

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE
COMUNIDADES BIOLÓGICAS EM ECOSSISTEMAS
FRAGMENTADOS**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Marina Habkost Schuh

Santa Maria, RS, Brasil

2013

ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE COMUNIDADES BIOLÓGICAS EM ECOSSISTEMAS FRAGMENTADOS

Marina Habkost Schuh

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria, como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal**.

Orientador: Prof. Dr. Demétrio Luis Guadagnin

Santa Maria, RS, Brasil

2013

Schuh, Marina Habkost

Estrutura e funcionamento de comunidades biológicas em ecossistemas fragmentados / por Marina Habkost Schuh. – Santa Maria, 2013.

63 p. ; 30 cm.

Orientador: Demétrio Luis Guadagnin

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2013.

1. Ecologia de Comunidades 2. Aninhamento 3. Fragmentação
I. Guadagnin, Demétrio Luis II. Título.

© 2013

Todos os direitos autorais reservados a Marina Habkost Schuh. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte.

Endereço: Rua Paraíba, 123, Novo Hamburgo, RS, 93410-130

Fone (0xx) 51 3593 8621; Cel (0xx) 51 9142 2412; End. Eletr: marinaschuh@gmail.com

**Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

**ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE COMUNIDADES
BIOLÓGICAS EM ECOSSISTEMAS FRAGMENTADOS**

elaborada por
Marina Habkost Schuh

como requisito parcial para a obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal

COMISSÃO EXAMINADORA:

Demétrio Luis Guadagnin, Dr.
(Presidente/Orientador)

Marilise Mendonça Krügel, Dra. (UFSM)

Fernando Gertum Becker, Dr. (UFRGS)

Santa Maria, 27 de fevereiro de 2013.

AGRADECIMENTOS

Afirmava Epicuro que “o insensato é ingrato”, e pertence a Cícero este pensamento: “Nenhum dever é mais importante do que a gratidão”.

Agradeço antes de tudo, ao meu orientador, Demétrio Luis Guadagnin, pela paciência, receptividade e confiança depositada. Este que me acompanha desde os primórdios de minha graduação e contribuiu de maneira excepcional à construção do meu conhecimento profissional.

Aos meus pais, que me deram a liberdade e apoio para seguir meu próprio caminho e encontrar minhas próprias respostas.

Aos colegas de trabalho, que seguraram as pontas quando me fiz ausente para me dedicar ao mestrado.

Aos amigos todos, que, no momento da redação das partes finais do texto, me atrapalharam o suficiente para que o solilóquio com a dissertação não se transformasse em solidão. E sei que, participarão de forma intensa na comemoração do final desta etapa.

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DE COMUNIDADES BIOLÓGICAS EM ECOSISTEMAS FRAGMENTADOS

AUTORA: MARINA HABKOST SCHUH

ORIENTADOR: DEMÉTRIO LUIS GUADAGNIN

Data e Local de Defesa: Santa Maria, 27 de fevereiro de 2013.

Entre os desafios centrais da Ecologia de Comunidades está o entendimento do papel da chance e do determinismo na seleção de quais espécies do pool regional vão compor uma comunidade local. O padrão aninhado de ocorrência de espécies em ilhas foi inicialmente postulado como resultante de extinção seletiva – ilhas mais pobres em espécies compostas por subconjuntos das espécies encontradas nas ilhas mais ricas. Mecanismos alternativos que podem gerar este padrão incluem a amostragem passiva, a colonização seletiva, o aninhamento do habitat e o acaso. O conceito, as medidas e as estratégias de análise de aninhamento têm sido recentemente desafiados por estudos demonstrando a inconsistência das abordagens tradicionalmente empregadas, de forma que o tema permanece em aberto. Este estudo investigou o aninhamento das assembleias de aves aquáticas em fragmentos de hábitat de áreas úmidas e seus mecanismos responsáveis. Especificamente, foram testadas as seguintes expectativas: (1) que o padrão aninhado está associado ao aninhamento dos hábitats, por sua vez relacionado com o tamanho dos fragmentos; (2) que o padrão aninhado não está relacionado com o isolamento dos fragmentos; (3) que as espécies que se desviam do padrão aninhado apresentam atributos biológicos associados à vulnerabilidade à perda de hábitat; (4) que os fragmentos que se desviam do padrão aninhado apresentam uma estrutura de microhábitats peculiar, não relacionada com a heterogeneidade interna dos microhábitats. Realizamos 12 censos mensais de aves ao longo de um ano, de janeiro a dezembro de 2003. Foram obtidos valores correspondentes à área de 42 fragmentos, índice de proximidade e riqueza de microhabitats através de imagens Landsat e fotografias aéreas. Matrizes de presença e ausência foram ordenadas pela ocorrência de espécies, área dos fragmentos, índice de proximidade, riqueza de microhabitats e por análise de

correspondência. Todas as ordenações resultaram no padrão aninhado, sendo a área e a diversidade de microhabitats os principais responsáveis pela geração do padrão aninhado. Foi também verificado o aninhamento dos habitats nos fragmentos analisados. Espécies idiossincráticas são as mais freqüentes e generalistas. As espécies com maior ocorrência possuem maior tamanho, menor seletividade na dieta e menor sensibilidade à perturbações. Considerando estes fatores e a importância da área na geração do padrão aninhado, o aninhamento de espécies parece resultante de uma série de fatores que interagem entre si e contribuem para tal padrão. Os resultados são compatíveis com as hipóteses da extinção e colonização seletiva, e aninhamento de habitats. Ademais, pode-se inferir que medidas de conservação adequadas pra esta região devem priorizar a preservação de grandes fragmentos, em que microhabitats são adicionados ao sistema, facilitando a adição de outras espécies para a assembleia de aves aquáticas.

Palavras-chave: aninhamento, relação espécie-área, fragmentação, perda de hábitat.

ABSTRACT

Master's Dissertation
Post-Graduation in Animal Biodiversity
Universidade Federal de Santa Maria

STRUCTURE AND FUNCTIONING OF BIOLOGICAL COMMUNITIES IN FRAGMENTED ECOSYSTEMS

AUTHOR: MARINA HABKOST SCHUH

ADVISER: DEMÉTRIO LUIS GUADAGNIN

Defense Place and Date: Santa Maria, February 27nd, 2013.

The recognition of patterns in community structure and the elucidation of the processes responsible for variation in species richness among habitats that produce these patterns are classical goals of community ecology. The nestedness pattern of species occurrence on islands was initially postulated as resulting from selective extinction - species-poor sites are subsets of species-rich sites. Alternative mechanisms that can generate this pattern include passive sampling, selective extinction, selective colonization and habitat nestedness. The concept, measures and analysis strategies of nestedness have recently been challenged by studies demonstrating the inconsistency of approaches traditionally used, so the issue remains open. This study investigated the nestedness of waterbirds assemblages in fragments of wetlands and their mechanisms responsible. Specifically, the following expectations were tested: (1) the nestedness pattern is associated with the nestedness habitat, related to the size of the fragments; (2) the nestedness pattern is not related to the isolation of the fragments; (3) the species that deviate from the nestedness pattern present biological attributes associated with vulnerability to habitat loss; (4) the fragments that deviate from the nestedness pattern present a peculiar structure of microhabitats, not related to the internal heterogeneity of microhabitats. We conducted 12 monthly census of birds over one year, from January to December 2003. Were obtained values corresponding to the area of 42 fragments, proximity index and richness of microhabitats through Landsat images and aerial photographs. Matrixes of presence and absence were ordered by species richness, incidence of species, fragments area, proximity index, microhabitats richness and correspondence analysis. All ordinations resulted in nested pattern, with the area and the diversity of microhabitats primarily responsible for generating the

standard nested. It was also found nestedness habitat in the fragments analyzed. Idiosyncratic species are the most frequent and generalists. The species with the highest occurrence have larger body size, less selectivity in the diet and less sensitive to disturbance. Considering these factors and the importance of the area in the generation of the nestedness, nesting species appears to result from a number of factors that interact and contribute to this pattern, and the results are consistent with the hypothesis of selective extinction and colonization, and nesting habitats. Furthermore, it can be inferred that appropriate conservation measures for this region should prioritize the preservation of large fragments in microhabitats that are added to the system, facilitating the addition of other species to the assembly.

Key-words: nestedness, species-area relationship, fragmentation, habitat loss.

SUMÁRIO

MARCO TEÓRICO	11
ARTIGO 1	18
Resumo	18
Abstract	20
Introdução	22
Material e Métodos.....	26
Resultados.....	32
Discussão	39
Conclusão.....	43
Referências.....	43
CONCLUSÃO	51
REFERÊNCIAS.....	52
APÊNDICES	60
Apêndice A	61

MARCO TEÓRICO

Cada comunidade biológica local é composta por um subconjunto do pool regional de espécies disponíveis para colonizar o sítio. Um conjunto de sítios apresentará um padrão coerente de variação na abundância, composição e riqueza de espécies. Entre os desafios centrais da Ecologia de Comunidades está o entendimento do papel da chance e do determinismo (1) na seleção de quais espécies vão compor uma comunidade e (2) nos padrões de variação da distribuição e abundância observados em conjuntos de comunidades. Diferentes processos biológicos e fatores ambientais podem estar relacionados com os mais diferentes padrões de estrutura de comunidades, mas será que o acaso não é capaz de produzir estes mesmos padrões? Uma forma comum de inferir que uma comunidade está estruturada é determinar se grupos de espécies estão associados a sítios com características peculiares, segundo um critério de interesse, ou entre si, combinando relações positivas e negativas consistentes no tempo e espaço (Brown e Lomolino, 2006). Enquanto que um dos modos de inferir que o padrão observado não é produto do acaso é empregar modelos nulos, ou randomizar os dados observados de forma a excluir o fator ou o arranjo de interesse como restrição no processo distribuição dos indivíduos entre os sítios (Burns, 2007).

O aninhamento é um dos padrões estruturais mais comumente observados em comunidades biológicas (Wright *et al.*, 1998). O padrão aninhado de ocorrência de espécies em ilhas de hábitat foi inicialmente postulado por Atmar e Patterson (1993) como padrão esperado em função da extinção seletiva, ou extinção ordenada, de tal forma que as comunidades mais pobres contêm subconjuntos do total de espécies encontrado nas comunidades mais ricas. Deste então, diversos outros mecanismos têm sido propostos como responsáveis por este padrão de organização, inclusive o acaso. Entre os processos que podem levar à distribuição aninhada se incluem: amostragem passiva, a extinção seletiva, a colonização seletiva e aninhamento habitat. A amostragem passiva consiste no fato de que as espécies raras são menos susceptíveis do que as espécies comuns de serem sujeitas a amostragem em uma dada área (Andrén, 1994; Cutler, 1994;. Higgins *et al.*, 2006). Como a amostragem passiva simplesmente revela um efeito de amostragem, os dados devem ser testados para verificar efeitos de amostragem passiva antes de outras hipóteses (Andrén, 1994; Worthen *et al.*, 1996, Wright *et al.*,

1998). O efeito da amostragem passiva é controlado através da escolha correta dos modelos nulos na análise da significância do aninhamento (Ulrich *et al.*, 2009). A hipótese da extinção seletiva baseia-se no pressuposto de que em sistemas com a perda de espécies, as espécies iriam desaparecer dos sítios em uma sequência previsível, e assim provocar aninhamento (Patterson, 1984; Simberloff e Levin, 1985). A hipótese da extinção seletiva prevê que área e isolamento são os principais fatores que explicam o aninhamento de espécies. Espécies com grandes exigências de área e populações pequenas (Wright *et al.*, 1998.) ou com capacidades de dispersão limitada (Darlington, 1957; Patterson, 1987) têm maior risco de extinção. De acordo com a hipótese de colonização seletiva, espécies com maior capacidade de dispersão ocuparão um maior número de sítios, e a extinção local será rapidamente revertida para estas espécies. Enquanto que, espécies com capacidade limitada de dispersão serão encontradas apenas em locais onde as taxas de extinção são baixas, ou seja, fragmentos de maior área (Cook e Quinn, 1995). Se a colonização seletiva ocorre, a área deve ser um importante determinante na ocorrência de espécies de aves, como na hipótese anterior. Em contraste com a hipótese anterior, no entanto, as espécies comuns são bem representadas nos fragmentos vizinhos. E finalmente, a hipótese de aninhamento habitat, considera que o aninhamento de composição de espécies são uma consequência de um padrão aninhado de habitats (Wright *et al.*, 1998; Calme e Desrochers, 1999; Honnay *et al.*, 1999). Por habitats aninhados define-se que sítios com poucos habitats são subconjuntos dos sítios com uma maior diversidade de habitats, na maioria das vezes por causa de algumas limitações inerentes à processos geológicos ou ecológicos. Se o aninhamento ocorre devido a este mecanismo os sítios devem variar em complexidade de habitats, onde apenas um tipo de habitat domina até sítios com muitos habitats distintos. Esta hipótese está em concordância com a teoria de nicho, que enfatiza que as diferentes espécies estão associadas a diferentes habitats (Hutchinson 1959), e relaciona-se com a hipótese de diversidade de habitats, na correlação entre riqueza de espécies e área (Rosenzweig 1995).

A teoria da biogeografia de ilhas, que explica as variações na riqueza de espécies em ilhas com diferentes tamanhos e graus de isolamento como uma função das taxas de colonização e extinção (MacArthur e Wilson, 1967; Carlquist, 1974), foi rapidamente transferida para a análise do processo de perda e fragmentação de habitats terrestres e para o planejamento da conservação

(Diamond, 1976; Margules, 1989). A relação espécie-área foi inicialmente proposta para estudar amostragem (Coleman, 1981). Esta teoria pode ser tomada como um modelo nulo, de amostragem passiva, baseado unicamente na dispersão e deriva como regras de estruturação das comunidades em relação à área disponível (Hubbell, 2001). A teoria da Biogeografia de Ilhas prediz a substituição de espécies ao longo do tempo (flutuação da composição) como parte do seu equilíbrio de riqueza. Estas substituições tendem a ocorrer apenas em um subconjunto de espécies incomuns, as mais comuns estando presentes de forma permanente, o que leva a um padrão aninhado. De acordo com a hipótese da amostragem passiva, por razões puramente estatísticas, as espécies mais raras (menos frequentes e abundantes) deveriam desaparecer primeiro (Andren, 1996; Connor e McCoy, 1979; Cutler, 1994; Hinsley *et al.*, 1995) e amostras (fragmentos) menores deveriam conter apenas sub-amostras das maiores – as espécies mais comuns e amplamente distribuídas. Espécies onipresentes, portanto, não confirmam ou refutam a hipótese de aninhamento (Simberloff e Martin 1991). Se o processo de extinção local não é randômico, deve haver algumas espécies ou atributos biológicos mais vulneráveis que outros, conforme observado em vários estudos (Blake e Karr, 1987; Hobson e Bayne, 2000; Tworek, 2003). Existem evidências de que algumas espécies podem ajustar a escala dos processos populacionais e adaptar-se à perda e fragmentação de habitats, enquanto outras apresentam limiares abaixo dos quais sua persistência regional fica comprometida (Lande, 1987; Pulliam e Dunning, 1997). Existem evidências da existência espécies vulneráveis aos efeitos da fragmentação cuja riqueza diminui, espécies generalistas cuja riqueza não é afetada, e espécies de borda cuja riqueza pode até mesmo aumentar (Barret *et al.*, 1994; Didham *et al.*, 1996; Soule e Simberloff, 1986; Terborgh, 1974).

Características da história de vida das espécies podem fornecer informações úteis para avaliar a importância de diferentes processos na geração de padrões de aninhamento (Meyer e Kalko, 2008; Frick *et al.*, 2009). Por exemplo, se a susceptibilidade à extinção é o principal fator do aninhamento, características da história de vida ligada à vulnerabilidade de extinção podem ordenar padrões de ocorrência das espécies. Em contrapartida, se a capacidade de dispersão é um forte determinante de aninhamento (Cook e Quinn, 1995; Loo *et al.*, 2002), então caracteres ecomorfológicos que refletem a mobilidade relativa das espécies podem ser importante na estruturação da composição da comunidade (Frick *et al.*, 2009).

Atributos dos organismos como tamanho corporal, taxa de desenvolvimento, nível trófico e especificidade de hábitat e dieta estão associados a gradientes de hábitat (Wellborn *et al.*, 1996). Embora essas variáveis ambientais e características das espécies estejam intimamente ligadas (Ulrich *et al.*, 2009), poucos estudos as combinam simultaneamente para examinar seus papéis na geração de aninhamento (Wang *et al.*, 2010).

Assembleias altamente aninhadas são caracterizadas por um pequeno número de espécies idiossincráticas, aquelas que se desviam do padrão aninhado e tem lacunas imprevisíveis em sua distribuição (Atmar e Patterson, 1993). Atmar e Patterson (1993) explicam a existência de espécies idiossincráticas por pós-isolamento de imigração, barreiras geográficas e exclusão competitiva. Espécies migratórias podem aparecer em apenas um subconjunto dos sítios, favorecendo sítios que estão mais próximos de suas respectivas fontes. Os padrões de distribuição de espécies idiossincráticas serão similarmente gerados pela presença de uma disjunção fundamental na evolução histórica da estrutura da comunidade. A presença de características ecogeográficas únicas (por exemplo, um rio) em um subconjunto aleatório de sítios promoverá também distribuições idiossincráticas de espécies. Espécies associadas com tais características ecogeográficas aparecerão apenas nos locais onde ocorrem estas características. Na exclusão competitiva, espécies com ecologia e comportamento generalistas podem ser excluídas de sítios maiores dominados por especialistas competitivamente superiores, e relegadas a pequenos locais periféricos.

O desenvolvimento da análise de aninhamento permitiu tratar diretamente destas mudanças de composição de espécies associadas ao processo de perda e fragmentação de hábitats (Atmar e Patterson, 1993; Fleishman *et al.*, 2002; Patterson e Atmar 1986). A análise de aninhamento é uma ferramenta útil de conservação (Patterson, 1987; Cutler, 1991; Boecklen, 1997), podendo apontar para seqüências previsíveis de extinção (Atmar e Patterson, 1993; Lomolino, 1996), espécies idiossincráticas que requerem abordagens de conservação particulares (Patterson *et al.* 1996), e facilitar o estudo da composição da comunidade, além da riqueza de espécies (Fleishman e Mac Nally, 2002). Simberloff e Martin (1991) foram pioneiros em alertar para o fato de que a questão mais informativa é compreender quais espécies não se ajustam ao padrão aninhado. Da mesma forma, sítios idiossincráticos são aqueles que se desviam do padrão aninhado, com determinadas

comunidades biológicas que merecem atenção especial para a conservação (Fischer e Lindenmayer, 2005). Uma das contribuições mais antigas e mais significativas da teoria de aninhamento para a biologia da conservação foi informar os gestores que tamanho de fragmentos devem ser preservados em uma paisagem fragmentada (Rosenblatt *et al.* 1999, Berglund e Jonsson, 2003). Patterson (1987) salientou que, em um sistema fragmentado perfeitamente aninhado pelo tamanho dos fragmentos, o maior fragmento, por definição, terá mais espécies do que qualquer número de pequenas manchas juntas. Num sistema deste tipo, todas as espécies de interesse de conservação, e todos os outros, co-ocorrem na maior mancha.

Estudos acerca do padrão aninhado ressuscitaram o debate SLOSS (Boecklen 1997). O debate SLOSS (a single large or several small) originou-se a partir da aplicação da teoria de biogeografia de ilhas no design de reservas ecológicas (Simberloff e Abele 1976; Järvinen 1982; Quinn e Harrison, 1988). A questão central era se várias reservas pequenas sustentariam igual número de espécies ao de uma reserva única de grande porte, e, portanto, seriam igualmente valiosas para fins de conservação. A riqueza de espécies tratada isoladamente, porém, não é um princípio orientador adequado, porque despreza aspectos da composição da diversidade de espécies. Análises de aninhamento podem proporcionar uma ferramenta complementar útil para resolver o problema SLOSS na biologia da conservação (Patterson, 1987; Wright e Reeves, 1992; Honnay *et al.*, 1999).

Análises de aninhamento normalmente seguem um procedimento padrão. Os dados estão organizados em uma matriz binária: cada espécie em uma fileira, cada sítio em uma coluna, e as entradas de indicação de presença (1) ou ausência (0) de cada espécie em cada sítio (McCoy e Heck, 1987). A matriz é ordenada de acordo com as somas marginais das linhas e colunas, com espécies comuns colocados nas linhas superiores e sítios ricos em espécies colocados nas colunas da esquerda (Ulrich *et al.*, 2009). Três passos são seguidos: (1) O cálculo de uma métrica para quantificar o padrão de aninhamento em uma matriz, (2) comparação com um modelo nulo adequado ou testes de aleatorização para avaliar a significância estatística da métrica; (3) inferência do mecanismo que gerou o padrão (Ulrich *et al.* 2009). Em todos os três pontos, não existe um procedimento consensual, o que tem dificultado um entendimento geral da freqüência, causas e conseqüências de

aninhamento (Ulrich e Gotelli, 2007; Almeida-Neto *et al.*, 2008; Timi e Poulin, 2008). Vários algoritmos e modelo nulos estão disponíveis para gerar distribuições nulas, que diferem na susceptibilidade para os erros tipo I e tipo II (Gotelli 2000, Leibold e Mikkelsen 2002, Presley *et al.* 2010). Da mesma forma, vários métodos têm sido propostos para rearranjar a presença-ausência de matriz para que os sítios com as composições de espécies mais semelhantes e as espécies com as distribuições mais similares sejam descritos como adjacentes uns aos outros na matriz (Leibold e Mikkelsen, 2002). Se o objetivo da análise é inferir que uma comunidade é estruturada, deve ser demonstrado que os grupos de espécies estão associadas a locais com características particulares, de acordo com um fator de interesse, combinando relações positivas e negativas consistentes no tempo e no espaço (Brown e Lomolino, 2006). Uma maneira de deduzir que o padrão observado não é produto do acaso está empregando modelos nulos, ou embaralhar os dados observados, a fim de excluir o efeito do fator de interesse no arranjo produzido (Burns, 2007). Um modelo nulo é um modelo de padrão de geração que é baseado em dados de randomização ecológicos ou amostragem aleatória de uma distribuição conhecida ou imaginada. O modelo nulo é projetado com relação a algum processo ecológico ou evolutivo de interesse (Gotelli e Graves, 1996).

Assembleias de aves aquáticas distribuídos em zonas úmidas remanescentes na zona costeira do Sul do Brasil compõem um interessante substrato empírico para as análises aninhamento. Estas consistem em uma metacomunidade que cumpre os requisitos necessários para o estudo de aninhamento (Ulrich e Gotelli, 2007). As aves aquáticas compreendem um grupo heterogêneo de espécies ecológica e evolutivamente inter-relacionadas (Ulrich e Gotelli, 2007), adaptado para compartilhar e explorar a multiplicidade de recursos presentes em um conjunto de zonas úmidas. Áreas úmidas tendem a ocorrer como manchas disjuntas em uma matriz de habitats de terras altas, representando adequadamente o padrão característico homogêneo e dividido por "ilhas de habitat", uma característica que é ampliada pela perda e fragmentação (Guadagnin *et al.*, 2009). A metacomunidade de aves aquáticas ocupa locais com uma história biogeográfica comum (Patterson e Brown, 1991), que compartilham um conjunto comum regional de espécies (Wright *et al.*, 1998). A desatenção a esses fatores levou a inconsistência na interpretação dos resultados e estudos de comparação. Além disso, as aves aquáticas formam um grupo peculiar – tendo normalmente grande capacidade de dispersão e

rotineiramente usam múltiplas áreas, uma adaptação para a distribuição disjunta das manchas de habitat e da natureza flutuante e imprevisível dos recursos (Gibbs, 2000; Haig *et al.*, 1998.). Áreas úmidas remanescentes no sul do Brasil também são peculiares - compreendem uma mistura heterogênea de sítios que variam em tamanho, isolamento, definição da matriz, e heterogeneidade interna de microhabitats (Guadagnin *et al.*, 2007). A maior parte da informação sobre fragmentação é baseada em estudos realizados em florestas e savanas tropicais e temperadas e, muito pouco se sabe sobre outros ecossistemas, particularmente áreas úmidas (Brown e Dinsmore, 1986; Fairbairn e Dinsmore, 2001; Riffell *et al.* 2001). Com a ocupação humana, as zonas úmidas estão desaparecendo da paisagem, tornando-se menores em área e cada vez mais isoladas (Gibbs, 2000). No sul do Brasil, muitos dos banhados foram drenados, resultando em fragmentos isolados de zonas úmidas em meio a uma paisagem agrícola. Espera-se que este fato afete as aves aquáticas, um grupo diversificado em sua taxonomia e ecologia, que depende de áreas úmidas para completar seu ciclo de vida. Embora esse habitat seja naturalmente fracionado, com o expansão da agricultura no Sul do Brasil, aves aquáticas podem ser forçadas a utilizar um número maior de locais para satisfazer suas necessidades (Boettcher *et al.*, 1995; Haig *et al.*, 1998). Neste contexto, a ocupação das áreas úmidas pelas espécies pode ser altamente influenciada por características comportamentais e escolhas individuais.

ARTIGO 1

Aninhamento de uma assembleia de aves aquáticas em áreas úmidas e seus mecanismos responsáveis

Marina Habkost Schuh e Demétrio Luis Guadagnin

Resumo

Entre os desafios centrais da Ecologia de Comunidades está o entendimento do papel da chance e do determinismo na seleção de quais espécies do pool regional vão compor uma comunidade local. O padrão aninhado de ocorrência de espécies em ilhas foi inicialmente postulado como resultante de extinção seletiva – ilhas mais pobres em espécies compostas por subconjuntos das espécies encontradas nas ilhas mais ricas. Mecanismos alternativos que podem gerar este padrão incluem a amostragem passiva, a colonização seletiva, o aninhamento do habitat e o acaso. O conceito, as medidas e as estratégias de análise de aninhamento têm sido recentemente desafiados por estudos demonstrando a inconsistência das abordagens tradicionalmente empregadas, de forma que o tema permanece em aberto. Este estudo investigou o aninhamento das assembleias de aves aquáticas em fragmentos de hábitat de áreas úmidas e seus mecanismos responsáveis. Especificamente, foram testadas as seguintes expectativas: (1) que o padrão aninhado está associado ao aninhamento dos habitats, por sua vez relacionado com o tamanho dos fragmentos; (2) que o padrão aninhado não está relacionado com o isolamento dos fragmentos; (3) que as espécies que se desviam do padrão aninhado apresentam atributos biológicos associados à vulnerabilidade à perda de hábitat; (4) que os fragmentos que se desviam do padrão aninhado apresentam uma estrutura de microhabitats peculiar, não relacionada com a heterogeneidade interna dos microhabitats. Realizamos 12 censos mensais de aves ao longo de um ano, de janeiro a dezembro de 2003. Foram obtidos valores correspondentes à área de 42 fragmentos, índice de proximidade e riqueza de microhabitats através de imagens Landsat e fotografias aéreas. Matrizes de

presença e ausência foram ordenadas pela ocorrência de espécies, área dos fragmentos, índice de proximidade, riqueza de microhabitats e por análise de correspondência. Todas as ordenações resultaram no padrão aninhado, sendo a área e a diversidade de microhabitats os principais responsáveis pela geração do padrão aninhado. Foi também verificado o aninhamento dos habitats nos fragmentos analisados. Espécies idiossincráticas são as mais frequentes e generalistas. As espécies com maior ocorrência possuem maior tamanho, menor seletividade na dieta e menor sensibilidade à perturbações. Considerando estes fatores e a importância da área na geração do padrão aninhado, o aninhamento de espécies parece resultante de uma série de fatores que interagem entre si e contribuem para tal padrão. Os resultados são compatíveis com as hipóteses da extinção e colonização seletiva, e aninhamento de habitats. Ademais, pode-se inferir que medidas de conservação adequadas para esta região devem priorizar a preservação de grandes fragmentos, em que microhabitats são adicionados ao sistema, facilitando a adição de outras espécies para a assembleia de aves aquáticas.

Palavras-chave: aninhamento, relação espécie-área, fragmentação, perda de habitat.

Abstract

The recognition of patterns in community structure and the elucidation of the processes responsible for variation in species richness among habitats that produce these patterns are classical goals of community ecology. The nestedness pattern of species occurrence on islands was initially postulated as resulting from selective extinction - species-poor sites are subsets of species-rich sites. Alternative mechanisms that can generate this pattern include passive sampling, selective extinction, selective colonization and habitat nestedness. The concept, measures and analysis strategies of nestedness have recently been challenged by studies demonstrating the inconsistency of approaches traditionally used, so the issue remains open. This study investigated the nestedness of waterbirds assemblages in fragments of wetlands and their mechanisms responsible. Specifically, the following expectations were tested: (1) the nestedness pattern is associated with the nestedness habitat, related to the size of the fragments; (2) the nestedness pattern is not related to the isolation of the fragments; (3) the species that deviate from the nestedness pattern present biological attributes associated with vulnerability to habitat loss; (4) the fragments that deviate from the nestedness pattern present a peculiar structure of microhabitats, not related to the internal heterogeneity of microhabitats. We conducted 12 monthly census of birds over one year, from January to December 2003. Were obtained values corresponding to the area of 42 fragments, proximity index and richness of microhabitats through Landsat images and aerial photographs. Matrixes of presence and absence were ordered by species richness, incidence of species, fragments area, proximity index, microhabitats richness and correspondence analysis. All ordinations resulted in nested pattern, with the area and the diversity of microhabitats primarily responsible for generating the standard nested. It was also found nestedness habitat in the fragments analyzed. Idiosyncratic species are the most frequent and generalists. The species with the highest occurrence have larger body size, less selectivity in the diet and less sensitive to disturbance. Considering these factors and the importance of the area in the generation of the nestedness, nesting species appears to result from a number of factors that interact and contribute to this pattern, and the results are consistent with the hypothesis of selective extinction and colonization, and nesting habitats. Furthermore, it can be inferred that appropriate conservation measures for this region

should prioritize the preservation of large fragments in microhabitats that are added to the system, facilitating the addition of other species to the assembly.

.
Key-words: nestedness, species-area relationship, fragmentation, habitat loss.

Introdução

Cada comunidade biológica local é composta por um subconjunto do pool regional de espécies disponíveis para colonizar o sítio. Um conjunto de sítios apresentará um padrão coerente de variação na abundância, composição e riqueza de espécies. O reconhecimento de padrões na estrutura da comunidade e a elucidação de quais processos são responsáveis pela variação na riqueza de espécies entre habitats são objetivos clássicos da ecologia. O aninhamento é um dos padrões estruturais mais comumente observados em comunidades biológicas (Wright *et al.*, 1998). Uma meta-comunidade com padrão aninhado se distribui de tal forma que as comunidades mais pobres contêm subconjuntos do total de espécies encontrado nas comunidades mais ricas.

Diversos mecanismos têm sido propostos como responsáveis por este padrão de organização, inclusive o acaso. Entre os principais processos que podem levar à distribuição aninhada se incluem: amostragem passiva, a extinção seletiva, a colonização seletiva e aninhamento habitat. A amostragem passiva consiste no fato de que as espécies raras são menos susceptíveis do que as espécies comuns de serem sujeitas a amostragem em uma dada área (Andrén, 1994; Cutler, 1994; Higgins *et al.*, 2006). Como a amostragem passiva simplesmente revela um efeito de amostragem, os dados devem ser testados para verificar efeitos de amostragem passiva antes de outras hipóteses (Andrén, 1994; Worthen *et al.*, 1996, Wright *et al.*, 1998). O efeito da amostragem passiva é controlado através da escolha correta dos modelos nulos na análise da significância do aninhamento (Ulrich *et al.*, 2009). A hipótese da extinção seletiva baseia-se no pressuposto de que em sistemas com a perda de espécies, as espécies iriam desaparecer dos sítios em uma sequência previsível, e assim provocar aninhamento (Patterson, 1984; Simberloff e Levin, 1985). Esta hipótese prevê que área e isolamento são os principais fatores que explicam o aninhamento de espécies. Espécies com grandes exigências de área e populações pequenas (Wright *et al.*, 1998.) ou com capacidades de dispersão limitada (Darlington, 1957; Patterson, 1987) têm maior risco de extinção. De acordo com a hipótese de colonização seletiva, espécies com maior capacidade de dispersão ocuparão um maior número de sítios, e a extinção local será rapidamente revertida para estas espécies. Enquanto que, espécies com capacidade limitada de

dispersão serão encontradas apenas em locais onde as taxas de extinção são baixas, ou seja, fragmentos de maior área (Cook e Quinn, 1995). Se a colonização seletiva ocorre, a área deve ser um importante determinante na ocorrência de espécies de aves, como na hipótese anterior. Em contraste com a hipótese anterior, no entanto, as espécies comuns devem ser bem representadas nos fragmentos vizinhos. E finalmente, a hipótese de aninhamento habitat, considera que o aninhamento de composição de espécies são uma consequência de um padrão aninhado de habitats (Wright *et al.*, 1998; Calme e Desrochers, 1999; Honnay *et al.*, 1999). Por habitats aninhados define-se que sítios com poucos habitats são subconjuntos dos sítios com uma maior diversidade de habitats, na maioria das vezes por causa de algumas limitações inerentes à processos geológicos ou ecológicos. Se o aninhamento ocorre devido a este mecanismo os sítios devem variar em complexidade de habitats, onde apenas um tipo de habitat domina até sítios com muitos habitats distintos. Esta hipótese está em concordância com a teoria de nicho, que enfatiza que as diferentes espécies estão associadas a diferentes habitats (Hutchinson 1959), e relaciona-se com a hipótese de diversidade de habitats, na correlação entre riqueza de espécies e área (Rosenzweig 1995).

A teoria da biogeografia de ilhas, que explica as variações na riqueza de espécies em ilhas com diferentes tamanhos e graus de isolamento como uma função das taxas de colonização e extinção (Carlquist, 1974; MacArthur e Wilson, 1967), foi rapidamente transferida para a análise do processo de perda e fragmentação de habitats terrestres e para o planejamento da conservação (Diamond, 1976; Margules, 1989). A relação espécie-área foi inicialmente proposta para estudar amostragem (Coleman, 1981). Os mesmos fatores postulados para explicar o aninhamento – área, isolamento, heterogeneidade – são os postulados para explicar riqueza. O efeito destes fatores nas assembleias de aves aquáticas já foi demonstrado, com exceção do isolamento, que não apresentou efeito significativo (Guadagnin *et al.*, 2007, 2009).

Se o processo de extinção local não é randômico, deve haver algumas espécies ou atributos biológicos mais vulneráveis que outros. Características da história de vida das espécies podem fornecer informações úteis para avaliar a importância de diferentes processos na geração de padrões de aninhamento (Meyer e Kalko, 2008; Frick *et al.*, 2009). Por exemplo, se a susceptibilidade extinção é o principal fator do aninhamento, características da história de vida ligada à

vulnerabilidade de extinção podem ordenar padrões de ocorrência das espécies. Em contrapartida, se a capacidade de dispersão é um forte determinante de aninhamento (Cook e Quinn, 1995; Loo *et al.*, 2002), então caracteres ecomorfológicos que refletem a mobilidade relativa das espécies podem ser importante na estruturação da composição da comunidade (Frick *et al.*, 2009). Atributos dos organismos como tamanho corporal, taxa de desenvolvimento, nível trófico e especificidade de hábitat e dieta estão associados a gradientes de hábitat (Wellborn *et al.*, 1996). Embora essas variáveis ambientais e características das espécies estejam intimamente ligadas (Ulrich *et al.*, 2009), poucos estudos as combinam simultaneamente para examinar seus papéis na geração de aninhamento (Wang *et al.*, 2010).

Assembleias altamente aninhadas são caracterizadas por um pequeno número de espécies idiossincráticas, aquelas que se desviam do padrão aninhado e tem lacunas imprevisíveis em sua distribuição (Atmar e Patterson, 1993). Atmar e Patterson (1993) explicam a existência de espécies idiossincráticas por pós-isolamento de imigração, barreiras geográficas e exclusão competitiva. Espécies migratórias podem aparecer em apenas um subconjunto dos sítios, favorecendo sítios que estão mais próximos de suas respectivas fontes. Os padrões de distribuição de espécies idiossincráticas serão similarmente gerados pela presença de uma disjunção fundamental na evolução histórica da estrutura da comunidade. A presença de características ecogeográficas únicas (por exemplo, um rio) em um subconjunto aleatório de sítios promoverá também distribuições idiossincráticas de espécies. Espécies associadas com tais características ecogeográficas aparecerão apenas nos locais onde ocorrem estas características. Na exclusão competitiva, espécies com ecologia e comportamento generalistas podem ser excluídas de sítios maiores dominados por especialistas competitivamente superiores, e relegadas a pequenos locais periféricos.

O desenvolvimento da análise do aninhamento permitiu tratar diretamente destas mudanças de composição de espécies associadas ao processo de perda e fragmentação de habitats (Atmar e Patterson, 1993; Fleishman *et al.*, 2002; Patterson e Atmar, 1986). A análise de aninhamento é uma ferramenta útil de conservação (Patterson, 1987; Cutler, 1991; Boecklen, 1997), podendo apontar para seqüências previsíveis de extinção (Atmar e Patterson, 1993; Lomolino, 1996), espécies idiossincráticas que requerem abordagens de conservação particulares

(Patterson *et al.*, 1996), e facilitar o estudo da composição da comunidade, além da riqueza de espécies (Fleishman e Mac Nally, 2002). Simberloff e Martin (1991) foram pioneiros em alertar para o fato de que a questão mais informativa é compreender quais espécies não se ajustam ao padrão aninhado. Da mesma forma, sítios idiossincráticos são aqueles que se desviam do padrão aninhado, com determinadas comunidades biológicas que merecem atenção especial para a conservação (Fischer e Lindenmayer, 2005). Patterson (1987) salientou que, em um sistema fragmentado perfeitamente aninhado pelo tamanho dos fragmentos, o maior fragmento, por definição, terá mais espécies do que qualquer número de pequenas manchas juntas. Num sistema deste tipo, todas as espécies de interesse de conservação, e todos os outros, co-ocorrem na maior mancha. Se o objetivo da análise é inferir que uma comunidade é estruturada, deve ser demonstrado que os grupos de espécies estão associadas a locais com características particulares, de acordo com um fator de interesse, combinando relações positivas e negativas consistentes no tempo e no espaço (Brown e Lomolino, 2006). Uma maneira de deduzir que o padrão observado não é produto do acaso está empregando modelos nulos, ou embaralhar os dados observados, a fim de excluir o efeito do fator de interesse no arranjo produzido (Burns, 2007).

Assembleias de aves aquáticas distribuídos em zonas úmidas remanescentes na zona costeira do Sul do Brasil, compõem um interessante substrato empírico para as análises aninhamento. Estas consistem em uma metacomunidade que cumpre os requisitos necessários para o estudo de aninhamento (Ulrich e Gotelli, 2007). As aves aquáticas compreendem um grupo heterogêneo ecológica e evolutivamente de espécies inter-relacionadas (Ulrich e Gotelli, 2007), adaptado para compartilhar e explorar a multiplicidade de recursos presentes em um conjunto de zonas úmidas. Áreas úmidas tendem a ocorrer como manchas disjuntas em uma matriz de habitats de terras altas, representando adequadamente o padrão característico homogêneo e dividido por "ilhas de habitat", uma característica que é ampliada pela perda e fragmentação (Guadagnin *et al.*, 2009). A metacomunidade de aves aquáticas ocupa locais com uma história biogeográfica comum (Patterson e Brown, 1991), que compartilham um conjunto comum regional de espécies (Wright *et al.*, 1998). A desatenção a esses fatores levou a inconsistência na interpretação dos resultados e estudos de comparação. Além disso, as aves aquáticas formam um grupo peculiar – tendo normalmente grande capacidade de dispersão e rotineiramente usam

múltiplas áreas, uma adaptação para a distribuição disjunta das manchas de habitat e da natureza flutuante e imprevisível dos recursos (Gibbs, 2000; Haig *et al.*, 1998.). Áreas úmidas remanescentes no sul do Brasil também são peculiares - compreendem uma mistura heterogênea de sítios que variam em tamanho, isolamento, definição da matriz, e heterogeneidade interna de microhabitats (Guadagnin *et al.*, 2007). Embora esse habitat seja naturalmente fracionado, com o expansão da agricultura no Sul do Brasil, aves aquáticas podem ser forçadas a utilizar cada vez mais locais para satisfazer suas necessidades (Boettcher *et al.*, 1995; Haig *et al.*, 1998). Neste contexto, a ocupação das áreas úmidas pelas espécies pode ser altamente influenciada por características comportamentais e escolhas individuais.

Foi investigada neste estudo, a existência de um padrão aninhado de uma metacomunidade de aves aquáticas no Sul do Brasil e as causas desses padrões. A intenção foi desvendar os mecanismos responsáveis pelo padrão e as características relacionadas à idiosincrasia dos sítios e espécies. Especificamente, foram testadas as seguintes expectativas: (1) que o padrão aninhado está associado ao aninhamento dos habitats, por sua vez relacionado com o tamanho dos fragmentos; (2) que o padrão aninhado não está relacionado com o isolamento dos fragmentos; (3) que as espécies que se desviam do padrão aninhado apresentam atributos biológicos associados à vulnerabilidade à perda de habitat; (4) que os fragmentos que se desviam do padrão aninhado apresentam uma estrutura de microhabitats peculiar, não relacionada com a heterogeneidade interna dos microhabitats.

Se um destes fatores ambientais está relacionado com o aninhamento, o aninhamento pelo fator deve produzir o mesmo ordenamento de sítios que o aninhamento pela riqueza de espécies.

Material e Métodos

Área de Estudo

A zona costeira do Rio Grande do Sul está entre as regiões mais importantes da América do Sul para aves aquáticas. Além de sua riqueza de espécies, é um importante ponto de parada para espécies migratórias do Cone Sul (Guadagnin *et*

al., 2005; Scott e Carbonell, 1986). Um único padrão de uso do solo domina a região – uma matriz de rizicultura irrigada e campos drenados em rotação aproximada de quatro anos. Dispersos nesta matriz encontram-se remanescentes de áreas úmidas e matas de restinga, lagoas naturais, reservatórios artificiais e florestamentos de *Pinus* e *Eucaplyptus*. Fragmentos maiores de zonas úmidas são usados como reservatórios de água para as plantações de arroz e como locais para pesca amadora ou caça ilegal. Fragmentos grandes e pequenos são também utilizados para rega de gado. O clima é subtropical, com temperatura média anual de 19 ° C e total de precipitação anual de 1200 mm distribuídos uniformemente ao longo do ano. Foi realizado um levantamento fotográfico aéreo de 71.300 ha da área de estudo ((30°56'–30°22'S 50°58'–50°22'W,

Figura 1), produzindo 250 fotografias oblíquas. Um total de 212 fragmentos de zonas húmidas foram identificados e 50 foram selecionados aleatoriamente para o estudo. Oito fragmentos foram excluídos porque foram drenados ou secaram durante a amostragem de campo ou por causa da má qualidade das fotografias aéreas verticais . O conjunto final compreendeu 42 fragmentos (0,2 a 45,2 ha).

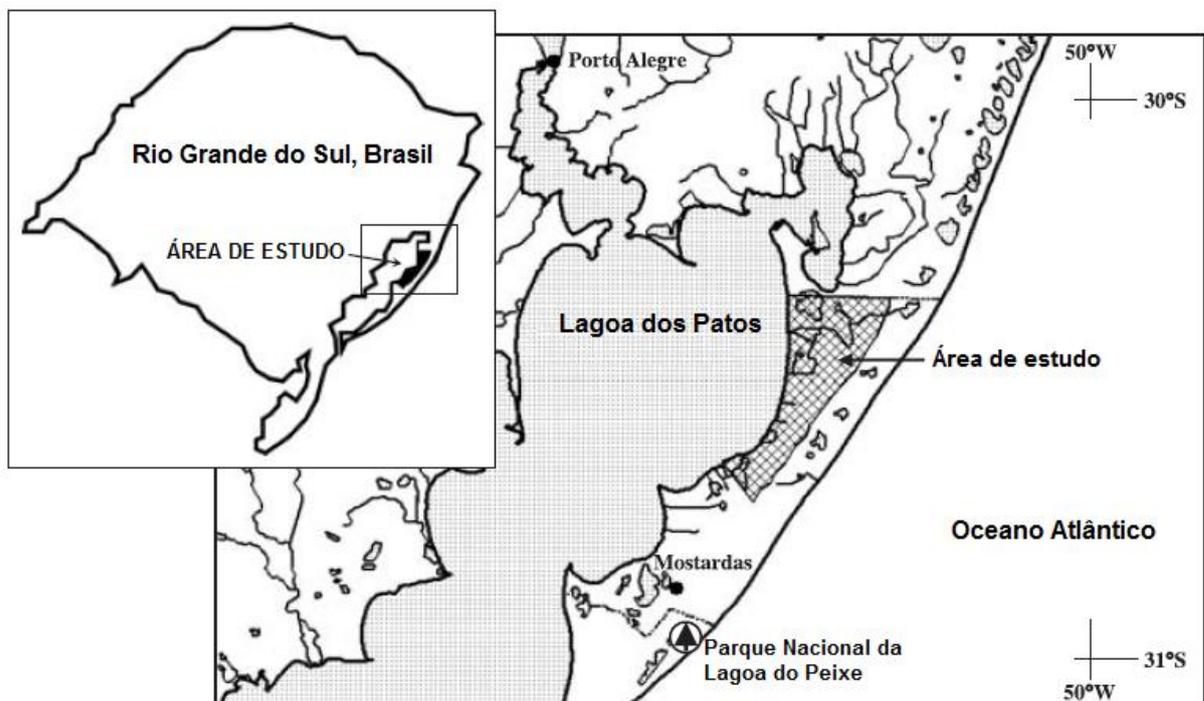


Figura 1 – Área de estudo, na zona costeira do Rio Grande do Sul, Brasil.

Assembleia de aves aquáticas

A base de dados foi obtida a partir de 12 censos mensais de aves realizados ao longo de um ano, de janeiro a dezembro de 2003. As contagens de aves foram feitas durante o dia. Passeriformes e alguns Rallidae, não foram considerados, pois o método de contagem não era adequado para eles - algumas espécies de Rallidae só podem ser detectadas usando o equipamento de *play-back*. Os dados dos 12 censos foram agrupados para as análises, fornecendo uma estimativa precisa da composição, riqueza e abundância de aves aquáticas em cada local. Guadagnin *et al.* (2005) descreve o conjunto de aves aquáticas e métodos de contagem em detalhe.

Atributos Biológicos

As aves inventariadas foram classificadas segundo atributos biológicos associados a vulnerabilidade à fragmentação (Wellborn *et al.*, 1996) – (1) tamanho do corpo, (2) tamanho da ninhada, (3) grêmio trófico, (4) especificidade de hábitat, (5) seletividade da dieta alimentar, (6) padrão de deslocamento e (7) sensibilidade à perturbações antrópicas, tendo por base os dados de Arballo e Cravino (1999), Bencke *et al.* (2007), Blake (1977), Sick (1997) e Stotz *et al.* (1996).

Áreas úmidas e atributos espaciais da paisagem

A análise da estrutura da paisagem foi baseada em imagens LandSatTM 7 classificadas no programa Envi 4.4 conforme classes definidas *a priori* em campo. Janelas circulares centradas nos fragmentos foram processadas no programa FRAGSTATS 3,3 (MacGarigal e Marks 1995) para calcular (1) a área total de remanescentes de hábitats naturais na paisagem como medida da disponibilidade de hábitat e (2) o índice de proximidade como medidas de isolamento. O índice de proximidade relaciona as manchas àquelas mais próximas que pertençam a uma mesma classe, em um determinado raio. O índice será zero quando todas as manchas de determinada classe não tiverem vizinhos mais próximos, dentro do raio estabelecido. Portanto, o valor do índice aumenta com a diminuição do isolamento e da fragmentação das manchas da mesma classe. A estrutura dos fragmentos foi

analisada a partir de fotografias verticais tiradas de 1900-2000 m de altitude com um equipamento de 35 mm. Cada fotografia cobre uma superfície de 3 a 4 km (1:12.3 no negativo). As fotografias foram digitalizadas com uma resolução de 500 dpi e exportadas para o SIG Idrisi 3.2 para classificar e quantificar a área dos diferentes tipos de bancos de macrófitas, como anteriormente reconhecido no campo para a obtenção de uma medida de (3) riqueza de microhabitats. O número de tipos de cobertura de macrófitas é uma medida direta de riqueza microhabitat que evita o uso de medidas indiretas de heterogeneidade, como comumente aplicados em estudos florestais (Ricklefs e Lovette, 1999; Tews *et al.*, 2004). A partir destes dados foi calculado o SHDI de microhabitats para cada fragmento. As imagens e fotografias utilizadas datam o mesmo ano de realização dos censos de aves (2003).

Modelos nulos

A fim de testar a significância de aninhamento foram utilizados dois modelos nulos: (1) *fixed-fixed* (FF): mantém fixos os totais das linhas e colunas (Connor e Simberloff, 1979; Gotelli, 2000), (2) *equiprobable row totals, fixed column totals* (EF): este modelo nulo preserva a riqueza de espécies por local (totais das colunas), mas permite a variação aleatória e equacional das frequências de ocorrência de espécies (totais das linhas) (Gotelli, 2000). O modelo *fixed-fixed* (FF) é altamente conservador, modelos altamente restritos como este podem resultar em uma alta probabilidade de erros do tipo II (Gotelli e Graves, 1996). A magnitude destes problemas com modelos nulos *fixed-fixed* depende de tamanho da matriz, com poder decrescente e taxas de erro tipo II crescentes de acordo com a diminuição do tamanho da matriz (Hausdorf e Henning, 2007; Ulrich e Gotelli, 2007). Por estas razões, Presley *et al.* (2010), sugerem um modelo nulo que restringe a riqueza de espécies de cada local para conhecer a riqueza empírica correspondente, com ocorrências equiprováveis para cada espécie (modelo EF). Este modelo nulo tem uma combinação mais desejável de propriedades de erros do tipo I e II que o modelo *fixed-fixed*. A obtenção dos modelos nulos foi realizada no software NODF (Almeida-Neto e Ulrich, 2011). Os valores relatados de p são baseados em 1000 matrizes aleatórias.

Matrizes e ordenamento

Duas matrizes de presença e ausência foram construídas: uma com espécies nas linhas e fragmentos nas colunas, e outra com fragmentos nas linhas e microhabitats nas colunas. Para a matrizes de espécies, foi realizada uma série de ordenamentos por diferentes fatores para identificar a principal causa de aninhamento. Os fatores considerados foram: (1) a riqueza de espécies, (2) área dos fragmentos, (3) índice de proximidade e (4) riqueza de microhabitats. Além disso, utilizou-se um método de cálculo da média recíproca para rearranjar a presença-ausência de matriz, também conhecido como (5) análise de correspondência (CA), proposto por Leibold e Mikkelson (2002), em que espécies e fragmentos são ordenados de acordo com seus escores. A média recíproca maximiza a proximidade de espécies com distribuições semelhantes, bem como a proximidade de sítios com composições de espécies semelhantes. A matriz de microhabitats foi ordenada apenas pela riqueza.

Métricas de aninhamento

Diversas métricas aninhamento têm sido desenvolvidas e sua adequação é um assunto de intenso debate. De acordo com a Ulrich *et al.* (2009), a métrica apropriada deve ser invariante a rearranjos métricos que não refletem a hipótese biológica sendo testada; pouco suscetível a erros tipo I e tipo II; não afetada pelo tamanho ou nível de preenchimento da matriz; e possuir tratamento homogêneo para presenças e ausências inesperadas. No entanto, em uma assembleia com alta capacidade de dispersão, a métrica deve pesar mais faltas do que presenças inesperadas.

O padrão de aninhamento foi quantificado com a métrica baseada na sobreposição e preenchimento decrescente (NODF, Almeida-Neto *et al.*, 2008), como recomendado por Ulrich *et al.* (2009). NODF é uma métrica consistente para avaliar aninhamento entre os sítios ou apenas entre as espécies (Guimarães e Guimarães, 2006). NODF pode assumir valores de 0 a 100, e os valores mais elevados indicam mais conjuntos aninhados. Para fins comparativos, foi também obtida a Temperatura da matriz (Atmar e Patterson, 1993), que considera presenças e ausências inesperadas na matriz de máximo aninhamento. Utilizamos essa métrica para efeitos comparativos devido ao seu grande uso em análises de aninhamento,

no entanto, Ulrich e Gotelli (2007) afirmam que, apesar de o conceito de Temperatura da matriz ter sido importante para a popularização dos estudos de aninhamento, este índice não deve mais ser utilizado para testar estes padrões, pois não dispõe de boas propriedades estatísticas. Os valores de T variam igualmente de 0 a 100, porém, temperaturas mais elevadas indicam um padrão desordenado da matriz. As análises foram realizadas no programa NODF (Almeida-Neto e Ulrich, 2011).

Espécies e sítios idiossincráticos e aninhados

A definição de espécies e sítios idiossincráticos e aninhados se deu através dos valores individuais obtidos de Temperatura e NODF. Espécies e sítios aninhados foram definidos como aquelas que têm temperaturas abaixo da média de todas as espécies, e as espécies e sítios idiossincráticos como aqueles com temperaturas acima da média (Atmar e Patterson, 1993, 1995). Ao se utilizar a métrica NODF, espécies e sítios idiossincráticos são estabelecidas ao apresentar valores de NODF fora dos limites mínimo e máximo do intervalo de confiança (Almeida-Neto e Ulrich, 2011). Os valores de Temperatura e NODF foram obtidos no programa NODF (Almeida-Neto e Ulrich, 2011).

Análises estatísticas

Os ordenamentos dos sítios por diferentes fatores foram correlacionadas com o ordenamento de máximo aninhamento por meio de regressão linear. Foram também realizadas regressões lineares com o número de presenças das espécies em relação aos seus atributos biológicos.

Para verificar a associação do caráter idiossincrático das aves foram empregadas análises de regressão logística, considerando os atributos biológicos da avifauna em relação às suas idiossincrasias (aninhada=0 / idiossincrática=1) de cada matriz ordenada. Análises de variância foram utilizadas para verificar diferenças entre os grupos de sítios aninhados e idiossincráticos da matriz de máximo aninhamento, considerando as características dos fragmentos. As análises foram realizadas no programa R.

Resultados

O inventário da avifauna utilizado abrange um registro de 42 espécies. O tamanho dos fragmentos variou de 0,2-145 ha, dos quais metade eram menores que 10 ha. A diversidade de microhabitats dos fragmentos variou de SHDI 1 a 2,8. Os microhabitats foram divididos em 13 classes (morfotipos): espelho d'água, borda de grama molhada, grama flutuante, palha densa, juncal aberto (Juncaceae), mata de corticeira, junco denso (Juncaceae), banco flutuante, gravatá (Eryngium), sarandi, palha verde (Cyperaceae), mata paludosa e macrófitas flutuantes. A relação dos fragmentos e suas características constam na Tabela 1.

Tabela 1 – Fragmentos de áreas úmidas e respectivas características utilizadas como fatores de ordenamento das matrizes de presença e ausência.

Fragmento	Riqueza de aves	Área (ha)	SHDI de microhabitats	Índice de Proximidade	CA
1	14	1.16	1.59	303.10	0.64998
3	33	19.24	2.32	1356.65	-1.04569
9	13	10.96	2.59	136.68	1.36794
10	11	4.18	2.00	17.79	0.87288
12	17	4.10	1.00	16.31	1.16699
13	22	19.14	2.00	24.24	0.47578
14	22	11.21	2.59	48.94	0.46390
17	8	8.73	1.59	66.19	1.40691
20	23	17.17	2.59	36.08	-0.66149
22	38	145.24	2.32	63.97	-1.80461
26	20	8.85	2.32	58.32	0.00512
28	14	8.47	1.59	64.67	1.23309
29	15	10.14	2.32	68.59	0.30241
30	16	11.46	2.32	30.91	1.49983
31	11	8.09	1.59	31.07	0.32953
37	15	8.12	2.32	47.24	0.92007
38	13	32.63	2.32	49.42	1.00803
41	8	1.71	1.00	34.43	1.98511
42	5	0.55	1.59	34.56	1.92754
43	19	9.68	2.00	32.69	-0.03821
44	21	14.93	2.59	32.69	0.29639
47	29	7.82	2.32	227.21	-0.02972
51	16	21.97	2.81	52.48	0.01554
52	12	4.71	1.59	57.53	-0.56528
53	20	17.03	2.32	39.83	0.29109

Fragmento	Riqueza de aves	Área (ha)	SHDI de microhabitats	Índice de Proximidade	CA
55	35	34.56	2.81	574.10	-1.97569
61	22	6.87	2.32	220.62	0.14522
65	26	42.43	2.81	87.93	-0.26894
66	29	8.12	1.59	98.11	-1.28108
68	11	5.30	1.59	36.01	0.47913
71	13	26.60	1.00	51.81	-0.10333
80	22	13.67	2.00	51.51	0.09959
89	33	82.68	2.81	113.66	-1.24154
93	25	17.99	1.59	73.38	0.49655
95	12	6.30	1.00	40.17	1.27452
99	8	0.89	1.00	38.97	0.89906
101	22	28.51	1.59	46.66	-0.06734
105	5	0.19	1.00	52.38	2.25746
106	13	0.29	1.00	50.79	0.61484
109	4	0.92	1.00	38.38	1.29760
116	2	0.28	1.00	35.62	2.06407
119	8	0.68	1.00	137.66	0.88836

O modelo nulo FF revelou um baixo poder de detecção do aninhamento no conjunto de dados utilizados, não sendo encontrado resultados de aninhamento significativo para nenhuma das matrizes analisadas. Considerando as análises realizadas com o modelo nulo EF, a comunidade provou ser aninhada, e todos os fatores avaliados se mostraram influentes no padrão de aninhamento. O aninhamento máximo foi verificado na matriz ordenada pela riqueza de espécies, seguida pela matriz ordenada pela área do fragmento (

Figura 2). A terceira matriz com maior aninhamento foi a ordenada pelo SHDI de microhabitats. A matriz construída com os fragmentos e microhabitats revelou o aninhamento dos sítios em relação a sua heterogeneidade interna. Os valores de T e NODF de cada matriz, assim como os derivados das matrizes randomizadas 1000 vezes encontram-se na Tabela 2. Os resultados para as duas métricas foram bastante semelhantes, sugerindo que para este conjunto de dados, ambas demonstram um bom desempenho na detecção do padrão aninhado.

As regressões realizadas com o ordenamento dos sítios por ocorrência de espécies em função dos demais ordenamentos demonstraram correlações positivas significativas para todos os testes (Tabela 3). Relações altamente significativas ($<0,001$) foram encontradas entre o ordenamento pela ocorrência de espécies e os ordenamentos pela área, SHDI de microhabitats e análise de correspondência. A

relação com o ordenamento pela proximidade, apesar de significativa, foi a mais fraca encontrada ($p=0.01$).

O número de presenças (ocorrência) das espécies se mostrou correlacionada positivamente com o tamanho corporal e seletividade da dieta e negativamente com a sensibilidade (Tabela 4). A seletividade da dieta contém valores de 1 a 3, sendo que espécies mais seletivas possuíam valores menores. A relação encontrada é explicada pela seguinte equação:

$$\text{Ocorrência} = 15.098 + (0.131 * \text{Tamanho corporal}) + (5.262 * \text{Seletividade da dieta}) - (6.751 * \text{Sensibilidade})$$

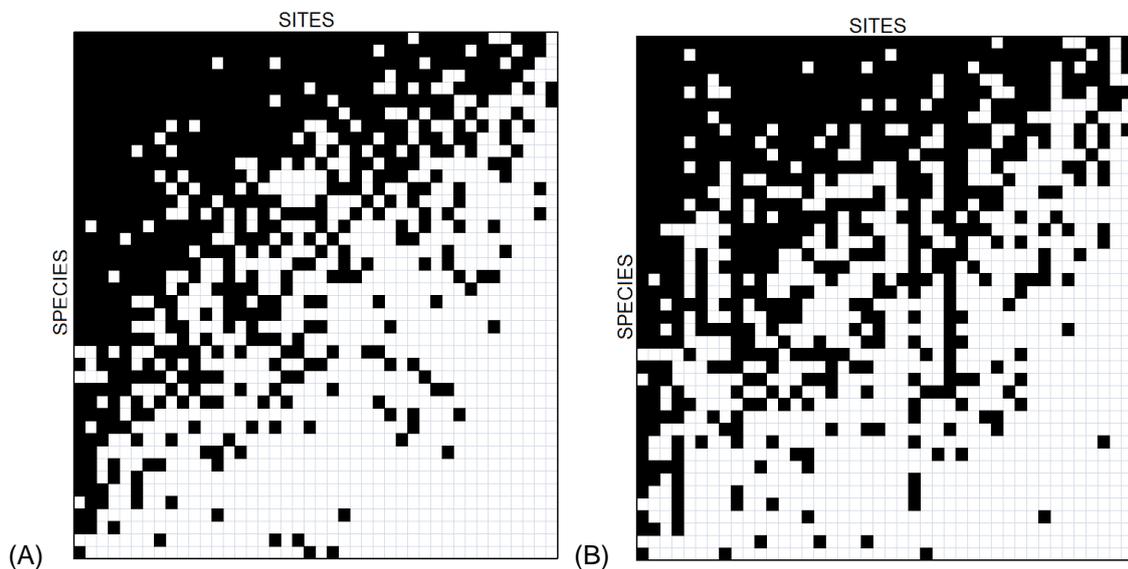


Figura 2 – Matrizes de máximo aninhamento de aves aquáticas em fragmentos de áreas úmidas.: (A) ordenada pela riqueza de espécies; (B) ordenada pela área.

Tabela 2 – Resumo das análises de aninhamento de aves aquáticas em fragmentos de áreas úmidas com matrizes de presença e ausência ordenadas por diferentes fatores: valores observados e esperados de NODF da matriz, colunas (NODF_c) e linhas (NODF_r), e Temperatura (T) da matriz obtidos com um modelo nulo EF (Fixed column and equiprobable row constrains), juntamente com valores de p e intervalos de confiança.

	Observado	Esperado	P(H0)	IC 95%
Ordenamento pela ocorrência de espécies				
NODF	74.39	38.41	0.001	35.23 - 41.42
NODF_c	75.32	51.54	0.001	50.75 - 52.49

NODFr	73.47	25.28	0.001	19.10 - 31.30
T	15.12	61.44	0.001	57.36 - 66.11
Ordenamento pela área				
NODF	67.22	33.48	0.001	30.46 - 36.77
NODFc	60.97	41.7	0.001	40.88 - 42.60
NODFr	73.47	25.26	0.001	19.30 - 31.73
T	22.59	69.26	0.001	64.76 - 73.36
Ordenamento pelo SHDI de microhabitats				
NODF	65.38	32.12	0.001	29.13 - 35.38
NODFc	57.29	38.96	0.001	38.14 - 39.86
NODFr	73.47	25.29	0.001	19.45 - 31.43
T	29.11	74.78	0.001	70.24 - 79.14
Ordenamento pelo índice de proximidade				
NODF	61.65	30.36	0.001	27.35 - 33.37
NODFc	49.84	35.36	0.001	34.60 - 36.17
NODFr	73.47	25.36	0.001	19.55 - 31.26
T	39.93	85.11	0.001	80.55 - 89.57
Ordenamento por análise de correspondência (CA)				
NODF	63.05	34.42	0.001	31.27 - 37.45
NODFc	63.18	43.52	0.001	42.70 - 44.45
NODFr	62.92	25.31	0.001	19.06 - 31.39
T	31.03	67.18	0.001	62.79 - 71.92
Sítios x Microhabitats				
NODF	59.81	34.39	0.001	32.78 - 36.34
NODFc	60.51	35.69	0.001	34.19 - 37.52
NODFr	50.8	17.44	0.001	8.79 - 26.52
T	23.25	69.41	0.001	60.48 - 79.35

Tabela 3 – Regressões com a ordenação de sítios por ocorrência de espécies em função das ordenações pelos fatores SHDI de microhabitats, Área do fragmento, Índice de proximidade e análise de correspondência (CA).

Variáveis independentes	p	B
SHDI de microhábitats	<0.001	0.6694
Área do fragmento	<0.001	0.7412
Índice de proximidade	0.011	0.3863
Análise de Correspondência (CA)	<0.001	0.7622

Tabela 4 – Regressões com a ocorrência de espécies de aves aquáticas em fragmentos de áreas úmidas em função de seus atributos biológicos.

Variáveis independentes	p	B
Tamanho corporal	0.006	0.1882
Tamanho da ninhada	0.958	0.0359
Grêmio trófico	0.454	2.1649
Especificidade de habitat	0.441	1.1434
Seletividade da dieta	0.038	5.5086
Migratório	0.683	1.6154
Residente	0.841	-0.7778
Sensitividade	0.005	-8.1379
Abundância	0.061	0.0004

De acordo com os valores de NODF, *Casmerodius albus*, *Ardea cocoi*, *Egretta thula*, *Jacana jacana*, *Gallinula chloropus*, *Phimosus infuscatus*, *Plegadis chihi* e *Dendrocygna viduata* foram as espécies que mais se desviaram do padrão aninhado, apontadas como idiossincráticas para as cinco diferentes matrizes ordenadas (Tabela 5). Estas são espécies consideradas generalistas e estão entre as mais frequentes na área de estudo. A regressão logística realizada com idiossincrasia das espécies em relação aos seus atributos biológicos e ecológicos mostrou forte influência positiva da variável “Frequência” e influência negativa da variável “Sensitividade” para a maioria das matrizes ordenadas (Tabela 6). Para a matriz de máximo aninhamento, ordenada pela ocorrência de espécies, a idiossincrasia se mostrou correlacionada com o tamanho corporal ($p=0,033$; $B=0,030$), sensibilidade ($p=0,022$; $B=-1,906$), abundância ($p=0,038$; $B=0,001$) e frequência ($p=0,001$; $B=0,174$).

Os fragmentos 3, 9, 28, 47, 53, 101 e 105 foram apontados como idiossincráticos para todas as matrizes analisadas quando utilizada a métrica NODF, no entanto ao se comparar as características destes sítios com os demais por meio de análises de variância, não foram verificadas diferenças estatísticas entre ambos (Tabela 7).

Ao se considerar as idiossincrasias apontadas pela métrica T, não foram encontradas relações significativas entre características das espécies e dos sítios e sua idiossincrasia.

Tabela 5 – Idiosincrasia das espécies de aves aquáticas em fragmentos de áreas úmidas segundo NODF para diferentes fatores de ordenamento da matriz.

Espécies	Frequência das sp.	Ocorrência de sp.	Área do fragmento	Índice de proximidade	SHDI de microhabitats	CA
<i>Gallinula chloropus</i>	31	X	X	X	X	X
<i>Casmerodius albus</i>	38	X	X	X	X	X
<i>Ardea cocoi</i>	29	X	X	X	X	X
<i>Egretta thula</i>	33	X	X	X	X	X
<i>Jacana jacana</i>	38	X	X	X	X	X
<i>Phimosus infuscatus</i>	36	X	X	X	X	X
<i>Plegadis chihi</i>	35	X	X	X	X	X
<i>Dendrocygna viduata</i>	34	X	X	X	X	X
<i>Larus maculipennis</i>	14	X	X		X	
<i>Chauna torquata</i>	21			X	X	X
<i>Dendrocygna bicolor</i>	13	X			X	
<i>Platalea ajaja</i>	15	X		X		
<i>Mycteria Americana</i>	19	X				X
<i>Butorides striatus</i>	12			X	X	
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	19			X		
<i>Callonetta leucophrys</i>	6			X		
<i>Circus buffoni</i>	15				X	
<i>Ciconia maguari</i>	29			X		
<i>Netta peposaca</i>	4			X		
<i>Podiceps major</i>	6			X		
<i>Ceryle torquata</i>	3					X
<i>Pardirallus nigricans</i>	3					X
<i>Charadrius collaris</i>	4					
<i>Pluvialis dominica</i>	7					
<i>Aramus guarauna</i>	25					
<i>Fulica leucoptera</i>	11					
<i>Anas versicolor</i>	18					
<i>Syrigma sibilatrix</i>	20					
<i>Gallinula melanops</i>	13					
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	13					
<i>Theristicus caerulensces</i>	9					
<i>Tringa melanoleuca</i>	4					
<i>Podilymbus podiceps</i>	21					
<i>Rollandia Rolland</i>	4					
<i>Gallinago paraguayiae</i>	21					
<i>Anas flavirostris</i>	17					
<i>Himantopus himantopus</i>	21					
<i>Nycticorax nycticorax</i>	28					
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	9					
<i>Aramides ypecaha</i>	12					

Espécies	Frequência das sp.	Ocorrência de sp.	Área do fragmento	Índice de proximidade	SHDI de microhabitats	CA
<i>Rynchops niger</i>	3					
<i>Sterna superciliaris</i>	12					

Tabela 6 – Regressão logística entre a idiosincrasia e os atributos biológicos de aves aquáticas em fragmentos de áreas úmidas: p, beta (B), odds ratio (OR) e intervalos de confiança mínimo e máximo (IC 2,5% e IC 97,%).

Riqueza de aves	p	B	OR	IC 2.5%	IC 97.5%
Tamanho corporal	0.033	0.03	1.031	1.005	1.064
Tamanho da ninhada	0.654	0.053	1.054	0.825	1.326
Grêmio trófico	0.511	0.361	1.435	0.518	4.703
Especificidade do habitat	0.91	0.03	1.03	0.602	1.723
Seletividade da dieta	0.174	0.693	2	0.759	5.82
Migratório	0.085	1.476	4.375	0.946	31.732
Residente	0.205	-0.883	0.414	0.1	1.601
Sensitividade	0.022	-1.906	0.149	0.021	0.617
Abundância	0.038	0.001	1.001	1	1.002
Frequência	0.001	0.174	1.191	1.089	1.347
Área do fragmento	p	B	OR	IC 2.5%	IC 97.5%
Tamanho corporal	0.268	0.014	1.014	0.988	1.041
Tamanho da ninhada	0.908	-0.015	0.985	0.739	1.256
Grêmio trófico	0.678	-0.221	0.802	0.284	2.42
Especificidade do habitat	0.884	0.041	1.042	0.587	1.792
Seletividade da dieta	0.713	0.189	1.208	0.435	3.423
Migratório	0.548	0.468	1.596	0.367	8.475
Residente	0.602	-0.38	0.684	0.159	2.919
Sensitividade	0.059	-1.558	0.211	0.03	0.866
Abundância	0.083	0.001	1.001	1	1.001
Frequência	0.001	0.217	1.242	1.115	1.46
SHDI de microhabitats	p	B	OR	IC 2.5%	IC 97.5%
Tamanho corporal	0.153	0.018	1.018	0.994	1.046
Tamanho da ninhada	0.444	0.088	1.092	0.865	1.372
Grêmio trófico	0.924	-0.048	0.953	0.36	2.688
Especificidade do habitat	0.46	0.189	1.208	0.727	2.018
Seletividade da dieta	0.973	-0.016	0.984	0.38	2.524
Migratório	0.188	0.996	2.708	0.664	13.994
Residente	0.338	-0.647	0.524	0.135	1.967
Sensitividade	0.013	-2.077	0.125	0.018	0.524
Abundância	0.048	0.001	1.001	1	1.002
Frequência	0.001	0.156	1.168	1.076	1.305
Índice de proximidade	p	B	OR	IC 2.5%	IC 97.5%
Tamanho corporal	0.031	0.033	1.033	1.006	1.069

Tamanho da ninhada	0.676	0.046	1.047	0.838	1.307
Grêmio trófico	0.669	0.207	1.229	0.484	3.338
Especificidade do habitat	0.682	0.099	1.104	0.682	1.793
Seletividade da dieta	0.326	0.448	1.566	0.648	4.004
Migratório	0.116	1.099	3	0.805	13.038
Residente	0.279	-0.693	0.5	0.138	1.741
Sensitividade	0.012	-1.674	0.187	0.044	0.62
Abundância	0.158	0	1	1	1.001
Frequência	0.004	0.108	1.114	1.041	1.212
Análise de Correspondência (CA)	p	B	OR	IC 2.5%	IC 97.5%
Tamanho corporal	0.057	0.026	1.026	1.001	1.057
Tamanho da ninhada	0.782	-0.034	0.966	0.736	1.22
Grêmio trófico	0.511	0.361	1.435	0.518	4.703
Especificidade do habitat	0.679	-0.112	0.894	0.508	1.499
Seletividade da dieta	0.371	0.442	1.556	0.597	4.299
Migratório	0.276	0.83	2.294	0.554	11.924
Residente	0.056	-1.386	0.25	0.055	0.99
Sensitividade	0.022	-1.906	0.149	0.021	0.617
Abundância	0.09	0.001	1.001	1	1.001
Frequência	0.002	0.139	1.149	1.063	1.272

Tabela 7 – Análises de Variância entre sítios idiosincráticos e aninhados para cada fator.

Fatores	p
Riqueza de espécies	0.5118
Área do fragmento	0.6731
SHDI de microhabitats	0.6925
Índice de proximidade	0.0822
Análise de Correspondência (CA)	0.6668

Discussão

Conforme postulado, o estudo demonstrou que todos os fatores considerados – área do fragmento, SHDI de microhabitats, índice de proximidade, análise de correspondência – são capazes de aninhar as assembleias de aves aquáticas, o que sugere um grau considerável de importância para todos os fatores analisados, de modo a agir em conjunto na geração do padrão aninhado. A correlação destes fatores já havia sido verificada em Guadagnin *et al.* (2009). A área e a diversidade

de microhabitats foram os fatores que geraram os padrões mais aninhados. Foi verificado que sítios com maior área e diversidade de microhabitats apresentam maior riqueza de espécies, o que condiz com a hipótese de heterogeneidade de habitats (Hutchinson, 1957; MacArthur e Wilson, 1967), que sugere que com o aumento da área, microhabitats são adicionados ao sistema, facilitando a adição de outras espécies para a assembleia (Williams, 1964; Andren, 1996; Dias, 1996). Wright e Reeves (1992) afirmam que há uma relação estatística entre aninhamento e a probabilidade de que mais espécies seriam sustentadas por um único fragmento maior do que por vários pequenos da mesma área total. Área, isolamento e heterogeneidade de microhabitats frequentemente exibem colinearidade e apresentam efeitos indiretos (Connor e McCoy, 1979; Gotelli e Graves, 1996). Foi também verificado o aninhamento dos habitats no conjunto analisado, sendo este outro fator influente na geração do padrão aninhado de espécies. Aninhamento do habitat tem sido descrito como uma possível causa do padrão aninhado (Calme e Desrochers, 1999) e se os habitats estão aninhadas as espécies poderiam seguir o mesmo padrão (Wright et al., 1998). Os mecanismos de aninhamento não são mutuamente exclusivos e qualquer combinação deles pode ser responsável pelo padrão aninhado numa dada biota (Patterson 1987; Simberloff e Martin, 1991). Assim, respondendo às hipóteses levantadas relativas ao aninhamento: (1) foi verificado que o padrão aninhado está associado ao aninhamento dos habitats, e por sua vez relacionado com o tamanho dos fragmentos; (2) o padrão aninhado está relacionado com o isolamento dos fragmentos, no entanto entre os fatores analisados, este é o que apresenta menor influencia na geração deste padrão.

As análises realizadas não detectaram características distintas para os sítios apontados como idiossincráticos. A idiossincrasia das espécies se mostrou de modo geral correlacionada principalmente com sensibilidade e freqüência. Para a matriz de máximo aninhamento, espécies mais freqüentes e abundantes, com maior tamanho corporal e com menor sensibilidade foram apontadas como idiossincráticas nos resultados gerados com a métrica NODF. São estas espécies generalistas, que apresentam uma distribuição geográfica maior que as demais espécies. Este mesmo padrão de distribuição foi verificado para espécies idiossincráticas de diatomáceas no estudo de Soininen (2008), e para macroinvertebrados aquáticos em McBendroth *et al.* (2005). A relação positiva do tamanho corporal com a idiossincrasia e freqüência das espécies vai contra outros estudos que têm demonstrado que a

massa corporal está correlacionada com o tamanho mínimo de habitat (Leck, 1979; Beier *et al.*, 2002) e é incompatível com a hipótese de que aves com maior massa corporal estarão ausentes em manchas menores (Stratford e Stouffer, 1999). No entanto, em estudos como o de Watson *et al.* (2005) foi verificado que algumas aves com reduzido tamanho corporal podem ter requisitos mínimos relativamente mais elevados de tamanho do fragmento, pois podem ser mais suscetíveis a pequenas perturbações ambientais (Johst e Brandl, 1997; Gaston e Blackburn, 2000), que ocorrem com mais frequência em pequenos remanescentes. Naugle *et al.* (2001) também afirma que espécies mais vulneráveis a perda de áreas úmidas são espécies pequenas que exploram recursos em maior escala espacial. Em síntese, no que se refere às hipóteses levantadas a respeito de idiosincrasias: (3) as espécies que se desviam do padrão aninhado apresentam atributos biológicos associados à vulnerabilidade à perda de habitat, sendo mais generalistas; (4) os fragmentos que se desviam do padrão aninhado parecem não apresentar uma estrutura de microhabitats peculiar.

As espécies com maior ocorrência possuem maior tamanho corporal, menor seletividade na dieta e menor sensibilidade a perturbações. Considerando estes fatores e a importância da área na geração do padrão aninhado, os resultados são compatíveis com a hipótese da extinção seletiva, podendo ser essa a principal força na geração do aninhamento. A colonização seletiva também pode ser considerada influente no padrão aninhado da assembleia analisada. Estudos de Cook e Quinn (1995) revelaram que grupos com alta capacidade de dispersão como aves normalmente apresentam fortes padrões aninhados de distribuição. É verificada uma hierarquia entre as espécies, de forma que as espécies generalistas que supostamente apresentam maior habilidade dispersora e resistência à extinção colonizarão tanto áreas menores quanto áreas maiores, ao passo que as especialistas provavelmente colonizarão apenas as áreas grandes (Paterson e Atmar, 1986; Gotelli e Graves, 1996). Como as diferentes causas de aninhamento não são exclusivas, a distribuição aninhada da assembleia de aves aquáticas pode ser uma consequência da extinção e colonização seletiva, e de microhabitats aninhados. No estudo de Sebastián-González *et al.* (2010) realizado com aves aquáticas em lagoas artificiais de irrigação, foram obtidos resultados semelhantes, e essas mesmas três hipóteses se revelaram como possíveis influências no padrão aninhado da comunidade.

O modelo FF se mostrou com baixo poder de detecção do aninhamento, como já documentado por outros autores (Cook e Quinn, 1998; Ulrich e Gotelli, 2007). Os resultados obtidos com o modelo EF, foram semelhantes para as duas métricas utilizadas: T e NODF. No entanto, a métrica NODF se mostrou mais consistente que a Temperatura para identificação de espécies e sítios idiossincráticos, frente às relações encontradas entre a idiossincrasia e atributos biológicos e ecológicos dos mesmos, enquanto que poucas e fracas relações foram verificadas com a idiossincrasia determinada pela Temperatura.

Visto que a base de dados foi constituída a partir de 12 censos mensais ao longo de um ano, considera-se de boa representatividade o conjunto analisado. Uma fraqueza a ser levantada consiste na alta mobilidade das aves, que por se deslocarem facilmente entre os sítios, podem não apresentar padrões de distribuição claramente aninhados. No entanto, o estudo demonstra que apesar da grande capacidade de dispersão do grupo, estas assembleias podem apresentar níveis significativos de aninhamento em função de fatores da paisagem.

Quando a extinção seletiva é a força principal que causa aninhamento, cada espécie de aves tende a ocorrer no subconjunto de fragmentos suficientemente grandes para evitar a extirpação, resultando em sequências de extinção área-dependentes altamente previsíveis (Blake, 199; Atmar e Patterson, 1993; Cutler, 1994). A natureza não-aleatória de extinção pode causar aos pequenos fragmentos ao longo do tempo, a sobrevivência de espécies generalistas e extinção de espécies raras (Patterson e Atmar, 1986; Patterson, 1987). Alguns autores sugeriram que os gerentes de conservação devem procurar minimizar aninhamento e desenvolvimento de estrutura aninhada em sistemas de reservas naturais, pois quando o aninhamento é baixo, a diversidade beta é alta (Wright e Reeves, 1992). O aninhamento, portanto, tem implicações importantes para a conservação e tem relevância direta para o debate SLOSS em estratégias de gestão e design de reservas (SLOSS debate: Simberloff, 1988).

A utilidade do aninhamento para a conservação da biodiversidade depende de metas de gestão e na força do suposto mecanismo responsável pelo aninhamento. A teoria de subconjuntos hierárquicos sugere que, na presença de uma relação espécie-área regida pela extinção seletiva, apenas manchas maiores de habitat em uma série aninhada podem proteger o conjunto completo de organismos (Patterson, 1987; Wright e Reeves, 1992; Cutler, 1994; Doak e Mills,

1994; Worthen, 1996). Considerando o dilema "uma área grande ou várias pequenas" na Biologia da Conservação (eg, Shafer 1990), certas assembléias de pequenas zonas úmidas parecem manter igual ou maior riqueza aviária ao de uma área de superfície equivalente (Craig e Beal, 1992). No entanto, os dados do estudo indicam que este não é sempre o caso, pois um grupo de pequenos fragmentos raramente tem a diversidade de espécies mesma ou maior ao de um grande fragmento, com área de superfície equivalente. Isto está relacionado com o padrão aninhado de distribuição de espécies. Na região neotropical, as áreas úmidas naturais estão desaparecendo. Muitas zonas úmidas de grande porte desapareceram, tendo sua área perdida ou sendo alteradas por atividades humanas. A fim de assegurar a existência de aves aquáticas neotropicais, torna-se necessária a boa conservação e práticas de gestão, tanto em escala local - área e heterogeneidade – quanto na escala da paisagem - o arranjo espacial de remanescentes de áreas úmidas.

Conclusão

A distribuição aninhada da assembleia de aves aquáticas pode ser uma conseqüência da extinção e colonização diferencial, e de microhabitats aninhados. O estudo demonstra que espécies que se distribuem em um padrão aninhado são mais suscetíveis à extinção, e ressalta a importância em voltar os esforços conservacionistas na região, para os ambientes com maior área disponível. Fragmentos grandes, além de serem mais ricos em microhabitats e espécies, suportam assembleias raramente encontradas em pequenos fragmentos.

Referências

ALMEIDA-NETO M.; GUIMARAES P.; GUIMARAES P. R.; LOYOLA R. D.; ULRICH W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, v. 117, p. 1227-1239, 2008.

ALMEIDA-NETO, M.; ULRICH, W. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. **Environm. Modell. Softw.**, v. 26: p. 173-178, 2011.

- ANDRÉN, H. Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypotheses? Examples from boreal bird communities. **Oikos**, v. 70, p. 489–491, 1994.
- ANDRÉN, H. Population responses to habitat fragmentation: Statistical power and the random sample hypothesis. **Oikos**, v. 76, p. 235-242, 1996.
- ARBALLO, E.; CRAVINO, J.L. Aves del Uruguay. **Manual Ornitológico**. Tomo I. Editorial Agropecuaria, Hemisfério Sur, Montevideo, 1999.
- ATMAR W.; PATTERSON, B. D. **The nestedness temperature calculator**: a visual basic program, including 294 presence/absence matrices. 1995.
- ATMAR, W.; PATTERSON, B. D. The Measure of Order and Disorder in the Distribution of Species in Fragmented Habitat. **Oecologia**, v. 96, p. 373-382, 1993.
- BEIER, P.; DRIELEN, M.V.; KANKAM, B.O. Avifaunal collapse in West African forest fragments. **Conservation Biology**, v. 16, p. 1097–1111, 2002.
- BENCKE G. A.; GUADAGNIN D. L.; MENEGHETI J. O.; DOTTO J. C. P.; LEITE T. O. **Aves**. In: Biodiversidade: Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul (eds Becker F.G., Moura L.d.A. & Ramos R.A.), p. 316-355. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2007.
- BLAKE J.G. **Manual of neotropical birds**. Univ. Chicago Press, Chicago, 1977.
- BLAKE J.G. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. **Conservation Biology**, v. 5, p. 58–66, 1991.
- BOECKLEN, W. J. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. **Oecologia**, v. 112, p. 123-142, 1997.
- BOETTCHER, R.; HAIG, S.; BRIDGES, W. Habitat-related factors affecting the distribution of nonbreeding American Avocets in coastal South Carolina. **Condor**, v. 97, p. 68-81, 1995.
- BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**, 2 edn. Funpec, Ribeirão Preto, 2006.
- BROWN, M.; DINSMORE, J. J. Implications of marsh size and isolation for marsh bird management. **J. Wildlife Manage.** v. 50, p. 392–397, 1986.
- BURNS, K. C. Patterns in the assembly of an island plant community. **Journal of Biogeography**. v. 34, p. 760-768, 2007.
- CALMÉ, S.; DESROCHERS, A. Nested bird and microhabitat assemblages in a peatland archipelago. **Oecologia**, v. 118, p. 361–370, 1999.
- CARLQUIST, S. **Island Biology**. Columbia Univ. Press, New York, 1974.

- COLEMAN, B. D. On Random Placement and Species-Area Relations. **Mathematical Bioscience**, v. 54, p. 191-215, 1981.
- CONNOR, E. F.; MCCOY, E. D. Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. **American Naturalist**, v. 113, p. 791-833, 1979.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. S. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, p. 1132–1140, 1979.
- COOK, R. R.; QUINN, J. F. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. **Oecologia**, v. 113, p.584-592, 1998.
- COOK, R. R.; QUINN, J. F. The influence of colonization in nested species subsets. **Oecologia**, v. 102, p. 413–424, 1995.
- CRAIG, R. J.; BEAL, K. G. The influence of habitat variables on marsh bird communities of the Connecticut River Estuary. **Wilson Bulletin** v. 104, p. 295–311, 1992.
- CUTLER, A. H. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. **Landscape and Urban Planning**, v. 28, p. 73-82, 1994.
- CUTLER, A. H. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. **Conserv. Biol.**, v. 5, p. 496-505, 1991.
- DARLINGTON, P. J. **Zoogeography**: The Geographical Distribution of Animals. John Wiley & Sons, New York, 1957.
- DIAMOND J. M. Island Biogeography and Conservation - Strategy and Limitations. **Science**, v.193, p. 1027-1029, 1976.
- DIAS, P. C. Sources and sinks in population biology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 326–330, 1996.
- DOAK, D. F.; MILLS, L. S. A useful role for theory in conservation. **Ecology**, v. 75, p. 615–626, 1994.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Perfectly nested or significantly nested - an important difference for conservation management. **Oikos**, v. 109,p. 485-494, 2005.
- FLEISHMAN, E.; BETRUS, C .J.; BLAIR, R. B.; MACNALLY, R.; MURPHY, D. D. Nestedness analysis and conservation planning: the importance of place, environment, and life history across taxonomic groups. **Oecologia**, v. 133, p. 78-89, 2002.
- FLEISHMAN, E.; R. MAC NALLY. Topographic determinants of faunal nestedness in Great Basin butterfly assemblages. **Conservation Biology**, v. 16, p. 422–429, 2002.

FRICK, W. F.; HAYES, J. P.; HEADY, P. A. III. Nestedness of desert bat assemblages: species composition patterns in insular and terrestrial landscapes. **Oecologia**, v. 158, p. 687–697, 2009.

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. Blackwell Science Ltd, Oxford, 2000.

GIBBS, J.P. Wetland loss and biodiversity conservation. **Conservation Biology**, v. 14, p. 314-317, 2000.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Species–area relationships**. Null models in ecology (ed. by N.J. Gotelli and G.R. Graves), p. 207–238. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1996.

GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, v. 81, p. 2606-2621, 2000.

GUADAGNIN, D. L., MALTCHIK, L.; FONSECA, C. R. Species-area relationship of Neotropical waterbird assemblages in remnant wetlands: looking at the mechanisms. **Diversity and Distributions**, v.15, p. 319-327, 2009.

GUADAGNIN, D. L.; MALTCHIK, L. Habitat and landscape factors associated with neotropical waterbird occurrence and richness in wetland fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 1231-1244, 2007.

GUADAGNIN, D. L.; PETER, A .S.; PERELLO, L. F. C.; MALTCHIK, L. Spatial and temporal patterns of waterbird assemblages in fragmented wetlands of Southern Brazil. **Waterbirds** v. 28, p. 261-272, 2005.

GUIMARÃES, P. R. ; GUIMARÃES, P. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling and Software**, v. 21, p.1512-1513, 2006.

HAIG, S. M.; MEHLMAN, D.W.; ORING, L. W. Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. **Conservation Biology**, v. 12, p. 749-75, 1998.

HAUSDORF, B.; HENNIG, C.. Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities. **Oikos**, v. 116, n.5, p. 818-828, 2007.

HIGGINS, C .L.; WILLIG, M. R.; STRAUSS, R. E. The role of stochastic processes in producing nested patterns of species distributions. **Oikos**, v. 114, p. 159–167, 2006.

HONNAY, O.; HERMY, M.; COPPIN, P. Effect of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. **Biological conservation**, v. 87, p. 73–84, 1999.

- HUBBELL, S. P. **The unified theory of biodiversity and biogeography**, Princeton University Press, Princeton, 2001.
- HUTCHINSON, G.E. Population studies: animal ecology and demography. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposium**, v. 22, p. 415–427, 1957.
- HUTCHINSON, G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. **The American Naturalist**. V. 93, p. 145–159. 1959.
- JOHST, K.; BRANDL, R. Body size and extinction risk in a stochastic environment. **Oikos**, v. 78, p. 612–617, 1997.
- LECK, C. F. Avian extinctions in an isolated tropical wetland forest preserve, Ecuador. **Auk**, v. 96, p. 343–352, 1979.
- LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: Elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, p. 237-250, 2002.
- LOMOLINO, M. V. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? **Journal of Biogeography**, v. 23, p. 699–703, 1996.
- LOO, S. E.; NALLY, R. M.; QUINN, G. P. An experimental examination of colonization as a generator of biotic nestedness. **Oecologia**, v. 132, p. 118–124, 2002.
- MACARTHUR, R.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**..Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1967.
- MARGULES, C. R. Introduction to some Australian developments in conservation evaluation. **Biological Conservation**, n. 50. p. 1-11, 1989.
- MC ABENDROTH, L.; FOGGO, A.; RUNDLE, S. D.; BILTON, D. T., Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. **J. Anim. Ecol.** v. 74, p. 41-49, 2005.
- MCCOY, E. D.; HECK JR., K. L. Some observations on the use of taxonomic similarity in large-scale biogeography. **J. Biogeogr.** v.14, p. 79-87, 1987.
- MCGARIGAL, K.; MARKS, B. J. **FRAGSTATS**: spatial patterns analysis program for quantifying landscape structure. Portland: USDA, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 122p. 1995.
- MEYER, C. F. J.; KALKO, E. K. V. Bat assemblages on Neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. **Diversity and Distributions**, v. 14, p. 644–654, 2008.

- NAUGLE, D. E.; HIGGINS, K. F.; NUSSER, S.M.; JOHNSON, W. C. Scale-dependent habitat use in three species of prairie wetland birds. **Landscape Ecology**, v. 14, p. 267–276, 1999.
- NAUGLE, D. E.; JOHNSON, R. R.; ESTEY, M.E.; HIGGINS, K. F. A landscape approach to conserving wetland bird habitat in the prairie pothole region of eastern South Dakota. **Wetlands**, v. 21, n.1, p. 1-17, 2001.
- OPDAM, P. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. **Landscape Ecology**, v. 5, p. 93–106, 1991.
- PATTERSON, B. D. Mammalian extinction and biogeography in the Southern Rocky Mountains. **Extinctions** (ed. M.H. Nitecki), p. 247–293, University of Chicago Press, Chicago, 1984.
- PATTERSON, B. D. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. **Conservation Biology**, v. 1, p. 323–334, 1987.
- PATTERSON, B. D.; ATMAR, W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 28, p. 65–82, 1986.
- PATTERSON, B. D.; BROWN, J. H. Regionally Nested Patterns of Species Composition in Granivorous Rodent Assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 18, p. 395-402, 1991.
- PATTERSON, B. D.; PACHECO, V.; SOLARI, S. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of southeastern Peru. **J. Zool.**, v. 240, p. 637-658, 1996.
- PRESLEY, S. J. *et al.* A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, p. 908–917, 2010.
- RICKLEFS, R. E.; LOVETTE, I. J. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, p. 1142-1160, 1999.
- ROSENZWEIG, L. **Species diversity in space and time**. Cambridge Univ. Press. 1995.
- SCOTT, D. A.; CARBONELL, M., compilers. **A directory of Neotropical wetlands**. I.U.C.N., Cambridge; and I.W.R.B., Slimbridge, England. 1986.
- SEBASTIÁN-GONZÁLEZ, E.; PARACUELLOS, M.; SÁNCHEZ-ZAPATA, J. A.; BOTELLA, F. Processes driving temporal dynamics in the nested pattern of waterbird communities. **Acta Oecologica**, v. 36, p. 160-165, 2010.
- SHAFER, C. L. **Nature Reserves. Island Theory and Conservation Practice**. Smithsonian Institution Press, Washington, London. 1990.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira: Uma Introdução**, 1 ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 1997.

SILLÉN, B.; SOLBRECK, C. Effects of area and habitat diversity on bird species richness in lakes. **Ornis Scandinavica** v.n. 8, p. 185-192, 1977.

SIMBERLOFF, D. The contribution of population and community biology to conservation science. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 473–511, 1988.

SIMBERLOFF, D.; LEVIN, B. Predictable sequences of species loss with decreasing island area-land birds in two archipelagos. **New Zealand Journal of Ecology**, v.. 8, p. 11–20, 1985.

SIMBERLOFF, D.; MARTIN, J. L. Nestedness of Insular Avifaunas - Simple Summary Statistics Masking Complex Species Patterns. **Ornis Fennica** v. 68, p. 178-192, 1991.

SOININEN, J. The ecological characteristics of idiosyncratic and nested diatoms. **Protist**, v. 159, p. 65-2, 2008.

STOTZ, D. F.; FITZPATRICK, J. W.; PARKER III, T. A.; MOSKOVITS, D. K. **Neotropical birds: Ecology and Conservation**. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1996.

STRATFORD, J. A.; STOUFFER, P. C. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. **Conservation Biology**, v. 13, p. 1416–1423, 1999.

TELLERIA, J. L.; SANTOS, T. Fragmentacion de habitats forestales y sus consecuencias. In: Zamora R. and Pugnaire F.I. (eds), **Ecosistemas Mediterraneos**. Analisis Funcional. Coleccion Textos Universitarios 32. Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Asociacion Espanola de Ecologia Terrestre, Granada, p. 293–317, 2001.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBORGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v 31, p. 79-92, 2004.

TIMI, J. T.; POULIN, R. Different methods, different results: temporal trends in the study of nested subset patterns in parasite communities. **Parasitology**, v. 135, p.131-138, 2008.

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.

ULRICH, W.; ALMEIDA, M.; GOTELLI, N. J. A consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos** v. 118, p. 3-17, 2009.

ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. **Oikos** v. 116, p. 2053-2061, 2007

WANG, Y.; BAO, Y.; YU, M.; XU, G.; DING, P. Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. **Diversity and Distributions**, v. 16, p. 862–873, 2010.

WATSON, J. M. D.; WHITTAKER, R. J.; FREUDENBERGER, D. Bird community responses to habitat fragmentation: how consistent are they across landscapes? **Journal of Biogeography**, v. 32, n 8, p. 1353–1370, 2005.

WELLBORN G. A.; SKELLY D. K.; WERNER E. E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 27, p. 337-363, 1996.

WILLIAMS, C. B. Patterns in Balance of Nature. Academic Press, New York, 1964.

WORTHEN, W. B.; CARSWELL, M. L.; KELLY, K. A. Nested subset structure of larval mycophagous fly assemblages: nestedness in a non-island system. **Oecologia**, v. 107, p. 257–264, 1996.

WRIGHT, D. H.; PATTERSON, B. D.; MIKKELSON, G. M.; CUTLER, A.; ATMAR, W. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia** v. 113, p. 1-20, 1998.

WRIGHT, D. H.; REEVES, J. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. **Oecologia**, v. 92, p. 416–428, 1992.

CONCLUSÃO

Em relação à estruturação do padrão aninhado de aves aquáticas em fragmentos de áreas úmidas foi verificado que, (1) o aninhamento está associado ao aninhamento dos habitats, e por sua vez relacionado com o tamanho dos fragmentos; (2) que o padrão aninhado está relacionado com o isolamento dos fragmentos, no entanto entre os fatores analisados, este é o que apresenta menor influência na geração deste padrão; (3) que as espécies que se desviam do padrão aninhado apresentam atributos biológicos associados à vulnerabilidade à perda de habitat, sendo mais generalistas; (4) que os fragmentos que se desviam do padrão aninhado parecem não apresentar uma estrutura de microhabitats peculiar.

A distribuição aninhada da assembleia de aves aquáticas pode ser uma consequência da extinção e colonização diferencial, e de microhabitats aninhados. O estudo demonstra que espécies que se distribuem em um padrão aninhado são mais suscetíveis à extinção, e ressalta a importância da conservação de grandes fragmentos que, além de serem mais ricos em microhabitats e espécies, suportam assembleias raramente encontradas em pequenos fragmentos. A fim de assegurar a existência de aves aquáticas neotropicais, torna-se necessária a boa conservação e práticas de gestão, tanto em escala local - área e heterogeneidade – quanto na escala da paisagem - o arranjo espacial de remanescentes de áreas úmidas.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA-NETO M.; GUIMARAES P.; GUIMARAES P. R.; LOYOLA R. D.; ULRICH W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, v. 117, p. 1227-1239, 2008.
- ALMEIDA-NETO, M.; ULRICH, W. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. **Environm. Modell. Softw.**, v. 26: p. 173-178, 2011.
- ANDRÉN, H. Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypotheses? Examples from boreal bird communities. **Oikos**, v. 70, p. 489–491, 1994.
- ANDRÉN, H. Population responses to habitat fragmentation: Statistical power and the random sample hypothesis. **Oikos**, v. 76, p. 235-242, 1996.
- ARBALLO, E.; CRAVINO, J.L. Aves del Uruguay. **Manual Ornitológico**. Tomo I. Editorial Agropecuaria, Hemisfério Sur, Montevideo, 1999.
- ATMAR W.; PATTERSON, B. D. **The nestedness temperature calculator**: a visual basic program, including 294 presence/absence matrices. 1995.
- ATMAR, W.; PATTERSON, B. D. The Measure of Order and Disorder in the Distribution of Species in Fragmented Habitat. **Oecologia**, v. 96, p. 373-382, 1993.
- BARRETT, G. W., FORD, H. A. AND RECHER, H. F. Conservation of woodland birds in a fragmented rural landscape. **Pacific Conservation Biology**, v. 1, p. 245-256, 1994.
- BEIER, P.; DRIELEN, M.V.; KANKAM, B.O. Avifaunal collapse in West African forest fragments. **Conservation Biology**, v. 16, p. 1097–1111, 2002.
- BENCKE G. A.; GUADAGNIN D. L.; MENEGHETI J. O.; DOTTO J. C. P.; LEITE T. O. **Aves**. In: Biodiversidade: Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul (eds Becker F.G., Moura L.d.A. & Ramos R.A.), p. 316-355. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2007.
- BERGLUND, H.; JONSSON, B. G. Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. **Biological Conservation**, v. 112, p. 319–328, 2003.
- BLAKE J. G.; KARR J. R. Breeding Birds of Isolated Woodlots - Area and Habitat Relationships. **Ecology**, v. 68, p. 1724-1734, 1987.
- BLAKE J.G. **Manual of neotropical birds**. Univ. Chicago Press, Chicago, 1977.

- BOECKLEN, W. J. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. **Oecologia**, v. 112, p. 123-142, 1997.
- BOETTCHER, R.; HAIG, S.; BRIDGES, W. Habitat-related factors affecting the distribution of nonbreeding American Avocets in coastal South Carolina. **Condor**, v. 97, p. 68-81, 1995.
- BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**, 2 edn. Funpec, Ribeirão Preto, 2006.
- BROWN, M.; DINSMORE, J. J. Implications of marsh size and isolation for marsh bird management. **J. Wildlife Manage.** v. 50, p. 392–397, 1986.
- BURNS, K. C. Patterns in the assembly of an island plant community. **Journal of Biogeography**. v. 34, p. 760-768, 2007.
- CALMÉ, S.; DESROCHERS, A. Nested bird and microhabitat assemblages in a peatland archipelago. **Oecologia**, v. 118, p. 361–370, 1999.
- CARLQUIST, S. **Island Biology**. Columbia Univ. Press, New York, 1974.
- COLEMAN, B. D. On Random Placement and Species-Area Relations. **Mathematical Bioscience**, v. 54, p. 191-215, 1981.
- CONNOR, E. F.; MCCOY, E. D. Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. **American Naturalist**, v. 113, p. 791-833, 1979.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. S. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, p. 1132–1140, 1979.
- COOK, R. R.; QUINN, J. F. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. **Oecologia**, v. 113, p.584-592, 1998.
- COOK, R. R.; QUINN, J. F. The influence of colonization in nested species subsets. **Oecologia**, v. 102, p. 413–424, 1995.
- CRAIG, R. J.; BEAL, K. G. The influence of habitat variables on marsh bird communities of the Connecticut River Estuary. **Wilson Bulletin** v. 104, p. 295–311, 1992.
- CUTLER, A. H. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. **Landscape and Urban Planning**, v. 28, p. 73-82, 1994.
- CUTLER, A. H. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. **Conserv. Biol.**, v. 5, p. 496-505, 1991.
- DARLINGTON, P. J. **Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals**. John Wiley & Sons, New York, 1957.

- DIAMOND J. M. Island Biogeography and Conservation - Strategy and Limitations. **Science**, v.193, p. 1027-1029, 1976.
- DIAS, P. C. Sources and sinks in population biology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 326–330, 1996.
- DIDHAM, R. K.; GHAZOUL, J.; STORK, N. E.; DAVIS, A. J. Insects in fragmented forests: A functional approach. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, p. 255-260, 1996.
- FAIRBAIRN, S. E.; DINSMORE, J. J. Local and landscape-level influences on wetland bird communities of the prairie pothole region of Iowa, USA. **Wetlands**, v. 21, p. 41-47, 2001.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Perfectly nested or significantly nested - an important difference for conservation management. **Oikos**, v. 109,p. 485-494, 2005.
- FLEISHMAN, E.; BETRUS, C .J.; BLAIR, R. B.; MACNALLY, R.; MURPHY, D. D. Nestedness analysis and conservation planning: the importance of place, environment, and life history across taxonomic groups. **Oecologia**, v. 133, p. 78-89, 2002.
- FLEISHMAN, E.; R. MAC NALLY. Topographic determinants of faunal nestedness in Great Basin butterfly assemblages. **Conservation Biology**, v. 16, p. 422–429, 2002.
- FRICK, W. F.; HAYES, J. P.; HEADY, P. A. III. Nestedness of desert bat assemblages: species composition patterns in insular and terrestrial landscapes. **Oecologia**, v. 158, p. 687–697, 2009.
- GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. Blackwell Science Ltd, Oxford, 2000.
- GIBBS, J.P. Wetland loss and biodiversity conservation. **Conservation Biology**, v. 14, p. 314-317, 2000.
- GOTELLI, N, .J.; GRAVES, G. R. **Species–area relationships**. Null models in ecology (ed. by N.J. Gotelli and G.R. Graves), p. 207–238. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1996.
- GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, v. 81, p. 2606-2621, 2000.
- GUADAGNIN, D. L., MALTCHIK, L.; FONSECA, C. R. Species-area relationship of Neotropical waterbird assemblages in remnant wetlands: looking at the mechanisms. **Diversity and Distributions**, v.15, p. 319-327, 2009.
- GUADAGNIN, D. L.; MALTCHIK, L. Habitat and landscape factors associated with neotropical waterbird occurrence and richness in wetland fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 1231-1244, 2007.

- GUADAGNIN, D. L.; PETER, A .S.; PERELLO, L. F. C.; MALTCHIK, L. Spatial and temporal patterns of waterbird assemblages in fragmented wetlands of Southern Brazil. **Waterbirds** v. 28, p. 261-272, 2005.
- GUIMARÃES, P. R. ; GUIMARÃES, P. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling and Software**, v. 21, p.1512-1513, 2006.
- HAIG, S. M.; MEHLMAN, D.W.; ORING, L. W. Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. **Conservation Biology**, v. 12, p. 749-75, 1998.
- HAUSDORF, B.; HENNIG, C.. Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities. **Oikos**, v. 116, n.5, p. 818-828, 2007.
- HIGGINS, C .L.; WILLIG, M. R.; STRAUSS, R. E. The role of stochastic processes in producing nested patterns of species distributions. **Oikos**, v. 114, p. 159–167, 2006.
- HINSLEY, S. A.; BELLAMY, P. E.; NEWTON, I.; SPARKS, T. H. Habitat and Landscape Factors Influencing the Presence of Individual Breeding Bird Species in Woodland Fragments. **Journal of Avian Biology**, v. 26, p. 94-104, 1995.
- HOBSON, K. A.; BAYNE, E. Effects of forest fragmentation by agriculture on avian communities in the southern boreal mixed woods of western Canada. **Wilson Bulletin**, v. 112, p. 373-387, 2000.
- HONNAY, O.; HERMY, M.; COPPIN, P. Effect of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. **Biological conservation**, v. 87, p. 73–84, 1999.
- HUBBELL, S. P. **The unified theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton, 2001.
- HUTCHINSON, G.E. Population studies: animal ecology and demography. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposium**, v. 22, p. 415–427, 1957.
- HUTCHINSON, G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. **The American Naturalist**. V. 93, p. 145–159. 1959.
- JARVINEN, O. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves. **Oikos**, v. 38, p. 301-7, 1982.
- JOHST, K.; BRANDL, R. Body size and extinction risk in a stochastic environment. **Oikos**, v. 78, p. 612–617, 1997.
- LANDE, R. Extinction Thresholds in Demographic-Models of Territorial Populations. **American Naturalist** v. 130, p. 624-635, 1987.

- LECK, C. F. Avian extinctions in an isolated tropical wetland forest preserve, Ecuador. **Auk**, v. 96, p. 343–352, 1979.
- LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: Elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, p. 237-250, 2002.
- LOMOLINO, M. V. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? **Journal of Biogeography**, v. 23, p. 699–703, 1996.
- LOO, S. E.; NALLY, R. M.; QUINN, G. P. An experimental examination of colonization as a generator of biotic nestedness. **Oecologia**, v. 132, p. 118–124, 2002.
- MACARTHUR, R.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1967.
- MARGULES, C. R. Introduction to some Australian developments in conservation evaluation. **Biological Conservation**, n. 50. p. 1-11, 1989.
- MC ABENDROTH, L.; FOGGO, A.; RUNDLE, S. D.; BILTON, D. T., Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. **J. Anim. Ecol.** v. 74, p. 41-49, 2005.
- MCCOY, E. D.; HECK JR., K. L. Some observations on the use of taxonomic similarity in large-scale biogeography. **J. Biogeogr.** v.14, p. 79-87, 1987.
- MCGARIGAL, K.; MARKS, B. J. **FRAGSTATS**: spatial patterns analysis program for quantifying landscape structure. Portland: USDA, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 122p. 1995.
- MEYER, C. F. J.; KALKO, E. K. V. Bat assemblages on Neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. **Diversity and Distributions**, v. 14, p. 644–654, 2008.
- NAUGLE, D. E.; HIGGINS, K. F.; NUSSER, S.M.; JOHNSON, W. C. Scale-dependent habitat use in three species of prairie wetland birds. **Landscape Ecology**, v. 14, p. 267–276, 1999.
- NAUGLE, D. E.; JOHNSON, R. R.; ESTEY, M.E.; HIGGINS, K. F. A landscape approach to conserving wetland bird habitat in the prairie pothole region of eastern South Dakota. **Wetlands**, v. 21, n.1, p. 1-17, 2001.
- OPDAM, P. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. **Landscape Ecology**, v. 5, p. 93–106, 1991.
- PATTERSON, B. D. Mammalian extinction and biogeography in the Southern Rocky Mountains. **Extinctions** (ed. M.H. Nitecki), p. 247–293, University of Chicago Press, Chicago, 1984.

- PATTERSON, B. D. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. **Conservation Biology**, v. 1, p. 323–334, 1987.
- PATTERSON, B. D.; ATMAR, W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 28, p. 65–82, 1986.
- PATTERSON, B. D.; BROWN, J. H. Regionally Nested Patterns of Species Composition in Granivorous Rodent Assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 18, p. 395-402, 1991.
- PATTERSON, B. D.; PACHECO, V.; SOLARI, S. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of southeastern Peru. **J. Zool.**, v. 240, p. 637-658, 1996.
- PRESLEY, S. J. *et al.* A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, p. 908–917, 2010.
- PULLIAM, H.R.; DUNNING, J. N. Demographic processes: population dynamics on heterogenous landscapes. In: **Principles of conservation biology** (eds Meffe G.K. & Carroll C.R.), p. 203-232. Sinauer Associates, Sunderland., 1997.
- QUINN, J. F.; HARRISON, S. P. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. **Oecologia**, v. 75, p. 132-140, 1988.
- RICKLEFS, R. E.; LOVETTE, I. J. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, p. 1142-1160, 1999.
- RIFFELL, S. K., KEAS, B. E.; BURTON, T. M. Area- and habitat relationships of birds in Great Lakes coastal wet meadows. **Wetlands**, v. 21, p. 492–507, 2001.
- ROSENBLATT, D. L.; HESKE, E. J.; NELSON, S. L. *et al.* Forest fragments in east-central Illinois: Islands or habitat patches for mammals? **Am. Midl. Nat.**, v.141:, p.115-123, 1999.
- ROSENZWEIG, L. **Species diversity in space and time**. Cambridge Univ. Press. 1995.
- SCOTT, D. A.; CARBONELL, M., compilers. **A directory of Neotropical wetlands**. I.U.C.N., Cambridge; and I.W.R.B., Slimbridge, England. 1986.
- SEBASTIÁN-GONZÁLEZ, E.; PARACUELLOS, M.; SÁNCHEZ-ZAPATA, J. A.; BOTELLA, F. Processes driving temporal dynamics in the nested pattern of waterbird communities. **Acta Oecologica**, v. 36, p. 160-165, 2010.
- SHAFER, C. L. **Nature Reserves. Island Theory and Conservation Practice**. Smithsonian Institution Press, Washington, London. 1990.

- SICK, H. **Ornitologia Brasileira: Uma Introdução**, 1 ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 1997.
- SILLÉN, B.; SOLBRECK, C. Effects of area and habitat diversity on bird species richness in lakes. **Ornis Scandinavica** v.n. 8, p. 185-192, 1977.
- SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. Island biogeography in theory and conservation practice. **Science**, v. 191, p. 285–286, 1976.
- SIMBERLOFF, D.; LEVIN, B. Predictable sequences of species loss with decreasing island area-land birds in two archipelagos. **New Zealand Journal of Ecology**, v.. 8, p. 11–20, 1985.
- SIMBERLOFF, D.; MARTIN, J. L. Nestedness of Insular Avifaunas - Simple Summary Statistics Masking Complex Species Patterns. **Ornis Fennica** v. 68, p. 178-192, 1991.
- SOININEN, J. The ecological characteristics of idiosyncratic and nested diatoms. **Protist**, v. 159, p. 65-2, 2008.
- SOULE, M. E.; SIMBERLOFF, D. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? **Biol. Conserv.**, v. 35, p.19-40, 1986.
- STOTZ, D. F.; FITZPATRICK, J. W.; PARKER III, T. A.; MOSKOVITS, D. K. **Neotropical birds: Ecology and Conservation**. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1996.
- STRATFORD, J. A.; STOUFFER, P. C. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. **Conservation Biology**, v. 13, p. 1416–1423, 1999.
- TELLERIA, J. L.; SANTOS, T. Fragmentacion de habitats forestales y sus consecuencias. In: Zamora R. and Pugnaire F.I. (eds), **Ecosistemas Mediterraneos**. Analisis Funcional. Coleccion Textos Universitarios 32. Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Asociacion Espanola de Ecologia Terrestre, Granada, p. 293–317, 2001.
- TERBORGH, J. Preservation of Natural Diversity - Problem of Extinction Prone Species. **Bioscience** v. 24, p. 715-722, 1974.
- TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBORGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v 31, p. 79-92, 2004.
- TIMI, J. T.; POULIN, R. Different methods, different results: temporal trends in the study of nested subset patterns in parasite communities. **Parasitology**, v. 135, p.131-138, 2008.

- 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.
- TWOREK, S. Local extinction, colonisation and turnover rates of breeding birds in fragmented landscapes: differences between migratory guilds. **Ornis Fennica** v. 80, p. 49-62, 2003.
- ULRICH, W.; ALMEIDA, M.; GOTELLI, N. J. A consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos** v. 118, p. 3-17, 2009.
- ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. **Oikos** v. 116, p. 2053-2061, 2007
- WANG, Y.; BAO, Y.; YU, M.; XU, G.; DING, P. Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. **Diversity and Distributions**, v. 16, p. 862–873, 2010.
- WATSON, J. M. D.; WHITTAKER, R. J.; FREUDENBERGER, D. Bird community responses to habitat fragmentation: how consistent are they across landscapes? **Journal of Biogeography**, v. 32, n 8, p. 1353–1370, 2005.
- WELLBORN G. A.; SKELLY D. K.; WERNER E. E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 27, p. 337-363, 1996.
- WILLIAMS, C. B. *Patterns in Balance of Nature*. Academic Press, New York, 1964.
- WORTHEN, W. B.; CARSWELL, M .L.; KELLY, K. A. Nested subset structure of larval mycophagous fly assemblages: nestedness in a non-island system. **Oecologia**, v. 107, p. 257–264, 1996.
- WRIGHT, D. H.; PATTERSON, B. D.; MIKKELSON, G. M.; CUTLER, A.; ATMAR, W. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia** v. 113, p. 1-20, 1998.
- WRIGHT, D. H.; REEVES, J. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. **Oecologia** v. 92, p. 416–428, 1992.

APÊNDICES

Apêndice A – Atributos biológicos das espécies de aves aquáticas. Fonte: Arballo e Cravino (1999), Bencke et al. (2007), Blake (1977), Sick (1997) e Stotz et al. (1996)

Espécies	Tamanho (cm)	Tamanho da ninhada (número de ovos)	Grêmio trófico (1-consumidor primário, 2-consumidor secundário, 3-consumidor terciário)	Especificidade de habitat (número de habitats utilizados)	Seletividade da dieta	Padrão de deslocamento	Comportamento migratório (0-ausente, 1-presente)	Comportamento residente (0-ausente, 1-presente)	Sensitividade (1-baixa, 2 - média, 3-alta)
<i>Anas flavirostris</i>	41.5	11	2	3	vegetais, invertebrados (2)	residente	0	1	2
<i>Anas versicolor</i>	40	9	2	2	vegetais, invertebrados (2)	residente	0	1	1
<i>Aramides ypecaha</i>	46	6	2	2	vegetais, invertebrados (2)	residente	0	1	2
<i>Aramus guarauna</i>	70	7	3	1	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	migratório	1	0	2
<i>Ardea cocoi</i>	125	4	3	3	invertebrados, vertebrados (2)	residente	0	1	1
<i>Butorides striatus</i>	36	4	3	5	invertebrados, vertebrados(2)	migratório	1	0	1
<i>Callonetta leucophrys</i>	30	9	1	2	Vegetais (1)	residente	0	1	2
<i>Casmerodius albus</i>	88	4	3	5	invertebrados, vertebrados (2)	migratório	1	0	1
<i>Ceryle torquata</i>	42	4	3	4	Vertebrados (1)	migratório	1	0	1
<i>Charadrius collaris</i>	15	2	2	2	Invertebrados (1)	residente	0	1	3
<i>Chauna torquata</i>	80	6	1	1	Vegetais (1)	migratório	1	0	1
<i>Ciconia maguari</i>	140	3	3	4	invertebrados, vertebrados (2)	residente	0	1	1
<i>Circus buffoni</i>	50	5	3	4	Vertebrados (1)	residente	0	1	2
<i>Dendrocygna bicolor</i>	48	12	2	2	vegetais, invertebrados (2)	residente / migratório	1	1	1
<i>Dendrocygna viduata</i>	44	12	2	3	vegetais, invertebrados (2)	residente / migratório	1	1	1
<i>Egretta thula</i>	54	4	3	5	invertebrados, vertebrados (2)	residente	0	1	1
<i>Fulica leucoptera</i>	42	9	1	2	Vegetais (1)	residente / migratório	1	1	2
<i>Gallinago paraguaiæ</i>	30	2	2	2	vegetais, invertebrados (2)	residente / migratório	1	1	1
<i>Gallinula chloropus</i>	87	9	2	1	vegetais, invertebrados (2)	migratório	1	0	1

Espécies	Tamanho (cm)	Tamanho da ninhada (número de ovos)	Grémio trófico (1-consumidor primário, 2-consumidor secundário, 3-consumidor terciário)	Especificidade de habitat (número de habitats utilizados)	Seletividade da dieta	Padrão de deslocamento	Comportamento migratório (0-ausente, 1-presente)	Comportamento residente (0-ausente, 1-presente)	Sensitividade (1-baixa, 2 - média, 3-alta)
<i>Gallinula melanops</i>	25	4	1	2	Vegetais (1)	residente	0	1	2
<i>Himantopus himantopus</i>	38	4	3	3	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	residente	0	1	2
<i>Jacana jacana</i>	23	4	3	1	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	migratório	1	0	1
<i>Larus maculipennis</i>	42	4	2	4	Invertebrados (1)	residente / migratório	1	1	1
<i>Mycteria Americana</i>	95	4	3	3	invertebrados, vertebrados (2)	migratório	1	0	1
<i>Netta peposaca</i>	55	12	3	2	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	migratório	1	0	1
<i>Nycticorax nycticorax</i>	60	4	3	5	invertebrados, vertebrados (2)	residente	0	1	1
<i>Pardirallus nigricans</i>	31	3	3	1	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	residente	0	1	2
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	30	6	3	1	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	residente	0	1	2
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	15	5	3	3	invertebrados, vertebrados (2)	residente / migratório	1	1	1
<i>Phimosus infuscatus</i>	54	3	2	1	vegetais, invertebrados (2)	migratório	1	0	2
<i>Platalea ajaja</i>	87	3	3	2	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	migratório	1	0	2
<i>Plegadis chihi</i>	53	3	3	1	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	migratório	1	0	1
<i>Pluvialis dominica</i>	26	4	2	2	Invertebrados (1)	migratório	1	0	1
<i>Podiceps major</i>	61	3	3	2	invertebrados, vertebrados (2)	residente / migratório	1	1	2
<i>Podilymbus podiceps</i>	33	6	3	2	vegetais, invertebrados, vertebrados (3)	residente / migratório	1	1	2
<i>Rollandia Rolland</i>	30.5	6	3	1	invertebrados, vertebrados (2)	residente	0	1	2
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	41	3	2	1	Invertebrados (1)	migratório	1	0	1
<i>Rynchops niger</i>	50	3	3	2	invertebrados, vertebrados (2)	migratório	1	0	3
<i>Sterna superciliaris</i>	25	2	3	3	invertebrados, vertebrados (2)	migratório	1	0	3
<i>Syrigma sibilatrix</i>	53	3	3	5	invertebrados, vertebrados (2)	residente	0	1	2
<i>Theristicus caerulescens</i>	73	3	2	3	Invertebrados (1)	migratório	1	0	2

Espécies	Tamanho (cm)	Tamanho da ninhada (número de ovos)	Grémio trófico (1-consumidor primário, 2-consumidor secundário, 3-consumidor terciário)	Especificidade de habitat (número de habitats utilizados)	Seletividade da dieta	Padrão de deslocamento	Comportamento migratório (0-ausente, 1-presente)	Comportamento residente (0-ausente, 1-presente)	Sensitividade (1-baixa, 2 - média, 3-alta)
<i>Tringa melanoleuca</i>	35	4	2	4	Invertebrados (1)	migratório	1	0	1