



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS BACHARELADO

MARIA EDUARDA SILVA

**EFEITO DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL SOBRE A DENSIDADE DE AVES
ESPECIALISTAS EM FLORESTAS SECAS DA CAATINGA**

RECIFE

2025

MARIA EDUARDA SILVA

**EFEITO DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL SOBRE A DENSIDADE DE AVES
ESPECIALISTAS EM FLORESTAS SECAS DA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Bacharelado
em Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito
parcial para obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Luciano Nicolás Naka

Coorientador: Jonathan Ramos Ribeiro

RECIFE

2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Silva, Maria Eduarda.

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a densidade de aves especialistas
em florestas secas da Caatinga / Maria Eduarda Silva. - Recife, 2025.

53p. : il., tab.

Orientador(a): Luciano Nicolás Naka

Coorientador(a): Jonathan Ramos Ribeiro

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de
Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2025.

Inclui referências, apêndices.

1. Amostragem por distância. 2. Caatinga. 3. Ecologia de populações. 4.
Heterogeneidade ambiental. 5. Conservação da biodiversidade. I. Naka, Luciano
Nicolás. (Orientação). II. Ribeiro, Jonathan Ramos. (Coorientação). IV. Título.

590 CDD (22.ed.)

MARIA EDUARDA SILVA

**EFEITO DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL SOBRE A DENSIDADE DE AVES
ESPECIALISTAS EM FLORESTAS SECAS DA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Bacharelado
em Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito
parcial para obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada em: ____/____/____

Nota: _____

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Luciano Nicolás Naka (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Hevana Santana de Lima (Examinador Externo)
David Rockefeller Center for Latin American Studies at Harvard University

Dr. João Pedro Souza Alves (Examinador Externo)
Universidade Estadual do Maranhão

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus.

Agradeço às pessoas que sempre me incentivarem a buscar fazer o que eu gosto e que sempre me apoiaram nas minhas escolhas, os meus pais, Roseane e Iraquitã. À eles que sempre fizeram de tudo para que eu tivesse uma boa educação e que nunca me fizeram desistir dos meus sonhos. Eu amo vocês, obrigada por tudo.

Agradeço ao meu parceiro na vida, Paulo, por todo o amor, carinho e apoio, você é incrível e eu sou grata por ter você comigo, sempre me fazendo bem e me acalmando quando preciso, eu te amo.

Agradeço à minha amiga, Vitória Roberta (V), por ter me aturado todos esses anos da nossa amizade e pelo carinho e apoio, amo você.

Aos amigos que fiz na universidade: Aísha, Joanna, Mayza, Gabriel, Aninha, Lary e Pedro, eu sou tão grata por ter vocês nessa etapa da minha vida, não sei como eu iria aguentar tudo sem ter vocês. Obrigada por todo apoio e carinho, amo vocês.

Agradeço em especial a Aísha e Joanna, por aguentar todos os meus desabafos e reclamações e por sempre me apoiarem! Sou muito grata por todos os conselhos, risadas, campos, e principalmente por ter tido a honra de percorrer essa jornada ao lado de vocês!

Agradeço também a todas as outras pessoas que também fizeram parte dessa etapa da minha vida, vocês têm um lugar no meu coração, Ewelyn, Lucas, Jota e todos os demais.

Agradeço ao meu orientador, o professor Luciano Nicolás Naka, pela sua orientação, pela paciência, aprendizado e incentivo. Agradeço principalmente ter me apresentado ao mundo incrível das aves e por ter me aceitado nessa família incrível que é o Ornitolab. Está sendo uma grande honra pra mim ter a oportunidade de aprender e trabalhar ao seu lado e espero poder continuar fazendo isso. Tenho uma grande admiração pelo senhor e sou sempre grata pelas oportunidades maravilhosas.

Agradeço ao meu coorientador Jonathan Ramos Ribeiro (JonJon), por todo apoio e aprendizado, por estar ao meu lado durante toda essa trajetória, por sempre me ajudar quando eu tinha alguma dúvida e pela paciência. Obrigada por tudo que você me ensinou no campo, pelos alertas, pelo carinho, sou muito grata por ter tido a honra de trabalhar ao seu lado.

Ao pessoal do laboratório: Dani, Gio, Hevana, Mel, Victor, Nattan, Carine, Anna, Manu e os demais, agradeço a vocês por todo o carinho, pelos campos, pelos ensinamentos da vida, pelas risadas, por tudo. Vocês são incríveis e eu sou muito grata por me acolherem nessa família maravilhosa, obrigada!

Agradeço também à professora Luciana Iannuzzi, minha primeira orientadora. As oportunidades que alcancei até hoje só foram possíveis porque a senhora acreditou em mim,

sou muito grata por ter tido uma mentora tão incrível e inspiradora.

Agradeço aos membros da banca, que aceitaram o convite para avaliar e contribuir com meu trabalho, agradeço a disponibilidade e o esforço.

Agradeço à equipe do ICMBIO que nos recebeu e nos ajudou no alojamento e trabalho durante os campos.

Ao Laboratório de Ecologia e Conservação da Flora - Universidade de Pernambuco (Campus Petrolina) pelos dados de vegetação que foram utilizados neste trabalho.

Ao CNPQ, PPBio RABECA e a Universidade Federal de Pernambuco pelo financiamento que permitiu tornar possível este trabalho.

RESUMO

Dinâmicas populacionais são essenciais para entender a ecologia de espécies aves e planejar estratégias de conservação destas, especialmente em ambientes desafiadores como as florestas secas. Este estudo estimou a densidade de nove espécies de passeriformes especialistas em quatro unidades de conservação da Caatinga, através do método *distance sampling*, e procurou entender como as variáveis do habitat, como diâmetro a altura do peito (DAP), riqueza e abundância de plantas lenhosas, e fatores de paisagem, como a variação de altitude e a produtividade vegetal (NDVI) podem modular o número de indivíduos. Foram obtidas 1.888 detecções ao longo de 80 km de transectos, com variação entre áreas amostradas: o Raso da Catarina apresentou as maiores densidades e Furna Feia as menores. Os modelos de detecção indicaram boa precisão geral, com detectabilidade variando entre 25% e 60%. Os resultados deste estudo mostram que a distribuição das espécies não é homogênea, sendo modulada pela altitude e produtividade vegetal (NDVI), as densidades apresentaram uma relação não linear com a altitude e o NDVI, com as maiores densidades ocorrendo em altitudes intermediárias (~400 m) associadas a valores elevados de NDVI, indicando que condições ambientais intermediárias e vegetação mais produtiva favorecem os maiores valores de densidade média. Os achados também ressaltam que a estrutura da vegetação, como o porte das plantas medido pelo diâmetro à altura do peito (DAP), exerce papel importante na determinação da densidade, evidenciando áreas arbustivas como mais favoráveis à ocorrência das espécies amostradas. A estrutura da vegetação, medida pelo DAP médio das plantas, influenciou negativamente a densidade das aves. Ambientes mais arbustivos (DAP menor) sustentaram maiores densidades. Estimou-se que a densidade aumenta cerca de 41% a cada redução de 1 cm no DAP. De forma geral, os resultados revelam um processo de filtragem hierárquica: (1) a combinação entre altitude e produtividade (NDVI) define o conjunto de condições sob as quais as espécies coexistem, refletindo trade-offs ecológicos; (2) a estrutura da vegetação atua como filtro adicional, determinando a quantidade de habitat adequado. A interação desses fatores evidencia a heterogeneidade ambiental como força motora da variação na densidade de passeriformes na Caatinga, destacando a importância de áreas arbustivas e altitudes intermediárias para a conservação dessas espécies.

Palavras-chave: Amostragem por distância; Caatinga; Ecologia de populações; Heterogeneidade ambiental; Conservação da biodiversidade.

ABSTRACT

Population dynamics are essential for understanding the ecology of bird species and for planning their conservation strategies, especially in challenging environments such as dry forests. This study estimated the density of nine specialist passerine species in four protected areas of the Caatinga, using the distance sampling method, and sought to understand how habitat variables, such as diameter at breast height (DBH), richness and abundance of woody plants, and landscape factors, such as altitudinal variation and vegetation productivity (NDVI), can modulate the number of individuals. A total of 1,888 detections were recorded along 80 km of transects, with variation among sampled areas: Raso da Catarina showed the highest densities, whereas Furna Feia presented the lowest. Detection models indicated overall good precision, with detectability ranging from 25% to 60%. The results show that species distribution is not homogeneous and is modulated by altitude and vegetation productivity (NDVI). Species densities exhibited a non-linear relationship with altitude and NDVI, with the highest values occurring at intermediate elevations (~400 m) associated with higher NDVI. This pattern suggests that intermediate environmental conditions and more productive vegetation favor higher mean densities. The findings also highlight that vegetation structure, represented by plant height and diameter at breast height (DBH), plays an important role in shaping density patterns, indicating that more shrub-dominated areas are favorable for the occurrence of the sampled species. Vegetation structure, measured by mean DBH, negatively influenced bird density: more shrub-dominated environments (lower DBH) supported higher densities. Density was estimated to increase by approximately 41% for each 1-cm reduction in DBH. Overall, the results reveal a hierarchical filtering process: (1) the combination of altitude and productivity (NDVI) defines the set of conditions under which species can coexist, reflecting ecological trade-offs; and (2) vegetation structure acts as an additional filter by determining the amount of suitable habitat available. The interaction among these factors highlights environmental heterogeneity as a key driver of passerine density variation in the Caatinga, emphasizing the importance of shrublands and intermediate elevations for the conservation of these species.

Keywords: Distance sampling; Caatinga; Population ecology; Environmental heterogeneity; Biodiversity conservation.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Localização dos módulos RAPELD em quatro áreas protegidas da Caatinga: Parque Nacional do Catimbau (A), Parque Nacional da Fuma Feia (B), Parque Nacional do Boqueirão da Onça (C) e Estação Ecológica Raso da Catarina (D). As linhas em amarelo destacam as trilhas utilizadas para estimar a densidade de aves (TN e TS) e os pontos consistem nas parcelas permanentes de 250 m em cada módulo.22

Figura 2. Esquema do desenho amostral utilizado no estudo para cada um dos quatro módulos. As linhas pretas verticais correspondem aos transectos de 5 km que foram percorridos (TN e TS). As linhas vermelhas representam as unidades amostrais delimitadas com 250 metros de comprimento por 4 metros de largura, onde foram registradas a riqueza de espécies vegetais, a abundância total de plantas lenhosas e o diâmetro à altura do peito (DAP) nos dois módulos do Catimbau e Raso da Catarina. As unidades amostrais encontram-se numa área de 1 km² a cada quilômetro de trilha, onde foram obtidos os pontos verdes, que indicam as áreas onde as variáveis ambientais foram retiradas, a partir de sensoriamento remoto.24

Figura 3. Diagrama da metodologia básica de amostragem por distâncias usando transectos lineares (BUCKLAND et al. 2001).25

Figura 4. Distribuição das distâncias de detecção por espécie e módulo amostrado. Os histogramas mostram a frequência normalizada das detecções (barras azuis) e as linhas representam a distribuição ajustada aos dados (linha laranja). Juntamente com o número de contatos registrados por espécie nos módulos amostrados: Catimbau (337), Fuma Feia (229), Boqueirão da Onça (483) e Raso da Catarina (839), através da amostragem por distâncias utilizando transectos, totalizando 1.888 registros. As espécies *Synallaxis hellmayri* e *Megaxenops paraguayae* não foram registradas durante a amostragem nos módulos com “n=0”.28

Figura 5. Comparação entre as densidades médias (ind/km²) das nove espécies-alvo amostradas entre os quatro módulos: Catimbau, Fuma Feia, Boqueirão da Onça e Raso da Catarina. Onde o Raso da Catarina apresentou as maiores densidades médias, com exceção de *Myrmorchilus strigilatus*, cuja maior densidade foi registrada

no Boqueirão da Onça..... 33

Figura 6. Superfície de resposta do Modelo Aditivo Generalizado (GAM) mostrando a interação entre altitude (m) e NDVI (Índice de Vegetação por Diferença Normalizada) sobre a variável resposta. As cores representam os valores preditos pelo modelo, tons mais quentes indicando maiores valores de densidade. Observa-se que as maiores respostas ocorrem em altitudes intermediárias associadas a valores elevados de NDVI..... 34

Figura 7. Efeitos parciais estimados pelos Modelos Aditivos Mistos Generalizados (GAMM) para cada espécie individualmente. (A) Efeito da altitude sobre a abundância prevista das espécies ($R^2 = 44,2\%$; $p < 0,01$). (B) Efeito do NDVI (Índice de Vegetação por Diferença Normalizada) por espécie. Linhas representam os efeitos ajustados e áreas sombreadas indicam o intervalo de confiança (± 2 erros-padrão). Efeitos significativos de NDVI ($p < 0,05$) foram observados para *Formicivora melanogaster*, *Megaxenops paraguayae*, *Myrmorchilus strigilatus*, *Sakesphoroides cristatus*, *Synallaxis hellmayri* e *Thamnophilus capistratus*. 36

Figura 8. Relação da densidade das aves amostradas (nos módulos do Catimbau e Raso da Catarina) e o diâmetro à altura do peito (DAP), obtida por meio de um Modelo Aditivo Generalizado (GAM). O DAP apresentou efeito significativo ($p < 0,01$; $R^2 = 14,7\%$), com tendência negativa, indicando redução na densidade das aves conforme o aumento do DAP..... 38

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Áreas protegidas amostradas nas florestas tropicais sazonalmente secas do Nordeste do Brasil, com indicação do estado, área (ha), altitude média, pluviosidade média anual e período de amostragem.....21

Tabela 2. Lista de nove (9) espécies-alvo de aves insetívoras especialistas de florestas secas e outros ambientes abertos, incluindo família e nome popular.....23

Tabela 3. Modelos de detecção para as espécies-alvo, incluindo função chave utilizada, valores de AIC, estatística qui-quadrado (X^2), p do teste de ajuste (GOF), e detectabilidade média (P_a), com erro padrão (se_{P_a}) e coeficiente de variação (cv_{P_a}), sem ajustes adicionais e utilizando agrupamentos de 5 metros para todas as espécies.29

Tabela 4. Abundância estimada e erro padrão de abundância ($A \pm se$), e densidade estimada e erro padrão de densidade ($D \pm se$) para 9 espécies de aves especialistas em florestas secas registradas nas quatro áreas. Densidade expressa em ind/km². *Megaxenops paraguayae* não teve registros suficientes para realizar um modelo ajustado para o PARNA Catimbau e o PARNA Fuma Feia. *Synallaxis hellmayri* não teve registros suficientes para realizar um modelo ajustado para o PARNA Fuma Feia.31

Tabela 5. Resultados do modelo aditivo generalizado (GAM) ajustado para avaliar os efeitos da altitude e do NDVI sobre a densidade das espécies amostradas nos quatro módulos. São apresentados os graus de liberdade efetivos (edf), o valor da estatística F e o respectivo p para os termos suavizados combinados. Métricas globais do modelo: R^2 ajustado = 0,15; Deviance explicada = 14%; Estimativa de escala = 0,579; Critério REML = 1628,9; Número de observações = 281.35

Tabela 6. Resultados dos modelos aditivos generalizados (GAM) ajustados para avaliar a relação entre a densidade das espécies amostradas nos quatro módulos e o NDVI e Altitude. São apresentados os graus de liberdade efetivos (edf), o valor da estatística F e o respectivo p para cada espécie. Métricas globais do modelo: R^2 ajustado = 0,442; Deviance explicada = 50,9%; Critério REML = 1590,4; Número de observações = 281.37

Tabela 7. Resultados do modelo aditivo generalizado (GAM) ajustado para avaliar os

efeitos dos dados florísticos (riqueza, abundância e diâmetro à altura do peito (DAP)) sobre a densidade das espécies amostradas nos dois módulos: Raso da Catarina e Catimbau. São apresentados os graus de liberdade efetivos (edf), o valor da estatística F e o respectivo p para cada variável analisada. Métricas globais do modelo: R^2 ajustado = 0,147; Deviance explicada = 15,2%; Estimativa de escala = 0,474; Critério REML = 945,9; Número de observações = 159. 39

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	14
2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS	16
2.1. Objetivo geral	16
2.2. Objetivos Específicos	16
3. REFERENCIAL TEÓRICO.....	16
3.1. Florestas Tropicais Sazonalmente Secas e a Caatinga	16
3.2. Aves como modelo ecológico em florestas secas	18
3.3. Padrões de biodiversidade, parâmetros populacionais e heterogeneidade ambiental	18
3.4. Importância das áreas protegidas para o estudo da biodiversidade.....	20
4. METODOLOGIA.....	21
4.1. Área de estudo	21
4.2. Espécies-alvo	22
4.3. Desenho amostral.....	23
4.4. Amostragem por distância	25
4.5. Estimando Abundância e Densidade	25
4.6. Variáveis de sensoriamento remoto	26
4.7. Dados florísticos.....	26
4.8. Análise de dados	26
5. RESULTADOS	27
5.1. Amostragem por distância	27
5.2. Relação da densidade de aves com o NDVI e altitude.....	34
5.2.1. Padrões gerais	34
5.2.2. Resposta espécie-específica	35
5.3. Relação da densidade de aves com os dados florísticos	37
6. DISCUSSÃO.....	39
6.1. Amostragem por distância	40
6.2. Relação da densidade de aves com heterogeneidade ambiental	41
6.3. Conservação das espécies.....	43
6.4. Limitações e direções futuras.....	43

7. CONCLUSÃO	44
8. REFERÊNCIAS	44
9. APÊNDICE.....	53

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) ocupam aproximadamente 40% da área total das florestas tropicais do planeta (OCÓN *et al.*, 2021) e apresentam elevada riqueza de espécies, altos níveis de endemismo e diversas interações ecológicas (MARTINS; OLIVEIRA; ALMEIDA, 2020). Apesar de sua importância ecológica, nosso conhecimento científico sobre esses ambientes ainda apresenta lacunas significativas quando comparado a outros biomas tropicais (MILES *et al.*, 2006). Embora a atenção dedicada às FTSS tenha aumentado nas últimas duas décadas, ainda persiste a necessidade de ampliar esforços de pesquisa para compreender plenamente sua complexidade e vulnerabilidade (SIYUM, 2020; MESA-SIERRA *et al.*, 2025).

A Caatinga representa o maior bloco desse tipo de florestas (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017), e como outras florestas secas apresenta uma elevada pressão por seus recursos naturais (LOPEZ-TOLEDO *et al.*, 2024; FERREIRA DO CARMO *et al.*, 2025; CANASSA *et al.*, 2025). A Caatinga se caracteriza por sua alta heterogeneidade ambiental, com gradientes de solo, relevo e precipitação que formam mosaicos de vegetação com diferentes fisionomias, desde formações abertas até áreas mais densas (SANTOS *et al.*, 2011). Essa variabilidade ambiental faz da Caatinga um laboratório natural para compreender os efeitos da heterogeneidade sobre a biodiversidade.

O debate atual sobre como a heterogeneidade ambiental se relaciona com a biodiversidade é marcado por três teorias centrais. A visão clássica é a Hipótese da Heterogeneidade Ambiental (HHA), formalizada por MacArthur & MacArthur (1961), que postula uma relação positiva: ambientes estruturalmente mais complexos oferecem mais nichos, permitindo assim a coexistência de um maior número de espécies. Essa teoria foi desafiada pelo "Area-Heterogeneity Tradeoff" (AHTO), de Allouche *et al.* (2012), que propõe uma relação unimodal (em forma de U invertido); nesta visão, níveis muito altos de heterogeneidade fragmentam a paisagem, reduzindo a área efetiva para cada espécie, o que diminui o tamanho das populações e aumenta o risco de extinções locais estocásticas. Em contraponto a ambas, a "Hipótese da Quantidade de Habitat" (HAH), de Lenore Fahrig (2013), argumenta que a configuração espacial é pouco relevante. A HAH postula que a riqueza de espécies é impulsionada primariamente por um único fator: a quantidade total de habitat disponível na paisagem local, que determina o "pool" de espécies para um determinado ponto através de um "efeito de amostra de área".

Diante desse debate teórico, torna-se fundamental compreender os mecanismos ecológicos que associam variação ambiental e padrões de biodiversidade. A variedade de condições bióticas e abióticas em um ambiente heterogêneo, oferece um cenário propício para a seleção de características diversas (HUSTON, 1994). Variações de substrato, relevo

e disponibilidade hídrica influenciam a estrutura da vegetação e a composição de espécies de plantas e animais, determinando padrões de riqueza e diversidade (SANTOS *et al.*, 2011). Desta forma, entender como a variação ambiental natural afeta a biodiversidade é chave para compreender melhor o funcionamento dos ecossistemas e para subsidiar esforços de conservação, restauração de habitats e práticas de manejo (ANTONGIOVANNI *et al.*, 2018; RIBEIRO *et al.*, 2021). Ainda assim, compreender essa biodiversidade em sua totalidade exige mais do que identificar áreas menos perturbadas: é fundamental conhecer parâmetros populacionais que revelem a dinâmica das espécies nesses ambientes (NICHOLS; WILLIAMS, 2006; RICKLEFS, 2010).

Dados demográficos como abundância e densidade são elementos centrais para compreender a dinâmica das espécies e direcionar estratégias de conservação, pois permitem avaliar padrões de ocorrência, tendências de variação ao longo do tempo e respostas a diferentes contextos ambientais (RICKLEFS, 2010). Apesar de sua importância, ecossistemas de regiões secas, como a Caatinga, ainda carecem de informações consistentes sobre suas comunidades biológicas. A sazonalidade e a heterogeneidade desses ambientes, aliadas à dificuldade de acesso a muitas áreas e à limitação de séries temporais, tornam a coleta de dados populacionais um grande desafio (SANTOS *et al.*, 2011).

A ausência de estimativas robustas de abundância e densidade dificulta a compreensão sobre a variabilidade natural das populações e a consequente avaliação adequada de estratégias de conservação desses ecossistemas. Essas estimativas são fundamentais não apenas para embasar a implementação de medidas de conservação eficazes, mas também para estabelecer sistemas de monitoramento de longo prazo que permitam avaliar respostas populacionais e sua persistência em contextos de mudança ambiental (NICHOLS; WILLIAMS, 2006; RICKLEFS, 2010). Mudanças ambientais sutis ou variações naturais podem não inviabilizar a presença das espécies na paisagem, mas podem afetar a sua abundância e densidade, comprometendo sua presença no longo prazo (KENNARD *et al.*, 2002; JARA-GUERRERO *et al.*, 2021).

Nesse contexto, a densidade populacional torna-se uma métrica central em ecologia, refletindo a qualidade do habitat e a capacidade de suporte de uma área (FAHRIG, 2013). Em um cenário de limitações, trabalhos mais recentes que se dedicam a estimar densidades de passeriformes em florestas tropicais sazonalmente secas (RIBEIRO *et al.*, 2021) assumem um papel particularmente relevante. Esses estudos tornam-se valiosos justamente por oferecerem parâmetros de referência que contribuem para suprir lacunas existentes e apoiar interpretações mais fundamentadas sobre a dinâmica populacional das espécies em ambientes secos.

Portanto, compreender como populações especialistas em florestas secas respondem à heterogeneidade ambiental permite identificar quais áreas têm maior valor para

conservação e onde ações de manejo podem ser mais eficazes (WATLING *et al.*, 2020). Sendo assim, a nossa hipótese central é que a densidade das espécies-alvo responde diretamente à heterogeneidade ambiental. Especificamente, que variáveis de habitat, como a complexidade estrutural (DAP) e a riqueza florística e fatores da paisagem, como a produtividade da vegetação (NDVI) e o gradiente de altitude, atuam como filtros que determinam a densidade populacional das espécies. Espera-se que áreas com maior complexidade estrutural e maior produtividade sustentem maiores densidades, enquanto a altitude atuará como um filtro ambiental chave, favorecendo espécies com diferentes nichos fisiológicos.

2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS

2.1. Objetivo geral

Compreender como a heterogeneidade ambiental influencia a densidade de aves especialistas em florestas secas.

2.2. Objetivos Específicos

- I. Estimar a densidade de nove espécies de aves especialistas em florestas secas nos módulos RAPELD estabelecidos no PARNA Catimbau, ESEC Raso da Catarina, PARNA Fuma Feia e PARNA Boqueirão da Onça.
- II. Avaliar o efeito de variáveis da paisagem, através do NDVI (Índice de Vegetação por Diferença Normalizada) e da variação de altitude, sobre a densidade estimada das espécies-alvo.
- III. Quantificar o efeito dos dados florísticos, como a riqueza de espécies vegetais, a abundância total de plantas lenhosas e o diâmetro à altura do peito (DAP) médio, sobre a densidade estimada das espécies-alvo.

3. REFERENCIAL TEÓRICO

3.1. Florestas Tropicais Sazonalmente Secas e a Caatinga

As florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) estão distribuídas principalmente nas regiões neotropicais, africanas e asiáticas (PENNINGTON *et al.*, 2009; OCÓN *et al.*, 2021; LOPEZ-TOLEDO *et al.*, 2024). Essas formações são caracterizadas por receberem precipitações inferiores a 1.600 mm/ano e uma estação seca prolongada (PULLA *et al.*, 2015). A alternância entre períodos de chuva e seca impõe fortes restrições fisiológicas às plantas e influencia profundamente a estrutura da vegetação, a composição florística e os processos ecológicos, como produtividade primária, ciclagem de nutrientes e dinâmica de sucessão (MURPHY; LUGO, 1986; SÁNCHEZ-AZOFEIFA *et al.*, 2005; PENNINGTON *et al.*, 2009; SAENZ-PEDROZA *et al.*, 2020; FERREIRA *et al.*, 2024).

Do ponto de vista fitofisionômico, as FTSS são dominadas por espécies decíduas, que perdem as folhas durante a estação seca como estratégia de economia hídrica (SOUZA *et al.*, 2020; WRIGHT *et al.*, 2021). Entretanto, em locais com maior disponibilidade de umidade, como vales, solos profundos ou áreas próximas a cursos d'água, é comum a presença de espécies perenifólias, formando mosaicos de vegetação que refletem a heterogeneidade ambiental típica desses ecossistemas (PENNINGTON *et al.*, 2000; DIRZO *et al.*, 2011). Essa variabilidade estrutural é acompanhada por uma alta diversidade florística e faunística, frequentemente com elevado nível de endemismo, especialmente em regiões isoladas ou com uma longa história de estabilidade climática (BANDA *et al.*, 2016; MARTINS; OLIVEIRA; ALMEIDA, 2020).

Apesar da sua importância ecológica e funcional, as FTSS figuram entre os ecossistemas tropicais mais ameaçados do planeta (MILES *et al.*, 2006). Estima-se que menos de 10% de sua cobertura original permaneça em bom estado de conservação, em razão da expansão agrícola, pecuária, extração de madeira e urbanização (TEIXEIRA *et al.*, 2021; LOPEZ-TOLEDO *et al.*, 2024). Além disso, esses ambientes têm sido historicamente sub-representados em pesquisas ecológicas e em políticas públicas de conservação, o que contribui para o desconhecimento de sua real extensão, dinâmica e potencial de regeneração (SÁNCHEZ-AZOFEIFA *et al.*, 2005; BANDA *et al.*, 2016; TABARELLI *et al.*, 2024).

No contexto neotropical, a Caatinga se destaca como o maior bloco contínuo de FTSS, ocupando cerca de 844.000 km² do território brasileiro (PENNINGTON *et al.*, 2009; SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Ela apresenta uma elevada heterogeneidade ambiental, influenciada por gradientes de solo, relevo, precipitação e histórico de uso da terra, que resultam em um mosaico de formações vegetais variando desde fitofisionomias abertas e arbustivas até florestas mais densas e altas (SANTOS *et al.*, 2011).

A Caatinga também abriga alta riqueza de espécies endêmicas adaptadas às condições de estresse hídrico e sazonalidade (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Sua biodiversidade foi historicamente subestimada, mas cataloga números expressivos: são registradas cerca de 445 espécies de aves (LEANDRO-SILVA; GONÇALVES-SOUZA; NAKA, 2025), 386 de peixes, 183 de mamíferos, 79 de répteis, 98 de anfíbios (SILVA; LACHER, 2020) e 3.347 espécies de plantas (FERNANDES; CARDOSO; QUEIROZ, 2020). A Caatinga também se destaca pela elevada proporção de endemismos em diversos grupos: estima-se que 23% das espécies de aves, 54,1% dos peixes, 28% dos mamíferos, 30,8% dos répteis e 20,4% dos anfíbios sejam endêmicos (SILVA; LACHER, 2020), além de 15% para a flora do ecossistema (FERNANDES; CARDOSO; QUEIROZ, 2020). O que ressalta sua importância para a manutenção da diversidade genética do sistema e para o entendimento dos processos evolutivos associados à aridez tropical (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017).

3.2. Aves como modelo ecológico em florestas secas

As aves são amplamente utilizadas como grupos indicadores de qualidade ambiental, por responderem rapidamente a mudanças na estrutura do habitat e serem relativamente fáceis de detectar (BIBBY *et al.*, 2000). Em florestas tropicais secas, as comunidades de aves refletem fortemente as condições da vegetação e da disponibilidade de recursos (ANTONGIOVANNI *et al.*, 2018; RIBEIRO *et al.*, 2021). A complexidade estrutural da vegetação exerce influência direta sobre a riqueza, abundância e densidade populacional das aves, uma vez que determina a disponibilidade de alimento, locais de abrigo, áreas de nidificação e microclimas adequados (ANTONGIOVANNI *et al.*, 2018). Ambientes mais complexos tendem a sustentar comunidades mais diversas e densidades mais equilibradas, pois oferecem recursos mais variados e melhor distribuídos espacialmente (MACARTHUR; MACARTHUR, 1961).

Por isso, estudar os padrões de densidade dessas espécies em diferentes áreas protegidas pode contribuir para identificar quais fatores ambientais mais influenciam sua persistência e até orientar ações de manejo voltadas à conservação dos ecossistemas secos brasileiros (ANTONGIOVANNI *et al.*, 2018). Assim, compreender a relação entre heterogeneidade ambiental e densidade populacional de aves especialistas em florestas secas contribui não apenas para o avanço do conhecimento ecológico, mas também para o desenvolvimento de estratégias de conservação adaptadas às particularidades da Caatinga.

3.3. Padrões de biodiversidade, parâmetros populacionais e heterogeneidade ambiental

Apesar dos esforços recentes indicarem elevada diversidade de espécies e endemismos nas florestas secas neotropicais (WERNECK *et al.*, 2011), dados zoológicos integrados para esses ambientes permanecem escassos. Essa lacuna limita a compreensão de como os múltiplos atributos da diversidade biológica, que não são necessariamente relacionados e variam distintamente em gradientes, se comportam (CARDINALE *et al.*, 2012). A diversidade de espécies influencia diretamente o funcionamento dos ecossistemas (LOREAU, 2010), e por isso, compreender os fatores que estruturam e modulam as comunidades é essencial (WHITTAKER *et al.*, 2005).

A densidade populacional, definida como o número de indivíduos por unidade de área, é uma das métricas mais utilizadas para estimar o tamanho de populações e comparar o uso de habitat em diferentes contextos espaciais ou temporais (BUCKLAND *et al.*, 2001). Variações de densidade podem indicar mudanças sutis no ambiente que, embora não causem extinções locais imediatas, podem reduzir o número de indivíduos sustentados pelo habitat e comprometer a viabilidade populacional no longo prazo (KENNARD *et al.*, 2002; JARA-GUERRERO *et al.*, 2021). A análise de parâmetros populacionais, como a densidade, é fundamental para compreender a dinâmica de populações e fornecer subsídios para

estratégias de conservação da fauna (NICHOLS; WILLIAMS, 2006; RICKLEFS, 2010). Ademais, a literatura destaca que a densidade populacional atua como o principal mecanismo de transmissão que conecta os padrões da paisagem, como a heterogeneidade ambiental ou a quantidade de habitat, aos resultados da biodiversidade em nível de comunidade (ALLOUCHE *et al.*, 2012; FAHRIG, 2013).

Os mecanismos ecológicos que ligam a densidade à biodiversidade são primariamente as taxas de extinção e imigração, que formam o equilíbrio dinâmico da Teoria da Biogeografia de Ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967) e da teoria de metapopulações. Populações com baixas densidades (ou tamanhos populacionais pequenos) são exponencialmente mais vulneráveis à extinção por flutuações aleatórias em nascimentos e mortes (ALLOUCHE *et al.*, 2012). Modelos demográficos mostram que, abaixo de um limiar crítico de habitat que não consegue mais sustentar uma densidade populacional mínima, a extinção se torna um colapso determinístico (LANDE, 1987). Inversamente, a taxa de imigração (ou colonização) depende da densidade das populações-fonte na paisagem circundante; paisagens com maior quantidade de habitat suportam populações-fonte maiores (FAHRIG, 2013).

Em ambientes de florestas secas, como a Caatinga, as flutuações sazonais na disponibilidade de recursos, somadas à heterogeneidade espacial, tornam a estimativa de densidade um desafio metodológico, exigindo protocolos padronizados e replicáveis (NICHOLS; WILLIAMS, 2006). Nesse sentido, métodos como a amostragem de distância (*Distance Sampling*) têm se destacado por permitir estimativas robustas e comparáveis entre áreas. Essa abordagem permite estimar a densidade de espécies, corrigindo pela probabilidade de detecção ao longo de transectos ou pontos amostrais (BUCKLAND *et al.*, 2001).

A heterogeneidade ambiental, por sua vez, afeta a densidade populacional através de mecanismos distintos. A "Hipótese da Heterogeneidade Ambiental" (HHA) clássica argumenta que ambientes complexos criam mais nichos (MACARTHUR; MACARTHUR, 1961; TEWS *et al.*, 2004). No entanto, o "Area-Heterogeneity Tradeoff" (AHTO) contrapõe que, para uma área total fixa, um aumento na heterogeneidade (ou seja, no número de tipos de habitat) diminui a área efetiva para cada espécie especialista. Isso leva diretamente a tamanhos populacionais médios menores (menor densidade), aumentando o risco de extinção (ALLOUCHE *et al.*, 2012). De forma mais mecanicista, a heterogeneidade espacial afeta diretamente a taxa de crescimento populacional ao criar uma variação contínua na capacidade de suporte local (K), transformando a paisagem num mosaico de qualidades de habitat (SIBLY *et al.*, 2009).

Em ecossistemas secos, como a Caatinga e outras florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), a heterogeneidade ambiental é especialmente relevante. Nesses ambientes,

variações de substrato geológico, topografia, profundidade e fertilidade do solo, bem como disponibilidade hídrica, resultam em fortes contrastes na estrutura e composição da vegetação (SANTOS *et al.*, 2011). Essa variação estrutural gera micro-habitats distintos, os quais modulam a distribuição e densidade das espécies vegetais e animais, além de influenciar processos como recrutamento, dispersão e competição (SILVA; TABARELLI, 2000; SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017).

A heterogeneidade ambiental, portanto, atua como um filtro ecológico que regula quais espécies conseguem ocupar determinados habitats, mediando as respostas das comunidades frente às mudanças ambientais e à fragmentação da paisagem (RIBEIRO *et al.*, 2021). Assim, estudos que relacionam a estrutura ambiental à biodiversidade permitem testar a Hipótese da Heterogeneidade Ambiental, fornecendo bases para entender como a variação espacial de recursos e condições climáticas influencia os padrões ecológicos das espécies em paisagens complexas como a Caatinga. Compreender essas relações é essencial para prever como alterações na estrutura do ambiente, como desmatamento ou mudanças climáticas, podem afetar a distribuição, dinâmica populacional e estabilidade das comunidades biológicas, em ecossistemas áridos e semiáridos.

3.4. Importância das áreas protegidas para o estudo da biodiversidade

As áreas protegidas desempenham papel crucial na conservação e na compreensão de processos ecológicos, especialmente em ambientes fortemente pressionados como a Caatinga. Elas representam espaços onde as populações podem ser observadas sob menor influência antrópica, possibilitando a obtenção de parâmetros de referência para comparações com áreas degradadas (LEAL *et al.*, 2005). O estudo da biodiversidade em áreas protegidas permite distinguir entre variações naturais e impactos decorrentes de ações humanas, fornecendo subsídios para a criação de políticas públicas e planos de manejo mais eficazes contribuindo para a preservação de espécies ameaçadas e a manutenção de processos ecológicos essenciais (CHAZDON *et al.*, 2009; COETZEE *et al.*, 2013). No contexto da Caatinga, as áreas do PARNA Catimbau, PARNA Furna Feia, PARNA Boqueirão da Onça e ESEC Raso da Catarina constituem laboratórios naturais para compreender como a heterogeneidade ambiental influencia os padrões de densidade e abundância de aves especialistas em florestas secas.

Além disso, a presença de programas de pesquisa estruturados, como o PPBio Semiárido RABECA (Rede de Avaliação da Biodiversidade, Ecologia e Conservação da Caatinga) (LEAL *et al.*, 2025), facilita a coleta padronizada de dados e a integração entre estudos de longa duração. O programa utiliza o sistema de módulos RAPELD (MAGNUSSON *et al.*, 2005), que organiza transectos lineares e pontos amostrais ao longo de gradientes ambientais, permitindo comparações consistentes entre diferentes locais e períodos. Esse desenho padronizado facilita o monitoramento de longo prazo, a análise de tendências

populacionais e estudos de ecologia funcional e de comunidade, além de integrar dados de flora, fauna, fungos e microbiota do solo.

4. METODOLOGIA

4.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em quatro áreas protegidas da Caatinga, com diferentes características ambientais, incluindo: o Parque Nacional do Catimbau, localizado em Pernambuco, abrangendo os municípios de Buíque, Ibimirim e Tupanatinga, onde predominam formações de caatinga arbustiva e arbórea associadas a afloramentos areníticos, com transições entre áreas mais abertas e trechos ligeiramente mais densos em baixios (MARTINS, 2019); o Parque Nacional da Fuma Feia, localizado no Rio Grande do Norte, próximo a Baraúna, que apresenta caatinga arbustiva-arbórea típica de ambientes cársticos, marcada por solos rasos, vegetação seca e mosaicos influenciados pela presença de afloramentos calcários (BENTO *et al.*, 2013); o Parque Nacional do Boqueirão da Onça, situado no norte da Bahia, abrangendo Sento Sé, Campo Formoso, Sobradinho e Juazeiro, onde ocorre um gradiente amplo que inclui caatinga arbórea mais fechada, áreas arbustivas de baixa estatura e extensões abertas e pedregosas dominadas por vegetação xerófita (CAMPOS *et al.*, 2019); e a Estação Ecológica do Raso da Catarina, situada na região Nordeste do Estado da Bahia, abrangendo partes dos municípios de Paulo Afonso, Rodelas, Glória, Jeremoabo, Chorrochó e Canudos, caracterizada por cobertura vegetal típica de caatinga semiárida, sendo considerada área prioritária para a conservação de aves (OLIVEIRA; CHAVES, 2010; PAES; DIAS, 2008) (Figura 1, Tabela 1).

Tabela 1. Áreas protegidas amostradas nas florestas tropicais sazonalmente secas do Nordeste do Brasil, com indicação do estado, área (ha), altitude média, pluviosidade média anual e período de amostragem.

Área protegida	Estado	Área (ha)	Altitude média	Data de amostragem
PARNA Catimbau	PE	62.294	600 m	22-26 de fevereiro
PARNA Fuma Feia	RN	8.494	200 m	19-23 de abril
PARNA Boqueirão da Onça	BA	347.000	800 m	19-23 de maio
ESEC Raso da Catarina	BA	104.842	600 m	23-27 de julho

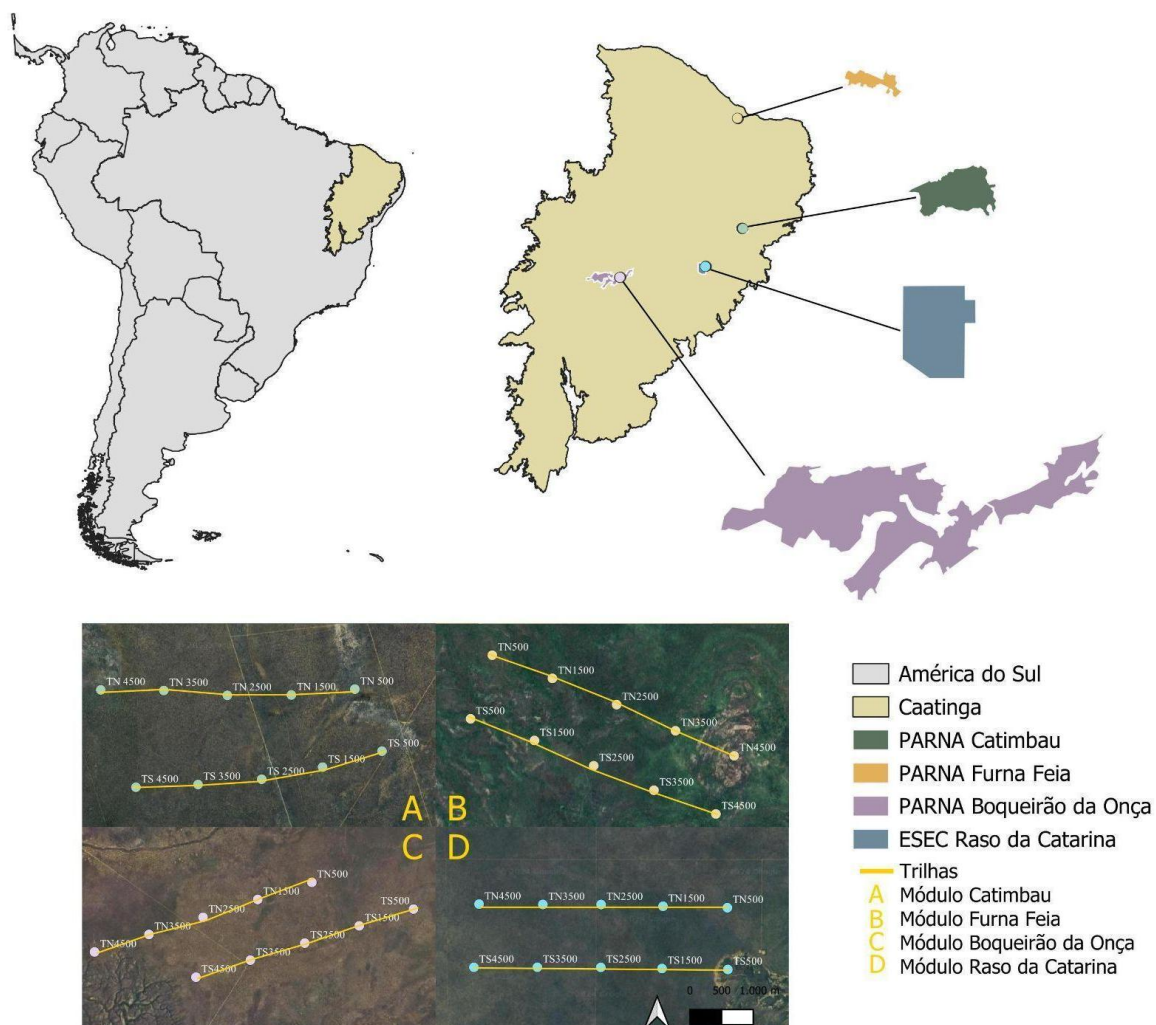


Figura 1. Localização dos módulos RAPELD em quatro áreas protegidas da Caatinga: Parque Nacional do Catimbau (A), Parque Nacional da Fuma Feia (B), Parque Nacional do Boqueirão da Onça (C) e Estação Ecológica Raso da Catarina (D). As linhas em amarelo destacam as trilhas utilizadas para estimar a densidade de aves (TN e TS) e os pontos consistem nas parcelas permanentes de 250 m em cada módulo.

4.2. Espécies-alvo

As aves especialistas de florestas tropicais sazonalmente secas constituem um grupo de aves essencial para compreender padrões ecológicos e orientar estratégias de conservação. Na Caatinga, onde a heterogeneidade espacial da paisagem é um dos principais determinantes da biodiversidade (FAHRIG, 2013), essas aves são consideradas bioindicadoras de integridade ecológica e funcionalidade de ecossistemas. Neste estudo, foram selecionadas nove espécies de aves especialistas em florestas secas, distribuídas em cinco famílias diferentes (Tabela 2).

Tabela 2. Lista de nove (9) espécies-alvo de aves insetívoras especialistas de florestas secas e outros ambientes abertos, incluindo família e nome popular.

Família	Espécie	Nome popular
THAMNOPHILIDAE	<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	Tem-farinha-aí
	<i>Formicivora melanogaster</i>	Formigueiro-de-barriga-preta
	<i>Sakesphoroides cristatus</i>	Choca-do-nordeste
	<i>Thamnophilus capistratus</i>	Choca-barrada-do-nordeste
FURNARIIDAE	<i>Synallaxis hellmayri</i>	João-xique-xique
	<i>Megaxenops paraguayae</i>	Bico-virado-da-caatinga
RHYNCHOCYCLIDAE	<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	Sebinho-de-olho-de-ouro
POLIOPTILIDAE	<i>Polioptila atricapilla</i>	Balança-rabo-do-nordeste
TROGLODYTIDAE	<i>Cantorchilus longirostris</i>	Garrinchão-de-bico-grande

As espécies da família Thamnophilidae (*Myrmorchilus strigilatus*, *Formicivora melanogaster*, *Sakesphoroides cristatus* e *Thamnophilus capistratus*) são aves insetívoras de sub-bosque. Essas espécies têm sua ocorrência comumente associada a ambientes com cobertura vegetal mais densa (KOLOFF; MENNILL, 2020; ZIMMER; ISLER, 2020; ZIMMER; ISLER; KIRWAN, 2020; ZIMMER; ISLER, 2024). Já *Synallaxis hellmayri* (Furnariidae) possui hábitos predominantemente terrestres e sub-bosque, utilizando a caatinga "arbustiva densa" (REMSEN JR., 2020a), enquanto *Megaxenops paraguayae*, pode ser encontrado desde ambientes mais comuns da Caatinga até as matas e florestas semi-úmidas (REMSEN JR., 2020b). Entre os Rhynchocyclidae, temos *Hemitriccus margaritaceiventer*, um pequeno insetívoro associado a matas secas e caatingas arbóreas, de vocalização marcante e facilmente detectável em levantamentos acústicos (CLOCK, 2020). Por sua vez, *Polioptila atricapilla* (Poliptilidae) é uma espécie que habita os mais variados tipos de ambientes na Caatinga, como matas arbustivas, matas arbóreas, capoeiras e matas ciliares (DEL HOYO *et al.*, 2024). Por fim, a espécie *Cantorchilus longirostris* (Trogodytidae) está associada a ambientes de caatinga arbórea, floresta secundária, clareiras arbustivas e bordas de florestas (KROODSMA; BREWER, 2020).

A escolha dessas espécies considerou tanto a facilidade de detecção em campo quanto sua relevância ecológica, refletindo diferentes potenciais preferências de habitat. A classificação taxonômica segue o Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO) (PACHECO *et al.*, 2021).

4.3. Desenho amostral

Este estudo utilizou a estrutura RAPELD para realizar a amostragem em quatro

unidades de conservação da Caatinga. Cada módulo é composto por duas trilhas de 5 km e dez parcelas permanentes de 250 m, que foram utilizadas para estimar a densidade de aves e avaliar o efeito das variáveis da vegetação (Figura 1). As trilhas e parcelas RAPELD proporcionaram uma oportunidade única para avaliarmos os efeitos da variação natural em uma meso-escala espacial, pois maximizam a probabilidade de amostrar adequadamente as comunidades biológicas, minimizando a variação nos fatores abióticos que as afetam (MAGNUSSON *et al.*, 2005). Para isso, as parcelas são longas e estreitas, com o maior eixo orientado ao longo das curvas de nível do terreno, garantindo uma amostragem consistente (MAGNUSSON *et al.*, 2005).

A amostragem foi feita nos módulos do Catimbau, Furna Feia, Boqueirão da Onça e Raso da Catarina ao longo de dois transectos de 5 km (afastadas da borda em 500 metros), separados entre si por 1 km. Em cada transecto de 5 km, estão instaladas parcelas RAPELD de 250 m, afastadas uma das outras por 1 km (Figura 1 e 2).

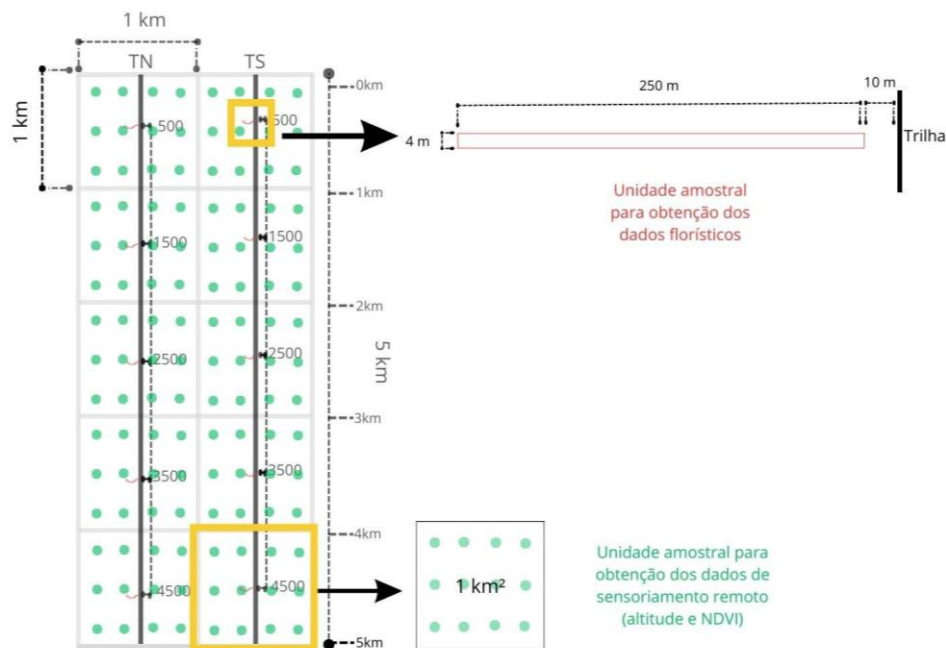


Figura 2. Esquema do desenho amostral utilizado no estudo para cada um dos quatro módulos. As linhas pretas verticais correspondem aos transectos de 5 km que foram percorridos (TN e TS). As linhas vermelhas representam as unidades amostrais delimitadas com 250 metros de comprimento por 4 metros de largura, onde foram registradas a riqueza de espécies vegetais, a abundância total de plantas lenhosas e o diâmetro à altura do peito (DAP) nos dois módulos do Catimbau e Raso da Catarina. As unidades amostrais encontram-se numa área de 1 km² a cada quilômetro de trilha, onde foram obtidos os pontos verdes, que indicam as áreas onde as variáveis ambientais foram retiradas, a partir de sensoriamento remoto.

4.4. Amostragem por distância

Um dos métodos mais indicados para estimar a densidade de indivíduos em ambientes naturais, é o uso de amostragem por distância (*distance sampling*) (Figura 3), que consiste em registrar a distância perpendicular ao transecto linear (ou radial no caso de pontos) e a partir do conjunto de medidas, determinar uma função de detecção da espécie em relação a distância do observador, a qual permite estimar o total de indivíduos presentes na área (BUCKLAND *et al.*, 2001). Entretanto, para desenvolver esta metodologia é necessário ter trilhas retas de acesso aos ambientes naturais, o que dificilmente ocorre longe de estradas em ambientes perturbados.

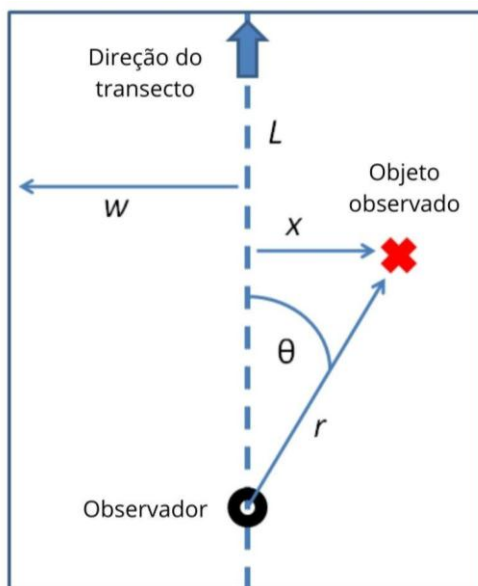


Figura 3. Diagrama da metodologia básica de amostragem por distâncias usando transectos lineares (BUCKLAND *et al.* 2001).

Duas trilhas de 5 km dos módulos RAPELD foram utilizados para a amostragem (Figura 2). Eles foram percorridos apenas em ida e replicados uma vez. A amostragem ao longo dos transectos ocorreu das 05:00 às 09:00 horas, coincidindo com o pico da atividade da avifauna no local. No total, foram percorridos 80 km em 64 horas de amostragem, sendo 20 km e 16 horas dedicados a cada sítio.

Os transectos foram conduzidos pela mesma pessoa, que estimou a distância perpendicular entre o transecto e cada indivíduo. A distância foi estimada com auxílio de um Medidor de Distância a Laser (LDM). Foram coletados os seguintes dados: espécie, distância perpendicular, extensão percorrida, lado do transecto (esquerdo ou direito), data e horário.

4.5. Estimando Abundância e Densidade

Para inferir abundância e densidade das espécies, foram gerados modelos de detecção usando o método de amostragem por distância. Usamos os registros de cada espécie e a distância perpendicular estimada do transecto para modelar a probabilidade de

detecção. Foram testados diferentes cenários de ajuste para os modelos, a estratégia de combinar todas as detecções de cada espécie em um único modelo se mostrou a melhor opção, em função do melhor aproveitamento dos registros de áreas com poucas detecções e assumindo, como a literatura sugere, que a detectabilidade das espécies se mantém, em ambientes semelhantes (SI *et al.*, 2018). Durante o processamento de dados, observamos sinais de movimento evasivo para algumas espécies (quando a espécie não é registrada exatamente à distância 0 metros mas se afasta alguns metros em função da presença do observador). Assim, também foram testadas diferentes estratégias de mitigação deste fenômeno, e o agrupamento (*binding*) das distâncias em intervalos de 5 metros se mostrou a opção com melhores ajustes. Por fim, diferentes funções de detecção foram moduladas de acordo com uma função-chave (half-normal e hazard-rate) e ajustes adicionais. Então selecionamos a função de detecção que melhor se ajustou aos dados, a partir do critério de informação de Akaike (AIC) e do teste de ajuste (GOF). Para cada espécie, a função de detecção foi selecionada com o menor AIC e usada para gerar estimativas de abundância e densidade.

4.6. Variáveis de sensoriamento remoto

Os dados de sensoriamento remoto referentes ao NDVI e à altitude foram obtidos a partir do Copernicus Sentinel-2, com resolução espacial de 10 metros. Para a extração dessas informações, foi construída uma grade amostral composta por 454 pontos espaçados regularmente a cada 300 metros, o que resultou em aproximadamente 12 pontos por parcela (Figura 2). A partir desses pontos, foram extraídos os valores de NDVI e altitude correspondentes aos períodos de amostragem definidos para cada área (ver Amostragem por distância). Posteriormente, os pontos localizados em cada parcela foram agrupados, permitindo o cálculo da média de NDVI e de altitude por parcela. O download e o processamento dos dados foram realizados no software R e na interface RStudio.

4.7. Dados florísticos

Os dados foram fornecidos pelo Laboratório de Ecologia e Conservação da Flora da Universidade de Pernambuco (UPE), que realizou a coleta e o processamento inicial das informações florísticas. Para este estudo, consideraram-se apenas os módulos Catimbau e Raso da Catarina, uma vez que os dados referentes ao Boqueirão da Onça e à Furna Feia ainda não estão disponíveis. Foram delimitadas unidades amostrais de 250 metros de comprimento por 4 metros de largura, onde registraram a riqueza de espécies vegetais, a abundância total de plantas lenhosas e o diâmetro à altura do peito (DAP) (> 10 cm) (Figura 2). A amostragem foi realizada também na estação chuvosa.

4.8. Análise de dados

A análise dos dados foi realizada em duas etapas principais, com o objetivo de investigar os fatores ambientais e florísticos que influenciam a densidade das espécies de

aves amostradas. Primeiramente, para determinar se a densidade média (D) de cada espécie diferiu significativamente entre os módulos de amostragem, utilizamos uma Análise de Variância (ANOVA) bifatorial. Para atender ao pressuposto de normalidade dos resíduos (verificado pelo teste de Shapiro-Wilk), a variável de densidade foi submetida a uma transformação logarítmica ($\log(D+1)$). Quando diferenças significativas foram detectadas pela ANOVA, um teste post-hoc de Tukey HSD foi utilizado para identificar quais pares de módulos diferiram entre si.

Em seguida, ajustamos Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para avaliar a relação conjunta entre o NDVI e a altitude sobre a densidade das aves. Essa abordagem permitiu explorar possíveis padrões não lineares entre as variáveis ambientais e a resposta biológica. Em seguida, os dados de sensoriamento remoto foram relacionados à densidade de cada espécie individualmente, por meio de GAMMs específicos. Nesses modelos, a densidade foi considerada como variável resposta, enquanto o NDVI médio e a altitude média de cada parcela foram utilizados como preditores.

Por fim, realizamos uma análise complementar utilizando também dados florísticos, com o objetivo de compreender como as características da vegetação se associam à variação na densidade das espécies. Para isso, ajustamos GAMs em conjunto, para avaliar a densidade das aves em função de três variáveis estruturais: riqueza de espécies vegetais, abundância total de plantas lenhosas e diâmetro à altura do peito (DAP) médio. Todas as análises foram realizadas no software R e os resultados foram considerados estatisticamente significativos quando o p foi inferior a 0.05.

5. RESULTADOS

5.1. Amostragem por distância

Durante nossa amostragem baseada em distância, obtivemos um total de 1.888 detecções para todas as 9 espécies-alvo. Percorremos uma distância total de transecto de 80 km e a distância máxima efetiva (distância perpendicular máxima registrada para cada espécie) variou de 30 a 55 metros.

As espécies com maior número de contatos nas quatro áreas foram *Myrmorchilus strigilatus*, *Sakesphoroides cristatus* e *Formicivora melanogaster* (Figura 4), enquanto *Megaxenops paraguayae* não foi registrado no Catimbau e Fuma Feia, e *Synallaxis hellmayri* não foi registrado em Fuma Feia. Entre os módulos, o Raso da Catarina apresentou o maior número de contatos, seguida pelo Boqueirão da Onça, à medida que o Catimbau e Fuma Feia registraram menor número de detecções (Figura 4).

Distribuição das distâncias de detecção por espécie e módulo

A coluna 'Todos os módulos' representa o total para cada espécie

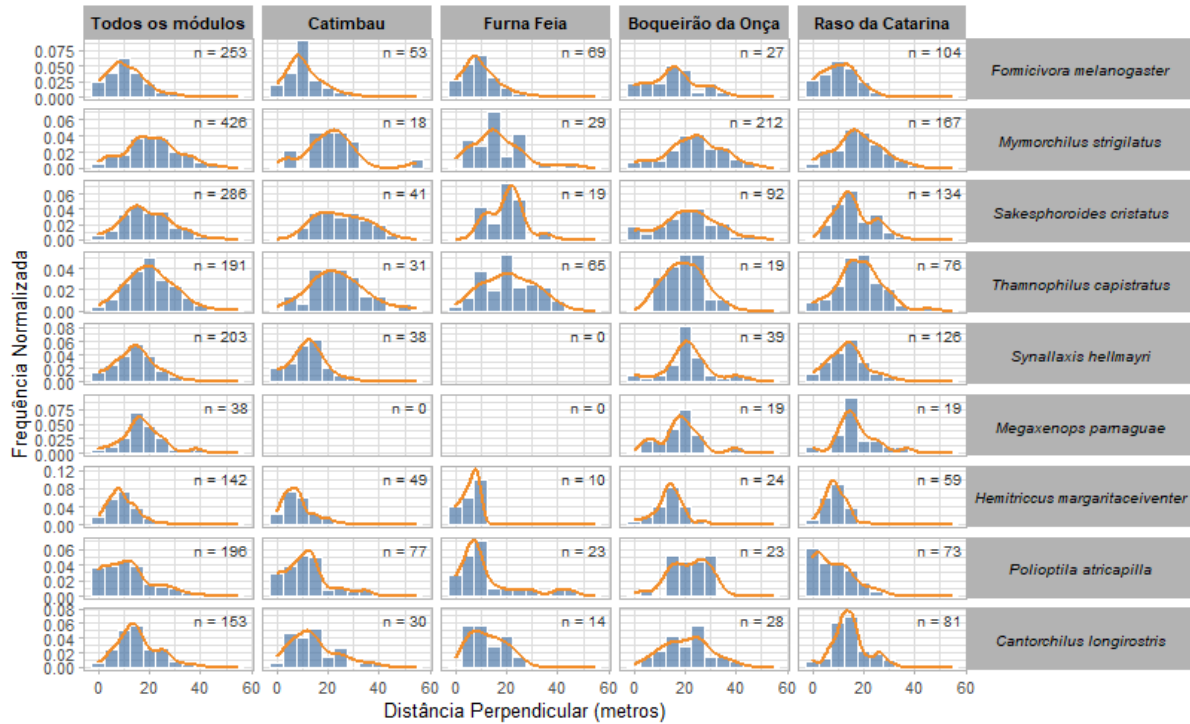


Figura 4. Distribuição das distâncias de detecção por espécie e módulo amostrado. Os histogramas mostram a frequência normalizada das detecções (barras azuis) e as linhas representam a distribuição ajustada aos dados (linha laranja). Juntamente com o número de contatos registrados por espécie nos módulos amostrados: Catimbau (337), Furna Feia (229), Boqueirão da Onça (483) e Raso da Catarina (839), através da amostragem por distâncias utilizando transectos, totalizando 1.888 registros. As espécies *Synallaxis hellmayri* e *Megaxenops paraguayae* não foram registradas durante a amostragem nos módulos com “n=0”.

Para cada espécie, selecionou-se o modelo de detecção que apresentou o melhor ajuste aos dados com base nos critérios de informação Akaike (AIC) e o teste de *Goodness-of-Fit* (GOF). As funções de detecção utilizadas variaram conforme o padrão de observações de cada espécie, incluindo modelos com a função *half-normal* e a função *hazard-rate*, que permitem representar diferentes formas de declínio da detectabilidade com a distância. As espécies foram ajustadas utilizando a função *hazard-rate*, exceto *Polioptila atricapilla*, que foi modelada com a função *half-normal*. A adequação dos modelos foi avaliada por meio do teste de ajuste (GOF), o que permitiu identificar modelos consistentes com os dados observados. Apesar da baixa adequação observada para quatro táxons (Tabela 3), a avaliação das curvas de detecção e o AIC permitiram selecionar os melhores modelos disponíveis para a função de detecção. O coeficiente de variação também suportou uma boa precisão nos modelos selecionados (< 20%). Ao utilizar todo o nosso conjunto de dados, a detectabilidade média

das espécies indicou que detectamos entre 60% (*Myrmorchilus strigilatus*) e 25% (*Hemitriccus margaritaceiventer*) dos indivíduos presentes nas áreas (Tabela 3).

Tabela 3. Modelos de detecção para as espécies-alvo, incluindo função chave utilizada, valores de AIC, estatística qui-quadrado (X^2), p do teste de ajuste (GOF), e detectabilidade média (P_a), com erro padrão (se_{P_a}) e coeficiente de variação (cv_{P_a}), sem ajustes adicionais e utilizando agrupamentos de 5 metros para todas as espécies.

Espécie	Função Chave	AIC	X^2	p - GOF	Detectabilidade Média (P_a)	se_{P_a}	cv_{P_a}
<i>Formicivora melanogaster</i>	Hazard-Rate	809.09	4.81	0.850	0.31	0.01	0.04
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	Hazard-Rate	1819.32	49.91	0.000	0.60	0.02	0.03
<i>Sakesphoroides cristatus</i>	Hazard-Rate	1172.9	30.57	0.000	0.55	0.02	0.03
<i>Thamnophilus capistratus</i>	Hazard-Rate	788.12	22.52	0.007	0.57	0.02	0.03
<i>Synallaxis hellmayri</i>	Hazard-Rate	758.58	16.77	0.052	0.42	0.02	0.04
<i>Megaxenops paraguayae</i>	Hazard-Rate	150.91	15.41	0.080	0.46	0.05	0.11
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	Hazard-Rate	393.05	7.72	0.563	0.25	0.01	0.06
<i>Polioptila atricapilla</i>	Half-Normal	689.65	12.83	0.233	0.29	0.02	0.05
<i>Cantorchilus longirostris</i>	Hazard-Rate	583.28	27.87	0.001	0.46	0.02	0.04

As estimativas gerais dos modelos indicam que, para todas as áreas amostradas, a espécie com maior abundância foi *Formicivora melanogaster*, seguida por *Myrmorchilus strigilatus*, *Polioptila atricapilla*, *Hemitriccus margaritaceiventer*, *Sakesphoroides cristatus*, *Synallaxis hellmayri*, *Cantorchilus longirostris*, *Thamnophilus capistratus* e *Megaxenops paraguayae* (Tabela 4), demonstrando que uma alta probabilidade de detecção não necessariamente indica que a espécie será abundante. Ao comparar as abundâncias entre os módulos amostrados, observamos que nenhuma das espécies dominou todos os módulos. A espécie mais abundante, *F. melanogaster* apresentou maior número de indivíduos em dois módulos (Furna Feia e Raso da Catarina) e se manteve no *top 5* nos outros dois módulos (Tabela 4). Enquanto *M. strigilatus* apesar da alta abundância (mais de 2000 indivíduos) em dois módulos, apresentou 405 ± 136 indivíduos no Furna Feia e 251 ± 75 indivíduos no Catimbau (Tabela 4). No sentido oposto, *M. paraguayae* foi a espécie menos abundante dentre as amostradas aqui, registrada apenas no Boqueirão da Onça e no Raso da Catarina. Seguida por *T. capistratus*, entre as três abundâncias mais baixas em três módulos, mas com a 2º maior abundância em Furna Feia (Tabela 4). Estas variações reforçam a ideia de que a

abundância e densidade das espécies não são homogêneas ao longo de sua distribuição.

Tabela 4. Abundância estimada e erro padrão de abundância ($A \pm se$), e densidade estimada e erro padrão de densidade ($D \pm se$) para 9 espécies de aves especialistas em florestas secas registradas nas quatro áreas. Densidade expressa em ind/km². *Megaxenops paraguayae* não teve registros suficientes para realizar um modelo ajustado para o PARNA Catimbau e o PARNA Fuma Feia. *Synallaxis hellmayri* não teve registros suficientes para realizar um modelo ajustado para o PARNA Fuma Feia.

Espécie	PARNA Catimbau		PARNA Fuma Feia		PARNA Boqueirão da Onça		ESEC Raso da Catarina	
	D $\pm se$	A $\pm se$	D $\pm se$	A $\pm se$	D $\pm se$	A $\pm se$	D $\pm se$	A $\pm se$
<i>Formicivora melanogaster</i>	140.9 \pm 14.9	1408.6 \pm 149.1	183.4 \pm 41.4	1833.8 \pm 413.7	71.8 \pm 18	717.6 \pm 179.8	276.4 \pm 26.4	2764 \pm 263.9
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	25.1 \pm 7.5	251.4 \pm 74.8	40.5 \pm 13.6	405.1 \pm 136	296.1 \pm 26.5	2961.5 \pm 265	233.3 \pm 14.1	2332.9 \pm 140.6
<i>Sakesphoroides cristatus</i>	61.7 \pm 14.2	616.9 \pm 142	28.6 \pm 21.6	285.9 \pm 215.8	138.4 \pm 21.7	1384.4 \pm 217.3	201.6 \pm 34.1	2016.3 \pm 340.7
<i>Thamnophilus capistratus</i>	45.3 \pm 21.1	453.4 \pm 211.2	95.1 \pm 24.9	950.6 \pm 248.7	27.8 \pm 18.4	277.9 \pm 184.5	111.1 \pm 25.5	1111.5 \pm 255
<i>Synallaxis hellmayri</i>	74.8 \pm 22.7	748 \pm 227.2	-	-	76.8 \pm 23.2	767.7 \pm 232.3	248 \pm 29.1	2480.3 \pm 290.6
<i>Megaxenops paraguayae</i>	-	-	-	-	34.5 \pm 8.7	345.4 \pm 86.7	34.5 \pm 10.9	345.4 \pm 109.2
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	161.2 \pm 36.3	1612.3 \pm 363.2	32.9 \pm 10	329.0 \pm 99.8	79 \pm 16.3	789.7 \pm 162.7	194.1 \pm 39.6	1941.4 \pm 396.5
<i>Polioptila atricapilla</i>	220.8 \pm 41.2	2208.3 \pm 411.9	66 \pm 14	659.7 \pm 139.5	66 \pm 17.4	659.6 \pm 174.5	209.3 \pm 43.4	2093.5 \pm 434.2
<i>Cantorchilus longirostris</i>	54.8 \pm 18.6	548.5 \pm 186.4	25.6 \pm 8.3	256 \pm 83.4	51.2 \pm 17.1	511.9 \pm 171.2	148.1 \pm 19.5	1481 \pm 194.6

Encontramos diferenças significativas nas densidades médias entre os módulos amostrados ($F = 57.11$, $p < 0.001$), da espécie ($F = 17.60$, $p < 0.001$) e da interação entre módulo e espécie ($F = 8.15$, $p < 0.001$), evidenciando que tanto as diferenças entre módulos quanto às respostas específicas das espécies variaram significativamente. O teste post-hoc revelou que, para a maioria das espécies, o Raso da Catarina apresentou as maiores densidades médias, com exceção de *Myrmorchilus strigilatus*, cuja maior densidade foi registrada no Boqueirão da Onça. Em contraste, Furna Feia apresentou os valores mais baixos para a maioria das espécies (Figura 5). Esses padrões evidenciam possíveis efeitos da heterogeneidade espacial da paisagem sobre a comunidade de aves, com forte variação entre módulos amostrados na Caatinga.

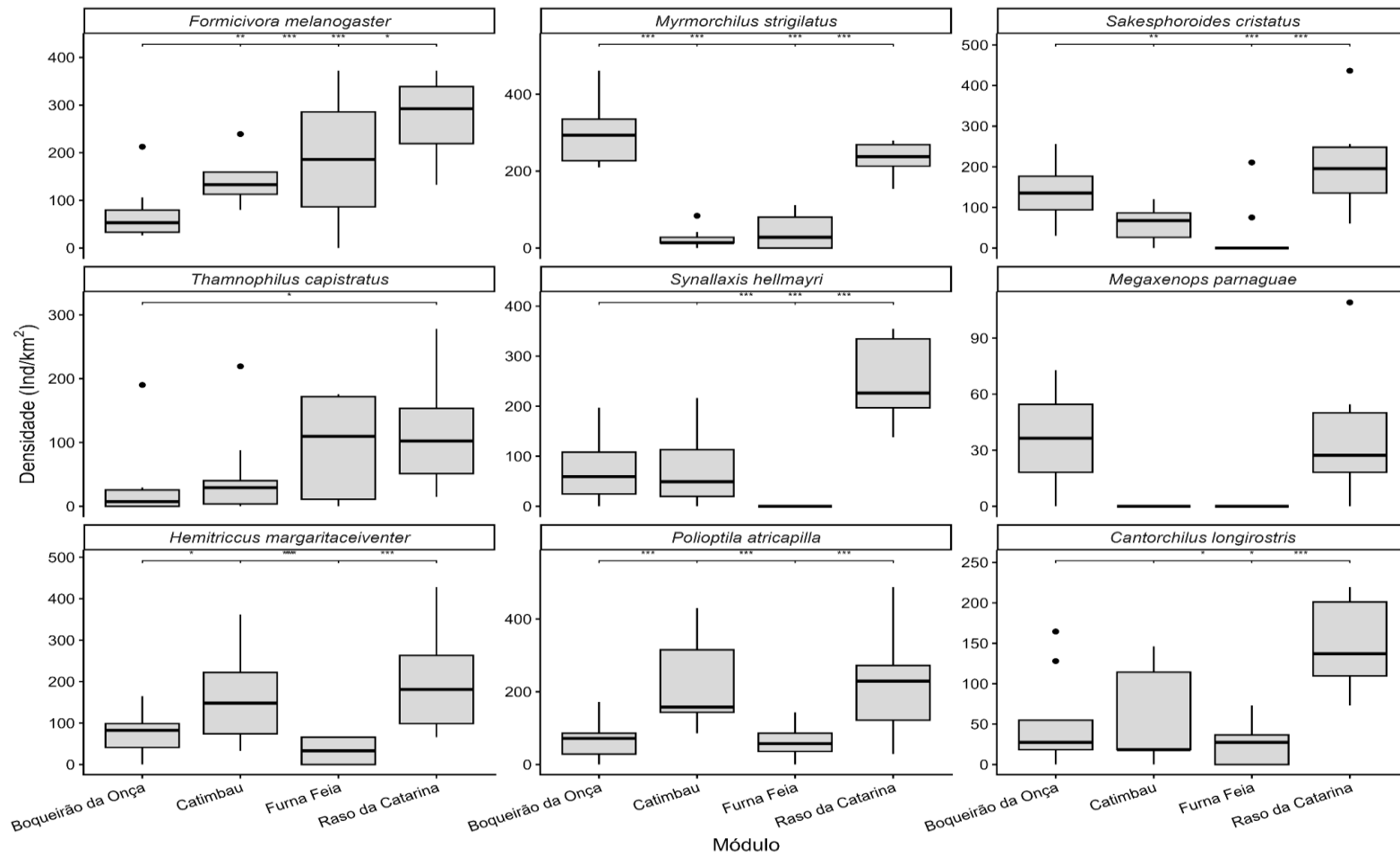


Figura 5. Comparação entre as densidades médias (ind/km²) das nove espécies-alvo amostradas entre os quatro módulos: Catimbau, Furna Feia, Boqueirão da Onça e Raso da Catarina. Onde o Raso da Catarina apresentou as maiores densidades médias, com exceção de *Myrmorchilus strigilatus*, cuja maior densidade foi registrada no Boqueirão da Onça.

5.2. Relação da densidade de aves com o NDVI e altitude

5.2.1. Padrões gerais

A análise realizada por meio do modelo aditivo generalizado (GAM) indicou que a densidade das aves amostradas apresenta uma relação não linear com a altitude e o NDVI (Tabela 5, Figura 6). De acordo com as estimativas do modelo, as maiores densidades foram observadas em altitudes intermediárias, próximas de 400 m, combinadas com valores relativamente altos de NDVI (acima de 0.75). Essa tendência foi evidenciada no gráfico de predição do GAM, no qual tons mais quentes, representando maiores densidades, concentram-se nessa faixa altitudinal (Figura 6). Os resultados indicam que a distribuição das aves na região não é homogênea, mas está associada a locais que combinam cobertura vegetal significativa e condições climáticas intermediárias.

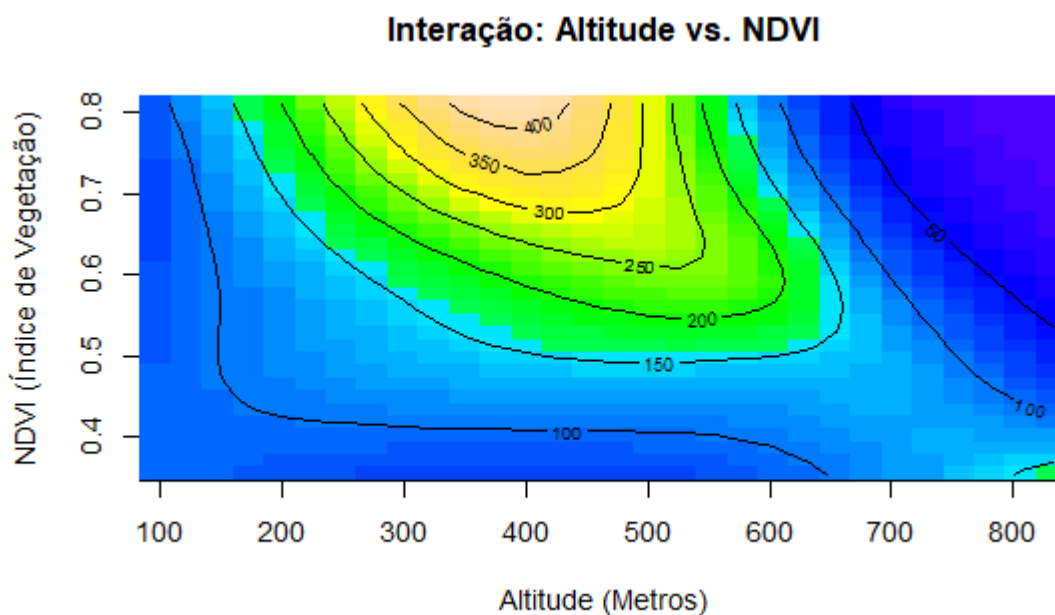


Figura 6. Superfície de resposta do Modelo Aditivo Generalizado (GAM) mostrando a interação entre altitude (m) e NDVI (Índice de Vegetação por Diferença Normalizada) sobre a variável resposta. As cores representam os valores preditos pelo modelo, tons mais quentes indicando maiores valores de densidade. Observa-se que as maiores respostas ocorrem em altitudes intermediárias associadas a valores elevados de NDVI.

Tabela 5. Resultados do modelo aditivo generalizado (GAM) ajustado para avaliar os efeitos da altitude e do NDVI sobre a densidade das espécies amostradas nos quatro módulos. São apresentados os graus de liberdade efetivos (edf), o valor da estatística F e o respectivo p para os termos suavizados combinados. Métricas globais do modelo: R^2 ajustado = 0,15; Deviance explicada = 14%; Estimativa de escala = 0,579; Critério REML = 1628,9; Número de observações = 281.

Espécie	Preditor	edf	F	p
Todas as espécies	Altitude e NDVI	7,11	5,20	<0,01

5.2.2. Resposta espécie-específica

Também relacionamos a densidade das espécies de aves de forma individual com os dados de sensoriamento remoto e altitude, por meio de Modelos Aditivos Mistos Generalizados (GAMM). De acordo com as estimativas do modelo, as maiores densidades foram observadas em altitudes intermediárias, próximas de 400 m. Já o NDVI (Índice de Vegetação por Diferença Normalizada) mostrou efeito variável entre as espécies, tendo um efeito significativo para seis das nove espécies analisadas (Figura 7).

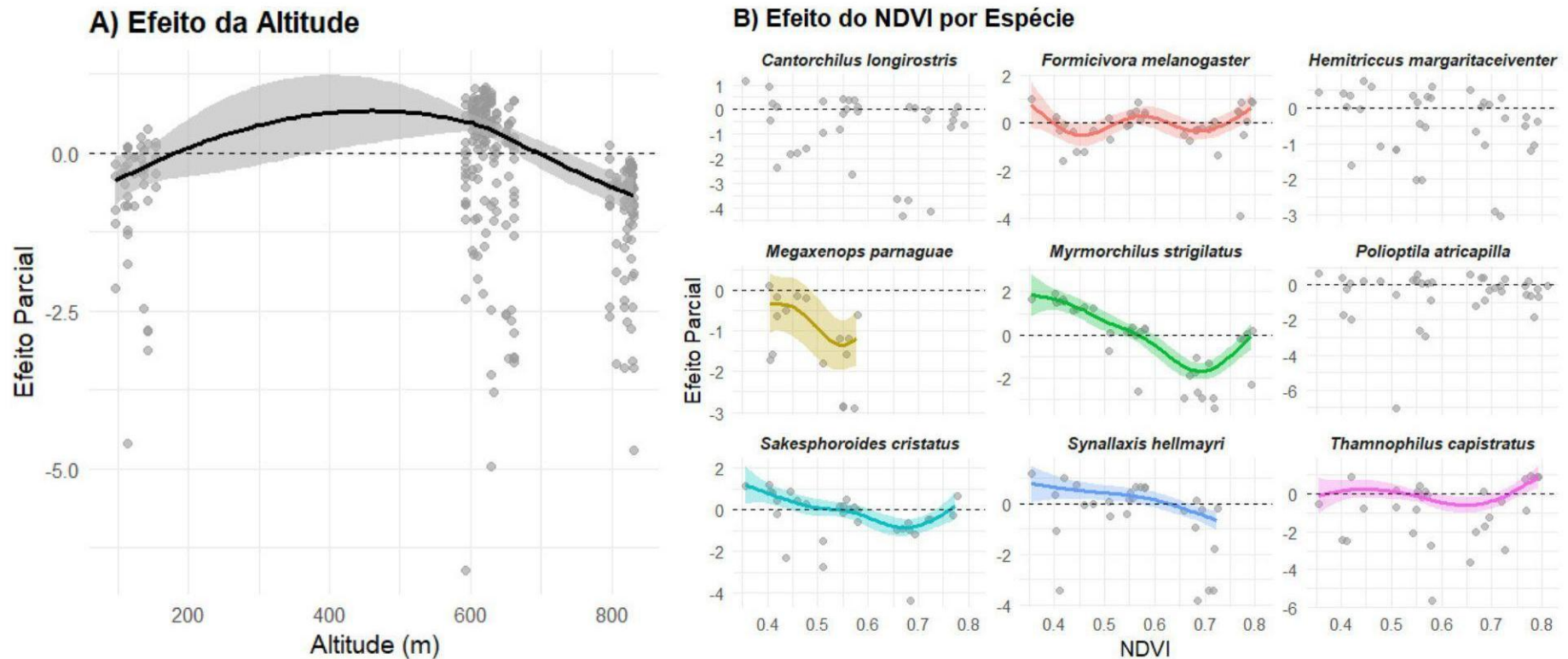


Figura 7. Efeitos parciais estimados pelos Modelos Aditivos Mistos Generalizados (GAMM) para cada espécie individualmente. (A) Efeito da altitude sobre a abundância prevista das espécies ($R^2 = 44,2\%$; $p < 0,01$). (B) Efeito do NDVI (Índice de Vegetação por Diferença Normalizada) por espécie. Linhas representam os efeitos ajustados e áreas sombreadas indicam o intervalo de confiança (± 2 erros-padrão). Efeitos significativos de NDVI ($p < 0,05$) foram observados para *Formicivora melanogaster*, *Megaxenops parnaguae*, *Myrmorchilus strigilatus*, *Sakesphoroides cristatus*, *Synallaxis hellmayri* e *Thamnophilus capistratus*.

Entre as espécies que responderam significativamente ao NDVI, observamos padrões distintos de variação. *Formicivora melanogaster* apresentou uma resposta levemente não linear, com redução nas densidades em valores intermediários de NDVI. *Megaxenops paraguayae* apresentou tendência negativa, com maiores densidades em áreas com menor NDVI. De forma semelhante, *Myrmorchilus strigilatus* exibiu um padrão curvilíneo, com redução da densidade em altos valores de NDVI. *Sakesphoroides cristatus* e *Synallaxis hellmayri* também apresentaram relação negativa, indicando preferência por áreas de menor cobertura vegetal. Já *Thamnophilus capistratus* mostrou um aumento de densidade em valores intermediários de NDVI (Tabela 6).

Por outro lado, *Cantorchilus longirostris* e *Hemitriccus margaritaceiventer* mostraram tendência marginalmente significativa, enquanto *Polioptila atricapilla* não apresentou relação significativa com o NDVI (Tabela 6). Para essas espécies, os modelos indicam que um fator abiótico macroambiental, como a altitude, é mais determinante para a densidade dessas espécies do que fatores da estrutura da vegetação, como a produtividade, reforçando a importância desse gradiente ambiental.

Tabela 6. Resultados dos modelos aditivos generalizados (GAM) ajustados para avaliar a relação entre a densidade das espécies amostradas nos quatro módulos e o NDVI e Altitude. São apresentados os graus de liberdade efetivos (edf), o valor da estatística F e o respectivo *p* para cada espécie. Métricas globais do modelo: R^2 ajustado = 0,442; Deviance explicada = 50,9%; Critério REML = 1590,4; Número de observações = 281.

Espécie	Preditor	edf	F	<i>p</i>
Todas as espécies	Altitude	2,92	19,86	0
<i>Formicivora melanogaster</i>	NDVI	4,58	2,643	0,02
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	NDVI	4,53	17,87	0
<i>Sakesphoroides cristatus</i>	NDVI	3,74	5,24	<0,01
<i>Thamnophilus capistratus</i>	NDVI	3,48	3,43	<0,01
<i>Synallaxis hellmayri</i>	NDVI	1,88	5,59	<0,01
<i>Megaxenops paraguayae</i>	NDVI	2,88	5,33	<0,01
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	NDVI	1,00	3,08	0,08
<i>Polioptila atricapilla</i>	NDVI	1,00	0,39	0,53
<i>Cantorchilus longirostris</i>	NDVI	1,58	2,34	0,08

5.3. Relação da densidade de aves com os dados florísticos

A análise realizada por meio de um modelo aditivo generalizado (GAM), utilizando o DAP médio, riqueza e abundância de plantas, indicou que apenas o DAP apresentou efeito

significativo sobre a densidade das espécies. Sendo assim, a estrutura da vegetação mostrou-se o melhor preditor da variação na densidade, enquanto riqueza e abundância de plantas não exibiram influência significativa.

O efeito do DAP apresentou edf igual a 1,0, evidenciando uma relação praticamente linear. Isso permitiu a aplicação de um modelo linear simples para estimar com maior precisão a direção e a magnitude da relação. Os resultados revelaram que a densidade das espécies amostradas diminui à medida que o DAP aumenta, indicando que ambientes mais arbustivos, caracterizados por DAPs menores, tendem a favorecer maiores densidades. A magnitude desse efeito é expressiva: estima-se um aumento de 41,15% na densidade a cada redução de 1 cm no DAP médio da vegetação (Figura 8, Tabela 7).

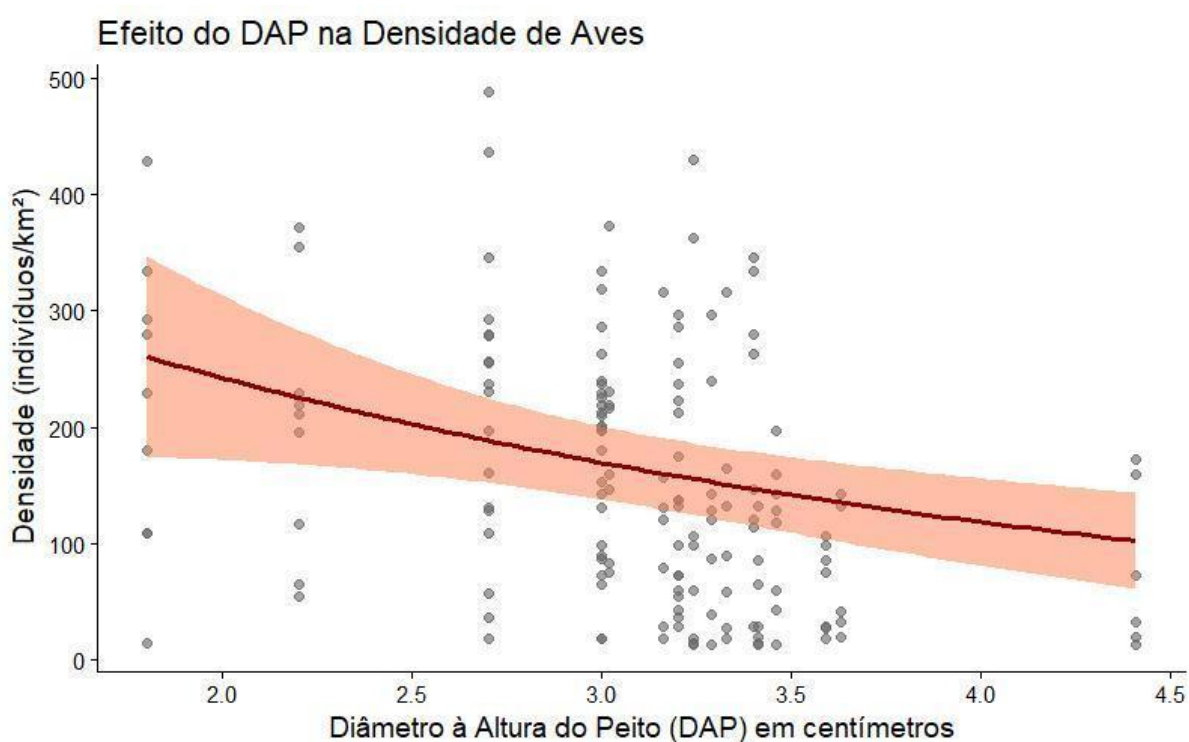


Figura 8. Relação da densidade das aves amostradas (nos módulos do Catimbau e Raso da Catarina) e o diâmetro à altura do peito (DAP), obtida por meio de um Modelo Aditivo Generalizado (GAM). O DAP apresentou efeito significativo ($p < 0,01$; $R^2 = 14,7\%$), com tendência negativa, indicando redução na densidade das aves conforme o aumento do DAP.

Tabela 7. Resultados do modelo aditivo generalizado (GAM) ajustado para avaliar os efeitos dos dados florísticos (riqueza, abundância e diâmetro à altura do peito (DAP)) sobre a densidade das espécies amostradas nos dois módulos: Raso da Catarina e Catimbau. São apresentados os graus de liberdade efetivos (edf), o valor da estatística F e o respectivo p para cada variável analisada. Métricas globais do modelo: R^2 ajustado = 0,147; Deviance explicada = 15,2%; Estimativa de escala = 0,474; Critério REML = 945,9; Número de observações = 159.

Variável	edf	F	p
Riqueza	1,17	1,84	0,13
Abundância	2,51	1,64	0,19
Diâmetro à Altura do Peito (DAP)	1,00	8,36	<0,01

A combinação dos resultados anteriores indica que a densidade populacional responde à heterogeneidade através de mecanismos de filtro hierárquicos: primeiro por gradientes de clima e produtividade e, depois, pela estrutura fina do habitat. Mais especificamente, dentro do habitat adequado, os resultados indicam que a coexistência entre as espécies é mediada por trade-offs ecológicos frutos da interação complexa entre altitude e produtividade (NDVI). O efeito desses dois fatores não é independente, cada espécie responde a uma combinação específica de condições climáticas/geográficas (definidas pela altitude) e de produtividade (NDVI), o que explica as respostas espécie-específicas. Em seguida, a estrutura da vegetação (DAP) indica a ação de um filtro determinante da quantidade de habitat adequado, onde fitofisionomias arbustivas (menor DAP) sustentam as maiores densidades para o conjunto de espécies.

6. DISCUSSÃO

Este estudo investigou a densidade de aves passeriformes especialistas em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) da Caatinga, considerando a influência de fatores ambientais, estruturais e topográficos. De modo geral, os valores observados das densidades das espécies amostradas estão dentro das faixas típicas para aves especialistas em florestas secas (RIBEIRO *et al.*, 2021), mas variam significativamente entre módulos, refletindo a heterogeneidade natural da paisagem (CINTRA; NAKA, 2012). Além disso, os achados mostram que a distribuição das espécies não é homogênea, sendo modulada pela altitude e produtividade vegetal (NDVI), e que a estrutura da vegetação, como o porte das plantas medido pelo diâmetro à altura do peito (DAP), exerce papel importante na determinação da densidade, evidenciando áreas arbustivas e de altitudes intermediárias como mais favoráveis à ocorrência das espécies amostradas. Esses padrões fornecem subsídios para compreender

os determinantes da densidade de aves na Caatinga e para o planejamento de estratégias de manejo e conservação voltadas à manutenção da diversidade no ecossistema.

6.1. Amostragem por distância

A disponibilidade de dados populacionais para ecossistemas secos, como a Caatinga, ainda é limitada, e apenas poucos estudos apresentam estimativas consistentes de abundância e densidade para aves nesses ambientes (SANTOS *et al.*, 2011). Nesse contexto, trabalhos recentes que estimam densidades de passeriformes em florestas tropicais sazonalmente secas (RIBEIRO *et al.*, 2021) tornam-se particularmente importantes como referência. Para essas espécies, de acordo com os nossos resultados, os valores observados situam-se dentro das faixas típicas de densidade, que geralmente variam entre 0,5 e 3 ind/ha (RIBEIRO *et al.*, 2021), além disso, esses valores podem variar bastante dependendo da fisionomia do habitat (sub-bosque denso, arbustos dispersos, áreas abertas).

Os modelos produzidos neste estudo funcionam como perfis ecológicos das espécies estudadas, indicando que os ambientes com áreas arbustivas e de altitudes intermediárias tendem a sustentar maiores densidades. Esses resultados dialogam com estudos que têm destacado o papel das áreas secundárias e de vegetações regeneradas na manutenção de comunidades de aves, especialmente em regiões onde os ambientes mais conservados são cada vez mais raros (LATTA *et al.* 2018; TAVARES, 2019).

A sazonalidade também pode contribuir para essa variação, pois a densidade e a detectabilidade das aves podem mudar ao longo do ano em resposta à disponibilidade de recursos (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Visto que a amostragem deste estudo foi realizada principalmente durante a estação chuvosa, estudos adicionais em outras épocas do ano seriam importantes para avaliar como a sazonalidade influencia a densidade das espécies. Seguindo a lógica ecológica das florestas secas, é esperado que, no período seco, quando recursos alimentares e cobertura vegetal diminuem, as densidades sejam mais baixas, seja por redução real no número de indivíduos, seja por mudanças na detectabilidade ou no uso do habitat (DE OLIVEIRA; SILVA *et al.*, 2017). Isso levanta questões importantes para estudos futuros: espécies que apresentam densidades mais baixas já na estação chuvosa seriam mais vulneráveis à sazonalidade extrema? Ou algumas delas adotam estratégias comportamentais ou espaciais (como deslocamentos locais, exploração de micro-habitats mais úmidos ou aumento da plasticidade dietária) para mitigar a redução de recursos no período seco? Investigar como essas populações respondem ao gradiente sazonal é um primeiro passo para compreender sua capacidade de persistência em longo prazo em um ambiente sujeito a variações climáticas cada vez mais imprevisíveis.

6.2. Relação da densidade de aves com heterogeneidade ambiental

A heterogeneidade da Caatinga, composta por mosaicos de fisionomias que vão de áreas abertas a matas mais densas, influencia diretamente a composição e a densidade das

comunidades de aves (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Essa diversidade estrutural explica, em parte, por que algumas espécies apresentam maiores densidades em determinados módulos.

Os resultados obtidos indicam que a densidade das aves apresenta uma relação não linear com a interação entre altitude e o NDVI, evidenciando que a distribuição das espécies na região não é homogênea. Os modelos indicaram maiores densidades estimadas em altitudes intermediárias, próximas de 400 m, associadas a valores mais elevados de NDVI, evidenciando que a estrutura e a produtividade da vegetação exercem papel importante na seleção de habitat pelas espécies. Esse padrão demonstra que fatores ambientais interagem na definição da ocupação das espécies, refletindo respostas ecológicas relacionadas à disponibilidade de recursos, estrutura do habitat e condições microclimáticas locais.

A tendência de maior densidade em altitudes intermediárias pode estar associada à maior complexidade estrutural e diversidade de microhabitats nessas faixas. Altitudes mais baixas tendem a concentrar áreas mais abertas e antropizadas, enquanto altitudes elevadas podem apresentar condições ambientais mais restritivas, como menor disponibilidade hídrica e produtividade vegetal (ARAÚJO *et al.*, 2023).

A relação positiva observada entre densidade e NDVI reforça a importância da produtividade e da densidade da vegetação na seleção de habitat. O NDVI é reconhecido como um indicador de biomassa e vigor da vegetação, sendo utilizado para estimar indiretamente a disponibilidade de recursos alimentares e refúgio (FREITAS *et al.*, 2005; MCFARLAND *et al.*, 2012). Em ambientes sazonais, como as florestas secas, áreas com maior cobertura vegetal podem oferecer microclimas mais estáveis e maior disponibilidade de insetos e frutos, fatores determinantes para a permanência das espécies ao longo do ano (DE OLIVEIRA; SILVA *et al.*, 2017).

Ademais, os resultados obtidos a partir dos Modelos Aditivos Mistos Generalizados (GAMM) revelaram que tanto a altitude quanto o NDVI influenciam a densidade das aves de forma distinta entre as espécies, refletindo a complexidade das respostas ecológicas em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS). A relação positiva da densidade com altitudes intermediárias, observada para o conjunto das espécies amostradas, indica que essas faixas altitudinais podem oferecer condições microclimáticas e estruturais mais favoráveis, como maior disponibilidade de refúgios e estabilidade de recursos alimentares (ANTONGIOVANNI *et al.*, 2018; DE OLIVEIRA; SILVA *et al.*, 2017). Já a resposta diferenciada das espécies em relação ao NDVI reflete estratégias ecológicas específicas e diferentes graus de dependência da cobertura vegetal. No presente estudo, seis das nove espécies analisadas responderam significativamente ao NDVI, porém com direções e intensidades distintas.

De forma geral, a resposta espécie-específica ao NDVI e à altitude evidencia que as aves de FTSS utilizam a paisagem de maneira diferenciada, conforme suas preferências

ecológicas, comportamentos alimentares e requisitos de habitat. Esses resultados reforçam a necessidade de abordagens que considerem as diferenças interespecies na formulação de estratégias de conservação, uma vez que alterações na estrutura da vegetação ou na topografia podem afetar grupos funcionais de maneira desigual. Assim, compreender essas relações é essencial para delinear zonas prioritárias e propor práticas de manejo que mantenham a heterogeneidade ambiental característica da Caatinga e de outras florestas tropicais secas.

Por outro lado, o diâmetro à altura do peito (DAP) apresentou relação significativa com a densidade das aves. Esta relação é negativa, indicando uma redução na densidade à medida que o DAP aumenta. Esse resultado sugere que as aves estudadas tendem a ocupar preferencialmente áreas com vegetação de menor porte, caracterizadas por maior densidade de arbustos e árvores jovens. Em florestas secas, essas formações mais abertas e com estrutura arbustiva oferecem uma maior diversidade de microhabitats, abundância de insetos e maior acessibilidade a recursos alimentares, o que pode favorecer espécies especialistas adaptadas a ambientes mais heterogêneos (MILES *et al.*, 2006; DE OLIVEIRA E SILVA *et al.*, 2017).

A relação negativa com o DAP pode ainda refletir diferenças no uso do habitat entre espécies especialistas de sub-bosque. Áreas com árvores de grande porte e copas fechadas podem limitar a penetração de luz e a diversidade estrutural nas camadas inferiores, reduzindo a disponibilidade de recursos para espécies que utilizam o estrato médio ou o sub-bosque (ANTONGIOVANNI *et al.*, 2018). Assim, a presença de indivíduos de menor DAP pode estar associado a uma vegetação mais heterogênea e a uma maior oferta de microhabitats, o que explicaria as maiores densidades observadas nessas condições. Portanto, os resultados reforçam a estrutura do habitat pode, representada pelo DAP e pela fisionomia arbustiva, exercer influência significativa na seleção de habitat pelas espécies especialistas. Esse padrão corrobora a importância das áreas com vegetação de porte intermediário e maior heterogeneidade estrutural, que devem ser consideradas em ações de manejo e conservação voltadas às florestas tropicais sazonalmente secas.

Esses resultados estão em consonância com estudos que apontam a heterogeneidade ambiental como um dos principais determinantes da distribuição e abundância de aves em ecossistemas secos (ALLOUCHE, 2012; FAHRIG, 2013). Em detalhe, eles indicam que a heterogeneidade ambiental atua como um filtro hierárquico na organização da comunidade de aves. Em um primeiro nível, a interação entre clima e produtividade (representada pelo gradiente Altitude \times NDVI) parece estabelecer os limites fundamentais de coexistência das espécies, provavelmente por meio de trade-offs ecológicos que regulam suas tolerâncias fisiológicas e estratégias de uso do ambiente (ALLOUCHE, 2012). Em um segundo nível, a estrutura da vegetação determina a quantidade efetiva de

habitat adequado disponível, funcionando como o principal mecanismo associado ao *Amount of Habitat* que influencia diretamente o tamanho populacional e a persistência das espécies na paisagem (FAHRIG, 2013).

Em conjunto, esses resultados sustentam nossa hipótese inicial de que a densidade das espécies-alvo responde diretamente à heterogeneidade ambiental. As análises mostram que variáveis de habitat, como a complexidade estrutural (DAP) e a riqueza florística, bem como fatores de paisagem, como o NDVI e a altitude, atuam como filtros que modulam a densidade populacional. Ambientes mais produtivos e estruturalmente complexos tendem a sustentar densidades mais altas, enquanto a altitude funciona como um filtro adicional que seleciona espécies conforme seus limites fisiológicos. Assim, a hipótese é corroborada e também refinada, revelando que a influência da heterogeneidade ocorre de forma hierárquica: primeiro por gradientes de clima e produtividade e, depois, pela estrutura fina do habitat.

6.3. Conservação das espécies

Do ponto de vista da conservação, os modelos produzidos neste estudo funcionam como perfis ecológicos das espécies estudadas, indicando que os ambientes com áreas arbustivas e de altitudes intermediárias tendem a sustentar maiores densidades. Áreas com vegetação arbustiva e cobertura intermediária, frequentemente negligenciadas em políticas de manejo, também possuem um papel essencial na manutenção da diversidade e da densidade de aves nas florestas tropicais sazonalmente secas. Esses resultados dialogam com estudos que têm destacado o papel das áreas secundárias e de vegetações regeneradas na manutenção de comunidades de aves, especialmente em regiões onde os ambientes mais conservados são cada vez mais raros (LATTA et al. 2018; TAVARES, 2019).

6.4. Limitações e direções futuras

Apesar das contribuições deste estudo, é importante reconhecer algumas limitações. O conjunto de espécies analisado representa apenas parte da comunidade de aves especialistas da Caatinga. Espécies raras, crípticas ou com baixa detectabilidade podem apresentar padrões distintos daqueles observados. A própria estimativa de densidade pode ser afetada pela heterogeneidade estrutural da paisagem, que altera a visibilidade e a detecção durante os transectos, mesmo com o uso de modelos de distância. Além disso, como mencionado anteriormente, a amostragem concentrou-se na estação chuvosa, o que restringe a compreensão do papel da sazonalidade (um componente chave das florestas tropicais sazonalmente secas).

Como a disponibilidade de recursos, a detectabilidade e o uso do habitat variam ao longo do ano, estudos que incluam a estação seca são fundamentais para avaliar mudanças temporais na densidade e na ocupação das espécies. Ademais, embora altitude, NDVI e DAP capturem gradientes ambientais importantes, outras variáveis micro-ambientais e estruturais, como abertura do dossel, densidade de serrapilheira, abundância de artrópodes ou histórico

de perturbação, não foram consideradas e podem influenciar fortemente a densidade de espécies de aves em ecossistemas semiáridos.

Também reconhecemos que nenhum dos sítios amostrados situa-se na altitude de 400 m, indicada pelos modelos como a faixa que sustenta maiores densidades. Como próximos passos, propõe-se ampliar a amostragem para incluir diferentes altitudes, abrangendo unidades de conservação adicionais do PPBio Rabeca: ESEC Castanhão (~122 m), FLONA Contendas do Sincorá (~355 m), FLONA de Negreiros (~429 m), PARNA Serra da Capivara (~480 m), PARNA Cavernas do Peruaçu (~759 m) e PARNA Chapada Diamantina (~1.000 m). Essa expansão visa aumentar a robustez dos resultados e aprofundar a compreensão sobre a influência da heterogeneidade ambiental na seleção de habitat pelas espécies estudadas.

7. CONCLUSÃO

Este estudo permitiu identificar padrões preliminares importantes sobre a distribuição de espécies especialistas em florestas tropicais sazonalmente secas. Os resultados obtidos indicam que a heterogeneidade estrutural do ambiente desempenha papel central na ocupação das áreas pelas espécies analisadas. As espécies amostradas mostraram preferência por locais com cobertura vegetal relativamente alta, altitude intermediária e presença de estrutura arbustiva, evidenciando que a complexidade do habitat e a disponibilidade de microhabitats são tão determinantes quanto a cobertura arbórea.

Portanto, para o planejamento de estratégias de conservação, é fundamental reconhecer a importância tanto de áreas arbóreas quanto de habitats intermediários com vegetação arbustiva, garantindo a proteção da diversidade e a persistência das espécies especialistas nesse ecossistema.

8. REFERÊNCIAS

ALLOUCHE, O. et. al. Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 109, n. 43, p. 17495–17500, 2012.

ARAÚJO, H. F. P. et al. Human disturbance is the major driver of vegetation structure in the Brazilian Caatinga. *Scientific Reports*, v. 13, n. 1, p. 1–11, 2023.

ANTONGIOVANNI, M.; VENTICINQUE, E. M.; FONSECA, C. R. Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. *Landscape Ecology*, v. 33, p. 1353-1367, 2018.

BANDA, R. K. et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, v. 353, n. 6306, p. 1383–1387, 2016.

BENTO, D. M. et al., Parque Nacional da Fuma Feia – O parque nacional com a maior quantidade de cavernas do Brasil. In: RASTEIRO, M. A.; MORATO, L. (orgs.). *Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia*, 2013, Barreiras. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2013. p. 31-43.

BIBBY, C. J.; BURGESS, N. D.; HILL, D. A.; MUSTOE, S. H. Bird Census Techniques. 2. ed. London: *Academic Press*, 2000.

BUCKLAND, S. T. et al. *Introduction to Distance Sampling*. Oxford: Oxford University Press, 2001.

BURNETT, M. R. et al. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity I. A patch-scale perspective. *Conservation Biology*, v. 12, n. 2, p. 363-370, 1998.

CAMPOS, C. B. et al. Medium and large sized mammals of the Boqueirão da Onça National Park, Bahia, Brazil. *PLOS ONE*, 2019.

CANASSA, N. et. al. Changing the paradigm for the development of the Caatinga dry forest region to rescue threatened biodiversity and improve sustainability. *Conservation Biology*, v. 39, n. 3, e70030, 2025.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, v. 23, n. 6, p. 1406–1417, 2009.

CINTRA, R.; NAKA, L. N. Spatial variation in bird community composition in relation to topographic gradient and forest heterogeneity in a Central Amazonian Rainforest. *International Journal of Ecology*, v. 2012, Article ID 435671, 25 p., 2012.

CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 2012.

CLOCK, B. M. *Pearly-vented Tody-Tyrant (Hemitriccus margaritaceiventer)*. Version 1.0. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020.

COETZEE, B. W. T.; GASTON, K. J.; CHOWN, S. L. Local scale comparisons of biodiversity as a test for global protected area ecological performance: a meta-analysis. *PLOS ONE*, v. 8, n. 5, e62575, 2013.

DE OLIVEIRA E SILVA, C. C. et. al. Seasonality in abundance and detection bias of birds in a tropical dry forest in north-eastern South America. *Journal of Tropical Ecology*, v. 33, n. 5, p. 305-314, 2017.

DEL HOYO, J.; COLLAR, N.; KIRWAN, G. M.; BOESMAN, P. F. D. *Tropical Gnatcatcher (Poliophtila plumbea)*. Version 1.3. In: KEENEY, B. K.; BILLERMAN, S. M. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2024.

DIRZO, R. et al. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Washington, D.C.: *Island Press*, 2011.

FAHRIG, L. et al. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, v. 14, p. 101–112, 2011.

FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 40, n. 9, p. 1649–1663, 2013.

FERNANDES, M. F.; CARDOSO, D.; QUEIROZ, L. P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid Environments*, v. 174, p. 104079, 2020.

FERREIRA DO CARMO, I. R. et. al. Desmatamento, Incêndios Florestais e Secas Extremas no Bioma Caatinga, Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física*, v. 18, n. 5, p. 3543–3557, 2025.

FERREIRA, M. B. et. al. Spatial-Temporal Dynamics of Water Resources in Seasonally Dry Tropical Forest: Causes and Vegetation Response. *AgriEngineering*, v. 6, n. 3, p. 2526-2552, 2024.

FREITAS, S. R.; MELLO, M. C. S.; CRUZ, C. B. M. Relationships between forest structure and vegetation indices in Atlantic Rainforest. *Forest Ecology and Management*, v. 205, n. 1-3, p. 1-13, 2005.

HEIDRICH, L. et. al. Effects of heterogeneity on the ecological diversity and redundancy of forest fauna. *Basic and Applied Ecology*, v. 73, p. 72–79, 2023.

HUSTON, A. The coexistence of species on changing landscapes. In: HUSTON, A. *Biological Diversity*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. p. 483-557.

JARA-GUERRERO, A. et al. Chronic disturbance in a tropical dry forest: Disentangling direct and indirect pathways behind the loss of plant richness. *Frontiers in Forests and Global Change*, v. 4, 723985, 2021.

KENNARD, D. K. et al. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, v. 162, n. 2-3, p. 197-208, 2002.

KOLOFF, J.; MENNILL, D. J. *Barred Antshrike (Thamnophilus doliatus)*. Version 1.0. In: SCHULENBERG, T. S. (ed.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020.

KROODSMA, D. E.; BREWER, D. *Long-billed Wren (Cantorchilus longirostris)*. Version 1.0. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020.

LANDE, R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, v. 130, n. 6, p. 624–635, 1987.

LATTA, S. C. et. al. Avian community characteristics and demographics reveal how conservation value of regenerating tropical dry forest changes with forest age. *PeerJ*, v. 6, e5217, 2018.

LEAL, I. et al. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology*, v. 19, n. 3, p. 701–706, 2005.

LEAL, I. R. et. al. (2025). Rabeca: ampliando o conhecimento e a conservação da biodiversidade da Caatinga através da ciência integrada. *Diversus*, Ano 2 (Edição especial), 160–167.

LEANDRO-SILVA, V.; GONÇALVES-SOUZA, T.; NAKA, L. N. Ecological and morphological traits determine community-wide responses of birds to climate change in a tropical dry forest.

Journal of Biogeography, 2025.

LOPEZ-TOLEDO, L. et. al. Editorial: Seasonally dry tropical forests: new insights for their knowledge and conservation. *Frontiers in Forests and Global Change*, v. 6, p. 1350375, 2024.

LOREAU, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 365, n. 1537, p. 49–60, 2010.

MACARTHUR, R. H.; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. *Ecology*, v. 42, p. 594–598, 1961.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. The Theory of Island Biogeography. *Princeton: Princeton University Press*, 1967.

MAGNUSSON, W. E. et al. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, v. 5, n. 2, p. 19-24, 2005.

MARTINS, C. Percepções e atitudes dos guias de turismo do Parque Nacional do Catimbau em relação à fauna silvestre. In: SIQUEIRA, F. et al. (orgs.). *Ecologia e Conservação da Caatinga: curso de campo 2015*. Recife: UFPE, 2019. p. 284-303.

MARTINS, J. K. S. dos S.; OLIVEIRA, A. F. M.; ALMEIDA, J. S. S. Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical Sazonalmente Seca. *Revista Brasileira de Geografia Física*, v. 13, n. 6, p. 2671–2713, 2020.

MCFARLAND, T. M.; VAN RIPER III, C.; JOHNSON, G. E. Evaluation of NDVI to assess avian abundance and richness along the upper San Pedro River. *Journal of Arid Environments*, v. 77, p. 45–53, 2012.

MESA-SIERRA, N. et. al. Restoration of tropical dry forest: an analysis of constraints and successes across a highly threatened biome. *Frontiers in Environmental Science*, v. 12, 1458613, 2025.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MURPHY, Peter G.; LUGO, Ariel E. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 17, p. 67–88, 1986.

NICHOLS, J. D.; WILLIAMS, B. K. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 21, n. 12, p. 668-673, 2006.

OCÓN, J. P. et al. (2021) Global tropical dry forest extent and cover: A comparative study of bioclimatic definitions using two climatic data sets. *PLOS ONE* 16(5): e0252063.

OLIVEIRA, J. H. M.; CHAVES, J. M. Mapeamento e caracterização geomorfológica: Ecorregião Raso da Catarina e Entorno NE da Bahia. *Mercator – Revista de Geografia da UFC*, v. 9, n. 20, p. 217-238, 2010.

PACHECO, J. F. et al. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. *Ornithology Research*, v. 29, n. 1, p. 94-105, 2021.

PAES, M. L. N.; DIAS, I. F. O. *Plano de Manejo da Estação Ecológica Raso da Catarina*. Brasília: IBAMA/Diretoria de Ecossistemas/Coordenação Geral de Unidades de Conservação, 2008. 326 p.

PETTORELLI, N. et al. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research*, v. 46, n. 1, p. 15–27, 2011.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 40, p. 437-457, 2009.

PLANO DE MANEJO ESEC RASO DA CATARINA. *Fundação Biodiversitas / ICMBio*, Belo Horizonte, MG, 2008.

PULLA, S. et. al. Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. *International Forestry Review*, v. 17, p. 91–113, 2015.

REMSEN JR., J. V. *Great Xenops (Megaxenops paraguayae)*. Version 1.0. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020a.

REMSEN JR., J. V. *Red-shouldered Spinetail (Synallaxis hellmayri)*. Version 1.0. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020b.

RIBEIRO, J. R. et al. Managed logging negatively affects the density and abundance of some dry forest specialist bird species of northeastern Brazil. *The Condor*, v. 123, n. 3, duab026, 2021.

RICKLEFS, R. E. *A economia da natureza*. 6. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2010. 546 p.

SAENZ-PEDROZA, I. et. al. Seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a tropical dry forest. *PeerJ*, v. 8, e9636, 2020.

SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. et al. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica*, v. 37, n. 4, p. 477–485, 2005.

SANTOS, R. M. et al. Classificação e caracterização das fitofisionomias da Caatinga: uma abordagem funcional. *Acta Botanica Brasilica*, v. 25, n. 4, p. 811–826, 2011.

SI, X. et al. The importance of accounting for imperfect detection when estimating functional and phylogenetic community structure. *Ecology*, v. 99, n. 9, p. 2103–2112, 2018.

SIBLY, R. M. et. al. The effects of spatial and temporal heterogeneity on the population dynamics of four animal species in a Danish landscape. *BMC Ecology*, v. 9, article 18, 2009.

SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature*, v. 404, p. 72–74, 2000.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. Cham: *Springer International Publishing*, 2017.

SILVA, J. M. C.; LACHER JR., T. E. Caatinga—South America. In: GOLDSTEIN, M. I.; D'AMORE, A. (eds.). *Encyclopedia of the World's Biomes*. Amsterdam: Elsevier, 2020. p. 554–561.

SIYUM, Z. G. Tropical dry forest dynamics in the context of climate change: syntheses of drivers, gaps, and management perspectives. *Ecological Processes*, v. 9, art. 25, 2020.

SOUZA, B. C. et. al. Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. *Oecologia*, v. 194, p. 221-236, 2020.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, v. 17, p. 866–880, 2014.

TABARELLI, M. et. al. Tropical dry forests. In: SCHEINER, S. M. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*. 3. ed. [s.l.]: Elsevier, v. 1, p. 294–312, 2024.

TAVARES, T. do R. de S. Dinâmica da regeneração natural e sua importância para a conservação da biodiversidade em florestas tropicais. 2019. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, 2019.

TEIXEIRA, L. P. et al. How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid region. *Acta Botanica Brasilica*, v. 35, n. 3, p. 473-485, 2021.

TEWS, J. et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, v. 31, p. 79–92, 2004.

TUCK, S.; PHILLIPS, H. *MODISTools: MODIS subsetting tools*. R package, v. 1.1.0, 2017.

WATLING, James I. et al. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, v. 23, n. 4, p. 674–681, 2020.

WERNECK, F. P. et al. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, v. 20, n. 2, p. 272–288, 6 mar. 2011.

WHITTAKER, R. J. et al. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, v. 11, n. 1, p. 3–23, 2005.

WRIGHT, S. J. et. al. Plant functional types broadly describe water-use strategies in the Caatinga. *Ecology and Evolution*, v. 11, n. 19, p. 13192–13204, 2021.

ZIMMER, K.; ISLER, M. L. *Black-bellied Antwren (Formicivora melanogaster)*. Version 1.0. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020.

ZIMMER, K.; ISLER, M. L.; KIRWAN, G. M. *Stripe-backed Antbird (Myrmorchilus strigilatus)*. Version 1.0. In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020.

ZIMMER, K.; ISLER, M. L. *Silvery-cheeked Antshrike (Sakesphoroides cristatus)*. Version 1.2. In: SLY, N. D.; SMITH, M. G. (eds.). *Birds of the World*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2024.

9. APÊNDICE

Histogramas das distâncias observadas das nove espécies amostradas nas quatro unidades de conservação amostradas.

