

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA –INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA (ECOLOGIA)

**Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em
florestas primárias e secundárias da Amazônia Central**

Aída Izabela Rodrigues Repolho

Manaus, Amazonas

Novembro, 2012

Aída Izabela Rodrigues Repolho

Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em florestas primárias e secundárias da Amazônia Central

Orientador: Gonçalo Ferraz

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

Manaus, Amazonas
Novembro, 2012

Bancas examinadoras

Banca examinadora não-presencial:

Cintia Cornelius (Universidade Federal do Amazonas)

Parecer: Aprovada

Michael Schaub (Swiss Ornithological Institute, Suíça)

Parecer: Aprovada

Renata Durães (Tulane University, Estados Unidos)

Parecer: Aprovada com correções

Banca examinadora presencial

Paulo Estefano Dineli Bobrowiec (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)

Parecer: Aprovada

Sérgio Henrique Borges (Fundação Vitória Amazônica)

Parecer: Aprovada

Thierry Ray Jehlen Gasnier (Universidade Federal do Amazonas)

Parecer: Aprovada

R425

Repolho, Aída Izabela Rodrigues

Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em florestas primárias e secundárias da Amazônia Central / Aida Izabela Rodrigues Repolho.--- Manaus : [s.n.], 2012.
vii, 55 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2012

Orientador : Gonçalo Ferraz

Área de concentração : Ecologia

1. Thamnophilidae. 2. Formigas-de-correição. 3. Dinâmica de populações. 4. Floresta primária. 5. Floresta secundária. I. Título.

CDD 19. ed 599.74

Sinopse:

Estudou-se a fidelidade ao sítio de aves que seguem formigas-de-correição e aves de bandos mistos. A fidelidade foi estimada através de parâmetros de sobrevivência e de movimentação entre florestas primárias e secundárias.

Palavras-chave: capoeira, sobrevivência, matriz.

Dedico esse trabalho aos meus
pais, Adarcylene e Carlos
Tadeu.

Agradecimentos

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) pelo apoio logístico. Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do INPA pela oportunidade e apoio logístico. Ao Centro Nacional de Pesquisas para Conservação de Aves Silvestres CEMAVE/ICMBio pela eficiência na análise do projeto e concessão das autorizações e anilhas, em especial à Manuella de Souza pela pronta disposição em ajudar. À Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado do Amazonas (FAPEAM) pela bolsa concedida. À *Idea Wild* pelo financiamento de parte dos equipamentos de campo.

Meu agradecimento e admiração ao meu orientador, Gonçalo Ferraz, por esses dois anos de dedicação, confiança, paciência e entusiasmo com o projeto e com seus alunos. E, principalmente, por me propor desafios constantes durante esse projeto. Obviamente, muitos dos *insights* desse trabalho partiram do Gonçalo e eu não poderia deixar de atribuí-lo grande parte dos méritos desse trabalho.

Ao João Vitor Campos e Silva (JB), cujo trabalho de dissertação inspirou esse projeto, confiando a mim os dados coletados por ele em 2009; e quem esteve sempre, com muito entusiasmo, disposto a ajudar em todos os momentos de realização deste projeto; desde busca por patrocínio, planejamento de campo e tudo mais que a minha inexperiência não permitisse pensar sozinha.

A todos que me ajudaram em campo: Letícia Soares, Valesca Chaves, Fernanda Meirelles, Leo Marajó, Seu Jairo e Ricardo Rocha, em especial ao Osmaildo pela companhia e imensurável suporte na maioria das campanhas.

Agradeço especialmente ao Phil Stouffer e seus alunos Jared Wolfe, Luke Powell e Karl Mokross, que muito me apoiaram desde a concepção deste projeto. Em especial ao Luke Powell, pela ajuda nos pedidos de financiamento e quem teve imensa paciência em ensinar-me a trabalhar com aves em campo, todo o treinamento foi fundamental para o sucesso do meu campo.

Aos colegas do laboratório de Ecologia de Populações (Francisco Diniz, Gabriel McCrate, Thiago Belisário, Juliana Bonanomi), em especial à Tatiana Straatmann com quem pude compartilhar cada passo e realização desse projeto; e à Sandra Martins e Ulisses Camargo pelas inúmeras ajudas em diversas etapas desse projeto.

Aos revisores da dissertação e membros da defesa presencial: Renata Durães, Cintia Cornelius, Michael Schaub, Paulo Bobrowiec, Sérgio Borges e Thierry Gasnier pelas valiosas críticas.

A todas as pessoas que de alguma forma ajudaram na realização desse projeto: Mariana Tolentino, Juruna, Flecha, Wanner Medeiros, Mario Conh-Haft, Christian Andretti, Marina Anciães, Tânia Sanaiotti, Rosemary Vieira, James Nichols, Rémi Choquet, Roger Pradel e Pedro Pólvora.

E finalmente, aos meus pais Adarcyline e Carlos e ao meu irmão Heitor, que muitas vezes ajudaram financeiramente na execução desse projeto, e especialmente pelo apoio incondicional à minha educação profissional.

Resumo

A fidelidade ao sítio, ou mensurável como a probabilidade de um animal retornar ou permanecer em um sítio previamente ocupado, tem importantes implicações para a ciência e manejo da vida selvagem. Em teoria observamos alta fidelidade em condições específicas, quando os recursos são homoganeamente distribuídos e disponíveis durante o tempo de vida de um indivíduo. Essas condições, no entanto, são frequentemente não cumpridas. Este trabalho baseia-se na hipótese de baixa fidelidade ao sítio para aves que seguem formigas-de-correição, um recurso imprevisível e de distribuição heterogênea em florestas da Amazônia Central. Testamos as previsões de que a fidelidade ao sítio em aves seguidoras de formigas-de-correição é: 1) mais baixa em florestas secundárias do que primárias; 2) mais baixa para seguidores obrigatórios do que facultativos e, 3) mais baixa entre espécies seguidoras do que entre espécies não seguidoras da mesma família, hábitat e tamanho. O estudo foi realizado em duas parcelas de floresta primária e uma parcela de floresta secundária da área do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), ao norte de Manaus. As aves foram capturadas em redes de neblina distribuídas aleatoriamente nas parcelas e receberam anilhas numeradas fornecidas pelo Centro de Pesquisa para Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE). A amostragem foi feita ao longo de seis campanhas mensais. Os dados foram analisados sob uma abordagem Bayesiana utilizando um modelo multi-estados de marcação-e-recaptura para estimar parâmetros de sobrevivência, recaptura e movimentação entre parcelas de floresta primária e secundária. Contrário às nossas expectativas, as aves seguidoras de formigas-de-correição foram mais fiéis ao sítio de floresta secundária do que aos sítios de floresta primária. Na floresta secundária, as espécies não seguidoras de formigas aparentaram menor fidelidade ao sítio do que as seguidoras; no entanto, é possível que esta diferença seja influenciada pela quantidade de aves jovens de espécies não seguidoras utilizando a floresta secundária. Este estudo sugere que a floresta secundária com 25-30 anos de idade já é utilizada pelas aves seguidoras de formigas de forma semelhante às áreas de floresta primária adjacente.

Palavras-chave: fidelidade ao sítio, floresta secundária, bandos mistos, modelos multi-estados, formigas-de-correição

Abstract

Site fidelity by army ant-following birds in primary and secondary forests of the Central Amazon

Site-fidelity, measurable as the probability that animals return to or remain in a previously occupied site, has important implications for wildlife science and management. Theory suggests high faithfulness under specific conditions where homogeneously-distributed resources are available throughout the lifetime of an individual. These conditions, nonetheless, are frequently not fulfilled. We hypothesized the lack of site-fidelity among Amazon tropical-forest ant-following birds that rely on unpredictable and heterogeneously distributed resources. This study tested the predictions that site-fidelity among ant-following birds is: 1) lower in secondary than in primary forest sites, 2) lower for obligate ant-followers than for facultative ant-followers and, 3) lower for ant-followers than for non-ant-following species of the same family, habitat, and size. We used a Bayesian approach in a multi-state mark-recapture model to estimate survival, recapture and transitions probabilities between primary forest and secondary growth sites. We measured site fidelity in two alternative ways: a) apparent survival probability at a given site; and b) as the probability of remaining at a given site at time $t+1$, given that the individual was at the same site at time t and survived from t to $t+1$. Contrary to our expectation ant-followers were more site-faithful to secondary forest than to old growth; nonetheless, low recapture rates in secondary forest suggest that individuals may have to move more to find colonies and satisfy their prey needs in secondary forest than in primary forest. The apparent survival of non ant-followers in secondary growth was lower than the apparent survival of ant-followers in the same environment; yet, we believe that non-ant-following adults with territories established in secondary forest will be as faithful to their site as are non-ant-following adults with territories in old growth. This study suggests that ant-following birds use the 25-30 year secondary growth in our study area with the same or higher site-fidelity that they have to adjacent old growth forest.

Keywords: site fidelity, ant-following birds, mixed flock, secondary forest, multi-state model

Sumário

1. Introdução	1
2. Objetivo Geral	5
2.1 Objetivos Específicos	5
3. Capítulo 1	6
3.1 <i>Abstract</i>	8
3.2 <i>Introduction</i>	9
3.3 <i>Material and Methods</i>	12
- <i>Study Area and sampling design</i>	12
- <i>Focal species</i>	12
- <i>Data Analysis</i>	14
3.4 <i>Results</i>	16
3.5 <i>Discussion</i>	18
3.6 <i>Conclusion</i>	22
3.7 <i>Figure and tables</i>	24
3.8 <i>References</i>	30
4. Conclusão	34
5. Apêndices	36

Introdução

Todos os seres vivos se movem em algum momento do seu ciclo de vida, através de processos que atuam em diferentes escalas espaço-temporais. Plantas, animais ou microorganismos podem se movimentar na paisagem, ativa ou passivamente, de diversas maneiras e com várias finalidades, como na dispersão natal, migração e movimentos de forrageio. A finalidade e o modo de movimentação dos indivíduos têm implicações diretas na distribuição espacial das espécies. Apesar da universalidade do movimento nos seres vivos, no entanto, em alguns casos é o oposto de movimento que chama a atenção do biólogo. Alguns organismos apresentam restrições espaciais de movimentação cuja explicação nem sempre deriva da sua capacidade (ou incapacidade) de movimentação. As aves, por exemplo, são animais bastante móveis, porém há muito tempo que os ornitólogos notam a existência de um espaço restrito e defendido por esses animais, o território (Noble 1939; Nice 1941).

Burt (1943) complementou a idéia de território com uma nova concepção do uso do espaço, a área de vida. Enquanto o território compreende uma área defendida contra potenciais competidores, a área de vida corresponde à expressão espacial das condições necessárias para sobrevivência e reprodução de um indivíduo, e não é necessariamente defendida contra a intrusão de outros indivíduos da mesma espécie. Apesar de conceitualmente distintos, território e área de vida são frequentemente confundidos em estudos ornitológicos e, por vezes, assumidos sem muito embasamento empírico, como reportado por Anich *et al.* (2009) ao demonstrarem que territórios estimados a partir de *spot-mapping* podem ser falhos, pois eram significativamente menores que os territórios estimados a partir de rádio-telemetria em pontos de escuta e significativamente menores do que a área de vida.

Subjacente a ambos os conceitos de território e área de vida está o conceito de fidelidade ao sítio. Com frequência a fidelidade ao sítio é associada ao conceito de território e medida como a porcentagem de indivíduos marcados que retornam a uma mesma área após subseqüentes estações reprodutivas, embora alguns autores façam distinção entre a fidelidade a uma mancha de hábitat e fidelidade ao mesmo território dentro de uma mancha de habitat (Bensch & Hasselquist 1991; Hoover 2003). Ser fiel a uma mancha de hábitat ou a um território, ou não ser fiel a nenhuma delas, dependerá de características comportamentais, locomotoras, individuais e características do ambiente. O sucesso reprodutivo em uma estação anterior é apontado como uma das principais

causas de fidelidade ao sítio nas estações subsequentes, especialmente, em aves migratórias (Greenwood 1980; Greenwood & Harvey 1982; Beletsky & Orions 1987; Bensch & Hasselquist 1991; Switzer 1993; Hoover 2003). Enquanto a memória do ano anterior pode ser muito marcante na fidelidade ao sítio em aves migratórias, para os animais não migratórios esperaria-se que outros fatores que se fazem sentir continuamente no tempo ganhem importância na determinação da fidelidade. Seria o caso de fatores como a previsibilidade de recursos, presença de predadores, presença de competidores, qualidade e estabilidade do habitat (Greenwood & Harvey 1982; Switzer 1993; Weimerskirch 2007; Illera & Diaz 2008). Por exemplo, Bensch & Hasselquist (1991) sugerem que a fidelidade ao sítio será mais alta em espécies não migratórias, populações densas e habitats homogêneos; no entanto, em ambientes com ampla variação em fatores bióticos e abióticos, as áreas adequadas para sobrevivência e reprodução de uma espécie serão mais esparsas no tempo e espaço, com a tendência de que os ocupantes dessas áreas sejam muito mais frequentemente substituídos. Se por um lado a mobilidade permite a busca de potenciais territórios e companheiros, por outro, ela também implica em custos energéticos no estabelecimento de um novo território e riscos de predação durante a movimentação entre áreas (Switzer 1993). Em contrapartida, a fidelidade a um sítio pode conferir vantagens aos indivíduos como familiaridade com o entorno e com os vizinhos e diminuição da pressão por competição (Greenwood & Harvey 1982; Jullien & Thiollay 1998; Illera & Diaz 2008).

Para aves tropicais, a informação disponível sobre fidelidade ao sítio deixa margem para uma grande variedade de interpretações. No Panamá, um estudo de marcação-e-recaptura de aves insetívoras registrou populações constantes ao longo de oito anos; essa constância foi atribuída à estabilidade dos territórios, que se mantiveram aproximadamente no mesmo lugar ao longo do estudo, apesar de considerável substituição dos ocupantes dos territórios e de ampla variação na precipitação (Greenberg & Gradwohl 1986). Em florestas de terra firme da Amazônia Central, Stouffer (2007) encontrou um cenário de instabilidade, aparentemente oposto ao do Panamá. Através de *spot-mapping*, Stouffer documentou alta variação na abundância de espécies insetívoras terrestres raras, dada a instabilidade dos territórios entre anos. Um estudo com aves seguidoras de formigas-de-correição da Amazônia sugeriu flutuações na população de algumas espécies devido provavelmente mais à ausência de territórios, do que à declínios nas populações (Willson 2004). É essa particularidade de não fidelidade a um sítio por algumas aves que me proponho a documentar, partindo de

características de história natural e do alto dinamismo espaço-temporal dos recursos que essas aves necessitam. A não fidelidade ao sítio do ponto de vista conservacionista deve exigir esforços maiores, no sentido de que essas aves, certamente, têm uma área de vida muito maior e muito mais dinâmica do que aquelas que apresentam fidelidade restrita a uma área no espaço e no tempo. No presente estudo, a definição de sítio se deu com base na informação disponível sobre área de vida para as espécies focais ou para congêneres. Dessa forma, os sítios estudados tiveram um tamanho padrão que potencialmente engloba a área de vida das espécies focais.

Para documentar uma possível infidelidade ao sítio escolhi espécies que forrageiam em bandos interespecíficos: bandos seguidores de formigas-de-correição, como potenciais infiéis ao sítio; e bandos mistos, escolhidas como controle, pois são espécies consideradas fiéis ao sítio. Bandos mistos apresentam altas taxas de sobrevivência e estabilidade de território, e as espécies obrigatórias de bandos mistos, possivelmente, permanecem no mesmo grupo durante toda a vida (Jullien & Thiollay 1998). Bandos de seguidores de formigas-de-correição dependem da atividade de forrageio de formigas, especialmente *Eciton burchellii*; as aves se alimentam dos insetos que tentam escapar das trilhas de forrageio das correições. As colônias de *Eciton burchellii* não têm um ninho fixo no espaço, apresentando um ciclo de vida alternado, entre uma fase estacionária, de aproximadamente 21 dias em que a colônia forrageia a partir de um local de pernoite fixo e uma fase nômade, de aproximadamente 14 dias, em que a colônia troca de local de pernoite transportando consigo a rainha e a prole (Willis & Oniki 1978; Franks & Fletcher 1983). Devido ao comportamento nômade das colônias de formigas, a área de vida de seguidores obrigatórios pode não ser fixa ou ser muito grande (Willis & Oniki 1978), fazendo deles mais infiéis a uma possível área de vida do que as aves que participam em bandos mistos. Uma diferença importante entre aves seguidoras de formigas-de-correição e aves de bandos mistos, e que pode ser um indício de que haja menor fidelidade ao sítio por parte das seguidoras de formigas, está na formação dos bandos. Bandos mistos são formados apenas por pares de cada espécie, cada par defende o território contra coespecíficos de outros bandos (Jullien & Thiollay 1998). Já bandos formados por aves seguidoras de formigas-de-correição são formados por muitos indivíduos de algumas espécies (Willis & Oniki 1978; Chaves-Campos & DeWoody 2008). Willis & Oniki (1978) apontam que grandes colônias de correição podem atrair aves seguidoras com 20-26 indivíduos de apenas uma ou duas espécies. Essa característica das seguidoras de formigas leva a supor que parece ser menos

custoso partilhar recursos do que defender territórios, dado o caráter dinâmico no espaço e no tempo das colônias de correição.

Na minha revisão da literatura, a maior parte dos estudos com informação sobre fidelidade ao sítio em aves tropicais foram realizados em florestas primárias - com exceção de Kricher & Davis Jr. (1998) que estimaram a fidelidade ao sítio em ambientes naturais e perturbados, correspondentes a três graus de alteração da paisagem, e no qual a fidelidade foi maior aos sítios naturais ou perturbação mais antiga. Na Amazônia, a ação de fatores ambientais e políticos associados ao uso do espaço permitiram que extensas áreas desmatadas e abandonadas dessem lugar a florestas secundárias. E para biomas tropicais, em geral, elas têm se tornado o tipo florestal dominante (Asner *et al.* 2009). O papel dessas florestas secundárias na manutenção da dinâmica populacional para aves amazônicas ainda é pouco conhecido, visto que obviamente os esforços têm se concentrado em áreas de florestas primária. Uma exceção é o trabalho de Silva (2010), que documentou como se dá o uso do espaço por aves de sub-bosque em florestas primárias e secundárias da Amazônia central durante oito meses; o autor concluiu que algumas espécies habitam somente floresta primária, no entanto, para a maioria das espécies que ocorre nos dois ambientes, a fidelidade ao sítio não difere entre a floresta primária e secundária.

Diante do exposto, questiono: As aves seguidoras de formigas-de-correição são menos fiéis do que aves de bandos mistos? Essa fidelidade ao sítio é menor em florestas secundárias do que em florestas primárias? Minha hipótese é que as aves seguidoras de correição terão baixa fidelidade ao sítio tanto em floresta primária quanto secundária, quando comparadas a aves de bandos mistos, dado o caráter de formação dos bandos e visto que as formigas-de-correição são um alvo em constante movimento na paisagem. No entanto, minha previsão para as aves seguidoras de formigas é que a baixa fidelidade ao sítio estará relacionada a quanto cada espécie depende das colônias de correição para forragear: aves que dependem totalmente das formigas serão menos fiéis do que aquelas que podem obter recursos de outras fontes. Também prevejo que a fidelidade ao sítio seja menor na floresta secundária tanto para aves seguidoras de correição quanto para bandos mistos, dado os processos de sucessão em maior velocidade nesses ambientes e onde a previsibilidade do “recurso” formiga-de-correição parece ser menor do que em florestas primárias (Vieira, 2004). Dessa forma, esse trabalho se propõe a documentar uma potencial infidelidade ao sítio por aves seguidoras de correição quando comparadas a aves de bandos mistos em ambientes de floresta primária e secundária.

Objetivos

Objetivo Geral

Testar a previsão de baixa fidelidade ao sítio entre aves seguidoras de formigas-de-correição através de comparações entre ambientes e entre aves com características de história natural diferentes.

Objetivos específicos:

- a) Comparar fidelidade ao sítio entre aves seguidoras de formigas-de-correição e aves de bandos mistos, testando a previsão de que as aves de bandos mistos são mais fiéis ao sítio do que as seguidoras de correição;
- b) Comparar a fidelidade ao sítio entre seguidoras de formigas-de-correição, testando a previsão de que as aves seguidoras obrigatórias são mais fiéis ao sítio do que aves seguidoras facultativas;
- c) Comparar a fidelidade ao sítio de aves seguidoras de formigas-de-correição e aves de bandos mistos em floresta primária e secundária, testando a previsão que ambos os grupos de aves serão menos fiéis em áreas de floresta secundária.

Capítulo 1

Rodrigues, A. & Ferraz, G. 2012. Site fidelity by army ant-following birds in primary and secondary forests of the central Amazon. *Biological Conservation*. Manuscript in preparation.

Site fidelity by army ant-following birds in primary and secondary forests of the central Amazon

Authors:

Aída Rodrigues

Biological Dynamics of Forest Fragment Project

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Postal Address: PDBFF - INPA, CP 478, Av. André Araújo, 2936, 69060-000 Manaus AM, Brazil

e-mail: bio.aida@gmail.com

Gonçalo Ferraz

Biological Dynamics of Forest Fragments Project

Smithsonian Tropical Research Institute / Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Endereço Postal / Postal Address:

PDBFF - INPA, CP 478, Av. André Araújo, 2936, 69060-000 Manaus AM, Brazil

e-mail: ferrazg@si.edu,

gferraz29@gmail.com

Correspondance author:

Aída Rodrigues

Biological Dynamics of Forest Fragment Project

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Postal Address: PDBFF - INPA, CP 478, Av. André Araújo, 2936, 69060-000 Manaus AM, Brazil

e-mail: bio.aida@gmail.com

phone: +55 92 3642 1148

Abstract

Site-fidelity, measurable as the probability that animals return to or remain in a previously occupied site, has important implications for wildlife science and management. Theory suggests high faithfulness under specific conditions where homogeneously-distributed resources are available throughout the lifetime of an individual. These conditions, nonetheless, are frequently not fulfilled. We hypothesized the lack of site-fidelity among Amazon tropical-forest ant-following birds that rely on unpredictable and heterogeneously distributed resources. This study tested the predictions that site-fidelity among ant-following birds is: 1) lower in secondary than in primary forest sites, 2) lower to obligate ant-followers than facultative ant-followers and, 3) lower for ant-followers than for non-ant-following species of the same family, habitat, and size. We used a Bayesian approach in a multi-state mark-recapture model to estimate survival, recapture and transitions probabilities between primary forest and secondary growth sites. We measured site fidelity in two alternative ways: a) apparent survival probability at a given site; and b) as the probability of remaining at a given site at time $t+1$, given that the individual was at the same site at time t and survived from t to $t+1$. Contrary to our expectation ant-followers were more site-faithful to secondary forest than to old growth; nonetheless, low recapture rates in secondary forest suggest that individuals may have to move more to find colonies and satisfy their prey needs in secondary forest than in old growth. The apparent survival of non ant-followers in secondary growth was lower than the apparent survival of ant-followers in the same environment; yet, we believe that non-ant-following adults with territories established in secondary forest will be as faithful to their site as are non-ant-following adults with territories in old growth. This study suggests that ant-following birds use the 25-30 year

secondary growth in our study area with the same or higher site-fidelity that they have to adjacent old growth forest.

Keywords: Site fidelity, Ant-following birds, Mixed flock , Secondary forest, Multi-state model

1. Introduction

Both the ecological process of population regulation and the management of wildlife depend strongly on whether individuals stay in the same place for extended periods of time or move about more or less predictably. Temporal dynamics of space use depend on patterns of resource availability: theory suggests that site-fidelity is advantageous when the probability of obtaining sufficient resources to breed remains relatively constant through time (Andersson 1980); conversely, moving elsewhere may be beneficial in spatial heterogeneous environments (Switzer 1993). One must expect these spatial and temporal relations to be scale-dependent (Gaustestad and Mysterud 2005; Weimerskirch 2007), but their clarification, even only at pre-defined scales of individual home range and lifetime, provides extremely useful information.

The reproductive success in a previous season has been identified as a major determinant of site fidelity in subsequent seasons, especially in migratory birds (Beletsky and Orions 1987; Greenwood 1980; Greenwood and Harvey 1982; Hoover 2003; Switzer 1993). While the memory of the previous year can be very striking in affecting site fidelity of migratory birds; for non-migratory animals, other factors continuously felt in time are expected to gain importance in determining site fidelity: such as the predictability of resources, presence of predators, presence of competitors, quality and stability of the habitat (Bensch and Hasselquist 1991;

Greenwood and Harvey 1982; Illera and Diaz 2008; Switzer 1993; Weimerskirch 2007). For example, Bensch and Hasselquist (1991) suggest that faithfulness to a site will be higher in non-migratory species, dense populations, and homogeneous habitats; however, in environments of widely varying biotic and abiotic factors, the areas suitable for reproduction and survival of a species will be more scattered in time and space, with a tendency by occupants of these areas of being more frequently replaced. If the absence of site fidelity allows free searching for potential mates and territories, on the other hand, it also results in energy costs in establishing a new territory and in the risk of predation when moving between areas (Switzer 1993). In contrast, site fidelity can benefit individuals by familiarity with the surroundings and with neighbors and decreasing competition pressure (Greenwood and Harvey 1982; Illera and Diaz 2008; Thiollay and Jullien 1998). For tropical birds, the available information on site fidelity leaves room for a wide variety of interpretations. In Panama, a mark-recapture study of insectivorous birds registered constant population densities over eight years, and this constancy was attributed to the stability of territories, which remained approximately the same place throughout the study, despite considerable replacement of the occupants and wide variation in precipitation (Greenberg and Gradwohl 1986). In upland forests of central Amazonia very close to our study site, Stouffer (2007) found a scenario of instability, apparently opposite to that of Panama. Relying on spot-mapping data, Stouffer reported high variation in abundance of insectivorous terrestrial birds, given the instability of territories between years. Yet another tropical study, of ant-following birds in the Peruvian Amazon, suggested fluctuations in the population for some species due to a probable absence of territoriality (Willson 2004). Non-territorial species may require greater conservation effort because of their unpredictability in space; these birds will certainly have a home

range much larger and much more active than those with fidelity restricted to an area in space and time.

In neotropical forests, predatory and nomadic army ants, such as *Eciton burchellii*, make resources available for a number of ant-following bird species that routinely feed on insects and other small animals fleeing ahead of foraging ant swarms (Willis and Oniki 1978; Willson 2004). Colonies of *Eciton burchellii* do not have a fixed nest; rather, they alternate between a stationary phase, in which the colony forages for a few days away from a temporary location, and a nomadic phase, in which the colony changes location overnight. During nomadic phase, they move an average of 80.9 meters to the next location site, and avoid areas foraged by others army ants (Franks and Fletcher 1983; Willis and Oniki 1978). The densities of colonies of *Eciton Burchelli* are 4.9 colonies per 100 ha in Peruvian Amazon (Wilson 2004). Due to this life cycle, the presence of ants is particularly variable in space and time. Could this variability lead to lower site fidelity among ant-following birds than among closely related bird species that do not follow ants? Are ant-followers more faithful to sites with more, rather than with fewer army ant swarms? I propose to test the predictions that: 1) ant-followers have lower site-fidelity than related non-ant-following species wherever both of them occur; and 2) obligate ant-followers are less site-faithful than those birds that follow army ants occasionally, and 3) all ant-following species have higher site fidelity to primary forest, a habitat supposedly favored by army ants (Vieira 2004, Meisel 2006) than to secondary forests.

Site fidelity is often measured as a probability of returning to a previously occupied location, especially when referring to migratory species. In the neotropics, there are many non-migratory species and the issue of fidelity to a site is better assessed as the probability that individuals will not move away from that site. We will measure

this ‘fidelity’ of resident individual birds under two approaches: the apparent survival approach, already used by several authors in neotropical bird studies (e.g., Blake and Loiselle 2008; Karr et al. 1990; Silva 2010) asks what is the probability that an individual that is alive and present at a site in time t will not die nor permanently emigrate in time $t+1$. This approach is useful for analyzing site-fidelity in open populations where we have no means of knowing whether individuals that permanently leave the area are dead or alive. The second approach aims more directly at the notion of site fidelity because it explicitly considers the possibility of transition between alternative sites. We will call this the ‘transition’ approach. The measure of site fidelity in the survival approach differs from the transition approach in a subtle but important way: in the latter measure, site fidelity amounts to the probability that an individual that is alive and present at a given site at time t , *and* survives to time $t+1$, does not go to any of the alternative sites at time $t+1$. Clearly the transition approach is only applicable to multi-site studies whereas the survival approach can also be used in single-site studies.

2. Material and methods

2.1 Study area and sampling design

We mist-netted birds over six monthly campaigns spanning the dry season of 2011 (June-December), on three forest sites within the study area of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP). The BDFFP is a long-term landscape manipulation experiment located approximately 70 km north of Manaus, in the central Brazilian Amazon (Gascon and Bierregaard 2001) and it is a mix of fragments and secondary forests in different successional stages surrounded by continuous primary forest. The three sites two in primary forest and one in 30-year-old secondary forest form an equilateral triangle with approximately 2 km on the side (Figure 1) and each of

them is completely surrounded by forest of its own kind (primary or secondary). One can draw these sites on a map but their borders are not visible in the field. Each site has a network of trails in the shape of a tic-tac-toe grid with 600x600 meters. Each site offers 48 possible sampling points separated by 25 meters (Figure 2). In order to maximize sample size (number of individuals and number of captures) we ensured that birds did not learn net locations by randomly sampling only 12 out of the 48 points of each site in each monthly campaign and by never sampling the same point in two consecutive days. We sampled each point with a lane of two mist nets (12m x 2.6m, 36 mm mesh) opened from 6 am to noon and broadcasted vocalizations of the target species near the mid-point of the net lane. Birds were marked with numbered aluminum bands from the Brazilian National Center for Bird Conservation Research (CEMAVE - license 3390/2).

2.2 Focal Species

All focal species belong to the family *Thamnophilidae*. The army ant-followers were: *Pithys albifrons*, *Gymnopithys rufigula*, and *Willisornis poecilinotus*, they can be seen foraging together at army ant swarms. The mixed-flock species were *Thamnomanes caesius* and *Thamnomanes ardesiacus*. They were chosen because they are the most captured species in the BDFFP 30-year bird banding dataset, and have same habitat and size.

According to Willis and Oniki (1978), *Pithys albifrons* is an obligate and subordinate ant-follower: ‘obligate’ means the species entirely depends on army ants for foraging and ‘subordinate’ means that other dominant and-following species monopolize resources at the core of the ant swarm and push *P. albifrons* to forage at the periphery. Given its subordinate rank, *Pithys albifrons* probably checks more ant colonies than other obligate ant-followers to supply its resources needs.

Gymnopithys rufigula is an obligate ant-follower and it is also a dominant species at ant swarms, which means it has more access to resources provided by army ants than *P. albifrons*. This characteristic should make *G. rufigula* more site faithful than *P. albifrons*.

Willisornis poecilinotus is a facultative ant-follower that uses ant swarms only when army ants forage within its territory. We predict this species is more site-faithful than *P. albifrons* and *G. rufigula*, but still less so than any of the mixed-species flocking species.

Thamnomanes caesius and *T. ardesiacus* are considered obligate in mixed flocks; they are considered a dominant and subdominant species in mixed flocks, respectively (Jullien and Thiollay 1998). We predict those species are more site-faithful than ant-followers and have lower apparent survival in secondary forest than in primary forest, because these species are sensitive to secondary forest (Antongiovanni and Metzger 2005).

2.3 Data analysis

Our data consisted of individual capture histories indicating whether an animal was captured on each site and netting campaign. We quantified site-fidelity modeling capture histories by a multi-state mark-recapture model. In multi-state models, states are considered any covariate that individuals can transit between; for instance, age classes, geographic locations or breeding status (Arnason 1973; Hestbeck et al. 1991; Kéry and Schaub 2012). In our case, states were site locations, and site-fidelity was given by either a) apparent survival in each site (the survival approach) or b) transition probabilities among these sites (the transition approach). We used the survival approach as a fallback from the transition approach, as the only way of assessing site-fidelity

when we cannot observe movements between alternative sites. We estimated parameters in a Bayesian framework using MCMC sampling implemented with the freely available packages WinBUGS (Spiegelhalter et al. 1999) and R 2.15.0 (R Development Core Team, 2012), connected through the R package R2WinBUGS (Sturtz et al. 2005).

2.3.1 A Multi-state mark-recapture model

A multi-state mark-recapture model explains mark-recapture histories with probabilities of survival and detection that are dependent on the state where a particular individual is found (Lebreton et al. 2009). In our case, states represent banding sites and transition probabilities represent probabilities of moving between sites or staying at the same site given survival from time t to $t+1$. We thus estimate transition probabilities from each site to the others sites available (Figure 3), as well as state-dependent survival (or apparent survival) and recapture probabilities (Hestbeck et al. 1991; Kéry and Schaub 2012). Figure 3 shows all possible transitions from time t to $t+1$, given that an individual survives in any given site from time t to $t+1$. We will use the following notation:

$\Psi_{t,rs}$: probability that a bird that survived at site r from month t to $t+1$ will move to site s before month $t+1$.

$\phi_{t,r}$: probability that a marked bird alive and present at site r in month t will survive and not permanently emigrate between months t and $t+1$, this is the apparent survival for site r .

$p_{t,r}$: probability that a marked bird present on site r during month t is recaptured during that period.

In order to simplify comparisons between primary and secondary forest, we decided to group estimates of survival and transition for the two primary forest sites (sites A and B in figure 3). To do this, we obtain the posterior probability density of ϕ_{PF}

(primary forest apparent survival) from the combined MCMC samples of ϕ_A and ϕ_B .

Furthermore, the probability of species to remain at the same site were considered as the same in primary forest (Ψ_{AA} plus Ψ_{BB} , in Figure 3), but different from secondary forest site (Ψ_{CC} , in Figure 3). We applied the same approach for comparing recapture probabilities in primary and secondary forest sites, i.e., we obtained the posterior of p_{PF} from the combined MCMC samples of p_A and p_B .

Our Bayesian analysis used non-informative priors for all transition, survival and recapture probability parameters. We estimated parameters using an MCMC with three chains and 30,000 iterations with a burn-in of 10,000. The burn-in is important for discarding MCMC samples that were obtained before convergence or mixing of the chains.

3. Results

We recorded 281 individuals of the focal species. *Pithys albifrons* was the most captured ($n = 111$), and *Thamnomanes ardesiacus* the least captured ($n=25$). The others species had about 50 individuals captured each. *Pithys albifrons* individuals were aged according to the tropical bird molt cycle system established by Wolfe et al. (2010).

Although we were able to age some individuals of the other species as well, we decided to analyze data from non-*P. albifrons* without considering age differences because, for them, we were too uncertain about aging decisions.

3.1 Apparent survival and recapture probability

3.1.1 Ant-following versus mixed-flocking species

Considering survival probabilities across all sites, ant-followers and non-ant-followers had similar monthly apparent survival. The facultative ant-follower *Willisornis poecilinotus* had the lowest survival, while the obligate ant-follower *Pithys albifrons*

had the highest apparent survival among all focal species (Table 1). However, the apparent survival of these two aforementioned species are not very different from the others remaining species (Table 1).

3.1.2 Primary versus Secondary forest

In general, ant-followers had higher apparent survival in secondary than in primary forest sites. Ant-followers also tended to show higher apparent survival than non ant-followers in the secondary forest site. The apparent survival of non ant-followers did not show any substantial difference between primary and secondary forest, but non-ant-follower recapture probabilities were higher in secondary forest than in primary forest sites (Figure 5).

Willisornis poecilinotus, the facultative ant-follower, had the lowest mean apparent survival in primary forest (Table 1). The apparent survival of *W.poecilinotus* in secondary forest was one of the lowest, and recapture probability was the highest among species (Figure 4 and 5).

Both obligate ant-followers *P. albifrons* and *G. rufigula* had higher survival in secondary forest than in primary forest (Figure 4). *Pithys albifrons* had the highest apparent survival in secondary forest among focal species, but its survival in primary forest was also one of the highest among species (Table 1).

The mixed-flocking *T. ardesiacus* and *T. caesius*, both had lower recapture probabilities at secondary forest than in primary forest sites (Figure 5). *Thamnomanes caesius* had the lowest apparent survival in secondary forest and the highest survival in primary forest among species (Figure 4). *Thamnomanes ardesiacus* had higher survival in secondary forest than in primary forest. However, given the low number of individuals of both species (and large credible intervals in Figures 4 and 5), these estimates are very imprecise, especially for *T. ardesiacus*.

3.2 Transitions probabilities between primary and secondary forest

We observed at least one transition between sites to all five species, except to *Gymnopithys rufigula*. *Pithys albifrons* had the most transitions among sites ($n = 3$). The probability of moving from primary forest to secondary forest and vice-versa was close to zero in all species. Those that were somewhat bigger than zero had large credibility intervals, surely due to the low number of observed transitions.

We define site fidelity to plot r as the probability that an individual stays at plot r from month t to $t+1$ conditioned on its survival from t to $t+1$. Under this definition, we considered both sites of primary forest as one state and the secondary forest site as another and obtained site-fidelity values for both environments. Site-fidelity in primary and in secondary forest was close to 1 for most species (Table 1 and figure 6). The informative exceptions are *T. ardesiacus*, which seems to be more faithful to primary than secondary forest; and *P. albifrons*, which seems to be more faithful to secondary forest than primary forest (Figure 6). *Pithys albifrons* juveniles had a probability of remain at primary forest of $\Psi=0.03$, while adults had a probability of $\Psi= 0.78$ of remaining at primary forest, but we should be careful about these estimates considering their large credible interval (0 to 0.60 to juveniles, and 0.14 to 0.99 to adults in 95%).

4. Discussion

4.1 Ant-followers versus Mixed-Flocking species

Both the survival and the transition approaches to estimating site-fidelity provided results that go against our expectations that ant-followers are less site-faithful than mixed-flocking species. Nonetheless, if we keep in mind that apparent survival estimates are monthly values, the results suggest that individuals of all species have a high probability of permanently emigrating from our sampling plots, otherwise, if all apparent survival were due to the survival process alone, monthly survival rates of, e.g.,

0.57 would result in annual survival rates in the order of 0.001, a value that is two orders of magnitude lower than what is expected for tropical or temperate birds (Karr et al. 1990) and lower than annual apparent survivals estimated for these species in other studies (Jullien and Clobert 2000; Blake and Loiselle 2008).

However, our results of apparent survival are very similar to those found by Silva (2010) in the same study area. Silva (2010) also estimated monthly apparent survival of understory birds, including the same species we did. Hence, our result agrees with his observation of no difference between primary and secondary forest survival of understory birds and with his conclusion that these birds were using both forest types similarly.

4.2 Site fidelity and the hierarchy of dominance in ant-following groups

Based on the hierarchy of dominance in ant-following flocks as described by Willis and Oniki (1978), we hypothesized that dominant species should have higher site-fidelity than non-dominant ones. *Gymnophaps rufigula* and *Pithys albifrons*, both obligatory species, had high apparent survivals. However, *Pithys albifrons* had a lower probability of remaining in primary forest plots than *G. rufigula*, lending support to Swartz's (2001) idea that obligate ant-followers have to check multiple colonies of army ants. Moreover, this result agrees with the idea that non-dominant species such as *P. albifrons* may have to check more colonies than a dominant, *G. rufigula* in this case.

Concerning obligate and facultative ant-followers, again, our results were different from what we expected. Obligate ant-followers *P. albifrons* and *G. rufigula* had higher apparent survival than the facultative ant-follower *W. poecilinotus*. This low apparent survival of *W. poecilinotus* would indicate low site-fidelity but goes against the prominent territorial behavior documented to this species (Willis 1982) – and also against our observation in the field of its prompt response to playbacks. One possible

explanation is the fact that adults and young birds are mixed in the estimate, since it is particularly difficult to distinguish young birds from adult females. Future studies should access age information more carefully in order to have more accurate estimates for this species.

The relatively high apparent survivals of *P. albifrons* and *G. rufigula* are possibly explained by advantages of flocking behavior that result in higher survival for obligate flocking species than those facultative or non-flocking species (Jullien & Clobert 2000). Other studies by Brawn et al. (1995) and Blake and Loiselle (2008) did not find differences in survival between flocking and non-flocking species, which suggests that apparent survival may be site-dependent in neotropics. The obligate ant-follower and dominant bird at the ant swarms, *G. rufigula*, had lower apparent survival than obtained by Silva (2010), an average of $\phi=0.80$ (0.50 to 0.90, 95% confidence interval), in the same study area. These differences in survival between years may be a product of natural population fluctuations already reported by Willson (2004) in non-territorial species, as army ant-followers.

4.3 Primary forest versus Secondary forest

Secondary forests in the tropics have shown capacity to incorporate and extend local distribution of many species (Blake and Loiselle 2001; Borges 2007; Borges and Stouffer 1999; Sberze et al. 2010) and even to have species settled in the same manner as in primary forest (Silva 2010).

Surprisingly, both obligate ant-followers (*P. albifrons* and *G. rufigula*) had high survival in secondary forest. *Pithys albifrons*, had high survival in both primary and secondary forest, but its low recapture probability in secondary forest might be an indication of more movement in secondary forest, probably to find army ant colonies. A possible explanation for the higher survival at secondary forest than primary forest (as

well as for the lower chances of adults to remain in primary forest than secondary forest) is that *P. albifrons* might also be facing less competition in secondary forest with other dominant species, which are already dominant at primary forest and do not need to move long distances to check more colonies. The secondary forest also seems to be a refuge to juveniles, since they are more likely to move to secondary forest than to stay in primary forest.

Thamnomanes ardesiacus is considered a very sensitive species to secondary forest (Antongiovanni and Metzger 2005). In our study, this species had higher apparent survival at secondary forest than primary forest and higher apparent survival than *Thamnomanes caesius*; but the site-fidelity of *T. ardesiacus* to secondary forest based on transition probabilities is the lowest of all species, although more study is needed given the large SE of these probabilities. According to our hypothesis, *T. caesius*, an obligate and dominant species at mixed flocks, had the highest survival in primary forest and the lowest survival in secondary forest, suggesting that this species is still very sensitive to secondary growth.

Fahrig (2007) states that the evolution of movement parameters change as fast as habitat changes. Our secondary forest plot is located in forest in 30-yr-old regrowth surrounded by primary forest, with no current anthropogenic disturbance. So the changes in movement parameters may have been felt in those first years of regrowth, and as the secondary forest became more similar to primary forest, the differences between types of forest probably became less evident allowing some species to occupy both habitats similarly. Also, the primary forest may function as a source of immigrants to secondary growth, and these factors should be considered, since the reality of Amazon secondary forests differ from most of urban secondary forests. Secondary forests that are far from a primary forest source may present different apparent survival

estimates and transitions among sites may be harder due to reduced matrix quality (Fahrig 2007). Future studies should focus in long-term monitoring of secondary forest with different origins (clear-cut, burned, etc) and ages, in order to demonstrate more subtle differences in movements and space use by tropical birds.

4.4 Other perspectives

Future studies should also consider site characteristics, for instance altitude. Our two primary forest sites were in different elevations: one of them was in a relatively elevated and wide *plateau*, and the other was in a low altitude, near two creeks; the secondary site was also in a *plateau*. The influence of elevation in ant-swarms is not well understood, some authors say army ants avoid foraging in middle elevations (Willis 1966; Willis and Oniki 1978), but to others these results are not supported (Kumar and O'Donnel 2007; O'Donnel et al. 2011). Some authors also argue that bird community composition may change according to elevation even at the relatively short amplitude of altitudes observed in lowland tropical sites (Blake and Loiselle 2000; Terborgh 1971). We actually found some differences in parameters when analyzing site by site, but we could not surely assert that these differences were related to altitude because our study was not designed for that purpose.

5. Conclusion

The way by which organisms use a landscape has important applications for their population dynamics, spatial distribution, and conservation. Nowadays, Amazonian landscapes are constantly changing due to population growth and changing governmental policies, creating a mix of fragments, primary forests and expanding secondary growths. To tropical birds, the secondary growth has been reported as an important dispersal route (Antongiovanni and Metzger 2005), and recently as a suitable

habitat to some species (Silva 2010), that were already known as sensitive to fragmentation (Stouffer and Bierregaard 1995).

Our study matches the results obtained by Silva (2010) that secondary forests can be an appropriate habitat to understory birds; and adds in a perspective of movement between primary and secondary forest to species that shows complex flocking behavior. Although movements from primary to secondary forest are less probable, once individuals move they can establish there. Also, the low recapture probabilities in the secondary forest can be an indication of sparser resource distribution, turning ant-followers to move more than in primary forest. Still, our secondary forest site is about 30 years old, which emphasizes the idea of potential values of second growth once they are protected. A secondary forest may not, at first glance, have importance in terms of biodiversity conservation. However, foresight conservation politics allow an increase in its value along the years as a result of natural or actively recovery (Asner et al. 2009).

Future studies should focus in a long-term monitoring of movements between primary and secondary forest in order to have a measure of movement parameters in secondary forests and if there is some sign of adaptation in movement parameters along the years, and if exists how long does it takes to reach it.

Finally, apparent survival has been effectively used as an estimator to site-fidelity in tropical birds. On the other hand, multi-state models are not yet widely used in tropical ornithology, although they clarify relevant demographic aspects that only apparent survival cannot (Kéry and Schaub 2012; Lebreton et al. 2009). In this study, multi-state models provided new information about landscape use by ant-followers; apparent survival results provided confirmation for results already at hand.

6. Figures and Tables

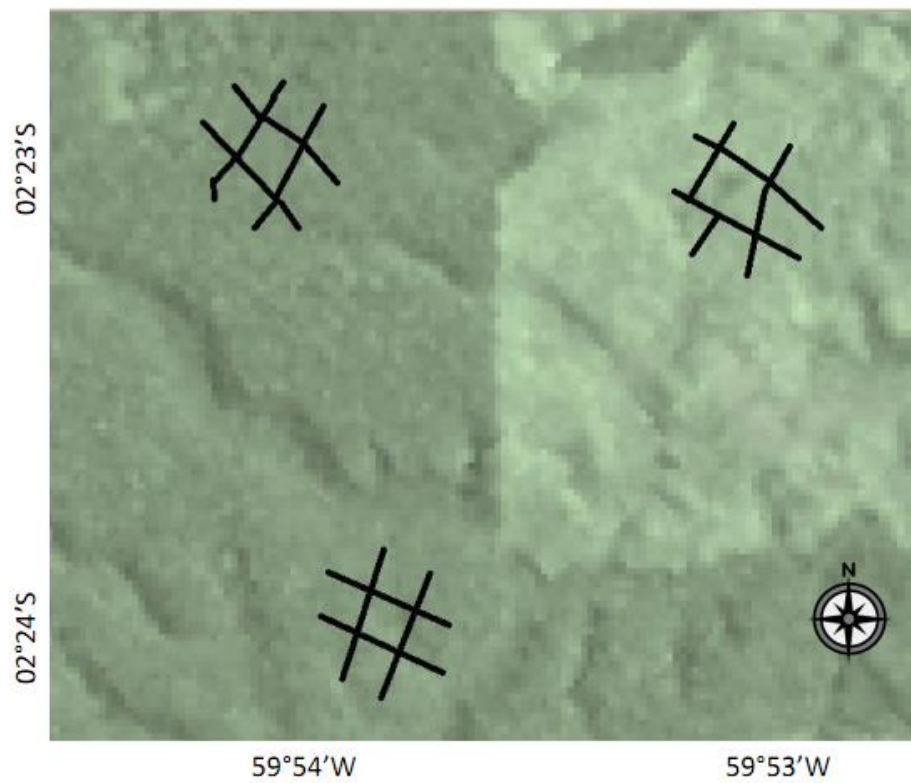


Figure 1. Location of study area, in North of Manaus, Brazil, showing the three 600 x 600 m sites where ant-followers were marked and recaptured. The dark green is continuous primary forest, and the light green is secondary forest. The sites are approximately two kilometers distant each other.

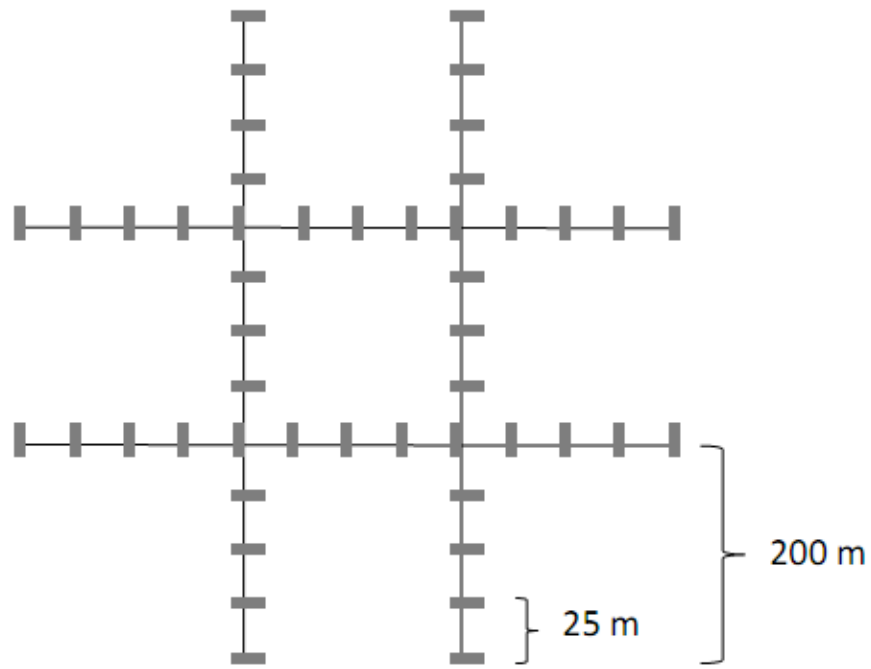


Figure 2. Scheme of the sampling site and its possible sampling points. Each rectangle represents two mist-nets, which constitute one sampling point. At each campaign, we sampled 12 points per site, selected randomly without replacement.

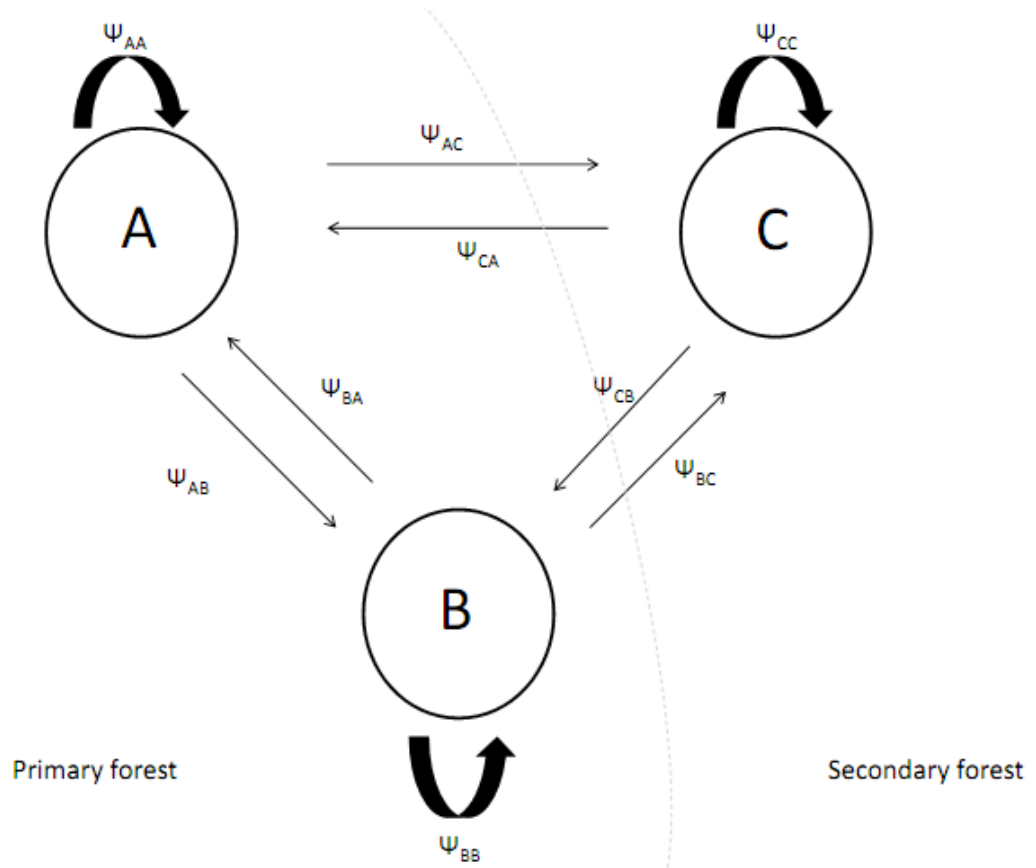


Figura 3. Diagram of possible transitions between primary and secondary forest sites. Sites A and B represents primary forest, and site C represents secondary forest site. The arrows represent the transitions probabilities, as the possibility of remain in each site. The transition is conditioned to survival at the site of previously occasion.

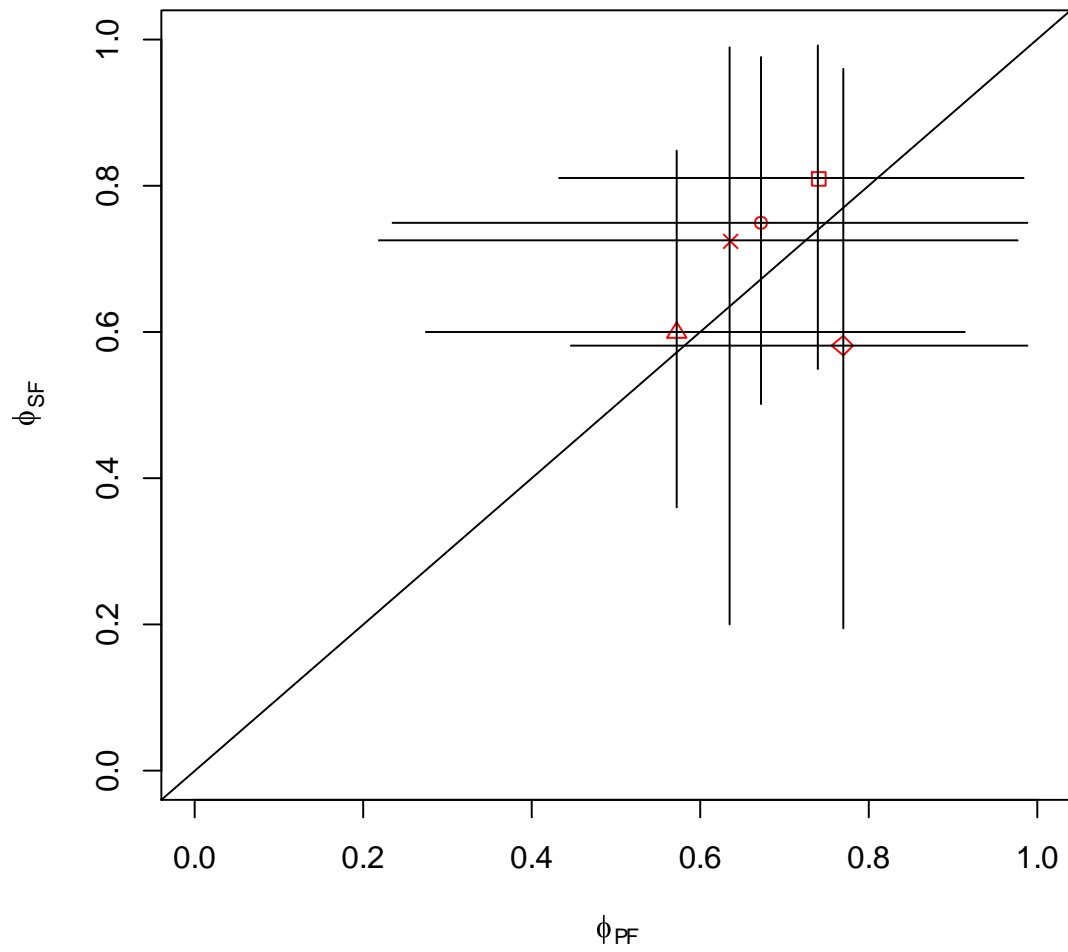


Figure 4. Survival probabilities and 95% credible intervals in Primary Forest sites (PF) and a Secondary Forest (SF) site of central Amazon to ant-followers species: *Pithys albifrons* (\square), *Gymnopithys rufigula* (\circ), *Willisornis poecillinotus* (Δ); and mixed-flock members: *Thamnomanes ardesiacus* (\times), *Thamnomanes caesius* (\diamond).

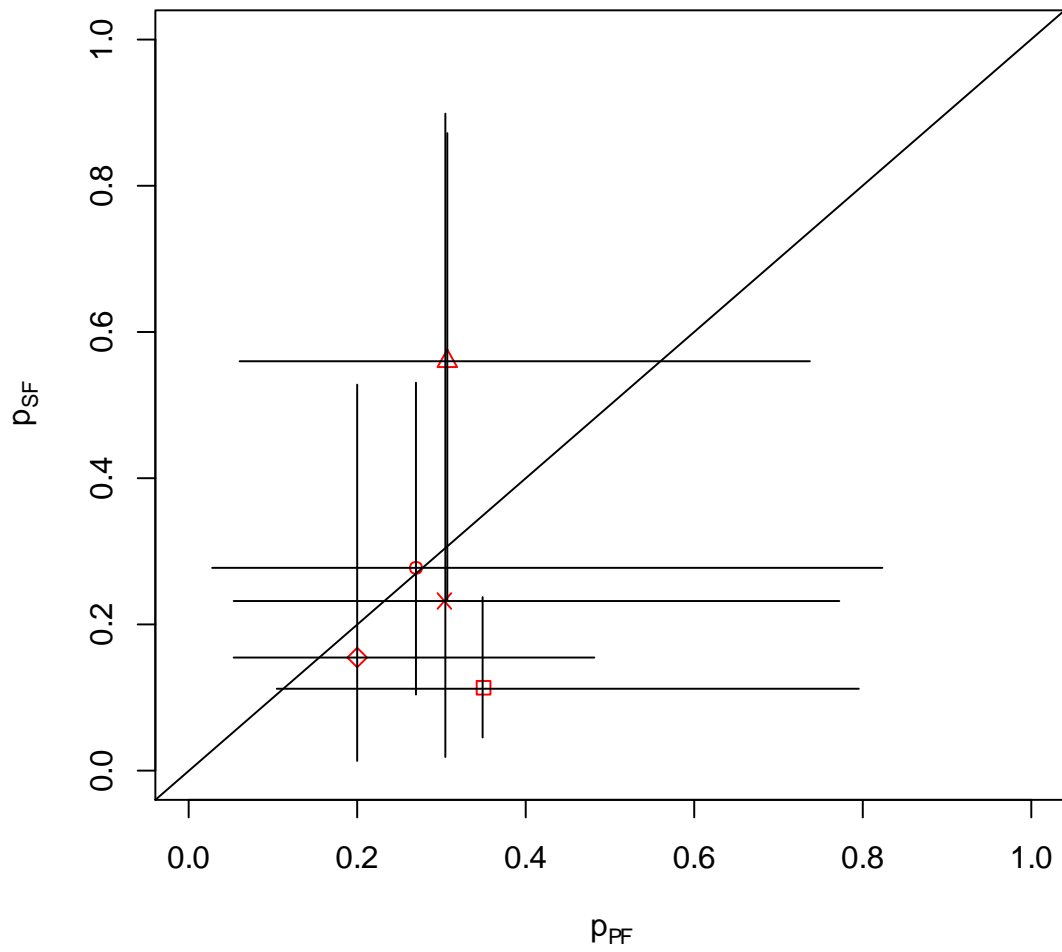


Figure 5. Recapture probabilities and 95% credible intervals in Primary Forest (pPF) sites and a Secondary Forest (pSF) site of central Amazon to ant-followers species: *Pithys albifrons* (\square), *Gymnopithys rufigula* (\circ), *Willisornis poecillinotus* (Δ); and mixed-flock members: *Thamnomanes ardesiacus* (\times), and *Thamnomanes caesius* (\diamond).

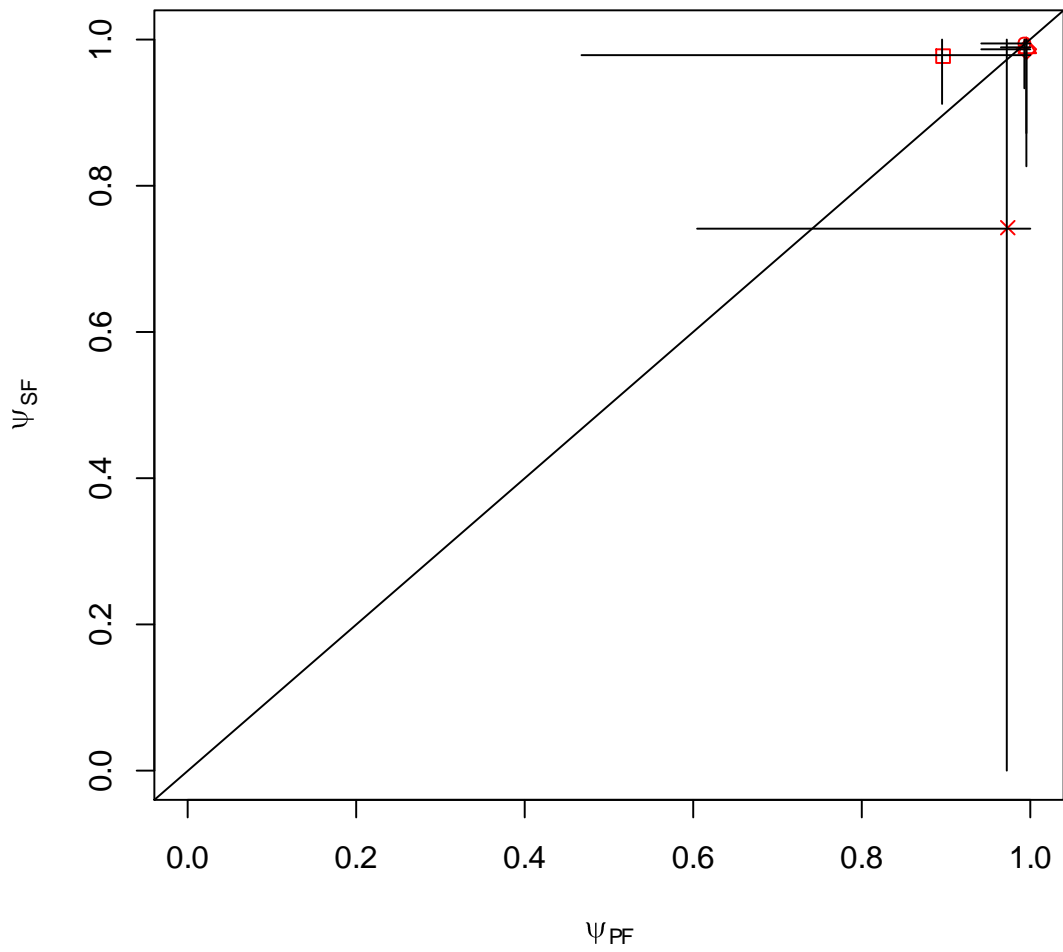


Figure 6. Transition probabilities and 95% credible intervals between Primary Forest (PF) and Secondary Forest (SF) of central Amazon to ant-followers species: *Pithys albifrons* (□), *Gymnopithys rufigula* (○), *Willisornis poecillinotus* (△); and mixed-flock members: *Thamnomanes ardesiacus* (x), and *Thamnomanes caesius* (◇).

Table 1. Number of individuals and number of recaptures (I/R). Site fidelity estimates by apparent survival approach (ϕ) and transition approach (ψ) to ant-followers and non ant-followers in primary forest (PF) and secondary forest (SF) in the central Amazon, with respective standards deviations (sd). The transition probabilities represents a probability of species remain in the same site at $t+1$, given they are alive and present at t .

Species	I/R	Apparent Survival			Transition	
		<i>Primary forest</i>	<i>Secondary forest</i>	<i>Average to all sites</i>	<i>Primary forest</i>	<i>Secondary forest</i>
Army ant-followers:						
<i>Pithys albifrons</i>	111/26	0.74 ± 0.14	0.81 ± 0.12	0.76 ± 0.14	0.89 ± 0.15	0.97 ± 0.02
<i>Gymnopithys rufigula</i>	52/10	0.67 ± 0.23	0.75 ± 0.12	0.69 ± 0.20	0.99 ± 0.03	0.99 ± 0.03
<i>Willisornis poecilinotus</i>	53/13	0.57 ± 0.16	0.59 ± 0.12	0.58 ± 0.15	0.99 ± 0.02	0.99 ± 0.02
Mixed flock members:						
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	25/5	0.63 ± 0.21	0.72 ± 0.21	0.66 ± 0.21	0.97 ± 0.09	0.92 ± 0.09
<i>T. caesi</i>	40/6	0.76 ± 0.15	0.58 ± 0.21	0.70 ± 0.19	0.99 ± 0.02	0.99 ± 0.02

7. References

- Anich, N.M., Benson T.J., Bednarz J.C. 2009. Estimating territory and Home-Range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *Auk*, 126, 626-634.
- Andersson, M., 1980. Nomadism and Site Tenacity as Alternative Reproductive Tactics in Birds. *Journal of Animal Ecology* 49, 175-184.
- Antongiovanni, M., Metzger, J.P., 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122, 441-451.
- Arnason, A.N., 1973. The estimation of size, migration rates and survival in a stratified population. *Res. Popul. Ecol.* 15, 1-8.
- Asner, G.P., Rudel, T.K., Aide, T.M., Defries, R., Emerson, R., 2009. A Contemporary Assessment of Change in Humid Tropical Forests. *Conservation Biology* 23, 1386-1395.
- Beletsky, L.D., Orions, G.H., 1987. Territoriality among re-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20, 21-34.
- Bensch, S., Hasselquist, D., 1991. Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* - The effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60, 857-871.
- Blake, J.G., Loiselle, B.A., 2000. Diversity along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *The Auk* 117, 663:686.
- Blake, J.G., Loiselle, B.A., 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118, 304-326.
- Blake, J.G., Loiselle, B.A., 2008. Estimates of apparent survival rates for forest birds in eastern Ecuador. *Biotropica* 40, 485-493.
- Borges, S.H., 2007. Bird assemblages in secondary forests developing after slash-and-burn agriculture in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 23, 469-477.
- Borges, S.H., Stouffer, P.C., 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *Condor* 101, 529-536.
- Brawn, J.D., Karr, J.R., J.D., N., 1995. Demography of birds in a Neotropical forest: Effects of allometry, taxonomy, and ecology. *Ecology* 76, 41-51.
- Burt, W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24, 346-352.
- Chaves-Campos, J. , DeWoody, J.A., 2008. The spatial distribution of avian relatives:

do obligate army-ant-following birds roost and feed near family members? *Molecular Ecology*, 17, 2963-2974.

Fahrig, L., 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21, 1003-1015.

Franks, N.R., Fletcher, C.R., 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration - *Eciton burchelli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12, 261-270.

Gascon, C., Bierregaard, R.O., 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: The study site, experimental design and research activity, In *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a fragmented forest*. eds R.O. Bierregaard, C. Gascon, T. Lovejoy, R.C.G. Mesquita, p. 478. Yale University Press.

Gaustestad, A.O., Mysterud, I., 2005. Intrinsic scaling complexity in animal dispersion and abundance. *The American Naturalist* 165.

Greenberg, R., Gradwohl, J., 1986. Constant density and stable territoriality in some tropical insectivorous birds. *Oecologia* 69, 618-625.

Greenwood, P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28, 1140-1162.

Greenwood, P.J., Harvey, P.H., 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 1-21.

Hestbeck, J.B., Nichols, J.D., Malecki, R.A., 1991. Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada Geese. *Ecology* 72, 523-533.

Hoover, J.P., 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology* 84, 416-430.

Illera, J.C., Diaz, M., 2008. Site fidelity in the Canary Islands stonechat *Saxicola dacotiae* in relation to spatial and temporal patterns of habitat suitability. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 34, 1-8.

Jullien, M., Clobert, J., 2000. The survival value of flocking in neotropical birds: Reality or fiction? *Ecology* 81, 3416-3430.

Jullien, M., Thiollay, J.M., 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67, 227-252.

Karr, J.R., Nichols, J.D., Klimkiewicz, M.K., Brawn, J.D., 1990. Survival rates of birds of tropical and temperate forests - Will the dogma survive? *American Naturalist* 136, 277-291.

Kéry, M., Schaub, M., 2012. Multistate capture-recapture models, In *Bayesian population analysis using WinBUGS* pp. 263-313. Academic Press.

- Kumar, A., O'Donnel, S., 2007. Fragmentation and elevation effects on bird–army ant interactions in neotropical montane forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 23, 581-590.
- Lebreton, J.D., Nichols, J.D., Barker, R.J., Pradel, R., Spendelow, J.A., 2009. Modeling individual animal histories with multistate capture-recapture models. *Advances in Ecological Research* 41, 87-172.
- Meisel, J.E., 2006. Thermal ecology of the neotropical army ant *Eciton burchellii*. *Ecological Applications* 16, 913-922.
- Nice, M.M., 1941. The Role of Territory in Bird Life. *American Midland Naturalist*, 26, 441-487.
- Noble, G.K., 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56, 263-273.
- O'Donnel, S., Kaspari, M., Kumar, A., Lattke, J., Powell, S., 2011. Elevational and geographic variation in army ant swarm raid rates. *Insect. Soc.* 58, 293-298.
- R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Sberze, M., Cohn-Haft, M., Ferraz, G., 2010. Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. *Animal Conservation* 13, 3-11.
- Silva, J.V.C., 2010. Considerações sobre o uso de florestas secundárias por aves de sub-bosque em uma paisagem fragmentada. Dissertação de mestrado. INPA, 43 p.
- Spiegelhalter, D.J., Thomas, A., Best, N.G., 1999. WinBUGS 14. Cambridge: MRC Biostatistics Unit. Available at <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/winbugs/contents.shtml>
- Stouffer, P.C., 2007. Density, territory size, and long-term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil. *Auk* 124, 291-306.
- Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O., 1995. Use of amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76, 2429-2445.
- Sturtz, S., Ligges, U., Gelman, A., 2005. R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R. *J. Stat. Software* 12, 1-16.
- Swartz, M.B., 2001. Bivouac checking, a novel behavior distinguishing obligate from opportunistic species of army-ant-following birds. *Condor* 103, 629-633.
- Switzer, P.V., 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* 7, 533-555.
- Terborgh, J., 1971. Distribution of environmental gradients: theory and a preliminary

interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. . Ecology 52, 23-40.

Thiollay, J.M., Jullien, M., 1998. Flocking behaviour of foraging birds in a neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. Ibis 140, 382-394.

Vieira, R.S., 2004. Efeito da fragmentação florestal sobre borboletas (Lepidoptera, Hesperiiidae) associada à formiga-de-correição *Eciton burchelli* (Hymenoptera, Formicidae, Ecitoninae). Tese de Doutorado. UFSCar, 166 p.

Weimerskirch, H., 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography 54, 211-223.

Willis, E.O., 1966. The role of migrant birds at swarms of army ants. Liv. Bird 5, 187-231.

Willis, E.O., Oniki, Y., 1978. Birds and army ants. Annual Review of Ecology and Systematics 9, 243-263.

Willis, E. O., 1982. The behavior of scale-backed antbirds. The Wilson Bulletin 94, 447-462.

Willson, S.K., 2004. Obligate Army-Ant-Following Birds: A Study of Ecology, Spatial Movement Patterns, and Behavior in Amazonian Peru. Ornithological Monographs 55, 1-67.

Wolfe, J.D., Ryder, T.B., Pyle, P., 2010. Using molting cycle to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. Journal of Field Ornithology 81, 186-194.

Wright, S.J., 2005. Tropical forests in a changing environment. Trends in Ecology & Evolution 20, 553-560.

Conclusão

O modo como organismos usam a paisagem tem importantes aplicações para as suas dinâmicas populacionais, distribuição espacial, assim como para propósitos conservacionistas. Atualmente, a paisagem Amazônica tem sofrido constantes mudanças devido ao crescimento populacional e mudanças em políticas governamentais, o que tem criado um mosaico de fragmentos, florestas primárias, além de florestas secundárias em expansão. Para aves tropicais, a floresta secundária tem sido documentada com uma importante rota de dispersão (Antongiovanni e Metzger 2005); e, mais recentemente, também como ambientes que permitem a permanência de algumas espécies (Silva 2010) que já eram previamente conhecidas como sensíveis à fragmentação florestal (Stouffer e Bierregaard 1995).

O presente estudo vai de encontro com os resultados obtidos por Silva (2010), de que a floresta secundária pode ser um habitat apropriado para aves de sub-bosque; e contribui em uma perspectiva de movimentação entre áreas de floresta primária e secundária por aves que apresentam complexos comportamentos de formação de bandos interespecíficos. Apesar de os movimentos entre a floresta primária e secundária serem menos prováveis, uma que vez que os indivíduos se movem, eles tem grandes chances de estabelecimento. Ainda, as baixas probabilidades de recaptura na floresta secundária podem ser um indicativo de que os recursos são mais esparsamente distribuídos nessas áreas, fazendo com que as aves seguidoras de formigas-de-correição tenham que se mover muito mais do que em áreas de floresta primária. Outrossim, nossa área estudada de floresta secundária tem aproximadamente 30 anos, o que enfatiza a ideia do potencial valor que as florestas secundárias tem, uma vez protegidas e com uma área de floresta primária próxima. Em um primeiro momento, uma floresta secundária pode não ter importância em termos de conservação da biodiversidade. No entanto, políticas de conservação em longo prazo permitem um aumento no valor da floresta secundária à medida que os anos passam, como um resultado da recuperação natural ou ativa (Asner et al. 2009).

Estudos futuros devem focar no monitoramento em longo prazo de movimentação entre florestas primárias e secundárias, a fim de obter medições mais precisas sobre os parâmetros de movimentação entre essas áreas. Uma possível questão

é saber se há algum sinal de adaptação nos parâmetros de movimento ao longo dos anos; e, se existe, quanto tempo é preciso para atingi-lo.

Finalmente, a sobrevivência aparente tem sido uma medida eficiente para estimar fidelidade ao sítio em aves tropicais. Por outro lado, modelos multi-estados ainda não são amplamente usados, apesar de seu grande potencial em avaliar aspectos demográficos e outras questões biológicas, que somente a sobrevivência aparente não pode avaliar (Kéry e Schaub 2012; Lebreton *et al.* 2009). Neste estudo, o modelo multi-estados forneceu relevantes informações sobre o uso do espaço por aves seguidoras de formigas-de-correição, além de corroborar as informações já disponíveis de sobrevivência aparente para aves tropicais.

Apêndice 1. Ata da aula de qualificação. Banca formada por Paulo Bobrowiec (INPA), Tânia Sanaïotti (INPA), Rosemary Vieira (INPA/TEAM)



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): AÍDA IZABELA RODRIGUES REPOLHO
 Curso: ECOLOGIA
 Nível: MESTRADO
 Orientador(a): GONÇALO FERRAZ

Título

"Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em florestas primárias e secundárias da Amazônia Central".

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

Tânia Sanaïotti (INPA)
 Paulo Bobrowiec (INPA)
 Rosemary Vieira (INPA)

SUPLENTE:

Ronis da Silveira (UFAM)
 Renato Cintra (INPA)

	PARECER	ASSINATURA
Tânia Sanaïotti (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado <i>Tânia Sanaïotti</i>
Paulo Bobrowiec (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado <i>Paulo Bobrowiec</i>
Rosemary Vieira (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado <i>R.Vieira</i>
Ronis da Silveira (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado _____
Renato Cintra (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado _____

Manaus(AM), 28 de março de 2011

OBS: *A banca julgadora a necessidade da aluna trazer um histórico histórico da área onde será desenvolvida a pesquisa, bem como resgatar informações sobre a história das espécies pesquisadas.*

Apêndice 2. Parecer de Cintia Cornelius (Universidade Federal do Amazonas) para a dissertação.



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em florestas primárias e secundárias da Amazônia central**
Aluno: **ÁIDA ISABELA RODRÍGUES REPOLHO**
Orientador: **Gonçalo Ferraz** Co-orientador: -----

Avaliador: Cintia Cornelius

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	(x)	()	()	()
Revisão bibliográfica	(x)	()	()	()
Desenho amostral/experimental	()	(x)*	()	()
Metodologia	()	(x)*	()	()
Resultados	(x)	()	()	()
Discussão e conclusões	(x)	()	()	()
Formatação e estilo texto	(x)	()	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	(x)	()	()	()

* ver comentários no texto. O desenho experimental é a escrita dos metodos é muito boa, só faltam alguns esclarecimentos para tornar mais fácil a compreensão assim como considerar incluir algumas outras informações que justifiquem melhor o desenho amostral utilizado.

PARECER FINAL

- (x) **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- () **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- () **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- () **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Manaus

4 de Julho, 2012

Local

Data

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para pgecologia@gmail.com e claudiakeller23@gmail.com ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller
DCEC/CPEC/INPA
CP 478
69011-970 Manaus AM
Brazil

Apêndice 3. Parecer de Michael Schaub (Swiss Ornithological Institute, Suíça) para a dissertação.



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Graduate Program in Ecology



Title: **Site fidelity by army ant-following birds in primary and secondary forests of the Central Amazon**
Candidate: **AÍDA ISABELA RODRÍGUES REPOLHO**
Supervisor: **Gonçalo Ferraz** Co-supervisor: _____

Examiner: *Michael Schaub, Swiss Ornithological Institute, Semprach*

Please check one alternative for each of the following evaluation items, and check one alternative in the box below as your final evaluation decision.

	Excellent	Good	Satisfactory	Needs improvement	Not acceptable
Relevance of the study	()	(X)	()	()	()
Literature review	(X)	()	()	()	()
Sampling design	(X)	()	()	()	()
Methods/procedures	(X)	()	()	()	()
Results	(X)	()	()	()	()
Discussion/conclusions	()	(X)	()	()	()
Writing style and composition	()	(X)	()	()	()
Potential for publication in peer reviewed journal(s)	()	(X)	()	()	()

FINAL EVALUATION
 Approved without or minimal changes
 Approved with changes (no need for re-evaluation by this reviewer)
 Potentially acceptable, conditional upon review of a corrected version (The candidate must submit a new version of the thesis, taking into account the corrections asked for by the reviewer. This new version will be sent to the reviewer for a new evaluation only as acceptable or not acceptable)
 Not acceptable (This product is incompatible with the minimum requirements for this academic level)

Semprach, 23 May 2012, *M. Schaub*
 Place Date Signature

Additional comments and suggestions can be sent as an appendix to this sheet, as a separate file, and/or as comments added to the text of the thesis. Please, send the signed evaluation sheet, as well as the annotated thesis and/or separate comments by e-mail to pgecologia@gmail.com and claudiakeller23@gmail.com or by mail to the address below. E-mail is preferred. A scanned copy of your signature is acceptable.

Mailing address:
 Claudia Keller
 DCEC/CPEC/INPA
 CP 478
 69011-970 Manaus AM
 Brazil

Apêndice 4. Parecer de Renata Durães (Tulane University, EUA) para a dissertação.



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em florestas primárias e secundárias da Amazônia central**
Aluno: **AÍDA ISABELA RODRÍGUES REPOLHO**
Orientador: **Gonçalo Ferraz** Co-orientador: -----

Avaliador: DR. RENATA DURÃES

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	()	(X)	()	()
Revisão bibliográfica	()	(X)	()	()
Desenho amostral/experimental	()	()	(X)	()
Metodologia	()	()	(X)	()
Resultados	()	()	(X)	()
Discussão e conclusões	()	()	(X)	()
Formatação e estilo texto	()	(X)	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	(X)	()

PARECER FINAL

- Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

New Orleans,

15/06/2012,

Local

Data

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para pgeecologia@gmail.com e claudiakeller23@gmail.com ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller
DCEC/CPEC/INPA
CP 478
69011-970 Manaus AM
Brazil

Apêndice 5. Ata da defesa pública de dissertação de mestrado. Banca formada por: Paulo Bobrowiec (INPA), Sérgio Borges (Fundação Vitória Amazônica) e Thierry Gasnier (Universidade Federal do Amazonas).



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

Aos 30 dias do mês de novembro do ano de 2012, às 09:00 horas, na sala de aula do Programa de Pós Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior – PPG BADPI /INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Sérgio Henrique Borges**, da Fundação Vitória Amazônica - FVA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Paulo Estefano Dinelli Bobrowiec**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/CENBAM, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Thierry Ray Jehlen Gasnier**, da Universidade Federal do Amazonas - UFAM, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Cíntia Gomes de Freitas, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e o(a) Prof(a). Dr(a). Jansen Alfredo Sampaio Zuanon, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de **AÍDA IZABELA RODRIGUES REPOLHO**, intitulado "Fidelidade ao sítio por aves seguidoras de formigas-de-correição em florestas primárias e secundárias da Amazônia Central", orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). Gonçalo Ferraz, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

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

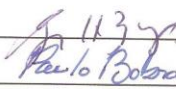
APROVADO(A) REPROVADO(A)
 POR UNANIMIDADE POR MAIORIA

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

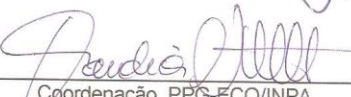
Prof(a).Dr(a). Sérgio Henrique Borges

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

Prof(a).Dr(a). Thierry Ray Jehlen Gasnier







Coordenação PPG-ECO/INPA