chamaezza campanisona</i>	Monochromatic	High
<i>Chamaezza meruloides</i>	Monochromatic	High
<i>Chiroxiphia caudata</i>	Dichromatic	High
<i>Chloroceryle americana</i>	Dichromatic	Low
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	Dichromatic	High
<i>Cichlocolaptes leucophrus</i>	Monochromatic	High
<i>Clibanornis dendrocolaptoides</i>	Monochromatic	High
<i>Clytolaema rubricauda</i>	Dichromatic	High
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	Monochromatic	High
<i>Coereba flaveola</i>	Monochromatic	Low

<i>Colaptes melanochloros</i>	Dichromatic	High
<i>Columbina talpacoti</i>	Dichromatic	Low
<i>Conirostrum speciosum</i>	Dichromatic	Low
<i>Conopophaga lineata</i>	Dichromatic	Low
<i>Conopophaga melanops</i>	Dichromatic	High
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Dichromatic	Low
<i>Corythopis delalandi</i>	Monochromatic	High
<i>Cranioleuca pallida</i>	Monochromatic	High
<i>Crypturellus obsoletus</i>	Monochromatic	High
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Monochromatic	High
<i>Dacnis cayana</i>	Dichromatic	High
<i>Dendrocicla turdina</i>	Monochromatic	High
<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	Monochromatic	High
<i>Drymophila ferruginea</i>	Dichromatic	High
<i>Drymophila malura</i>	Dichromatic	High
<i>Drymophila ochropyga</i>	Dichromatic	High
<i>Drymophila squamata</i>	Dichromatic	High
<i>Dysithamnus mentalis</i>	Dichromatic	High
<i>Dysithamnus xanthopterus</i>	Dichromatic	High
<i>Elaenia mesoleuca</i>	Monochromatic	High
<i>Elaenia parvirostris</i>	Monochromatic	High
<i>Eucometis penicillata</i>	Monochromatic	Low
<i>Eupetomena macroura</i>	Monochromatic	Low
<i>Euphonia pectoralis</i>	Dichromatic	High
<i>Euphonia violacea</i>	Dichromatic	High
<i>Florisuga fusca</i>	Monochromatic	High
<i>Formicarius colma</i>	Dichromatic	High
<i>Geotrygon montana</i>	Monochromatic	High
<i>Glaucidium brasiliandum</i>	Monochromatic	High
<i>Glaucidium minutissimum</i>	Monochromatic	High
<i>Gnorimopsar chopi</i>	Monochromatic	Low
<i>Grallaria varia</i>	Monochromatic	High
<i>Habia rubica</i>	Dichromatic	High
<i>Haplospiza unicolor</i>	Dichromatic	High
<i>Heliobletus contaminatus</i>	Monochromatic	High
<i>Hemitriccus diops</i>	Monochromatic	High
<i>Hemitriccus nidipendulus</i>	Monochromatic	High
<i>Hemitriccus obsoletus</i>	Monochromatic	High
<i>Hemitriccus orbitatus</i>	Monochromatic	High
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	Dichromatic	High
<i>Herpsilochmus longirostris</i>	Dichromatic	High
<i>Hylophilus poicilotis</i>	Monochromatic	High
<i>Hypoedaleus guttatus</i>	Dichromatic	High
<i>Ilicura militaris</i>	Dichromatic	High

<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Dichromatic	High
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Monochromatic	High
<i>Lepidocolaptes squamatus</i>	Monochromatic	High
<i>Leptasthenura setaria</i>	Monochromatic	High
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	Monochromatic	High
<i>Leptotila rufaxilla</i>	Monochromatic	High
<i>Leptotila verreauxi</i>	Monochromatic	High
<i>Leucochloris albicollis</i>	Monochromatic	High
<i>Lipaugus lanioides</i>	Monochromatic	High
<i>Lochmias nematura</i>	Monochromatic	High
<i>Mackenziaena leachii</i>	Dichromatic	High
<i>Mackenziaena severa</i>	Dichromatic	High
<i>Malacoptila striata</i>	Monochromatic	High
<i>Manacus manacus</i>	Dichromatic	High
<i>Micrastur ruficollis</i>	Monochromatic	High
<i>Mionectes rufiventris</i>	Monochromatic	High
<i>Momotus momota</i>	Monochromatic	High
<i>Myiarchus ferox</i>	Monochromatic	High
<i>Myiarchus swainsoni</i>	Monochromatic	Low
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Monochromatic	High
<i>Myiobius atricaudus</i>	Monochromatic	High
<i>Myiobius barbatus</i>	Monochromatic	High
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Monochromatic	High
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Monochromatic	Low
<i>Myiornis auricularis</i>	Monochromatic	High
<i>Myiozetetes similis</i>	Monochromatic	Low
<i>Myrmeciza loricata</i>	Dichromatic	High
<i>Myrmeciza squamosa</i>	Dichromatic	High
<i>Myrmotherula gularis</i>	Dichromatic	High
<i>Myrmotherula minor</i>	Dichromatic	High
<i>Myrmotherula unicolor</i>	Dichromatic	High
<i>Neopelma aurifrons</i>	Monochromatic	High
<i>Neopelma chrysolophum</i>	Monochromatic	High
<i>Nonnula rubecula</i>	Monochromatic	High
<i>Odontophorus capueira</i>	Monochromatic	High
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	Dichromatic	High
<i>Orthogonyx chloricterus</i>	Monochromatic	High
<i>Oxyruncus cristatus</i>	Monochromatic	High
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	Dichromatic	High
<i>Pachyramphus validus</i>	Dichromatic	High
<i>Parula pityayumi</i>	Monochromatic	High
<i>Phaeothlypis rivularis</i>	Monochromatic	High
<i>Phaethornis eurynome</i>	Monochromatic	High
<i>Phaethornis pretrei</i>	Monochromatic	High

<i>Phaethornis squalidus</i>	Monochromatic	High
<i>Philydor atricapillus</i>	Monochromatic	High
<i>Philydor lichtensteini</i>	Monochromatic	High
<i>Philydor rufum</i>	Monochromatic	High
<i>Phyllomyias fasciatus</i>	Monochromatic	High
<i>Phylloscartes oustaleti</i>	Monochromatic	High
<i>Phylloscartes ventralis</i>	Monochromatic	High
<i>Piaya cayana</i>	Monochromatic	High
<i>Picumnus albosquamatus</i>	Dichromatic	High
<i>Picumnus cirratus</i>	Dichromatic	High
<i>Picumnus temminckii</i>	Dichromatic	High
<i>Pipraeidea melanonota</i>	Dichromatic	Low
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Monochromatic	Low
<i>Platyrinchus leucoryphus</i>	Monochromatic	High
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	Monochromatic	High
<i>Poecilotriccus latirostris</i>	Monochromatic	High
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	Monochromatic	High
<i>Poospiza lateralis</i>	Monochromatic	High
<i>Procnias nudicollis</i>	Monochromatic	High
<i>Pteroglossus bailloni</i>	Dichromatic	High
<i>Pyriglena leucoptera</i>	Dichromatic	High
<i>Pyroderus scutatus</i>	Monochromatic	High
<i>Pyrrhocoma ruficeps</i>	Monochromatic	High
<i>Ramphastos dicolorus</i>	Monochromatic	High
<i>Ramphodon naevius</i>	Dichromatic	High
<i>Ramphotrigon megacephalum</i>	Monochromatic	High
<i>Saltator similis</i>	Monochromatic	High
<i>Schiffornis virescens</i>	Monochromatic	High
<i>Sclerurus scansor</i>	Monochromatic	High
<i>Scytalopus speluncae</i>	Dichromatic	High
<i>Selenidera maculirostris</i>	Dichromatic	High
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Monochromatic	High
<i>Sporophila lineola</i>	Dichromatic	Low
<i>Stephanophorus diadematus</i>	Dichromatic	High
<i>Synallaxis cinerascens</i>	Monochromatic	High
<i>Synallaxis frontalis</i>	Monochromatic	High
<i>Synallaxis ruficapilla</i>	Monochromatic	High
<i>Synallaxis spixi</i>	Monochromatic	Low
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Monochromatic	High
<i>Tachyphonus coronatus</i>	Dichromatic	High
<i>Tangara cayana</i>	Dichromatic	Low
<i>Tangara cyanocephala</i>	Dichromatic	Low
<i>Tangara desmaresti</i>	Dichromatic	High
<i>Tangara seledon</i>	Dichromatic	High

<i>Taraba major</i>	Dichromatic	High
<i>Thalurania glaukopis</i>	Dichromatic	High
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Monochromatic	High
<i>Thamnophilus doliatus</i>	Dichromatic	High
<i>Thamnophilus pelzelni</i>	Dichromatic	High
<i>Thlypopsis sordida</i>	Monochromatic	High
<i>Thraupis cyanoptera</i>	Dichromatic	High
<i>Thraupis ornata</i>	Dichromatic	High
<i>Thraupis sayaca</i>	Dichromatic	Low
<i>Tiaris fuliginosus</i>	Dichromatic	High
<i>Tityra cayana</i>	Dichromatic	High
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Monochromatic	High
<i>Trichothraupis melanops</i>	Dichromatic	High
<i>Troglodytes aedon</i>	Monochromatic	High
<i>Trogon rufus</i>	Dichromatic	High
<i>Trogon surrucura</i>	Dichromatic	High
<i>Turdus albicollis</i>	Monochromatic	High
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Monochromatic	Low
<i>Turdus flavipes</i>	Dichromatic	High
<i>Turdus leucomelas</i>	Monochromatic	High
<i>Turdus rufiventris</i>	Monochromatic	Low
<i>Turdus subalaris</i>	Monochromatic	High
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Monochromatic	Low
<i>Veniliornis spilogaster</i>	Monochromatic	High
<i>Vireo olivaceus</i>	Monochromatic	High
<i>Volatinia jacarina</i>	Dichromatic	Low
<i>Xenops minutus</i>	Monochromatic	High
<i>Xenops rutilans</i>	Monochromatic	High
<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	Monochromatic	High
<i>Xiphorhynchus fuscus</i>	Monochromatic	High
<i>Zenaida auriculata</i>	Monochromatic	Low
<i>Zonotrichia capensis</i>	Monochromatic	Low

Note: <sup>1</sup>Ridgely and Tudor, 1994, 1997; <sup>2</sup>Sick, 1997; <sup>3</sup>Sigrist, 2006, 2009; <sup>4</sup>Stotz *et al.*, 1996;

<sup>5</sup>BirdLife international datazone, 2015; <sup>6</sup>Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos, 2014.

## APÊNDICE B – Tabela Suplementar nº 2 do capítulo 2

**Table S2.** Landscape areas and unit sample trees with species presence/absence data. Species presence is represented by 1 and absence by 0. TH = Tree Height; TP = Percent of scattered trees in open matrix; FD = Fragment distance to the scattered tree; PP = Predator presence; Dep = Forest dependent; Non Dep = Non forest dependent; Di = Dichromatic species; Mo = Monochromatic species. Tree height classes are A, < 8 m; B, 8 m - 16 m; and C, > 16 m.

Landscape ID	Landscape Coordinates (datum UTM/wgs84)		Tree ID	TH classes	FD (m)	TP (%)	PP	Species presence								
	Latitude	Longitude						Dep		Non Dep						
								Di	Mo	Di	Mo					
A	403582	7625018	1	B	244		1	0	0	1	1					
			2	B	90		0	0	0	1	0					
			3	A	54		0	0	0	0	0					
			4	B	28		1	0	0	1	0					
			5	A	3	1.42	0	0	0	1	0					
			6	B	6		1	0	1	1	0					
			7	B	46		1	0	0	0	0					
			8	A	146		0	0	0	0	0					
			9	B	21		0	0	0	1	0					
			10	A	52		0	0	0	1	0					
B	421420	7629281	11	A	60		0	1	0	1	0					
			12	B	124		1	0	0	0	0					
			13	A	83		1	0	0	0	0					
			14	B	51		0	0	0	0	0					
			15	B	64	0.54	0	0	0	1	1					
			16	C	42		0	0	0	1	0					
			17	C	95		0	0	1	0	1					
			18	B	99		1	0	0	1	0					
			19	A	85		0	0	0	0	0					
			20	B	121		0	0	1	1	0					
C	418248	7628859	21	A	312		0	0	0	1	1					
			22	A	326		1	0	0	1	1					
			23	B	40		0	0	0	1	0					
			24	B	139		1	0	0	0	0					
			25	A	182	0.48	0	0	0	1	1					
			26	B	354		0	0	0	0	0					
			27	A	338		0	0	0	0	0					
			28	B	132		0	0	0	1	0					
			29	B	167		0	1	0	1	0					
			30	A	131		0	0	0	0	0					
D	378571	7635374	31	A	211		0	0	0	1	1					
			32	A	267	1.97	0	0	0	0	1					
			33	A	152		0	1	0	0	0					

			34	A	299	0	0	0	0	0
			35	B	259	1	0	0	1	1
			36	A	333	1	0	0	0	0
			37	A	290	0	0	0	0	0
			38	A	317	0	0	0	1	0
			39	A	13	0	0	0	0	0
			40	A	93	0	0	0	0	0
E	408660	7621068	41	A	182	0	0	0	1	0
			42	A	203	0	0	0	1	1
			43	B	302	0	0	0	1	1
			44	C	14	0	1	0	1	1
			45	B	5	1.24	0	1	0	0
			46	B	121	0	0	0	1	0
			47	C	148	0	0	1	1	0
			48	A	519	1	0	0	0	0
			49	A	474	1	0	0	0	0
			50	A	393	1	0	0	1	1
F	381725	7628535	51	A	229	1	0	0	0	0
			52	A	251	1	0	0	0	0
			53	A	150	0	0	0	0	0
			54	A	79	0	0	0	0	0
			55	B	57	0.2	0	0	0	0
			56	B	74	0	0	0	1	0
			57	A	39	1	0	0	0	1
			58	B	9	0	1	0	0	0
			59	B	42	0	0	0	1	1
			60	A	135	1	0	0	0	1
G	404353	7635356	61	A	22	0	0	0	0	0
			62	A	18	1	0	0	1	1
			63	A	17	0	0	0	0	1
			64	A	33	0	0	0	1	1
			65	A	38	1.5	0	0	0	1
			66	A	15	0	0	0	1	1
			67	A	10	0	0	1	0	1
			68	A	19	0	0	0	0	0
			69	A	1	0	0	0	1	1
			71	B	97	0	0	0	1	0
H	379372	7638854	72	B	89	0	0	0	0	0
			73	A	33	0	0	0	1	0
			74	A	6	0	0	0	1	0
			75	A	40	0.91	1	1	0	0
			76	B	99	0	0	0	0	0
			77	C	130	1	1	0	0	0
			78	C	132	0	0	0	0	0
			79	C	126	0	0	0	0	0

---

80	A	22	0	1	0	1	0
----	---	----	---	---	---	---	---

APÊNDICE C – Tabela Suplementar nº 3 do capítulo 2

**Table S3.** Mean presence of dichromatic and monochromatic forest dependent species by the mid-point distance of each distance category, which was used to calculate the linear regression model in Bioestat 5.3.

Species' chromatism	Presence quantity	Sampling size (n)	Mean presence	Category Distance (m)	Mid-point Distance (m)
Dichromatism	5	16	0.31	1 – 25	12.5
Dichromatism	2	10	0.2	25 – 50	37.5
Dichromatism	2	17	0.11	51 - 101	76
Dichromatism	1	13	0.07	102 – 152	127
Dichromatism	1	14	0.07	153 – 303	228
Dichromatism	0	9	0	304 – 554	404
Monochromatism	2	16	0.125	1 – 25	12.5
Monochromatism	0	10	0	25 – 50	37.5
Monochromatism	1	17	0.05	51 - 101	76
Monochromatism	3	13	0.23	102 – 152	127
Monochromatism	0	14	0	153 – 303	228
Monochromatism	0	9	0	304 – 554	404

## APÊNDICE D – Tabela Suplementar nº 4 do capítulo 2

**Table S4** - Species recorded using scattered trees as stepping stones categorized by habitat type, forest dependence and chromatism type.

Species <sup>7</sup>	Family <sup>7</sup>	Habitat <sup>1,2,3,4,5</sup>	Dependence	Chromatism <sup>6</sup>
<i>Colaptes campestris</i> (Vieillot, 1818)	Picidae	Open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Cyanocorax chrysops</i> (Vieillot, 1818)	Corvidae	Forest/semi open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Fluvicola nengeta</i> (Linnaeus, 1766)	Tyrannidae	Open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Furnarius rufus</i> (Gmelin, 1789)	Furnariidae	Open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Tangara sayaca</i> (Linnaeus, 1766)	Thraupidae	Semi/Open area	Non dependent	Dichromatic
<i>Sicalis flaveola</i> (Linnaeus, 1766)	Thraupidae	Open area	Non dependent	Dichromatic
<i>Synallaxis spixi</i> (Sclater, 1856)	Furnariidae	Open area/Forest edge	Non dependent	Monochromatic
<i>Zonotrichia capensis</i> (Müller, 1776)	Passerellidae	Open area/Forest Edge	Non dependent	Monochromatic
<i>Turdus leucomelas</i> (Vieillot, 1818)	Turdidae	Forest/Semi/Open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Megarynchus pitanguá</i> (Linnaeus, 1766)	Tyrannidae	Forest/Semi open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus, 1766)	Tyrannidae	Forest/Semi/Open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Turdus rufiventris</i> (Vieillot, 1818)	Turdidae	Forest/Semi open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Tangara cayana</i> (Linnaeus, 1766)	Thraupidae	Forest/Semi open area	Non dependent	Dichromatic
<i>Elaenia mesoleuca</i> (Deppe, 1830)	Tyrannidae	Forest/Semi open area	Non dependent	Monochromatic
<i>Saltator similis</i> (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837)	Thraupidae	Forest/Forest edge	Dependent	Monochromatic
<i>Cyclarhis gujanensis</i> (Gmelin, 1789)	Vireonidae	Forest/Forest edge	Dependent	Monochromatic
<i>Chiroxiphia caudata</i> (Shaw & Nodder, 1793)	Pipridae	Forest	Dependent	Dichromatic
<i>Saltator fuliginosus</i> (Daudin, 1800)	Thraupidae	Forest	Dependent	Monochromatic
<i>Antilophia galeata</i> (Lichtenstein, 1823)	Pipridae	Forest	Dependent	Dichromatic
<i>Mionectes rufiventris</i> (Cabanis, 1846)	Rhynchocyclidae	Forest	Dependent	Monochromatic
<i>Penelope obscura</i> (Temminck, 1815)	Cracidae	Forest	Dependent	Dichromatic
<i>Pyroderus scutatus</i> (Shaw, 1792)	Cotingidae	Forest/Forest edge	Dependent	Monochromatic

<i>Schiffornis virescens</i> (Lafresnaye, 1838)	Tityridae	Forest	Dependent	Monochromatic
<i>Tachyphonus coronatus</i> (Vieillot, 1822)	Thraupidae	Forest/Forest edge	Dependent	Dichromatic
<i>Trogon surrucura</i> (Vieillot, 1817)	Trogonidae	Forest	Dependent	Dichromatic
<i>Platyrinchus mystaceus</i> (Vieillot, 1818)	Platyrinchidae	Forest	Dependent	Monochromatic

Note: Habitat and chromatism classification based on following references: 1. Willis, 1979; 2. Ridgely, 1989; 3. Stotz, 1996; 4. Sick, 1997; 5. Develey, 2003; 6. Sigrist, 2006, 2014; 7.CBRO, 2014. Nomenclature follows the Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2014).