



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**



**Associações interespecíficas em aves florestais de terra firme: uma análise  
quantitativa com comparação de técnicas de observação indireta**

**GILBERTO JOSIMAR FERNANDEZ ARELLANO**

**Manaus, Amazonas**

**Fevereiro, 2016**

**GILBERTO JOSIMAR FERNANDEZ ARELLANO**

**Associações interespecíficas em aves florestais de terra firme: uma análise  
quantitativa com comparação de técnicas de observação indireta**

**Orientador: Dr. Mario Cohn-Haft**

**Coorientador: Dr. Gonçalo Ferraz**

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

**Manaus, Amazonas**

**Fevereiro, 2016**

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**Banca examinadora:**

Dr. Paulo Estefano Dineli Bobrowiec  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Parecer: Aprovado

Dr. Sérgio Henrique Borges  
Fundação Vitória Amazônica

Parecer: Aprovado

Dra. Luiza Magalli Pinto Henriques  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Parecer: Aprovado

A679a Arellano, Gilberto Josimar Fernández  
Associações interespecíficas em aves florestais de terra firme:  
uma análise quantitativa com comparação de técnicas de observação  
/ Gilberto Josimar Fernández. --- Manaus: [s.n.], 2015.  
35 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2013.  
Orientador : Mario Cohn-Haft.  
Coorientador : Gonçalo Ferraz.  
Área de concentração : Ecologia.

1. Bandos mistos. 2. Seguidores de formiga. 3. Coocorrência de espécies. I. Título

CDD 598.07

**Sinopse:**

Estudou-se a coocorrência de espécies de aves em bandos mistos e bandos de seguidores de formiga de correição. A coocorrência foi estimada através da frequência de detecção e frequência de co-deteção das espécies ao longo das florestas primárias e secundárias.

**Palavras chave:** coocorrência, frequência de detecção e co-deteção.

## Agradecimentos

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) pelo apoio logístico. Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia (Ecologia) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pela oportunidade. Ao Centro Nacional de Pesquisas para Conservação de Aves Silvestres CEMAVE/ICMBio pela eficiência na análise do projeto e concessão das autorizações e anilhas. À Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado do Amazonas (FAPEAM) pelo financiamento do projeto. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida.

Meu agradecimento ao meu orientador e ao meu co-orientador, Dr. Mario Cohn-Haft e Dr. Gonçalo Ferraz, por esses dois anos de dedicação, confiança, paciência e entusiasmo com o projeto e com seus alunos. Por toda a ajuda com a redação e correção da dissertação. Agradeço a oportunidade de ter trabalhado com vocês.

Também agradeço ao Dr. Brian O'Shea pelos seus comentários em uma versão anterior desta dissertação e pelas longas conversas sobre as aves em bandos e outras histórias engraçadas sobre o trabalho de campo.

Aos bandos mistos e aos seguidores de formiga, cujo comportamento nunca deixa de me surpreender. Aos *Thamnomanes*, cujo comportamento e plumagem cinza me ensinou que para querer algo ou alguém é preciso conhecê-lo aos poucos e deixar de lado o superficial. Ao incompreendido e, engraçado *Glyphorynchus spirurus*, cuja existência demonstra que se pode apreender a querer até o cara mais chato.

Meu sincero agradecimento à Débora Najara pela amizade, cumplicidade e companhia nestes quase três anos de mestrado. Agradeço sua companhia nos momentos alegres e seu apoio e compreensão nos momentos ruins. Sem sua amizade, certamente eu teria largado o mestrado faz tempo. Aos amigos da minha turma de mestrado (Marina Carvalho, Tainara Sobroza, Mari Bosholn), aos amigos de sempre e aos colegas do laboratório de Ecologia de Populações. A todas as pessoas que me apoiaram de alguma forma ou outra.

E finalmente, aos meus pais Olinda e Gilberto por todo o seu apoio concedido neste curto transitar pela vida. Também agradeço a meus irmãos.

## Resumo

As aves participam de diferentes tipos de grupo mono e heteroespecíficos nas distintas regiões geográficas. Grupos heteroespecíficos são agrupamentos de indivíduos de pelo menos duas ou mais espécies que dependem da presença de recursos externos (agregações) ou pela interação recíproca dos membros (bandos mistos). As aves seguidoras de formiga de correição (*Eciton burchelli*) são um exemplo de agregação por recursos (formigas). Já os bandos mistos são um exemplo de grupo cuja formação e coesão depende da presença de outra ave. O estudo destes dois tipos de grupo, no entanto, enfrenta alguns vieses de amostragem. A procura direcionada de espécies focais que determinam *a priori* a presença do bando e das espécies participantes é o principal viés a considerar. Portanto, no presente estudo fizemos uso das redes de neblina, gravadores autônomos de som, processos de randomização (modelos nulos) e grafos de redes de interação como uma nova aproximação para coletar, analisar e apresentar dados de grau de associação entre espécies. Um grupo de 44 espécies foram combinadas para construir todos os possíveis pares de espécies que logo foram avaliadas através de sua comparação com modelos nulos. Desta forma, 23 das 44 espécies focais foram mais frequentemente associadas, ou seja, formaram pares de espécies com índices de associação mais extremos do que o esperado ao acaso. Além disso, 18 das 23 espécies estiveram mais associadas em bandos mistos, enquanto que outras duas espécies seguem formigas de correição. Treze das 18 espécies são indicadas como membros constantes de bandos mistos, enquanto que só um par (*Gymnopithys rufigula*, *Pithys albifrons*) foi indicado como seguidores profissionais de formigas. Finalmente, 8 das 13 espécies foram diferentemente detectadas utilizando ambas as técnicas, ou seja, não houve correlação entre os índices de associação destes pares. O padrão de associação dos pares de espécies, no entanto, poderia também ser atribuído aos efeitos da amostragem. No presente estudo, portanto, sugerimos a presença de algum processo ecológico gerador dos padrões de associação (coocorrência) entre as espécies.

Palavras-chave: bandos mistos, seguidores de formiga, gravadores autônomos de som, redes de neblina, frequência de co-detecção.

## Abstract

### **Heterospecific associations of terra firme birds forest: a quantitative analysis with comparative indirect observation techniques**

Birds participate in different types of mono and heterospecific groups in several geographical regions. Heterospecific groups are clusters of individuals from at least two or more species that depend on any available resource (aggregations) or reciprocal interaction (mixed flocks). Ant-following birds are an example of aggregations based on resource (e.g. army ants, *Eciton burchelli*). Mixed-species bird flocks are an example of group whose formation and cohesion depends on the presence of another bird. The study of these two types of groups, however, faces some sampling biases. Searching for focal species that determine *a priori* the presence of the flock and participating species is the main bias to consider. In this study we used mist-nets, autonomous recorders, randomization process and social networks as a new approach to collecting, analyzing and presenting species associations degree data. A set of 44 species were combined to construct all possible pairs of species which were later evaluated by comparing with null models. Thus, 23 of the 44 focal species were most frequently associated with, or formed pair of species whose association index were more extreme than expected by chance. Furthermore, 18 of the 23 species were more frequently associated with mixed-species flocks, whereas just one pair of species are ant-followers. Thirteen of the 18 species was appointed as constants members of mixed flocks, whereas just one pair of species (*Gymnopithys rufigula* and *Pithys albifrons*) was appointed as professional army-ant-followers. Finally, 8 of the 13 species have been otherwise detected using both techniques, or there is no correlation between the association index of these pairs of species. The pattern of association for pairs of species, however, could also be attributed to the effects of sampling. In the present study, therefore, we suggest the presence of some ecological process influencing the pattern of association or co-occurrence between species.

Key-words: mixed flocks, ant-following birds, autonomous recorders, mist-nets, frequency of co-detection.

## Sumário

Resumo.....	vi
Abstract.....	vii
Introdução.....	01
Objetivos.....	04
Material e Métodos.....	05
Área de estudo.....	05
Espécies focais.....	05
Captura com redes de neblina e gravação com unidades autônomas de som.....	07
Quantificando a frequência de co-detecção das espécies.....	08
Randomizando matrizes binarias.....	09
Resultados.....	10
Discussão.....	11
Conclusão.....	14
Referencias bibliográficas.....	15
Apêndice.....	20

## Introdução

A vida em grupo é uma característica recorrente nos mamíferos, peixes, aves e alguns invertebrados (Maier 2001). Mamíferos (ungulados) e peixes formam, por exemplo, rebanhos e cardumes, respectivamente, enquanto que alguns invertebrados como as abelhas, cupins e, formigas formam colônias cooperativas. Estes exemplos de agrupamentos também implicam a presença de indivíduos da mesma espécie ou espécies diferentes. Grupos monoespecíficos são formados por indivíduos da mesma espécie. Já os grupos heteroespecíficos são formados por indivíduos de espécies diferentes (Morse 1977, Colorado 2013). As aves apresentam os mais variados exemplos de tipos de grupo mono e heteroespecíficos ao longo das distintas regiões geográficas (Terborgh 1990, Greenberg 2000, Del-Claro *et al.* 2008). Algumas subdivisões, no entanto, podem ser estabelecidas nestes dois tipos de grupo. Nos grupos heteroespecíficos, por exemplo, são reconhecidos os agrupamentos de indivíduos que convergem na presença de recursos alimentares (agregação) ou aqueles agrupamentos cuja coesão depende da interação recíproca entre os indivíduos (bandos mistos) (Morse 1970, Moriarty 1977, Powell 1979).

As agregações de aves são agrupamentos temporais de indivíduos de pelo menos duas ou mais espécies que convergem em uma mesma fonte de recursos (Morse 1970, Moriarty 1977, Powell 1979, Greenberg 2000) ou que convergem em função da presença de espécies externas indicadoras de recursos como, por exemplo, as formigas de correição (Willis e Oniki 1978, 1992). As formigas de correição da espécie *Eciton burchellii* formam grandes enxames de forrageio que percorrem o interior da floresta à vez que afugentam invertebrados que logo são capturados pelas aves seguidoras. Portanto, a presença das aves vai depender do período reprodutivo das formigas, ou seja, as aves seguidoras aproveitam a fase em que estas formigas forrageiam ativamente durante o dia ao longo de catorze dias (fase nômade) (Teles Da Silva 1977, Willis e Oniki 1978, Franks e Fletcher 1983, Palacio 1999). Além disso, as aves que seguem as formigas de correição podem ser classificadas de acordo com a sua capacidade de consumir recursos alimentares em: a) seguidores profissionais ou obrigatórios (forrageiam quase exclusivamente sobre as formigas), e b) seguidores não-profissionais ou facultativos (forrageiam de forma irregular sobre as formigas, mas geralmente longe delas) (Oniki 1972, Oniki e Willis 1972, Willis e Oniki 1978, 1992, Harper 1989, Willson 2004).

Já os bandos mistos são agrupamentos estáveis de indivíduos de pelo menos duas ou mais espécies que interagem de forma recíproca em um espaço e tempo determinado. Estes

bandos mistos ocorrem ao longo das distintas regiões geográficas, mas atingem sua maior complexidade nas florestas tropicais (Greenberg 2000, Develey 2001, Sridhar *et al.* 2009). Os bandos mistos de insetívoros do sub-bosque da floresta amazônica são formados por um subgrupo ou núcleo dentre seis a doze espécies individuais, pares ou pequenos grupos familiares que interagem de forma recíproca e defendem um território comum ao longo do ano. Estes bandos mistos são formados por espécies nucleares do gênero *Thamnomanes* spp., que lideram a formação, coesão, movimento e defesa contra predadores. Portanto, de acordo com sua aparente função no bando as espécies podem ser classificadas como: a) nucleares (estimulam a formação e mantêm a coesão do bando), b) líderes (lideram o movimento do bando), c) sentinelas (avaliam a presença de predadores), d) seguidores (apenas seguem os demais indivíduos incrementando o tamanho do bando). Além disso, as espécies também são classificadas segundo ao grau de associação medida em termos de: a) propensão (definida como a tendência de uma espécie a participar em bandos), e b) frequência de ocorrência (definida como a proporção de bandos utilizados por uma espécie) (Munn e Terborgh 1979, Wiley 1980, Powell 1985, Stotz 1993, Jullien e Thiollay 1998, Martinez e Gomez 2013).

O estudo de bandos mistos e seguidores de formiga, no entanto, enfrenta regularmente alguns vieses de amostragem que precisam ser levados em conta. Um viés importante implica a procura direcionada de algumas espécies focais (p.ex. *Thamnomanes* spp.) que determinam *a priori* a presença do bando e a inclusão dos membros. A participação das espécies, portanto, é definida pela proximidade espacial e tempo de permanência junto à espécie focal. A procura direcionada implica, portanto, que poucas espécies são observadas em ausência destes bandos. A omissão destes últimos vieses poderia, portanto, levar a propoer generalizações não sempre precisas sobre o comportamento das espécies. Por exemplo, nem sempre todas as espécies se juntam aos bandos quando estes últimos atravessam parte do seu território (Darrah e Smith 2014). A permanência de alguns vieses, portanto, sugere que a análise do grau de associação das espécies em bandos ainda precisa de critérios sistemáticos bem definidos. Com a intenção de evitar e superar esses vieses, no presente trabalho proponho uma solução de análise que permite quantificar o grau de associação entre espécies sem assumir *a priori* quais espécies são realmente membros do bando. Os dados de grau de associação medida em termos de frequência de co-deteção entre pares de espécies foram obtidos através do uso de redes de neblina e gravadores autônomos, duas técnicas não orientadas ao registro de espécies focais.

As redes de neblina permitem capturar e marcar indivíduos de espécies potencialmente associadas que forrageiam no sub-bosque da floresta. Também permite a detecção de espécies pouco vocais e aquelas não territoriais que forrageiam no sub-bosque (Terborgh *et al.* 1990). No entanto, as redes de neblina falham na detecção das espécies que forrageiam mais alto do que a altura da própria rede. Entretanto, um maior esforço amostral é necessário para capturar as espécies de uma área de estudo (Parker 1991) à vez que a amostragem é sujeita aos efeitos da variação espaço-temporal. Já os gravadores autônomos de som permitem gravar e salvar de forma permanente a vocalização de uma grande maioria de espécies de aves. A detecção aural das aves (p.ex. cantos, chamados), portanto, é sugerida como a forma mais eficiente de avaliar a avifauna de uma localidade como, por exemplo, a floresta amazônica (Terborgh *et al.* 1990, Parker 1991). Nesse sentido, os gravadores autônomos permitem a amostragem simultânea de vários pontos de coleta sem os efeitos da variação espaço-temporal e presença do observador (Brandes 2008). No entanto, os gravadores autônomos podem falhar na detecção de espécies pouco vocais ou de vocalização fraca. A contagem direta do número de indivíduos por espécie também apresenta serias dificuldades (Brandes 2008). Estas técnicas, portanto, podem oferecer diferentes perspectivas da comunidade de aves de uma localidade (Blake e Loiselle 2001).

Nas últimas décadas diversos estudos avaliaram o grau de associação das espécies em bandos mistos e seguidores de formiga da floresta amazônica. Diversos métodos também têm sido aplicados para quantificar o grau de associação das espécies. Neste sentido, as variáveis propensão e frequência de ocorrência são comumente utilizadas para quantificar e caracterizar a participação das espécies em bandos mistos (Munn e Terborgh 1979, Stotz 1993, Jullien e Thiollay 1998). Já as aves seguidoras de formiga de correição são caracterizadas segundo sua capacidade para explorar recursos alimentares sobre as formigas (Willis e Oniki 1978, 1992). No entanto, no presente estudo avaliamos o grau de associação entre pares de espécies medido em termos de frequência de co-deteção a partir dos dados de captura com redes de neblina e detecção com gravadores autônomos de som. Entretanto, a análise dos valores de frequência de co-deteção das espécies foi realizada através da comparação com modelos nulos. Modelos nulos são procedimentos estatísticos que permitem comparar os valores da variável observada contra os valores da mesma variável gerados por randomização (Paes e Blinder 1995, Vilchis 2000). Desta forma, modelos nulos permitem avaliar a presença de processos ecológicos que geram padrões de coocorrência de espécies (Vilchis 2000). Estes modelos têm sido aplicados

com sucesso ao estudo da coocorrência de espécies em bandos mistos (Graves e Gotelli 1996) e seguidores de formiga (Pizo e Mello 2010) das florestas tropicais.

Um grande número de espécies de aves pertencentes a diferentes famílias estabelece algum nível de participação em bandos mistos e seguidores de formiga de correição ao longo da bacia amazônica. A caracterização do nível de participação destas espécies por observação direta pode, portanto, enfrentar algumas dificuldades na medida em que as espécies podem ser sobre ou super amostradas. A inclusão das espécies dentro de categorias (caracterização) pode ser pouco intuitiva na medida em que esta inclusão não sugere que as espécies coocorrem ao mesmo tempo no bando. A presença de uma espécie, portanto, pode depender da presença ou ausência de outra. Neste sentido, os grafos de redes de interação podem contribuir a esclarecer a relação entre as espécies na medida em que pode sugerir a presença de potenciais eventos de exclusão ou associação. Assim, o grafo de redes pode mostrar quais as espécies interagem ou não e quão forte é essa interação. Desta forma, no presente estudo produzimos uma avaliação quantitativa do grau de associação entre pares de espécies de aves da floresta de terra firme na Amazônia central. Especificamente, testei com base em dados de captura e bioacústica, se: 1) a frequência de co-deteção de pares de espécies corresponde à frequência de co-deteção de pares de espécies de bandos mistos e seguidores de formiga relatados na literatura. Também testei se: 2) ambas as técnicas (redes e gravadores) produzem os mesmos valores relativos de frequência de co-deteção, isto é, se os pares de espécies mais frequentemente associados nos dados de redes também são mais frequentemente associados nos dados de gravadores.

## **Objetivos**

Produzir uma avaliação quantitativa do grau de associação (frequência de co-deteção) entre pares de espécies de aves em uma floresta de terra firme na Amazônia central.

### *Objetivos específicos*

1). Testar, com base em dados de captura com redes de neblina, se o grau de associação (frequência de co-deteção) observado entre pares de espécies de aves capturadas corresponde ao grau de associação relatado na literatura sobre bandos mistos e espécies seguidoras de formiga de correição.

2). Testar, com base em dados de detecção bioacústica, se o grau de associação (frequência de co-detecção) observado entre pares de espécies de aves gravadas corresponde ao grau de associação relatado na literatura sobre bandos mistos e espécies seguidoras de formiga de correição.

3). Testar se ambas as técnicas (redes e gravadores) produzem os mesmos valores relativos de frequência de co-detecção de pares de espécies, isto é, se os pares de espécies mais frequentemente associados nos dados de redes também são mais frequentemente associados nos dados de gravadores.

## **Material e Métodos**

### *Área de estudo*

O presente estudo foi desenvolvido nas florestas primárias e secundárias do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), aproximadamente 80 km ao norte da cidade de Manaus, estado de Amazonas. O clima é do tipo tropical-úmido-chuvoso com precipitação anual média de 2600 mm. A estação chuvosa se estende de dezembro a maio e a estação seca de junho a novembro. A altura do dossel varia entre 28 e 35 m e o sub-bosque é relativamente aberto (Gascon e Bierregaard 2001, Laurance *et al.* 2004). A amostragem com redes de neblina foi desenvolvida durante a estação seca nas florestas primárias e secundárias dos acampamentos de Cabo Frio e Porto Alegre. A amostragem com gravadores autônomos também foi desenvolvida durante a estação seca nas florestas de todos os acampamentos do PDBFF (Cabo Frio, Colosso, Dimona, Gavião, Km 37, Km 41, Porto Alegre). Portanto, as áreas de amostragem com redes e gravadores coincidiram nos acampamentos de Cabo Frio e Porto Alegre (Figura 1).

### *Espécies focais*

Uma lista inicial de 44 espécies de ocorrência local apontadas na literatura como participantes de bandos mistos (29 espécies) ou seguidoras de formiga (15 espécies) foram previamente classificadas em três categorias de espécies que designaram valores hipotéticos de grau de associação: membros constantes, regulares e ocasionais (Tabela 1). As categorias de bandos mistos foram construídas de acordo ao valor de propensão das espécies seguindo e modificando o esquema proposto por Darrah e Smith (2014) que por sua vez resumiram as

categorias propostas por Jullien e Thiollay (1998). Desta forma, os membros constantes apresentam valores mais extremos de propensão (>90%), os membros regulares apresentam valores médios (25-75%) e os membros ocasionais apresentam valores mais baixos (<10%). As categorias de seguidores de formiga foram equiparadas à capacidade das espécies para explorar recursos alimentares sobre as formigas de correição (Willis e Oniki 1978, 1992), mas mantendo o mesmo esquema de três categorias. Desta forma, os membros constantes obtêm uma maior proporção de recursos (>90%) forrageando sobre formigas, os membros regulares obtêm uma proporção média (>25-75%), e os membros ocasionais obtêm a proporção mais baixa (<10%). Os membros regulares representam a categoria mais artificial dos seguidores de formiga na medida em que foi construída de acordo à similaridade do tamanho corporal e hábitos de forrageio das espécies. Também são seguidores relativamente mais frequentes do que os membros ocasionais. Já os membros ocasionais são principalmente solitários.

As três categorias de espécies propostas no presente estudo resumem um conjunto de categorias já descritas na literatura. Desta forma, os membros constantes de bandos mistos incluíram as espécies classificadas por Munn e Terborgh (1979) como “core species” e “regular flock species”, e por Jullien e Thiollay (1998) como “constant and obligate flock members” e “permanent flock species occurring in some groups only”. Os membros regulares incluíram as espécies classificadas por Munn e Terborgh (1979) como “temporary flock species”, “switching species” e “patch species” e por Jullien e Thiollay (1998) como “permanent flock species ranging over 2-3 contiguous flocks” e “frequent but not permanent flock members”. Entretanto, os membros ocasionais incluíram as espécies classificadas por Munn e Terborgh (1979) como “occasional flock species” e por Jullien e Thiollay (1998) como “occasional flock members” e “accidental flock members”. Além disso, os mesmos nomes de categorias também foram utilizados para seguidores de formigas. Desta forma, os membros constantes incluíram as espécies classificadas por Oniki e Willis (1972), e Willis e Oniki (1978) como “professional ant-followers” e por Harper (1989) como “obligate ant-followers”. Os membros regulares incluíram as espécies também classificadas por Oniki e Willis (1972) como “professional ant-followers” e por Harper (1989) como “facultative ant-followers”. Entretanto, os membros ocasionais incluíram as espécies classificadas por Oniki e Willis (1972) como “nonprofessional ant-followers”. Estas categorias também incluíram as espécies participantes de bandos que foram registradas por Cohn-Haft *et al.* (1997).

### *Captura com redes de neblina e gravação com unidades autônomas de som*

Durante as amostragens utilizamos duas técnicas para o registro das espécies: captura com redes de neblina e gravação com unidades autônomas de som (gravadores).

As capturas com redes de neblina foram realizadas durante a estação seca (junho a novembro) de 2013 e 2014. Entretanto, uma base de dados de capturas de aves nas áreas de estudo entre 2009 e 2011 também foi incluída nas análises. As redes de neblina utilizadas foram de 12 m de comprimento, 2.5 m de altura e 32 mm de abertura de malha. O esquema de capturas variou entre anos. No período de 2013 utilizamos 12 redes de neblina, distribuídas em quatro grupos de 3 redes, colocadas em pontos aleatórios ao longo das trilhas dentro da parcela de estudo. Cada parcela estava composta por quatro trilhas de 600 m dispostas em formato de jogo da velha (Figura 2). No período de 2014, utilizamos 30 redes de neblina distribuídas em duas linhas contínuas de 15 redes e separadas ambas as linhas por uma distância mínima de 50 m. As linhas de redes foram colocadas aleatoriamente ao longo das trilhas dentro da parcela. Trilhas adicionais conectando as parcelas também foram amostradas neste período. Os pontos, assim como linhas aleatórias, foram usados para maximizar a captura das aves na medida em que o seu uso não é repetido em dias consecutivos, mas mantém o foco em uma área relativamente restrita. Foram amostradas duas parcelas por tipo de floresta, separadas uma da outra por uma distância mínima aproximada de 1000 m de modo a assegurar a independência das coletas. Foram amostradas três trilhas por parcela, aleatoriamente, durante cada saída de campo. Cada uma das trilhas foi amostrada por somente um dia e as redes de neblina foram abertas entre as 0600-1200 horas. As aves capturadas foram marcadas com anilhas de alumínio de código individual fornecidas pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves (CEMAVE).

A gravação das vocalizações das aves foi realizada na estação seca (junho a agosto) de 2010 e 2011. As gravações obtidas foram organizadas e processadas por uma equipe de seis pessoas utilizando o programa Raven Pro 1.4 (Charif *et al.* 2010). Estes dois anos de coleta somaram mais de 6,750 horas de gravação. A gravação das vocalizações das aves foi realizada ao longo de 155 pontos de coleta, distribuídos nas florestas primárias (111 pontos) e secundárias (44 pontos) dos acampamentos do PDBFF (Figura 1). Trinta unidades autônomas de som (Wildlife Acoustics) foram utilizadas durante as amostragens. A unidade autônoma (gravador de som) tinha incorporado dois microfones multidireccionais SMX-II cuja banda de

detecção cobre frequências entre 20–20,000 Hz. Um ponto de coleta foi amostrado por uma única unidade autônoma durante 8 dias consecutivos e no final foram trocados de lugar para o próximo ponto e assim abranger todos os pontos de coleta. A unidade autônoma foi atada em uma árvore em uma altura aproximada de 1.5 m do solo. Os pontos de coleta guardaram uma distância mínima aproximada de 400 m um do outro, de modo a assegurar a independência das gravações. Testes preliminares feitos por membros do laboratório (Ulisses Camargo) no sub-bosque das florestas da área de estudo sugerem que as unidades autônomas de som têm um raio de gravação máximo de aproximadamente 200 m. As unidades autônomas de som foram programadas para gravar durante três horas contínuas a partir de 40 minutos antes de o sol nascer. Das três horas contínuas de gravação por dia, foram selecionados, aleatoriamente, 25 minutos de gravação, divididos em 5 cortes não sobrepostos de 5 minutos cada. No total foram avaliados 8,900 cortes. Todos os cortes receberam um número de identificação. As espécies gravadas nestes cortes foram identificadas e logo organizadas em uma base de dados.

#### *Quantificando a frequência de co-detecção das espécies*

Primeiramente quantificamos o número total de registros de cada espécie avaliando a base de dados resultante da amostragem com redes de neblina e unidades autônomas de som. A detecção foi definida como o registro de uma espécie individual capturada em uma unidade rede-hora ou gravada em um corte de cinco minutos de gravação. A co-detecção foi definida como o registro de pelo menos dois indivíduos de espécies diferentes na mesma unidade amostral (rede-hora ou corte de gravação). O número total de registros de uma espécie ou um par de espécies foi chamada de frequência de detecção e frequência de co-detecção, respectivamente. As espécies detectadas menos de dez vezes foram excluídas das análises já que amostras pequenas poderiam limitar a precisão dos resultados. Os eventos de detecção foram utilizados para construir uma matriz binária geral de detecção e não-detecção (presença e ausência) para os dados de redes e gravadores, respectivamente. Na matriz binária, as linhas representaram unidades amostrais e as colunas representaram espécies. Os eventos de detecção e não-detecção de uma espécie na unidade amostral foi representada com valores de 1 e 0, respectivamente. Estes eventos também foram utilizados para quantificar a frequência de co-detecção de pares de espécies na mesma unidade amostral (linhas na matriz). Entretanto, registros de espécies isoladas foram tratadas como co-detecções de uma espécie com ela mesma, sendo que, quanto mais vezes uma espécie aparece sozinha, menos ela se

associa com outra. Os valores de frequência de co-deteccão de pares de espécies foram organizados em uma tabela geral para cada conjunto de dados (redes e gravadores). Portanto, nesta última tabela tanto as linhas e colunas tiveram a mesma lista de espécies.

#### *Randomizando matrizes binarias*

Os eventos de detecccão (1) e não-detecccão (0) das espécies em cada matriz binaria geral observada (redes e gravadores) foram randomizados 10,000 vezes, com o objetivo de construir 10,000 matrizes binarias simuladas e, conseqüentemente 10,000 tabelas simuladas de frequência de co-detecccão de pares de espécies. A randomizaçã dos eventos de detecccão e não-detecccão na matriz binaria observada manteve inalterável o valor total da frequência de detecccão de cada espécie (colunas), e o número de espécies detectadas por unidade amostral (linhas). Em seguida, avaliamos o quanto o valor observado de frequência de co-detecccão de um par de espécies difere da distribuicã dos 10,000 valores simulados utilizando como métrica um índice de associaçã. Este índice de associaçã foi definido como a diferença entre o valor da frequência de co-detecccão observada e a média da frequência de co-detecccão simulada, com o resultado sendo dividido pela média do desvio padrão simulado.

Em ambos os tipos de dados foram calculados os valores do índice de associaçã para cada par de espécies e que à vez foram utilizados para calcular os percentis mais extremos (inferior e superior) que permitem dividir o 5% de valores mais extremos do índice em cada lado (2.5%) da curva de distribuicã de dados. O outro 95% de valores são distribuídos dentro do intervalo formado pelos percentis. O valor dos percentis mais extremos foram: -0.46 e 9.42 para dados de redes e -1.93 e 6.21 para dados de gravadores. Os valores mais extremos (-1.93 e 9.42) foram aplicados a ambos os tipos de dados. Portanto, quanto mais extremo (negativo ou positivo) o índice de associaçã de um par de espécies referente ao conjunto de valores do índice dentro do intervalo de 95%, maior a significância do potencial evento de repulsão ou associaçã de um par de espécies, respectivamente (Figura 3). Desta forma a hipótese nula de ausência de um processo gerador destes padrões será rejeitada. Os índices de associaçã mais extremos foram utilizados para apresentar às espécies mais frequentemente associadas através de linhas dentro do grafo de redes de interaçã. Os grafos foram construídos usando o pacote *igraph* 0.7.1 (Csardi e Nepusz 2006). O índice de associaçã dos pares de espécies por tipo de agrupamento e tipo de dados foram comparados através do teste de Mantel. Todas as análises foram realizadas utilizando o programa estatístico R 3.1.2 (R Core Team 2013).

## Resultados

No presente estudo avaliamos 42 das 44 espécies (exceto *Onychorhynchus coronatus* e *Terenotriccus erythrurus*) de aves listadas na classificação previa de bandos (Tabela 1). Estas espécies foram capturadas ou gravadas utilizando redes de neblina (32 espécies) e gravadores autônomos de som (38 espécies). Vinte e oito espécies foram detectadas utilizando ambas as técnicas. O número de combinações possíveis de pares de espécies geradas a partir dos dados de redes e gravadores foi de 496 e 703 pares. A somatória desses totais gerou 1,199 possíveis pares de espécies que à vez foram avaliadas através da comparação com modelos nulos. Desta forma, 23 das 42 espécies foram mais frequentemente associadas, ou seja, formaram pares de espécies cujos índices de associação foram mais extremos do que o esperado ao acaso (Tabela 2). Além disso, 18 das 23 espécies estiveram associadas a bandos mistos, enquanto que outras duas espécies seguem formigas de correição (Figura 4). Finalmente, 8 das 18 espécies foram diferentemente detectadas utilizando ambas as técnicas, ou seja, não houve correlação entre os índices de associação destes pares de espécies ( $r=0.2843$ ,  $p=0.091$ ) (Figura 5).

### *Índice de associação por pares de espécies*

A análise dos dados de redes de neblina sugere que 14 do total de 23 espécies foram conjuntamente detectadas mais do que o esperado ao acaso (Tabela 3). Onze espécies, exceto *Philydor erythrocercum*, formaram um grupo consistente onde cada espécie estava associada em média com outras três; no entanto, seis espécies (*Automolus infuscatus*, *Epinecrophylla gutturalis*, *Hylophilus ochraceiceps*, *Myrmotherula longipennis*, *Thamnomanes ardesiacus*, *T. caesius*) foram ainda mais frequentemente associadas. Entretanto, três espécies (*Certhiasomus stictolaemus*, *Rhynchocyclus olivaceus*, *Xenops minutus*) também foram mais frequentemente associadas neste ultimo grupo. Um par de espécies formado por *Gymnopithys rufgula* e *Pithys albifrons* também foi mais frequentemente associado do que o esperado ao acaso. As redes de neblina detectaram mais frequentemente *E. gutturalis*, mas falharam na detecção consistente de *Myrmotherula axillaris* (Figura 4B).

A análise dos dados de gravadores autônomos sugere que 17 do total de 23 espécies foram conjuntamente detectadas mais do que o esperado ao acaso (Tabela 4). Onze espécies formaram um grupo consistente onde cada espécie estava associada em média com outras cinco; no entanto, sete espécies (*H. ochraceiceps*, *M. axillaris*, *M. longipennis*, *Myrmotherula*

*menetriesii*, *T. ardesiacus*, *T. caesius*, *Xiphorhynchus pardalotus*) também foram ainda mais frequentemente associadas. Entretanto, mais umas duas espécies (*Ramphocaenus melanurus* e *Tolmomyias assimilis*) também foram mais frequentemente associadas neste ultimo grupo. No entanto, mais outros dois pares (*Dendrocolaptes certhia* e *Hylexetastes perrotii*, *Percnostola rufifrons* e *Thamnophilus murinus*) também foram mais frequentemente associados do que o esperado ao acaso. Os gravadores detectaram mais frequentemente *M. axillaris*, mas falharam na detecção consistente de *E. gutturalis* (Figura 4D).

#### *Pares de espécies e grafos de redes de interação*

Quarenta e duas espécies foram apresentadas através de grafos de redes de interação (Figura 4). Estas espécies foram apresentadas segundo o tipo de dados (redes e gravadores) e segundo o valor do índice de associação. Os pares de espécies com índices de associação mais extremos do que o esperado ao acaso (Tabela 3 e 4) foram apresentados no grafo através de linhas sólidas que sugerem uma potencial associação. Desta forma, o grafo de redes mostrou um subgrupo de 12 espécies mais frequentemente associadas. Seis espécies (*A. infuscatus*, *E. gutturalis*, *H. ochraceiceps*, *M. longipennis*, *T. ardesiacus*, *T. caesius*) mostraram-se mais frequentemente associadas nos dados de redes (Figura 4B), enquanto que nove espécies (*H. ochraceiceps*, *M. axillaris*, *M. longipennis*, *M. menetriesii*, *T. ardesiacus*, *T. caesius*, *X. pardalotus*, *R. melanurus*, *T. assimilis*) mostraram-se mais frequentemente associadas nos dados de gravadores (Figura 4D).

## **Discussão**

#### *Coocorrência de espécies em bandos mistos e seguidores de formiga*

No presente estudo apresentamos um grupo consistente de 17 espécies frequentemente mais associadas em bandos mistos ou seguidores de formiga. Dez espécies pertenceram aos membros constantes ou espécies nucleares de bandos mistos (Munn e Terborgh 1979, Stotz 1993, Jullien e Thiollay 1998, Martinez e Gomez 2013). Cinco espécies pertenceram aos membros regulares e ocasionais de bandos, mas também estiveram associadas aos membros constantes. Entretanto, um único par de espécies pertenceu aos membros constantes ou seguidores profissionais de formiga (Willis e Oniki 1978, 1992). Os membros constantes de bandos foram detectados por ambas as técnicas (exceto *E. gutturalis* e *M. axillaris*). Já as outras cinco espécies foram detectadas por meio de redes ou gravadores. Portanto, o uso de

ambas as técnicas (redes e gravadores) se mostrou eficiente na detecção de associações entre as espécies, especificamente dos membros constantes de bandos mistos. Já os membros constantes de seguidores de formiga foram melhor detectados por meio de redes. O padrão de associação entre as espécies (p.ex. *D. certhia* e *H. perrotii*), no entanto, poderia ser atribuído aos efeitos da amostragem (co-deteção da vocalização no coro da manhã).

Quinze espécies foram incluídas dentro dos membros constantes de bandos mistos. Dez espécies apresentaram um grau de associação consistente embora variável ao comparar ambas as técnicas (exceto *E. gutturalis* e *M. axillaris*). Diversos estudos sugerem que os bandos mistos do sub-bosque da floresta amazônica são compostos por um núcleo consistente de seis a doze espécies individuais, pares ou pequenas famílias de três ou quatro indivíduos que interagem e defendem um território comum ao longo do ano (Munn e Terborgh 1979, Wiley 1980, Powell 1985, Stotz 1993, Jullien e Thiollay 1998, Martinez e Gomez 2013). No entanto, as outras cinco espécies do grupo (*C. stictolaemus*, *R. olivaceus*, *R. melanurus*, *T. assimilis*, *X. minutus*) são reconhecidas como participantes pouco frequentes de bandos mistos (Munn e Terborgh 1979, Jullien e Thiollay 1998). Alguns autores, no entanto, sugerem que *C. stictolaemus* (Marantz *et al.* 2003), *R. melanurus* (English 1998), *R. olivaceus* (B O'Shea pers. comm.) e *X. minutus* (Jullien e Thiollay 1998) são membros constantes destes bandos. Nossos resultados corroboram algumas dessas propostas. Especificamente sugerimos a *C. stictolameus* e *R. olivaceus* como potenciais membros constantes, mas cuja baixas densidades limitam sua presença a somente alguns bandos mistos.

Os membros constantes de bandos mistos apresentam padrões similares de abundância e uso do espaço. Desta forma, as espécies relativamente abundantes (Terborgh *et al.* 1990, Johnson *et al.* 2011) ocupam cada um dos bandos dentro de uma área (Munn e Terborgh 1979, Jullien e Thiollay 1998). As espécies pouco abundantes (Terborgh *et al.* 1990, Johnson *et al.* 2011), no entanto, restringem sua presença a somente alguns bandos mistos (Munn e Terborgh 1979, Jullien e Thiollay 1998). As outras cinco espécies adicionais do grupo apresentam uma ou outra destas características. Algumas destas espécies, no entanto, participam em bandos mistos de forma temporária (*T. assimilis*), enquanto que outras (*X. minutus*) se movimentam entre dois ou três bandos vizinhos dentro do seu amplo território (Jullien e Thiollay 1998). A detecção de *T. assimilis* e *L. fulvus*, no entanto, sugerem encontros frequentes entre bandos mistos de insetívoros de sub-bosque e dossel. Estas duas espécies junto com *Hylophilus*

*muscapinus* e *Vireolanius leucotis* são reconhecidas como membros constantes de bandos mistos de dossel (Munn e Terborgh 1979, Munn 1985, Jullien e Thiollay 1998). A participação temporária de algumas espécies (*M. collaris*, *R. melanurus*, *T. murinus*) também pode ocorrer quando os bandos do sub-bosque forrageiam em habitats específicos (p.ex. emaranhados de cipó) dentro do seu território (Munn e Terborgh 1979, Jullien e Thiollay 1998).

Neste estudo também apresentamos 5 espécies que regularmente seguem formigas de correição. Três espécies pertenceram ao grupo de seguidores profissionais de formiga (*D. merula*, *G. rufigula* e *P. albifrons*) embora uma delas (*D. merula*) apresentou valores mais baixos do índice de associação. Já um segundo par pertenceu ao grupo de seguidores não-profissionais (*D. certhia* e *H. perrotii*). Os seguidores profissionais diferem dos não-profissionais na sua capacidade de procurar e avaliar a atividade das colônias de formigas sobre as quais procederam ou não a forragear (Willis e Oniki 1978, 1992, Swart 2001, Vieira 2004, Faria e Rodrigues 2009). Alguns seguidores profissionais (*D. merula*), no entanto, parecem avaliar esta atividade em função da presença de outras espécies do grupo (Oniki 1972, Willis e Oniki 1978, 1992). As aves procuram e seguem formigas de correição (*Eciton burchellii*) para alimentar-se dos invertebrados afugentados pelo movimento do enxame de formigas. Portanto, a presença das aves depende do período reprodutivo das formigas, ou seja, as aves seguidoras aproveitam a fase em que estas formigas forrageiam ativamente durante o dia ao longo de catorze dias, a fase nômade (Teles da Silva 1977, Willis e Oniki 1978, 1992, Franks e Fletcher 1983, Palacio 1999).

Os seguidores profissionais e não-profissionais de formiga não mostraram sinais de associação. As espécies do segundo grupo, no entanto, avaliam a atividade das formigas em função da presença (p.ex. vocalização) das espécies do primeiro grupo. Os seguidores não-profissionais, portanto, seguem as formigas quando estes últimos atravessam parte do seu território. Entretanto, os movimentos aleatórios das formigas (Willis e Oniki 1978, 1992) poderiam reduzir as chances destes encontros. Alguns seguidores não-profissionais (*D. certhia*, *D. picumnus*), no entanto, parecem ser mais frequentes do que outros (*D. fuliginosa*, *H. perrotii*) (Cohn-haft *et al.* 1997). Neste sentido, o atual evento de co-deteção entre *D. certhia* e *H. perrotii* poderia ser atribuído aos efeitos da amostragem com gravadores. Ambas as espécies vocalizam ativamente minutos antes do amanhecer (Terborgh *et al.* 1990, Parker 1991), portanto, podem ter sido gravadas ao mesmo tempo. A similaridade nos hábitos de

forrageio poderia também reduzir a presença simultânea das espécies na correição, portanto, reduzem suas chances de potenciais encontros agonísticos (Oniki e Willis 1972, Willis e Oniki 1978, 1992). A co-deteção de algumas espécies (*P. rufifrons* e *T. murinus*) também pode ser atribuída à presença simultânea em habitats específicos (p.ex. clareiras e bordas).

Um grupo consistente de 20 espécies foram frequentemente associadas em bandos mistos ou seguidores de formiga. Oito espécies dos membros constantes de bandos mistos foram detectadas por ambas as técnicas. Entretanto 6 espécies foram capturadas por meio de redes, enquanto que outras 6 foram detectadas por meio de gravadores. Ambas as técnicas foram complementarias embora diferem na probabilidade de detecção das espécies (Terborgh *et al.* 1990, Parker 1991, Blake e Loiselle 2001). As espécies mais frequentemente associadas mostraram valores similares do índice de associação, enquanto que variaram na quantidade de interações estabelecidas com outras espécies. As categorias tradicionais de participação construídas a partir da observação direta das espécies não refletem estas variações no número de interações. A inclusão em uma categoria não sugere a presença simultânea das espécies. A presença de uma espécie, portanto, poderia depender da presença ou ausência de outra. Neste sentido, os grafos de redes de interação poderiam contribuir a esclarecer a relação entre as espécies na medida em que podem sugerir a presença de potenciais eventos de exclusão ou associação. Também podem sugerir quais as espécies interagem ou não e quão forte é essa interação. Portanto, os grafos de redes de interação podem ser ferramentas úteis no estudo, análise e visualização de grupos monoespecíficos e heteroespecíficos de aves.

## **Conclusão**

No presente estudo enfatizamos a importância do uso de redes de neblina, gravadores autônomos de som, processos de randomização e grafos de redes de interação como uma nova aproximação para coletar, analisar e apresentar dados de grau de associação entre espécies de grupos heteroespecíficos de aves. Esta aproximação se mostrou útil na detecção e avaliação dos padrões de associação entre as espécies de bandos mistos e seguidores de formigas. Os membros constantes de bandos, por exemplo, foram melhor detectados por ambas as técnicas (exceto *E. gutturalis* e *M. axillaris*). Já os membros constantes de seguidores (*G. rufigula*, *P. albifrons*) foram melhor detectados por meio de redes. Além disso, sugerimos a inclusão das espécies *C. stictolaemus* e *R. olivaceus* dentro da categoria de membros constantes, mas cujas baixas densidades limitam sua presença a somente alguns bandos mistos. Apesar do potencial

de ambas as técnicas o estudo de bandos mistos e seguidores de formiga também tem que ser acompanhado com observações de campo. Entretanto o ótimo desempenho desta aproximação pode ser um incentivo para seu uso na avaliação de outros grupos mono ou heteroespecíficos de aves na medida em que novas associações ou associações sub-estimadas entre as espécies podem ser detectadas.

### **Referências bibliográficas**

- Blake, JG.; Loiselle, BA. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, costa rica: perspectives from mist nets and point counts. *The Auk*, 118(2): 304-326.
- Brandes, TS. 2008. Automated sound recording and analysis techniques for bird surveys and conservation. *Bird Conservation International*, 18: S163-S173
- Charif, RA.; Waack, AM.; Strickman, LM. 2010. Raven Pro 1.4 User's Manual. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
- Cohn-Haft, M.; Whittaker, A.; Stouffer, PC. 1997. A new look at the "species-poor" central Amazon: the avifauna north of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs*, 48: 205-235.
- Colorado, CJ. 2013. Why animals come together, with the special case of mixed-species bird flocks. *Revista EIA*, 10(19): 49-66.
- Csardi, G; Nepusz, T. 2006. The igraph software package for complex network research, InterJournal, Complex Systems 1695. URL <http://igraph.org>
- Del-Claro, K.; Prezoto, F.; Sabino, J. 2008. As distintas faces do Comportamento Animal. UNIDERP.
- Darrah, AJ.; Smith, KG. 2014. Ecological and behavioral correlates of individual flocking propensity of a tropical songbird. *Behavioral Ecology*, 25(5): 1064-1072.
- Develey, PF. 2001. Os bandos mistos de aves nas florestas neotropicais. In: JBL Albuquerque, JF Candido Jr, FC Straube, AL Roos, (Eds.). *Ornitologia e conservação: da ciência às estratégias*. Editora Unisul.

- Develey, PF.; Stouffer, PC. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in central Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, 15(5): 1416-1422.
- English, PH. 1998. Ecology of mixed-species understory flocks in Amazonian Ecuador [dissertation]. [Austin (TX)]: University of Texas.
- Faria, CMA.; Rodrigues, M. 2009. Birds and army ants in a fragment of the Atlantic Forest of Brazil. *Journal of Field Ornithology*. 80(4):328–335
- Franks, NR.; Fletcher, CR. 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton burchellii* on Barro Colorado Island, Panama. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12: 261-270.
- Gascon, C.; Bierregaard Jr, RO. 2001. The biological dynamics of forest fragments project. In: RO Bierregaard Jr., Gascon C, Lovejoy TE, Mesquita R, (Eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University.
- Graves, GR.; Gotelli, NJ. 1993. Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *Ecology*, 90: 1388-1391.
- Greenberg, R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. In: S Boinski e PA Garber (Eds.). *On the move: How and why animals travel in groups*. University of Chicago Press.
- Harper, LH. 1989. The persistence of ant-following birds in small Amazonian forest fragments. *Acta Amazonica*, 19(1): 249-263.
- Hutto, RL. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor*, 96(1): 105-118.
- Johnson, EI.; Stouffer, PC.; Vargas, CF. 2011. Diversity, biomass, and trophic structure of a central Amazonian rainforest bird community. *Brazilian Journal of Ornithology*, 19(1): 1-16.
- Jullien, M.; Thiollay, JM. 1998. Multi-Species territoriality and dynamic of Neotropical forest understorey bird flocks. *The Journal of Animal Ecology*, 67(2): 227-252.

- Laurance, SGW.; Stouffer, PC.; Laurance, WF. 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation Biology*, 18(1): 1099-1109.
- Maier, R. 2001. *Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico*. McGraw-Hill Interamericana de España.
- Marantz, CA.; Aleixo, A.; Bevier, LR.; Patten, MA. 2003. Spot-throated Woodcreeper (*Deconychura stictolaema*). In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA e de Juana E. (Eds.) (2014). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions.
- Martinez, AE.; Gomez, JP. 2013. Are mixed-species bird flocks stable through two decades? *The American Naturalist*, 181(3): E53-E59.
- Moriarty, DJ. 1977. Flocking and foraging in the Scarlet-rumped Tanager. *The Wilson Bulletin*, 89(1): 151-153.
- Morse, DH. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40(1): 119-168.
- Morse, DH. 1977. Feeding Behavior and Predator Avoidance in Heterospecific Groups. *BioScience*, 27(5): 332-339.
- Munn, CA.; Terborgh, JW. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor*, 81(4): 338-347.
- Munn, CA. 1985. Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: Species composition and population density. *Ornithological Monographs*, 36: 683-712.
- Oniki, Y. 1972. Studies of the guild of ant-following birds at Belém, Brazil. *Acta Amazonica*, 2(1): 59-79.
- Oniki, Y.; Willis, EO. 1972. Studies of ant-following birds North of the eastern Amazon. *Acta Amazonica*, 2(1): 127-151.
- Paes, ET.; Blinder, PB. 1995. Modelos nulos e processos de aleatorização. Algumas aplicações em ecologia de comunidades. *Ecologia Brasiliensis*, 2: 119-139.

- Palacio, E. 1999. Hormigas legionarias (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) de Colombia. In: G Amat-G, Andrade-C MG, Fernández, F. (Eds.). *Insectos de Colombia*. Volumen II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Parker III, TA. 1991. On the use of tape recorders in avifaunal surveys. *Auk*, 108:443-444.
- Pizo, MA.; Melo, AS. 2010. Attendance and co-occurrence of birds following army ants in the Atlantic rain forest. *The Condor*, 112(3): 571-578.
- Powell, GVN. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *The Auk*, 96 (2): 375-390.
- Powell, GVN. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs*, 36: 713-732.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Sridhar, H.; Beauchamp, G.; Shanker, K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78(2): 337-347.
- Stotz, DF. 1993. Geographic variation in species composition of mixed species flocks in lowland humid forest in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 38(4): 61-75.
- Swartz, MB. 2001. Bivouac checking, a novel behavior distinguishing obligate from opportunistic species of army-ant-following birds. *The Condor* 103(3): 629-633.
- Teles Da Silva, M. 1977. Behaviour of the army ant *Eciton burchellii* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) in the Belem region. Nomadic-Statary cycles. *Animal Behaviour*, 25(4): 910-923.
- Terborgh, J. 1990. Mixed flock and polyspecific associations: Costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology*, 21: 87-100.
- Terborgh, J.; Robinson, SK.; Parker III, TA.; Munn, CA.; Pierpont, N. 1990. Structure and Organization of an Amazonian Forest Bird Community. *Ecological Monographs*, 60(2): 213-238.

- Vieira, RS. 2004. Efeito da fragmentação florestal sobre borboletas (Lepidoptera, HesperIIDae) associadas à formiga-de-correição *Eciton burchelli* (Hymenoptera, Formicidae, Ecitoninae). Tese de Doutorado. UFSCar, 166 p.
- Vilchis, OM. 2000. Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Chirostoma riojai* -zooplancton. *Ciencia Ergo Sum*, 7(2): 153-156.
- Wiley, RH. 1980. Multispecies antbird societies in lowland forests of Surinam and Ecuador: Stable membership and foraging differences. *Journal of Zoology*, 191(1): 127-145.
- Willis, EO.; Oniki Y. 1978. Birds and army ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 243-263.
- Willis, EO.; Oniki Y.1992. As aves e as formigas de correição. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Sér Zool, 8(1):123-150.
- Willson, SK. 2004. Obligate army-ant-following birds: A study of ecology, spatial movement patterns, and behavior in Amazonian Peru. *Ornithological Monographs* 55,1-67.

## Apêndice

Tabela 1. Lista de espécies focais reunidas em três grupos que designam níveis hipotéticos de grau de associação em bandos mistos e seguidores de formiga: membros constantes, regulares e ocasionais. Estes grupos são ordenados de forma ascendente, por tanto, um menor número indica um grau de associação maior. A lista de espécies foi construída apartir dos trabalhos de Oniki e Willis (1972), Willis e Oniki (1978), Munn e Terborgh (1979), Harper (1989), Cohn-Haft *et al.* (1997), e Jullien e Thiollay (1998).

Bandos mistos – BM	Seguidores de formigas – SF
<p><u>Grupo 1: membros constantes</u>  <i>Thamnomanes ardesiacus</i>  <i>Thamnomanes caesius</i>  <i>Epinecrophylla gutturalis</i>  <i>Myrmotherula axillaris</i>  <i>Myrmotherula longipennis</i>  <i>Myrmotherula menetriesii</i>  <i>Philydor erythrocerum</i>  <i>Xiphorhynchus pardalotus</i>  <i>Hylophilus ochraceiceps</i>  <i>Automolus infuscatus</i></p>	<p><u>Grupo 1: membros constantes</u>  <i>Gymnopithys rufigula</i>  <i>Pithys albifrons</i>  <i>Dendrocincla merula</i></p>
<p><u>Grupo 2: membros regulares</u>  <i>Automolus ochrolaemus</i>  <i>Campylorhamphus procurvoides</i>  <i>Certhiasomus stictolaemus</i>  <i>Deconychura longicauda</i>  <i>Xenops minutus</i>  <i>Sittasomus griseicapillus</i>  <i>Mionectes macconnelli</i>  <i>Myiobius barbatus</i>  <i>Glyphorhynchus spirurus</i>  <i>Piculus flavigula</i>  <i>Lanio fulvus</i></p>	<p><u>Grupo 2: membros regulares</u>  <i>Dendrocolaptes certhia</i>  <i>Dendrocolaptes picumnus</i>  <i>Pernostola rufifrons</i>  <i>Willisornis poecilinotus</i>  <i>Dendrocincla fuliginosa</i>  <i>Hylexetastes perrotii</i></p>
<p><u>Grupo 3: membros ocasionais</u>  <i>Thamnophilus murinus</i>  <i>Isleria guttata</i>  <i>Onychorhynchus coronatus</i>  <i>Rhynchocyclus olivaceus</i>  <i>Terenotriccus erythrurus</i>  <i>Microbates collaris</i>  <i>Tolmomyias assimilis</i>  <i>Ramphocaenus melanurus</i></p>	<p><u>Grupo 3: membros ocasionais</u>  <i>Myrmeciza ferruginea</i>  <i>Hylophylax naevius</i>  <i>Formicarius colma</i>  <i>Formicarius analis</i>  <i>Conopophaga aurita</i>  <i>Corythopsis torquatus</i></p>

Tabela 2. Frequência de detecção (Fqd) das espécies por meio de redes de neblina (R) e gravadores autônomos de som (G). A tabela apresenta as 20 espécies mais frequentemente associadas, ou seja, com índices de associação mais extremos do que o esperado ao acaso.

Bandos mistos – BM	Fqd R	Fqd G	Seguidores de formiga – SF	Fqd R	Fqd G
<u>Grupo 1: membros constantes</u>			<u>Grupo 1: membros constantes</u>		
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	137	440	<i>Gymnopithys rufigula</i>	227	166
<i>Thamnomanes caesius</i>	189	808	<i>Pithys albifrons</i>	628	411
<i>Epinecrophylla gutturalis</i>	94	16			
<i>Myrmotherula axillaris</i>	41	218			
<i>Myrmotherula longipennis</i>	51	109			
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	23	357			
<i>Philydor erythrocerum</i>	12	42			
<i>Xiphorhynchus pardalotus</i>	100	1187			
<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	38	227			
<i>Automolus infuscatus</i>	66	272			
<i>Certhiasomus stictolaemus</i>	39	27			
<i>Xenops minutus</i>	31	100			
<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>	22	11			
<i>Tolmomyias assimilis</i>	<10	908			
<i>Ramphocaenus melanurus</i>					
<u>Grupo 3: membros ocasionais</u>					
<i>Lanio fulvus</i>	<10	65			
<i>Thamnophilus murinus</i>	34	1258			
<i>Microbates collaris</i>	22	338			

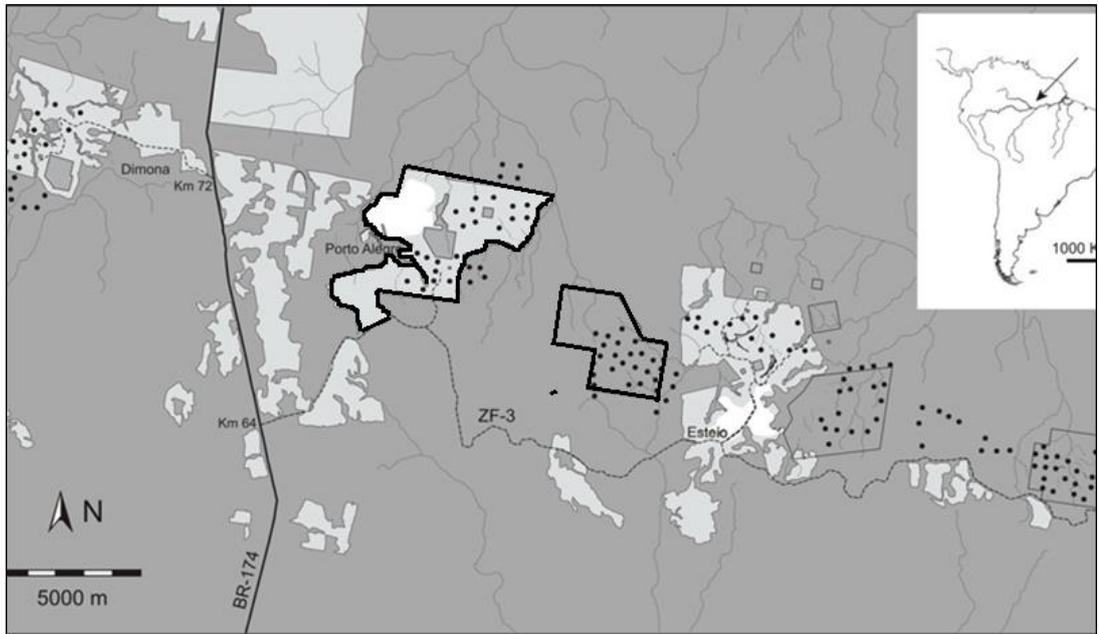


Figura 1. Área de estudo. Os pontos escuros representam os 155 pontos de coletas distribuídos ao longo das florestas primárias (cinza) e secundárias (cinza claro) dos acampamentos do PDBFF. Cada ponto foi amostrado usando uma unidade autônoma de som (SM2). Os acampamentos de Porto Alegre (esquerda) e Cabo Frio (direita), áreas em que as amostragens com unidades autônomas de som e redes de neblina coincideram, são contornados por linhas sólidas mais escuras.

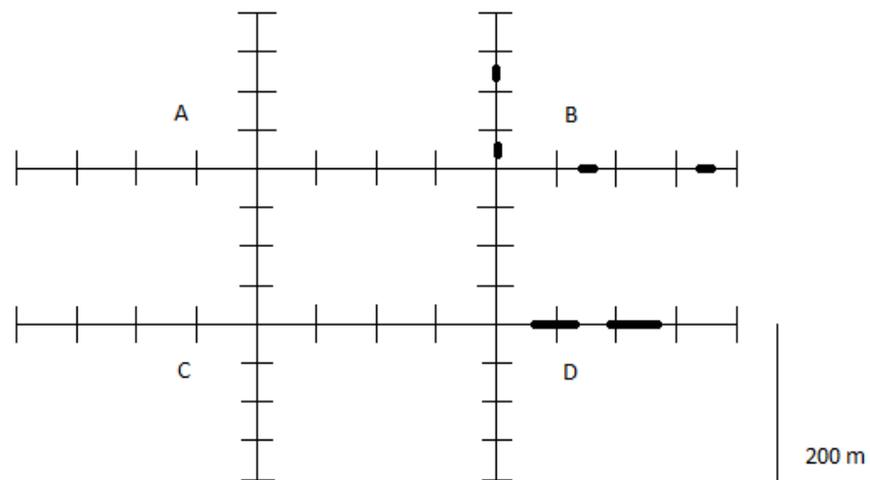


Figura 2. Esquema de amostragem dentro da parcela em formato de “jogo da velha”. A parcela foi composta por quatro trilhas de 600 m onde foram colocados aleatoriamente quatro grupos de três (linhas sólidas curtas) e duas linhas de quinze redes (linhas sólidas compridas), respectivamente, segundo o ano de amostragem.

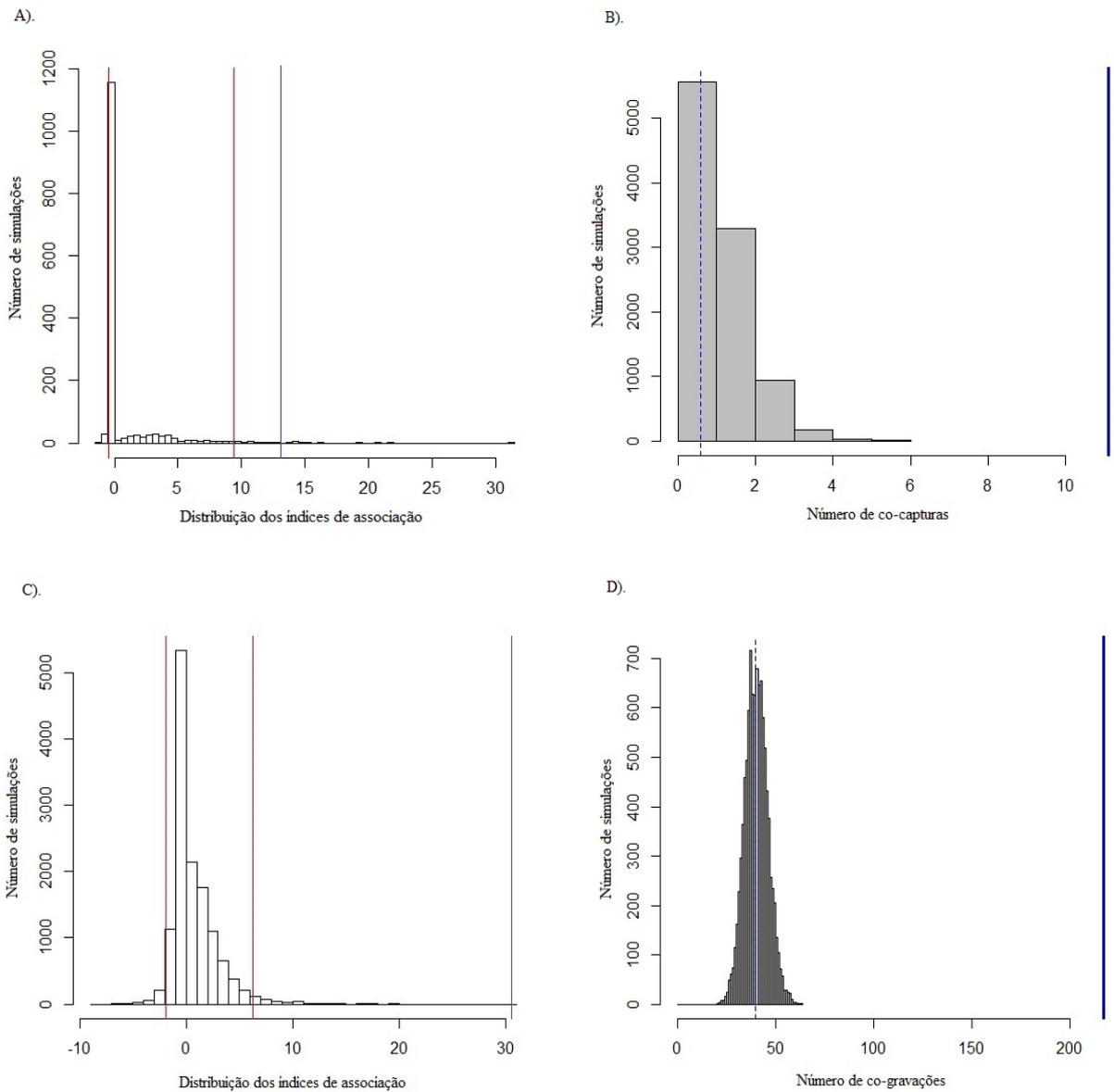


Figura 3. Histograma de distribuição do valor mais extremo do índice de associação para um par de espécies (linha azul) respeito ao conjunto de valores do índice incluídos no intervalo de 95% (linhas vermelhas). Estas figuras representam: A) a distribuição do índice de associação ( $i_{ass}=13.77$ , Tabela 3) para um par de espécies (*T. ardesiacus* e *T. caesius*) respeito ao conjunto de 95% de valores do índice das outras espécies, B) a distribuição da frequência de co-deteção observada (linha azul sólida) respeito à média simulada (linha azul pontilhada) para o mesmo par de espécies (*T. ardesiacus* e *T. caesius*). O índice de associação para o atual par de espécies foi mais extremo (direita do intervalo), por tanto, o padrão de associação observado foi diferente do acaso. As figuras A e B representam os dados de redes. As figuras C e D mostram o mesmo padrão de associação para este par de espécies utilizando dados de gravadores. As linhas vermelhas nas figuras A e C representam os valores dos percentis mais extremos (inferior e superior).

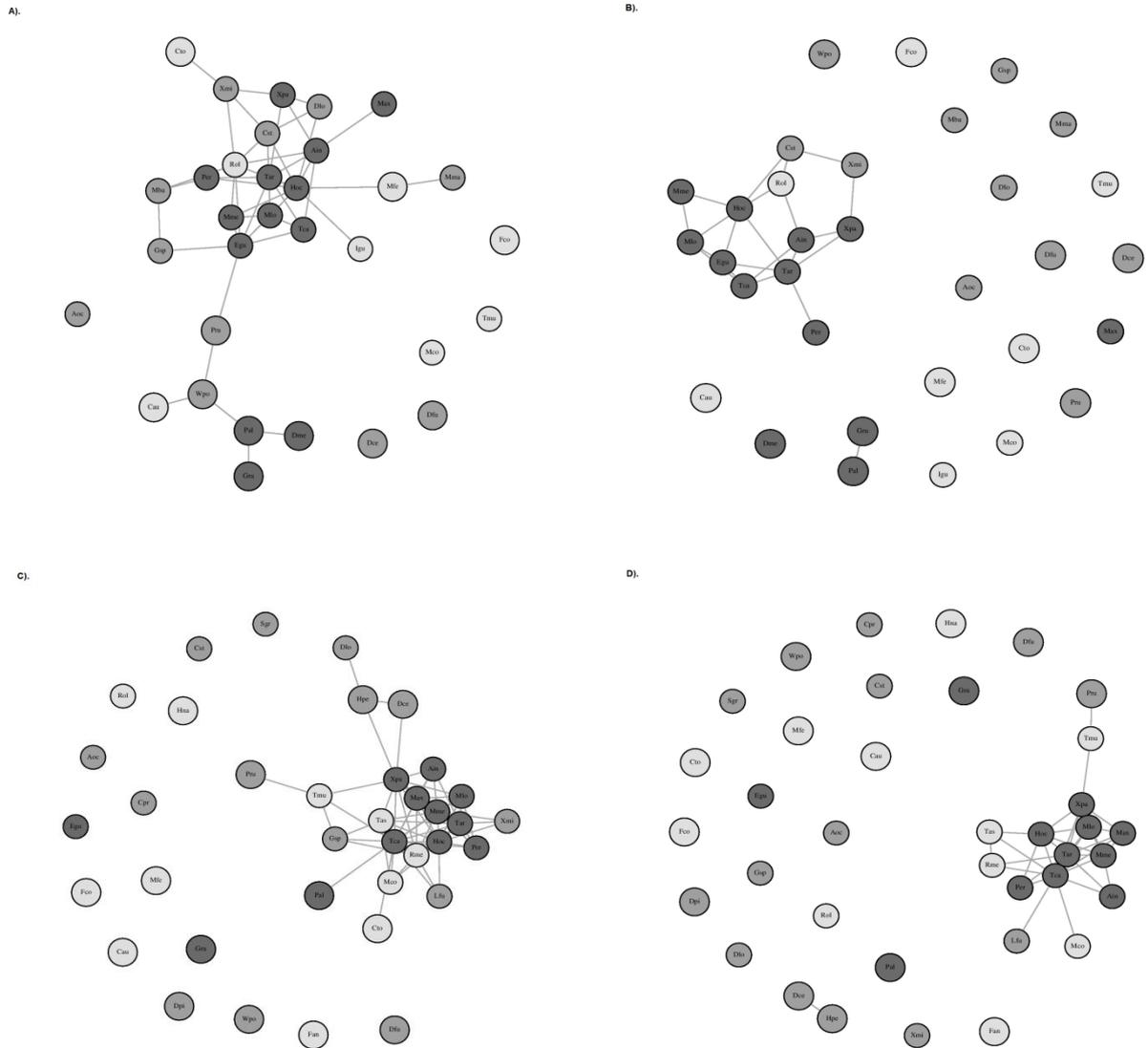


Figura 4. Grafos de redes de interação mostrando o grau de associação (linhas sólidas) entre as espécies. Estes grafos foram construídos ao combinar os índices de associação positivos mais extremos dos dados de redes de neblina (A e B), e dos gravadores de som (C e D). Quarenta e uma espécies são apresentadas nestes grafos: *T. ardesiacus* (Tar), *T. caesi* (Tca), *E. gutturalis* (Egu), *M. axillaris* (Max), *M. longipennis* (Mlo), *M. menetriesii* (Mme), *P. erythrocerum* (Per), *X. pardalotus* (Xpa), *H. ochraceiceps* (Hoc), *A. infuscatus* (Ain), *Automolus ochrolaemus* (Aoc), *Campylorhamphus procurvoides* (Cpr), *Certhiasomus stictolaemus* (Cst), *Deconychura longicauda* (Dlo), *Xenops minutus* (Xmi), *Sittasomus griseicapillus* (Sgr), *Mionectes macconnelli* (Mma), *Myiobius barbatus* (Mba), *Glyphorhynchus spirurus* (Gsp), *Lanio fulvus* (Lfu), *Ramphocaenus melanurus* (Rme), *Thamnophilus murinus* (Tmu), *Iseria guttata* (Igu), *Rhynchocyclus olivaceus* (Rol), *Microbates collaris* (Mco), *Tolmomyias assimilis* (Tas), *Gymnopithys rufigula* (Gru), *Pithys albifrons* (Pal), *Dendrocincla merula* (Dme), *Dendrocolaptes certhia* (Dce), *Dendrocolaptes picumnus* (Dpi), *Percnostola rufifrons* (Pru), *Willisornis poecilinotus* (Wpo), *Dendrocincla fuliginosa* (Dfu), *Hylexetastes perrotii* (Hpe), *Myrmeciza ferrugínea* (Mfe), *Hylaphylax naevius* (Hna), *Formicarius colma* (Fco), *Formicarius analis* (Fan), *Conopophaga aurita* (Cau), *Corythopis torquatus* (Cto).

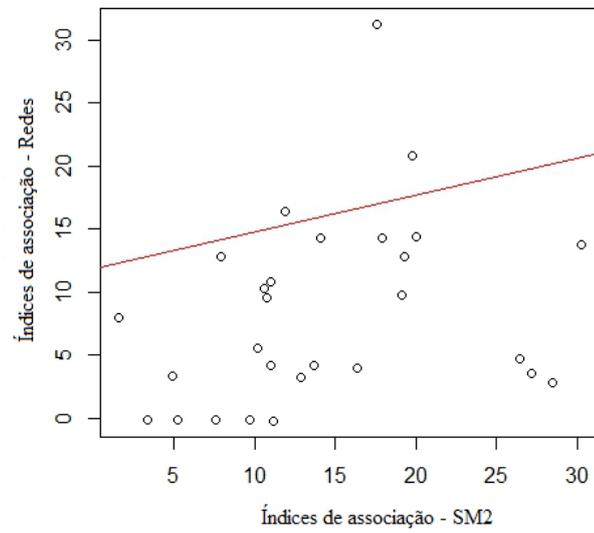


Figura 5. Correlação dos índices de associação das espécies incluídas dentro dos membros constantes de bandos mistos. Oito espécies foram incluídas na análise: *A. infuscatus* (Ain), *H. ochraceiceps* (Hoc), *M. longipennis* (Mlo), *M. menetriesii* (Mme), *P. erythrocerum* (Per), *T. ardesiacus* (Tar), *T. caesius* (Tca) e *X. pardalotus* (Xpa). Os índices de associação foram extraídos dos dados de redes e gravadores.

Tabela 3. Índice de associação por pares de espécies segundo os dados de redes. Os índices de associação positivos mais extremos do que o intervalo de 95% são apresentados com fundo cinza. Estes valores positivos sugerem potenciais eventos de coocorrência entre estes pares de espécies. As espécies foram subdivididas em pequenos grupos (linhas sólidas formando triângulos retângulos) segundo o grau de associação. Portanto, seguindo o sentido de em cima para abaixo o triângulo retângulo: a) superior representa as espécies incluídas dentro dos membros constantes de bandos mistos, e o b) inferior representa as espécies incluídas dentro dos membros constantes de seguidores de formiga.

Espécies	Tar	Tca	Egu	Mlo	Mme	Hoc	Ain	Per	Xpa	Cst	Xmi	Rol	Gru	Pal
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>														
<i>Thamnomanes caesius</i>	13.77													
<i>Epinecrophylla gutturalis</i>	14.56	14.05												
<i>Myrmotherula longipennis</i>	9.80	12.87	12.37											
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	3.52	2.81	8.75	31.24										
<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	14.44	4.71	13.98	14.27	20.87									
<i>Automolus infuscatus</i>	10.82	16.45	-0.37	3.38	-0.19	8.03								
<i>Philydor erythrocerum</i>	10.32	4.21	6.05	-0.13	-0.08	9.53	-0.13							
<i>Xiphorhynchus pardalotus</i>	14.28	3.94	6.17	5.56	4.15	3.22	12.87	-0.16						
<i>Certhiasomus stictolaemus</i>	-0.34	2.10	-0.28	9.58	6.83	10.58	-0.24	-0.11	-0.29					
<i>Xenops minutus</i>	3.00	2.44	-0.26	-0.18	-0.13	6.12	4.36	-0.09	11.16	11.97				
<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>	-0.26	-0.29	9.18	5.87	9.11	21.77	11.04	-0.08	4.41	14.11	8.71			
<i>Gymnopithys rufigula</i>	3.99	2.11	0.76	3.49	-0.35	-0.43	1.22	-0.24	0.72	-0.44	-0.40	-0.34		
<i>Pithys albifrons</i>	1.56	6.50	-0.25	1.60	-0.58	0.70	0.09	-0.41	0.55	0.65	-0.66	1.26	12.05	

Tabela 4. Índice de associação por pares de espécies segundo os dados de gravadores. Os índices de associação positivos mais extremos do que o intervalo de 95% são apresentados com fundo cinza. Estes valores positivos sugerem potenciais eventos de coocorrência entre estes pares de espécies. As espécies foram subdivididas em pequenos grupos (linhas sólidas formando triângulos retângulos) segundo o grau de associação. Portanto, seguindo o sentido de em cima para abaixo o triângulo retângulo superior representa as espécies incluídas dentro dos membros constantes de bandos mistos.

Espécies	Tar	Tca	Max	Mlo	Mme	Hoc	Ain	Per	Xpa	Rme	Tas	Lfu	Mco	Tmu	Pru	Dce	Hpe
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>																	
<i>Thamnomanes caesius</i>	30.28																
<i>Myrmotherula axillaris</i>	16.25	21.95															
<i>Myrmotherula longipennis</i>	19.11	19.26	13.34														
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	27.16	28.48	16.44	17.57													
<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	20.02	26.47	9.39	17.89	19.76												
<i>Automolus infuscatus</i>	11.02	11.86	8.52	4.91	11.20	1.60											
<i>Philydor erythrocerum</i>	10.61	11.01	5.02	7.63	9.71	10.78	3.35										
<i>Xiphorhynchus pardalotus</i>	14.13	16.35	10.08	10.17	13.66	12.85	7.95	5.24									
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	12.58	17.39	7.10	4.71	9.29	7.82	2.99	2.07	7.86								
<i>Tolmomyias assimilis</i>	7.10	14.36	4.95	4.12	7.35	10.28	2.33	3.48	9.52	17.83							
<i>Lanio fulvus</i>	6.84	12.71	2.75	3.68	5.36	9.80	0.02	1.29	4.56	7.62	5.91						
<i>Microbates collaris</i>	5.47	10.11	3.20	6.05	4.44	8.25	-0.08	3.61	3.11	8.03	8.46	5.57					
<i>Thamnophilus murinus</i>	4.12	7.01	2.09	1.32	5.88	1.18	6.01	-0.40	12.44	2.30	5.31	3.93	4.08				
<i>Percnostola rufifrons</i>	4.29	3.91	3.94	1.28	3.35	1.54	2.37	-1.54	5.41	5.52	3.18	0.24	1.19	10.26			
<i>Dendrocolaptes certhia</i>	1.68	2.62	-0.18	-0.50	1.53	-2.76	5.58	1.35	7.92	0.40	-1.95	-0.18	-1.71	5.56	-0.17		
<i>Hylexetastes perrotii</i>	2.29	0.89	1.86	1.66	3.23	0.85	4.02	2.10	9.85	0.40	1.25	2.11	-2.11	5.21	0.18	10.63	

Anexo I (ata qualificação)



## AULA DE QUALIFICAÇÃO

### PARECER

Aluno(a): **GILBERTO JOSIMAR FERNÁNDEZ**  
Curso: ECOLOGIA  
Nível: Mestrado  
Orientador(a): Dr. Mario Cohn-Haft (INPA)  
Co-orientador(a): Dr. Gonçalo Ferraz (UFRGS)

**Título:**

**“Associações interespecíficas em aves florestais de terra firme: uma análise quantitativa com comparação de técnicas de observação”**

**BANCA JULGADORA:**

**TITULARES:**

PEDRO IVO SIMÕES (INPA)  
RENATO CINTRA SOARES (INPA)  
JANSEN ALFREDO SAMPAIO ZUANON (INPA)

**SUPLENTES:**

IGOR LUIS KAEFER (UFAM)  
FABRÍCIO BEGGIATO BACCARO (UFAM)

**PARECER**

**ASSINATURA**

PEDRO IVO SIMÕES (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	
RENATO CINTRA SOARES (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	
JANSEN ALFREDO SAMPAIO ZUANON (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	
IGOR LUIS KAEFER (UFAM)	( ) Aprovado ( ) Reprovado	_____
FABRÍCIO BEGGIATO BACCARO (UFAM)	( ) Aprovado ( ) Reprovado	_____

Manaus(AM), 11 de Abril de 2014

OBS: \_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECO  
Av. Efigênio Sales, 2239 – Bairro: Aleixo – Caixa Postal: 2223 – CEP: 69.060-020, Manaus/AM.  
Fone/Fax:(+55) 92 3643-1909 / 1838

site: <http://pg.inpa.gov.br>

e-mail: [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com)

Anexo II (Ata defesa)



Ministério da  
Ciência, Tecnologia  
e Inovação



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL  
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 28 dias do mês de agosto do ano de 2015, às 14h00min, no Auditório Programa de Pós Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior - PPG BADPI, Campus II, INPA/Aleixo. Reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Paulo Estefano Dineli Bobrowiec**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Sérgio Henrique Borges**, da Fundação Vitória Amazônica - FVA e o(a) Prof(a). Dr(a). **Luiza Magalli Pinto Henriques**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). William Ernest Magnusson, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). Rafael Leandro de Assis, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **GILBERTO JOSIMAR FERNANDEZ ARELIANO**, intitulado: **"Associações interespecíficas em aves florestais de terra firme: uma análise quantitativa com comparação de técnicas de observação"** Orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). Mário Cohn-Haft do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e Coorientado pelo(a). Prof(a). Dr (a). Gonçalo Ferraz da Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)                       REPROVADO (A)  
 POR UNANIMIDADE                       POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Paulo Estefano Dineli Bobrowiec

Prof(a).Dr(a). Sérgio Henrique Borges

Prof(a).Dr(a). Luiza Magalli Pinto Henriques

Prof(a).Dr(a). William Ernest Magnusson

\_\_\_\_\_

Prof(a).Dr(a). Rafael Leandro de Assis

\_\_\_\_\_

Coordenação PPG-ECO/INPA