

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

Densidade populacional e tamanho da área de vida para *Formicarius colma*
(Aves, Formicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central

TATIANA STRAATMANN

Manaus, Amazonas

Novembro, 2012

TATIANA STRAATMANN

Densidade populacional e tamanho da área de vida para *Formicarius colma*
(Aves, Formicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central

Orientador: Dr. GONÇALO FERRAZ

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

Manaus, Amazonas

Novembro, 2012

Bancas examinadoras:

Banca examinadora não-presencial:

José Luis Tella Escobedo (Estacion Biologica de Doñana, Espanha)

Parecer: Aprovada.

Leonardo Fernandes França (Universidade Federal Rural do Semi-Árido)

Parecer: Necessita revisão.

Marcus Vinicius Vieira (Universidade Federal do Rio de Janeiro)

Parecer: Aprovada.

Banca examinadora presencial em 29 de novembro de 2012:

Elizabeth Franklin Chilson (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)

Parecer: Aprovada.

Fernando Abad-Franch (Fundação Oswaldo Cruz)

Parecer: Aprovada.

Paulo Estefano Bobrowiec (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)

Parecer: Aprovada.

- S894 Straatmann, Tatiana
Densidade populacional e tamanho da área de vida para *Formicarius colma* (Aves, Formicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central / Tatiana Straatmann.--- Manaus : [s.n.],2012.
ix, 46 f.
- Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2012
Orientador : Gonçalo Ferraz
Área de concentração : Ecologia
1. *Formicarius colma*. 2. Aves – Ecologia de populações. 3. Floresta primária – Amazônia. I. Título.
- CDD 19. ed 598.8

Sinopse:

Estimaram-se parâmetros populacionais de uma espécie de ave residente de sub-bosque, *Formicarius colma*, em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central, focando o entendimento da distribuição espacial dos indivíduos.

Palavras-chave: abundância, análise Bayesiana, detecção imperfeita, distribuição de indivíduos no espaço, movimento de indivíduos.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Gonçalo Ferraz por ter estado presente em todos os momentos, por ter valorizado e aguçado minha curiosidade científica, sempre incentivando a clareza das idéias. Obrigada pelo interesse no meu aprendizado e pela jornada *hard science*!

Meus sinceros agradecimentos ao Dr. Otso Ovaskainen pela indispensável colaboração na análise dos dados. Obrigada por ter acreditado no nosso trabalho, por ter aceitado o desafio tão prontamente, e pela dedicação no desenvolvimento dos modelos estatísticos.

À equipe administrativa e logística do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, Ary, Rosely e Adriane, pelo trabalho de organizar as entradas para campo. Meus sinceros agradecimentos por toda a ajuda, por cuidar de tudo permitindo que as minhas preocupações durante e antes do campo pudessem estar focadas na pesquisa.

Aos profissionais que conhecem a floresta como ninguém e com quem tive o privilégio de aprender muito durante algumas campanhas de amostragem, os mateiros Léo e seu Cardoso. Muito obrigada pela ajuda! Aos demais com quem compartilhei acampamento durante os trabalhos, Júnior, Juruna, seu Jairo, obrigada pelos causos amazônicos relatados!

Ao amigo e colega ornitólogo Jared Wolfe, simplesmente por ter me ensinado tudo que sei sobre captura e anilhamento de aves. Obrigada por repassar o conhecimento de forma tão aberta, obrigada pela paciência, pelo material emprestado, pela prontidão em discutir os métodos e delineamento do meu projeto bem como aspectos da história natural das minhas espécies, enfim, a lista é grande. Além de tudo, agradeço pela ótima companhia e pelas “aulas de inglês” que tanto me foram úteis na hora da redação.

À colega ornitóloga Letícia Soares pela ajuda no projeto, colaborando sempre, desde o envio de material dos EUA, até com a captura e anilhamento das minhas espécies em campo. Obrigada pela companhia, apoio e ensinamentos.

Aos amigos que me ajudaram em campo, Alexandre Somavilla, Samuel Oliveira, Gilberto Fernandez e Inês silva. Muito obrigada pela disponibilidade, pela companhia e pelo empenho durante os trabalhos.

Aos colegas do laboratório de Ecologia de Populações, Ulísses, Sandra, Marconi, Chico, McCrate, Juliana e Thiago pelo ótimo convívio profissional e pessoal, pelo compartilhamento de informações e pela amizade! Agradeço especialmente à Aída, que entrou junto comigo no mestrado e no laboratório, e com quem partilhei muitos dos momentos de satisfação e sufoco durante todo o planejamento e execução do projeto. Obrigada por todo o apoio e amizade!

Aos colegas da turma de 2010 da Ecologia do Inpa por todas as experiências compartilhadas durante esses dois anos. Sou muito grata pelo espírito de equipe que esse grupo sempre apresentou e pela total ausência de competitividade! Muito obrigada pelo interesse no andamento do projeto, por toda a ajuda e pelo excelente convívio extraclasse.

Aos amigos com quem morei em Manaus, e os quais considero minha família, Andréa Ficshborn, Alexandre Somavilla, Claudia Paz, Cíntia Freitas, Vinícius Moraes, Igor Kaefer, Iara Silva, Rafael Carvalho, “Lelê” Boelter, Cristian Dambros. Obrigada pela amizade e pelos muitos momentos divertidos! Obrigada também pela preocupação e conselhos de mãe sempre que preciso!

À minha querida e linda família, meu pai Ivo, meu irmão Alexandre, madrasta Noemi, vó, tias, tios, primos, etc. Obrigada pelo apoio sempre! Não posso deixar de agradecer especialmente ao meu pai por incentivar de todas as formas a minha formação, pela confiança e liberdade de escolha, pelo amor, e muito importante nessas circunstâncias, pelo apoio financeiro. Obrigada, pai!

À coordenação do PPG Ecologia, especialmente à coordenadora Cláudia Keller pelo esforço em manter tudo organizado.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de pós-graduação.

À Association of Field Ornithologists (AFO) por ter concedido apoio financeiro para execução do projeto, meus sinceros agradecimentos.

À Sigma XI – The Scientific Research Society por ter concedido apoio financeiro para execução do projeto, meus sinceros agradecimentos.

“Science is not perfect. It can be misused. It is only a tool. But it is by far the best tool we have, self-correcting, ongoing, applicable to everything. It has two rules. First: there are no sacred truths; all assumptions must be critically examined; arguments from authority are worthless. Second: whatever is inconsistent with the facts must be discarded or revised.

The obvious is sometimes false; the unexpected is sometimes true.”

(Carl Sagan, *Cosmos*, 1985)

RESUMO

A utilidade de estudos espaço-temporais da ocupação de sítios tem sido provada em análises de populações silvestres. Contudo, o significado biológico da ocupação geralmente depende de informação sobre a densidade populacional e o movimento de indivíduos, especialmente quando os sítios não apresentam limites bem definidos, como em extensas áreas de floresta tropical. Neste estudo, nós apresentamos estimativas da densidade populacional (d), tamanho da área de vida (a partir do parâmetro σ , que representa o desvio padrão da área de vida) e probabilidade de detecção (ρ) para uma população de *Formicarius colma* em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central. Nós capturamos e marcamos com anilhas coloridas 14 *F. colma* durante junho de 2011. Nos cinco meses seguintes, realizamos amostragens para procurar as aves marcadas utilizando um dispositivo de playback. Desenvolvemos nossas análises utilizando um modelo SECR para dados de busca ativa em uma estrutura Bayesiana usando MCMC e comparamos os resultados com estimativas de parâmetros pré-existentes para nossa espécie na mesma área de estudo. Nossa estimativa posterior para σ foi 0.20 Km (intervalo de credibilidade, c.i., de 95%: 0.11 - 0.27). A média do parâmetro σ foi utilizada como raio da área de vida, levando a uma estimativa da área de vida de 12.56 ha, mais alta do que a estimativa do tamanho de território dos estudos anteriores (6.58 e 7.3 ha). A estimativa da densidade (d) foi 5.7 ind. por 100 ha (95% c.i.: 3.1 – 8.9), mais baixa do que os resultados encontrados anteriormente (21 e 11 indivíduos). Para a probabilidade de detecção (ρ) nós obtivemos uma máxima probabilidade de detecção à distância zero de 0.40 (95% c.i.: 0.06 - 0.86). As diferenças observadas entre as estimativas podem ser resultado dos distintos métodos utilizados na amostragem e na análise dos dados. Diferentemente dos trabalhos anteriores, nós utilizamos localizações apenas de indivíduos marcados durante um período de amostragem maior, enquanto considerando a detecção imperfeita dos indivíduos para computar nossas estimativas de abundância.

ABSTRACT

Population density and home range size of *Formicarius colma* (Birds, Formicariidae) in a primary forest plot in the Central Amazon

Spatiotemporal studies of site occupancy have proven useful in wildlife population analysis. Yet, the biological meaning of occupancy often depends on information about the density and movements of organisms, especially when sites lack well-defined boundaries, as in vast unbroken regions of tropical forest. In this study, we provide population density (d), home range size (from parameter σ , which represents the home range standard deviation) and detection probability (ρ) estimates for a population of the Rufous-capped Antthrush (*Formicarius colma*) in a primary forest plot in Central Amazonia. We captured and color banded 14 individuals of *F. colma* during June 2011. In the five following months we carried out field surveys to search for the banded birds using playback. We analyzed the data using a SECR model for search-encounter data in a Bayesian framework using MCMC and compared the results with preexisting assessments of *F. colma* density in the same area. Our posterior estimate for σ was 0.20 Km (95% credible bounds: 0.11 - 0.27). The σ mean was used as the home range radius, leading to a home range area of 12.56 ha, higher than the territory size estimates from previous studies (6.58 and 7.3 ha). Density estimate was 5.7 ind. per 100 ha (95% c.i.: 3.1 – 8.9), lower than the results previously found (21 and 11 individuals). For the detection probability ρ we got a maximum detection probability at zero distance of 0.40 (95% c.i.: 0.06 - 0.86). The differences between estimates may result from the distinct analytical and data-collection methods used. Differently from the previous works, we used locations only from marked birds, during a longer sampling period, while accounting for imperfect detection.

SUMÁRIO

Introdução.....	1
Objetivos.....	4
Capítulo I: Population density and home range size of <i>Formicarius colma</i> (Birds, Formicariidae) in a primary forest plot in the Central Amazon	5
Title page	6
Abstract.....	7
1. Introduction	8
2. Material and methods	10
2.1 Study site	10
2.2 Study species	11
2.3 Mist-netting and banding.....	12
2.4 Resight trials.....	12
2.5 Analysis	13
2.6 Comparing results.....	15
3. Results	15
3.1 Movement range component	15
3.2 Abundance component	16
3.3 Observation component.....	16
3.4 Comparing results.....	16
4. Discussion.....	17
5. Conclusion.....	19
Acknowledgments	20
Bibliography	20
Tables	23
Table legends.....	24
Figures	25
Figure legends	28
Conclusão	29
Apêndices	31

INTRODUÇÃO

Por ser analiticamente elegante e demandar menor esforço em campo do que marcações e recapturas de indivíduos, a abordagem de ocupação de sítios por espécies em ecologia de populações tem recebido uma popularidade substancial na última década, tanto mundialmente (MacKenzie *et al.* 2006) como na região amazônica (Abad-Franch *et al.* 2010, Ferraz *et al.* 2007, Sberze *et al.* 2010). Focar no destino dos sítios ao invés dos indivíduos pode ser especialmente atraente quando as espécies de estudo são raras e/ou os indivíduos são difíceis de capturar (MacKenzie *et al.* 2004). Entretanto, quando o habitat não está dividido em manchas discretas, como acontece nas extensas áreas de florestas tropicais, o significado da ocupação de sítios é elusivo. A ocupação do sítio i no ano t pode significar qualquer coisa desde ‘o sítio i possui uma população viável da espécie de estudo no ano t ’ até ‘um indivíduo da espécie visitou o sítio i em um dia no ano t ’. Muito da interpretação biológica da ocupação de sítio deve ser baseada em um entendimento do uso do espaço pelos indivíduos.

Em um primeiro momento, a estratégia que utilizaríamos para abordar a questão do uso do espaço pelos indivíduos seria a de investigar o comportamento de fidelidade ao sítio entre três espécies de aves residentes de sub-bosque. A intenção era testar hipóteses sobre a relação positiva entre densidade populacional e fidelidade ao sítio, usando dados de densidade conhecidos para as espécies na área de estudo. O primeiro passo foi capturar e marcar os indivíduos com anilhas coloridas. Posteriormente, iniciamos as campanhas de re-amostragem nas quais realizamos buscas ativas pelos indivíduos marcados e registramos as posições espaciais dos encontros. A estratégia de análise seria aplicar um modelo de movimento animal em que, para uma determinada posição espacial de um indivíduo (t_i), seria feita uma relação entre a distância do centro da área de atividade e o ângulo de movimento entre t_i e $t_i + 1$. A nossa hipótese era que, considerando uma distância fixa para centro de atividade, uma espécie mais fiel ao sítio apresentaria um ângulo de movimento mais agudo entre t_i e $t_i + 1$, representando uma tendência maior de retorno ao centro de atividade. Entretanto, logo ao início das campanhas de re-amostragem, os dados para duas das três espécies já mostravam que não seriam suficientes para responder às questões propostas. Para contornar a situação, resolvemos manter a espécie que parecia mais promissora quanto às taxas de re-encontro, *Formicarius colma*, aumentando assim as chances de localizações dos indivíduos, já que o esforço seria totalmente direcionado a essa espécie. Ainda assim, o acúmulo de localizações dos indivíduos marcados não foi suficiente e constante no tempo para abordarmos os dados com um modelo de movimento animal nos moldes inicialmente propostos. Contudo, nosso

intuito ainda era obter informações sobre o uso de espaço pelos indivíduos. Sendo assim, modificamos a abordagem para o nível de estimativa de parâmetros relacionados à distribuição de indivíduos de *F. colma* no espaço, buscando valores para densidade populacional e para o tamanho da área de vida na área de estudo.

Uma variável que influencia a interpretação das estimativas de abundância é a distribuição dos indivíduos no espaço, muitas vezes caracterizada pelo comportamento de área de vida da espécie. Este fato tem sido reconhecido em recentes abordagens de modelagem para estimativa de densidade, nos modelos espacialmente explícitos. Modelos espacialmente explícitos são construídos para acomodar um processo espacial que descreve a distribuição dos indivíduos no espaço. Essa estrutura de modelagem tem sido desenvolvida para dados de captura-recaptura (abreviada de acordo com a sigla inglesa SECR, para *Spatially explicit capture-recapture models*) de indivíduos obtidos tanto a partir de detectores passivos, como armadilhas de captura, armadilhas fotográficas e redes de neblina (Efford 2004, Royle *et al.* 2009, Kéry *et al.* 2011), e mais recentemente, para dados obtidos a partir de busca ativa de indivíduos.

O desenho amostral com busca ativa de indivíduos é especialmente interessante porque as localizações dos animais não ficam restritas a pontos fixos determinados pela localização de armadilhas. Pelo contrário, os dados são resultados de encontros oportunos com os indivíduos ou através de busca. Os modelos SECR para busca ativa têm sido mais comumente utilizados para estimar densidade populacional e parâmetros de movimento, e têm sido aplicados sob adaptações variadas e customizadas, tais como utilizando análise Bayesiana (Royle and Young 2008, Royle *et al.* 2011) ou métodos baseados em verossimilhança (Efford 2011).

Então, neste estudo objetivamos estimar a densidade populacional e o tamanho da área de vida para *Formicarius colma* em uma área de 348 ha de floresta primária na Amazônia Central, utilizando um modelo SECR para dados de busca ativa na análise dos dados. *F. colma* é uma espécie de ave insetívora de sub-bosque que forrageia na liteira da floresta, sendo então considerada uma espécie terrícola. A espécie é solitária, andando em pares durante a época reprodutiva. Reproduz durante todo o ano na área de estudo, mas apresenta picos durante a estação chuvosa, entre dezembro e junho (Johnson *et al.* 2012). Nós utilizamos parâmetros reportados para *F. colma* em trabalhos anteriores na área de estudo para desenvolver comparações entre as estimativas geradas e para discutir os diferentes métodos analíticos e de amostragem aplicados. Os trabalhos foram desenvolvidos por Stouffer (2007) e Johnson *et al.* (2011), durante dez anos e seis meses, respectivamente.

Nos estudos que utilizamos como referência para comparação, a técnica utilizada na coleta de dados para acessar a densidade populacional foi *spot-mapping* e o tamanho do território foi obtido a partir de localizações de um a cinco indivíduos marcados com rádio-transmissores. *Spot-mapping* consiste no mapeamento da ocorrência das espécies através da triangulação de animais detectados durante a amostragem com a finalidade de estimar o número de indivíduos ou territórios na área. Esta técnica está sujeita a enviesar as estimativas de densidade devido a influência do observador e do analista do mapa no processo (Verner and Milne 1990), visto que não há informação sobre a identidade dos indivíduos mapeados. Quando a identidade dos indivíduos e a probabilidade de detecção não são consideradas, pode haver consideráveis variações entre os resultados obtidos entre as técnicas utilizadas para o censo de populações (Shankar Raman 2003).

Para contornar os efeitos negativos da falta de indivíduos reconhecíveis nas estimativas de densidade e para possibilitar um período de amostragem mais longo do que seria possível através de rádio-telemetria (devido à duração da bateria), coletamos informações apenas sobre indivíduos marcados com anilhas coloridas durante seis meses consecutivos.

Desenvolvemos nossa análise através da formulação e aplicação de um modelo SECR para dados de busca ativa de indivíduos marcados. Adotamos uma estrutura Bayesiana para nosso modelo hierárquico para estimativa dos parâmetros. Nós também levamos em consideração a detecção imperfeita dos indivíduos, reportando estimativas para a probabilidade de detecção à distância zero entre o observador e o animal e para o declínio da probabilidade de detecção com o aumento da distância entre o observador e o animal observado.

OBJETIVO GERAL

Estimar parâmetros relacionados à distribuição espacial de indivíduos de uma espécie de ave terrestre de sub-bosque, *Formicarius colma*, em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Mais especificamente, tivemos como objetivos os seguintes pontos: (i) elaborar um modelo espacial de marcação-recaptura com busca ativa de indivíduos para a análise estatística dos dados; (ii) estimar a densidade populacional de *F. colma* na área de estudo; (iii) estimar o tamanho da área de vida para a espécie na área de estudo; (iv) reportar parâmetros relacionados à probabilidade de detecção da espécie; (v) comparar os nossos resultados com as estimativas reportadas em dois estudos anteriores na mesma área de estudo.

CAPÍTULO 1

Straatmann, T.; Ferraz, G. 2012. Population density and home range size of *Formicarius colma* (Birds, Formicariidae) in a primary forest plot in the Central Amazon. Manuscrito formatado para *Acta Amazônica*.

Population density and home range size of *Formicarius colma* (Birds, Formicariidae) in a primary forest plot of the Central Amazon

Tatiana STRAATMANN; Gonçalo FERRAZ

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Av. André Araújo, 2936, Aleixo, CEP 69060-001, Manaus - AM, Brazil, Phone: (+55) 92 3643-1818.

Correspondence to: T. STRAATMANN (tati_straatmann@yahoo.com.br)

ABSTRACT

Population density and home range size of *Formicarius colma* (Birds, Formicariidae) in a primary forest plot of the Central Amazon

Spatiotemporal studies of site occupancy have proven useful in wildlife population analysis. Yet, the biological meaning of occupancy often depends on information about organism movements, especially when sites lack well-defined boundaries as in vast unbroken regions of tropical forest. In this study, we provided population density (d), home range size (from parameter σ , which represents the home range standard deviation) and detection probability (ρ) estimates for a bird species in a primary forest plot in Central Amazon. We captured and color banded 14 individuals of the Rufous-capped Antthrush (*Formicarius colma*) during June 2011. In the five following months we carried out field surveys to search for the banded birds using playback. We analyzed the data using a SECR model for search-encounter data in a Bayesian framework using MCMC and compared the results with preexisting assessments of *F. colma* density in the same area. Our posterior estimate for σ was 0.20 Km (95% c.i.: 0.11 - 0.27). The σ mean was used as the home range radius, leading to a home range area of 12.56 ha, higher than the territory size estimates from previous studies (6.58 and 7.3 ha). Density estimate was 5.7 ind. per 100 ha (95% c.i.: 3.1 – 8.9), lower than the results previously found (21 and 11 individuals). For the detection probability ρ we got a maximum detection probability at zero distance of 0.40 (95% c.i.: 0.06 - 0.86). The differences between estimates may result from the distinct analytical and data-collection methods used. Differently from the previous works, we used locations only from marked birds, during a longer sampling regime, while accounting for imperfect detection.

Key words: abundance, Bayesian analysis, imperfect detection, individual movement, spatial distribution of individuals.

1.INTRODUCTION

Because it is analytically elegant and less field-intensive than individual mark-recapture, the site-occupancy approach to population ecology has gained substantial popularity over the last decade, both worldwide (MacKenzie *et al.* 2006) and in the Amazon region (Abad-Franch *et al.*, Ferraz *et al.* 2007, Sberze *et al.* 2010). Focusing on the fate of sites, rather than individuals, can be especially appealing when the study species are rare and/or individuals are hard to capture (MacKenzie *et al.* 2004). Nonetheless, when the habitat is not divided in discrete patches, such as in extensive areas of tropical rain forest, the meaning of site occupancy is elusive. Occupancy of site i in year t may mean anything from ‘site i has a viable population of the study species in year t ’ to ‘one individual of the species visited site i in one day of year t ’. Much of the biological interpretation of occupancy must be based on an understanding of individual space use.

We can assess animal space use by approaching distinct aspects of the problem, such as the characterization of the movement process itself, the estimation of individuals’ range of movement and distribution (e.g. home range or territory size) or, at the most basic level, by estimating the number of individuals that use a given area. Abundance is a parameter of great interest for ecologists studying population dynamics; it affects all other biological aspects of a species and it has implications for the species conservation. One variable that influences the interpretation of abundance estimates is the distribution of individuals in space, many times characterized by the species home range behavior. This fact has been acknowledged in recent model-based approaches to density estimation, the spatially explicit models, discussed latter in this text.

Two of the most common ways of inferring population size for wild organisms are spot-mapping and distance sampling methods. Distance sampling takes into account the effect of distance between an observer and an animal on the detection of that animal; this method allows for estimation of densities when certain assumptions are fulfilled (Buckland *et al.* 2001). One major problem associated to distance sampling is that distance has to be measured with little or no error; another problem is the assumption of maximum detection probability when the animal is on the sampling point or line (i.e. $g(0)=1$). Assuming that $g(0)=1$ can lead to dubious abundance estimates since animal detection is not perfect even at short distances from the observer (Bächler and Liechti 2007). The spot-mapping method to estimate the number of territories is based on mapping the species occurrence in an area by the triangulation of detected animals. This technique is subject to bias on density estimates due to

the influence of the observer and the analyst on the process (Verner and Milne 1990). Definition of territories based on spot-mapping data is highly arbitrary in part because it lacks information about individual identity. When individual identity is not known and detection probabilities are not considered, there might be considerable variation on the results among census techniques (Shankar Raman 2003).

One way to collect data on recognizable individuals is using GPS tracking devices, such as radio-collars, to track the animals' path and positions. Such techniques have allowed researchers to study and describe animal movements. The most recent approaches are model-based and are intended, for instance, to use the movement data to characterize behavioral states of the moving animals and relate these states to environmental covariates (Morales *et al.* 2004, Patterson *et al.* 2008). Movement data from GPS devices have also been applied in spatially explicit habitat selection models that incorporate home range behavior as a spatial process that influences habitat use and individuals occurrence (Rhodes *et al.* 2005, Horne *et al.* 2008).

Spatially explicit models are built to accommodate a spatial process that describes the distribution of individuals in space. Besides their use in movement models for GPS data, they have also been developed for spatially explicit capture-recapture (SECR) data acquired from both passive detectors (such as animal trap arrays and mist-netting), and more recently, from active area search designs. SECR models are biologically realistic approaches because the outcome of the observation process is conditional on the outcome of a movement and/or an individual distribution process. The spatial process has not been considered in capture-recapture (CR) models until recently (Efford 2004, Borchers and Efford 2008, Gardner *et al.* 2009), so in many studies, population parameters like density are estimated through CR data from passive detectors without considering individual movement (Karanth *et al.* 2004, Goswami *et al.* 2007). Some examples of SECR models for estimating population density from passive detectors can be found in Efford (2004), Royle *et al.* (2009) and Kéry *et al.* (2011).

The most recent SECR models are dealing with data that do not come from traps that are fixed in space. The search-encounter (SE) sampling design is especially interesting because animals' locations are not restricted to fixed points determined by traps locations. On the contrary, data are derived from opportunistic or search-based encounters with individual animals. The models for SE data have been most commonly used to estimate population density and movement parameters, and they have been applied under variable and customized adaptations, such as using Bayesian analysis of data obtained under uniform sampling

intensity (Royle and Young 2008) as well as under non-uniform sampling intensity (Royle *et al.* 2011), or using likelihood-based methods (Efford 2011).

In this study, we aimed to provide population density and home range size estimates for a terrestrial bird species in a 348 ha plot of primary forest in the Central Amazon. Our study species was the Rufous-capped Antthrush (*Formicarius colma*). *F. colma* is an understory, insectivorous bird species that forages on the leaf litter. It is a solitary species seen in pairs during the breeding season. Although it breeds during all year, there are peaks of reproduction during the wet season, between December and June (Johnson *et al.* 2012).

We drew comparisons between our results and preexisting density and territory size estimates discussing implications of the different analytical and field-sampling methods applied. The previous studies were developed by Stouffer (2007) and Johnson *et al.* (2011) during ten years and six months, respectively. On those studies, the authors used spot-mapping data to assess population density and radio-tracked individuals to compute their territory size estimates. We analyzed our data with a SECR model for search-encounter data of marked individuals using a hierarchical model developed in a Bayesian framework. Our estimate of population density is formally related to the estimated distribution of individual activity centers, where a number of unseen individuals is added to the analysis using a data-augmentation technique. We also accounted for imperfect detection providing estimates of the detection probability at zero distance and of the decay of detection probability with increasing distance between the observer and the observed animal.

In short, what we wanted with this study was to characterize the spatial distribution of individuals of the study species and to ask if our model-based approach dealing with imperfect detection would generate different parameter estimates from the ones computed in previous studies in the same area.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1 Study area

This study was conducted in a 348-ha primary forest area within the camp-41 trail grid of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP), approximately 80 Km north of Manaus, Amazonas, Brazil (lat. 2°30'S, long. 60°W; Figure 1). The study area is classified as a tropical rainforest with an annual rainfall of approximately 2200 mm and a dry season

lasting from June to October. The forest canopy is about 30 m tall with emergents reaching 50 m. The understory presents low vegetation density and it is dominated by palm trees. The site has some topography, varying in elevation from 40 m to 100 m above sea level, and the soil is clayey or sandy and nutrient poor (Bierregaard *et al.* 2001). Research at the BDFFP started in 1979 and continues until today, as a partnership between the Brazilian Institute for Amazonian Research (INPA) and the Smithsonian Tropical Research Institute (STRI). The area covered by the project is classified as an Area of Relevant Ecological Interest, or ARIE, within the Brazilian National system of Conservation Units. The main goal of the project is to experimentally study the consequences of forest fragmentation, but research extends to a variety of studies about plant and animal ecology both in fragmented and non-fragmented areas. The present study is comprehended in the latter category and the camp-41, with a total area of approximately 900-ha of “terra firme” forest, is one of the areas that were used in the past as control in fragmentation studies.

2.2 Study species

For our data collection approach, which involved using playback for luring the birds close to an observer and making visual recognition of color leg bands, we needed to work with a species that fulfilled two main requisites: 1) it had to respond well to playback, meaning, it had to show strong territorial behavior and 2) it needed to have legs long enough to allow recognition of color-bands from a certain distance. The Rufous-capped Antthrush (*Formicarius colma*), a ground-dwelling, insectivorous bird species of the family Formicariidae, presents the required attributes. The weight of adult birds of the study species is on average 46 g (Stouffer 2007) and the height is about 18 cm. In Brazil, this species occurs throughout the Amazonian basin and in some eastern states, from the northeast to the south of the country. The Rufous-capped Antthrush is also present in all other Amazonian countries. In Central Amazonia, the species inhabits primary “terra firme” forests (Cohn-Haft *et al.* 1997), occurring on flat or low slope areas and avoiding steep slope areas (Stouffer, *unpublished data*). The Rufous-capped Antthrush is a solitary species, found in pairs during the breeding season. In the study area, it breeds mostly during the wet season, between December and June (determined by the proportion of individuals presenting brood patches) (Johnson *et al.* 2012).

2.3 Mist-netting and banding

We began in June 2011 with a month-long round of bird netting and banding using both passive and target mist netting. For passive netting, we used six lines of nets (12-16 nets per line) set up in collaboration with other researchers working in the area, at locations predetermined for their studies. In some cases, a speaker playing the song of the species was placed near the nets. Target mist netting was aimed at the study species. When doing this, we selected places with habitat features that seemed suitable for the Rufous-capped Antthrush (mainly flat or low slope areas) or where the species had been previously recorded. At each location, we used two parallel nets with a speaker in the middle to lure the birds into the nets. All target mist-netting was supervised or followed guidance of ornithologist Jared Wolfe (Louisiana State University). We target mist-netted in 21 locations throughout the study area. All the birds captured received one aluminum-numbered band from CEMAVE / ICMBio (Brazilian Research Center for Wild Birds Conservation) through project n° 3398, and a unique combination of color bands, plastic or, preferably, aluminum made. To increase the color combinations and to reduce the number of bands used per bird, we added pin-stripe marking to the color bands. The pin-stripe marking was proposed and tested by Koronkiewicz *et al.* (2005) who also sustain that aluminum color bands cause fewer injuries on banded birds than the usual celluloid-plastic bands. At the end of the banding campaign, we got 13 individuals banded, five of them caught through the passive mist netting system and eight through the target system.

2.4 Resight Trials

During the next five months, TS and a field assistant carried out six field surveys to search for the banded birds. The surveys lasted from 5 to 10 days and the time interval between them was on average 19.6 days (min.12, max.23). The study area has a grid of trails oriented N-S/W-E with a minimum regularity of one trail every 400 m, although some areas have a slightly higher density of trails. The observation grid comprehends an area of 348 ha. This stage of the fieldwork consisted of performing playback samples of the target species throughout the study area with the goal of luring birds close enough to the observer to read their bands. We started by walking the trails, without following a predetermined route design and we made stops at every 100 m or whenever the species was detected, where we then

played the target species' song and call. The minimum distance between points was 100 m, but when a bird was detected we did not play the sound again until we were at least 200 m away from the point of last contact. The distribution of effort through space varied slightly between visits and wasn't exactly equally distributed across points on the grid. Nonetheless, for simplicity in a first analysis, we are going to assume regularity and constancy of efforts across visits and sampling points.

On average, we did 105 resight trials per survey, where a 'resight trial' is a playback-based attempt to spot color bands of one or two birds in one location. Each trial took a minimum of 10 minutes when we played the Antthrush's voice with more or less frequency depending on the response. If there was no bird responding we kept a two-minute interval between the songs while paying attention for any movements or responses in the vicinity; if a bird was responding actively we usually insisted on the playback with the same intensity as the bird until we get it in a good spot for observation; if there was a bird responding but it seemed suspicious or not much interested we played the song less often so we wouldn't scare the bird away, and so on, always suiting the method intuitively for each specific case. We played the voice at a volume as similar as possible to that of a bird vocalizing right next to the observer. Yet, the volume could sound higher or lower depending on background noise and propagation for each specific environment. Once a bird appeared, we used binoculars to check for the presence and color of any bands. Individual bird locations were recorded as the spatial coordinates of the observer location. We found this a reasonable solution for localizing birds because the precision of our GPS unit was approximately 25 m, which is more than the minimum bird-observer distance for accurate reading of color-bands.

2.5 Analysis

Our statistical approach was to implement a SECR model for search-encounter data developed in a Bayesian framework. By search-encounter we mean that our data come from samples in continuous space, they are not restricted to fixed trap locations. We also used a data augmentation technique with the dual goal of estimating abundance and home range size.

The core of our analytical model was developed by Dr. Otso Ovaskainen, from the University of Helsinki, and kindly shared with us as part of a wider collaboration aimed at studying home range behavior of birds. One central model assumption was that individuals establish their home ranges around an activity center or, in other words, that they are site-

faithful. The model was built around three components: (1) movement range, (2) abundance and (3) observation. The parameters of the movement range component are: the location of the individual's activity centers (ZO_i), where index i indicates an individual, and the home range standard deviation (σ). The activity center is defined as the geometric center of each individual's estimated positions. The abundance component includes the total number of individuals in the area (n) and, by implication, the population density (d). Finally, the observation component comprises one parameter for the maximum observation probability at zero distance (ρ) and one parameter that measures how the detection probability decreases with distance between the observer and the bird (α).

The core of our model is expressed in a likelihood function that combines the parameters listed above (Appendix 1). We fitted the model and estimated the parameters numerically using Markov chain Monte Carlo (MCMC) with Metropolis-Hastings algorithm based on code written by Dr. Ovaskainen in Mathematica and translated to R by us with the help of Dr. Anders Gonçalves da Silva. Posterior probability density distributions of the parameters (posteriors) were obtained by evaluating the likelihood of each state of the parameters given the data during 50,000 iterations of a MCMC. These iterations followed an adaptation phase with 10,000 iterations. We took the 10,000 final traces from each parameter chain to derive our estimates. We ran the model in the freely available software environment R, version 2.15.0 (R Development Core Team 2008).

The overall relationship between the model components was the following: the home range standard deviation parameter (σ) was related to updates of the activity centers ZO_i for marked birds, so the range of the activity centers are related to the metric of home range size. Beyond computing ZO locations for the marked birds, activity centers were also updated for a large n_{max} of individuals specified in the model through data augmentation (Royle *et al.* 2007). The posteriors for each individual's location was related to a vector w containing the probability that each individual i in $1:n_{max}$ has its ZO inside the inference area. On its turn, w led to an estimate of abundance. One important detail to mention is that the span of the inference area was extended beyond the limits of the observation grid. This extension ensures that ZO and σ parameter estimates are not restricted by the sampling area when they are most likely to go beyond the limits of the observation grid. We used a buffer with half the grid width, resulting in an inference area of 1392 ha. The size of this buffer was determined arbitrarily, only assuring that the home ranges of the marked birds would fall inside the inference area.

2.6 Comparing results

There have already been previous studies that assessed the same parameters we have assessed for *Formicarius colma* in the same study site (Cohn-Haft *et al.* 1997, Stouffer 2007, Johnson *et al.* 2011). This was one reason why we chose to work with this species, so we could have basis for comparison and for constructive discussion. We took the results from Stouffer (2007) and Johnson *et al.* (2011) to make some comparisons among studies, discussing the differences on the estimated values for abundance, density and home range or territory size among all three studies. To compare the results, we checked if the parameter estimates from the other two studies fell within our 95% credible interval, which represent the uncertainty around our estimate.

3. RESULTS

Our parameter estimates were based on observations on 14 individuals, 13 of them captured and banded during our study and one previously banded by Luke Powell in October 2010. We had an average of 2.42 locations per bird (max. 6, min. 1), including the capture event. Four individuals were not resighted after capture. All the locations on banded, unbanded and doubtful individuals were recorded, but our analysis is strictly based on known individuals – those whose bands we could clearly read in the field. The posterior density curves for some parameters of interest are presented in Figure 2.

3.1 Movement range component

After updating the values for the activity center location ($Z0$) using the data for known individuals, we had as an output the posterior of $Z0$ for each of our 14 birds and the estimate of the movement range parameter σ . The posterior estimate for σ was 0.20 ± 0.03 Km (mean, \pm sd) with the 95% credible interval (95% c.i.) covering the region [0.11, 0.27]. The resulting value is expressed in kilometers and represents the standard deviation of the movement outcomes of an individual around its activity center. The σ mean was used as the home range radius measure, leading to an individual home range area estimate of 12.56 ha. The individual movement paths and their estimated home ranges are shown in Figure 3.

3.2 Abundance component

Within the abundance component of the model we computed estimates for the number of individuals (n) present in the inference area (1392 ha) and for population density (ind. per ha). The posterior estimate for abundance was 77.7 ± 18.8 (mean, \pm sd), with a 95% c.i. ranging between [45, 119]; the posterior estimate for density was 0.057 ± 0.01 ind. per ha (mean, \pm sd), with the 95% c.i. covering the region [0.031, 0.089].

3.3 Observation component

Apart from the biological components of the model above, we computed estimates of parameters related with the observation process. From the posterior of the parameter ρ we got a probability of detecting one animal that is right next to the observer of 0.40 ± 0.22 (mean, \pm sd). The 95% c.i. ranged from [0.06, 0.86], showing substantial uncertainty about the detection process. Besides the parameter ρ , which denotes the maximum observation probability at zero distance, we also got an estimative for a parameter α , related to the effect of distance on detection probability. The posterior estimate for α was 0.26 ± 0.11 (mean, \pm sd) and the 95% c.i. covered the region between [0.14, 0.57].

3.4 Comparing results

Table 1 shows our estimates and the results obtained by Stouffer (2007) and Johnson *et al.* (2011). Stouffer (2007) found a density of 21 individuals per 100 ha. Our density estimate was 5.7 individuals per 100 ha. It is worth mentioning that the density estimate in Stouffer (2007) was published as 10.5 pairs per 100 ha and that the extrapolation to 21 individuals was not assumed in the paper because there could be unmated males and offspring within the territories (Stouffer, *personal communication*). Yet, regardless of the precise meaning of Stouffer's 10.5 pairs per 100 ha (either 10.5 unmated males or 21 breeding individuals) both values would be higher than the upper bound (8.9 individuals per 100 ha) in our credible interval. It shows that the density results were greatly different between the studies. Concerning the movement range parameter, Stouffer (2007) reports a territory size of $6.58 \text{ ha} \pm 0.92$ (mean \pm sd) and we report a home range size estimate of 12.56 ha. These results are compatible if we look at our 95% c.i., for which the lower bound is 3.7 ha and the upper

bound is 22.89 ha. Our credible interval covers a large range of values, showing considerable uncertainty in the home range area estimate.

In Johnson *et al.* (2011), the density was estimated as 11 individuals per 100 ha. This result is higher than the upper bound (8.9) of our credible interval. Johnson *et al.* (2011) found a territory size of 7.3 ha which is slightly higher than Stouffer's 6.58 ha, but still lower than our estimate of 12.56 ha. Nevertheless, the value reported by Johnson *et al.* (2011) falls inside our 95% c.i., showing that the results between our studies might be compatible.

4. DISCUSSION

The last 15 years of work brought obvious improvements to the quality of data and to the analytical treatment of bird communities in our study area. For instance, the paper by Cohn-Haft *et al.* (1997) was based on information accumulated from 1987 to 1994, in which the species abundances were reported in terms of categories ranging from “common” to “rare” based on impressions from several methodologies, with no regards to quantification. The authors themselves pointed out the need for quantitative estimates. In this latter paper, *F. colma* is considered a common species. In a second study that also assessed the bird community in the area and that reports results for *F. colma*, Stouffer (2007) provided more detailed information than Cohn-Haft *et al.* (1997) by quantifying the results. In Stouffer (2007), the territory size was estimated through a minimum convex polygon (MCP) based on locations of five radio-tracked birds followed in average during 21.2 days in three or four years. During 1994 to 2003 Stouffer (2007) also performed spot-mapping and used the mean of occupied area divided by the number of territories (based on the territory size estimate) to determine the species density on the plot. The spot-mapping method, in addition to mist-netting data, was also used by Johnson *et al.* (2011) to compute the population density estimates in their six months study during 2008. The number of territories in the area was assessed by superimposing the territory size estimate to the spot-map detections. In Johnson *et al.* (2011), the territory size was estimated with data from 1-5 radio-tracked birds, and like Stouffer (2007) they also used a MCP approach to draw the territory area.

Given that the methods applied for data collection and analysis varied substantially between our study and the ones from Stouffer (2007) and Johnson *et al.* (2011), it is possible that the different results mostly reflect different methods. It is also possible that environmental and temporal factors have influenced the results, since the three study plots,

though they are in the same area, were placed in slightly different regions with distinct topography. So topography could have influenced the parameter estimates. Besides that, the differences may stem from natural fluctuations on population abundance in time or even on more drastic disturbances that occurred in the area during the years the studies were being carried out, like the extensive treefall gaps caused by storms in late 2007. As we don't have measurements of environmental variables in the area or studies on *F. colma* population dynamics during the period of interest, we cannot compare the results in this sense. What we do have are distinctions among methods, and the following considerations are related to that.

In this study, we chose to work with marked individuals and during a long period of time within a season as an attempt to overcome some difficulties found in spot-mapping and radio-telemetry. The abundance estimation through spot-map detections may depend on arbitrary decisions, since the detections on the map are divided into individual territories without information on bird identities. Even if a cloud of detection points is clear in the map, it does not follow that those points are all certainly from the same individual or its breeding partner. The inference can get more biased when the territory delimitations are not obvious, easily resulting in different analysts determining different territories from the same spot-map data (Verner and Milne 1990). Besides incorporating individual recognition, we accounted for imperfect detection in our abundance estimates. The detectability is an important consideration in any animal population study because organisms are seldom detected perfectly. When abundance estimation is adjusted for imperfect detection the results are more clearly interpretable (Royle *et al.* 2005). In short, we aimed to improve our abundance estimate by using locations of 14 marked individuals during six consecutive months and, most importantly, accounting for detection probability.

The temporal aspect received substantial attention in our study because we wanted to get locations on the birds during a sufficiently long period of time so the home range size would not be restricted to a few days of sampling. When radio-tracking an animal, depending on the size of the transmitter, the battery often limits the sampling regime to a few days or weeks. It is known that variation on the number of days sampled, variation among individuals and among study areas result in variance in home range size estimates (Börger *et al.* 2006). As radio-tracking of small animals often provides short temporal window for observation, our approach of following 14 color banded birds was an attempt to minimize the nuisance caused by insufficient sampling regime and small number of individuals. So, the data on which we based our home range size estimate were very different from Stouffer (2007) where the territory size was based on the average of the area used by five birds followed during

approximately 21 days during three or four distinct seasons. These distinctions could explain the variability between results, 12.56 ha in our study and 6.58 ha in Stouffer's.

The parallel we made among the results suggest that there is much yet to be explored in the field of abundance and home range/territory estimates for the study species. Even if we cannot conclude with certainty about the factors driving the differences observed among the results, we are confident that our inferences about the parameters were strengthened by accounting for recognizable individuals, by dealing with imperfect detection and by reporting our uncertainty about the estimates.

5. CONCLUSION

We observed considerable variation between the population density and movement range estimates for the Rufous-capped Antthrush obtained by Stouffer (2007), by Johnson (2011) and by the present study. Given the density estimates from all three studies, the range of values goes from 5.7 individuals per 100 ha (present study) to 21 individuals (Stouffer), with an intermediate result of 11 individuals (Johnson). Our uncertainty is given in the interval [3.1, 8.9], so our result differs greatly from the previous density estimates because even the 8.9 ind. per 100 ha presented in the upper bound is lower than the 11 and the 21 individuals per 100 ha found previously. As there is great variation between estimates, and we can't clearly isolate the environmental and temporal factors from the methodological factors affecting the results among studies, we risk saying that *F. colma* population density remains an open question in the study area. For future studies addressing abundance issues, besides acknowledging for recognizable individuals as we did, we also consider important to measure and assess topography variables in case of studying terrestrial birds like *F. colma*, since topography can greatly affect the space use by terrestrial species.

Concerning the space occupied by the Rufous-capped Antthrush individuals, the estimates of the territory size obtained by Stouffer (2007) and Johnson (2011) are similar to each other, 6.58 ha and 7.3 ha respectively. Our home range size estimate was 12.56 ha, and the uncertainty around this value covered the region [3.7, 22.89]. So, both territory size estimates from previous studies fall inside our credible interval, which demonstrates that there is some agreement between our estimates and the previous ones. Yet, the results are still quite different. One probable explanation for Stouffer's and Johnson's similar estimates is that they used locations from radio-tracked individuals obtained during a similar period of time to

compute the territory size. The fact that we sampled bird's locations for a longer period of time than they did might have led to our higher home range size estimate.

The main contribution of this study was to provide abundance and home range size estimates for the Rufous-capped Antthrush through methods different than spot-mapping and radio-tracking, adding new results to the information frame already constructed by the previous studies. The set of all estimates helped us to discuss the current status of knowledge on Rufous-capped Antthrush individual distribution in the study site, concluding that there is much yet to be explored and clarified concerning population density and home range/territory size estimates for the study species. Another achievement of this study was to construct a useful framework for analysis of individual movement that can be applied to similar data acquired through different methods and that can accommodate other specifications about the ecological process according to the knowledge about the system.

One of our next goals is to turn this approach even more informative by modifying the models assumption on the existence of activity centers, and then compare the competing models by their likelihoods of the parameters given the data. Through that, we could infer if the individuals of the target species are more likely to be detached from a living area or if they really present a home range behavior, or site-fidelity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. Otso Ovaskainen for the model development. We also thank the BDFFP team for our fieldwork logistic and the Idea Wild organization for supporting with fieldwork material. We thank the financial support from the Association of Field Ornithologists, Sigma Xi-The scientific Research Society and from the Smithsonian Tropical Research Institute.

BIBLIOGRAPHY

- Abad-Franch, F. *et al.* 2010. Modeling disease vector occurrence when detection is imperfect: Infestation of Amazonian palm trees by Triatomine bugs at three spatial scales. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 4: e620.
- Bächler, E.; Liechti, F. 2007. On the importance of $g(0)$ for estimating bird population densities with standard distance-sampling: Implications from a telemetry study and a literature review. *Ibis*, 149: 693-700.

- Borchers, D.L.; Efford, M.G. 2008. Spatially explicit maximum likelihood methods for capture–recapture studies. *Biometrics*, 64: 377-385.
- Börger, L. *et al.* 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates *Journal of Animal Ecology*, 75: 1393-1405.
- Buckland, S.T. *et al.* 2001. *Introduction to distance sampling*. Oxford University Press, Oxford.
- Cohn-Haft, M. *et al.* 1997. A new look at the "Species-poor" Central Amazon: The avifauna north of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs*, 48: 205-235.
- Efford, M.G. 2004. Density estimation in live-trapping studies. *Oikos*, 106: 598-610.
- Efford, M.G. 2011. Estimation of population density by spatially explicit capture-recapture analysis of data from area searches. *Ecology*, 92: 2202-2207.
- Ferraz, G. *et al.* 2007. A large-scale deforestation experiment: Effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science*, 315: 238-241.
- Gardner, B. *et al.* 2009. Hierarchical models for estimating density from DNA mark-recapture studies. *Ecology*, 90: 1106-1115.
- Goswami, V.R. *et al.* 2007. Application of photographic capture–recapture modelling to estimate demographic parameters for male asian elephants. *Animal Conservation*, 10: 391-399.
- Horne, J.S. *et al.* 2008. A synoptic model of animal space use: Simultaneous estimation of home range, habitat selection, and inter/intra-specific relationships. *Ecological Modelling*, 214: 338-348.
- Johnson, E.I. *et al.* 2011. Diversity, biomass, and trophic structure of a Central Amazonian rainforest bird community. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19: 1-16.
- Johnson, E.I. *et al.* 2012. The phenology of molting, breeding and their overlap in Central Amazonian birds. *Journal of Avian Biology*, 43: 141-154.
- Karanth, K.U. *et al.* 2004. Estimation of tiger densities in the tropical dry forests of panna, central India, using photographic capture–recapture sampling. *Animal Conservation*, 7: 285-290.
- Kéry, M. *et al.* 2011. Use of spatial capture-recapture modeling and DNA data to estimate densities of elusive animals. *Conservation Biology*, 25: 356-364.
- Koronkiewicz, T.J. *et al.* 2005. A technique to produce aluminum color bands for avian research. *Journal of Field Ornithology*, 76: 94-97.

- MacKenzie, D.I. *et al.* 2004. Occupancy estimation and modeling for rare and elusive populations, p. 149-172. In: Thompson W.L.(Ed.), *Sampling rare or elusive species*. Island Press, Washington.
- MacKenzie, D.I. *et al.* 2006. *Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Academic Press, Amsterdam.
- Morales, J.M. *et al.* 2004. Extracting more out of relocation data: Building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85: 2436-2445.
- Patterson, T.A. *et al.* 2008. State–space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 87-94.
- R Development Core Team, 2008. *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rhodes, J.R. *et al.* 2005. A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior. *Ecology*, 86: 1199-1205.
- Royle, J.A. *et al.* 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos*, 110: 353-359.
- Royle, J.A. *et al.* 2007. Analysis of multinomial models with unknown index using data augmentation. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 16: 67-85.
- Royle, J.A.; Young, K.V. 2008. A hierarchical model for spatial capture-recapture data. *Ecology*, 89: 2281-2289.
- Royle, J.A. *et al.* 2009. A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology*, 46: 118-127.
- Royle, J.A. *et al.* 2011. Spatial capture-recapture models for search-encounter data. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 602-611.
- Sberze, M. *et al.* 2010. Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. *Animal Conservation*, 13: 3-11.
- Shankar Raman, T.R. 2003. Assessment of census techniques for interspecific comparisons of tropical rainforest bird densities: A field evaluation in the Western Ghats, India. *Ibis*, 145: 9-21.
- Stouffer, P.C. 2007. Density, territory size, and long term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil. *The Auk*, 124: 291-306.
- Verner, J.; Milne, K.A. 1990. Analyst and observer variability in density estimates from spot mapping. *The Condor*, 92: 313-325.

Table 1.

Parameter	Present study, n = 14, t = 6 continuous months, OA = 348 ha, IA = 1392 ha			Stouffer (2007), n = 5, t = during 10 years, OA / IA = 100 ha		Johnson et al. (2011), n = 1 - 5, t = 6 continuous months, OA / IA = 100 ha	
	Posterior mean \pm sd	[95% c.i.]	Measure	Mean \pm sd	Measure	Mean	Measure
Abundance	77.7 \pm 18.8 (n° ind.)	[45, 119]	ZA of n° max. individuals	13.7 \pm 0.52 (n° pairs)	Superimpose terr. size on SPM detec.	5.5 (n° pairs)	Multiple methods: SPM, MN, RT
Density	5.7 \pm 0.01 (ind./100 ha)	[3.1, 8.9]	Abundance / IA	21 (ind./100 ha)	Mean occ. area / mean territory size; x 2 ind.	11 (ind./100 ha)	N° territories on SPM x 2 ind.
Movement range (ha)	12.56 (home range)	[3.7, 22.89]	σ (sd of mov. around activity center) = home range radius	6.58 \pm 0.92 (territory)	RT, MCP	7.3 (territory)	RT, MCP
Detection probability (0-1)	0.40 \pm 0.22	[0.06, 0.86]	ρ = max.obs.prob. at zero distance	-	Used playback to confirm detection	-	-
Observation range	0.26 \pm 0.11	[0.14, 0.57]	α = dist. effect on detection prob.	-	-	-	-

TABLE LEGENDS

Table 1. Estimates of Rufous-caped Anthrush (*Formicarius colma*) density, abundance, movement range and detection parameters compared to two previous studies from Stouffer (2007) and Johnson et al. (2011). n=number of recognizable individuals, t=time duration of the study, IA=inference area, OA=observation area, MCP=minimum convex polygon, Occ. area=occupied area, SPM=spot-mapping, RT=radio-transmitters, ZA=zero-augmentation.

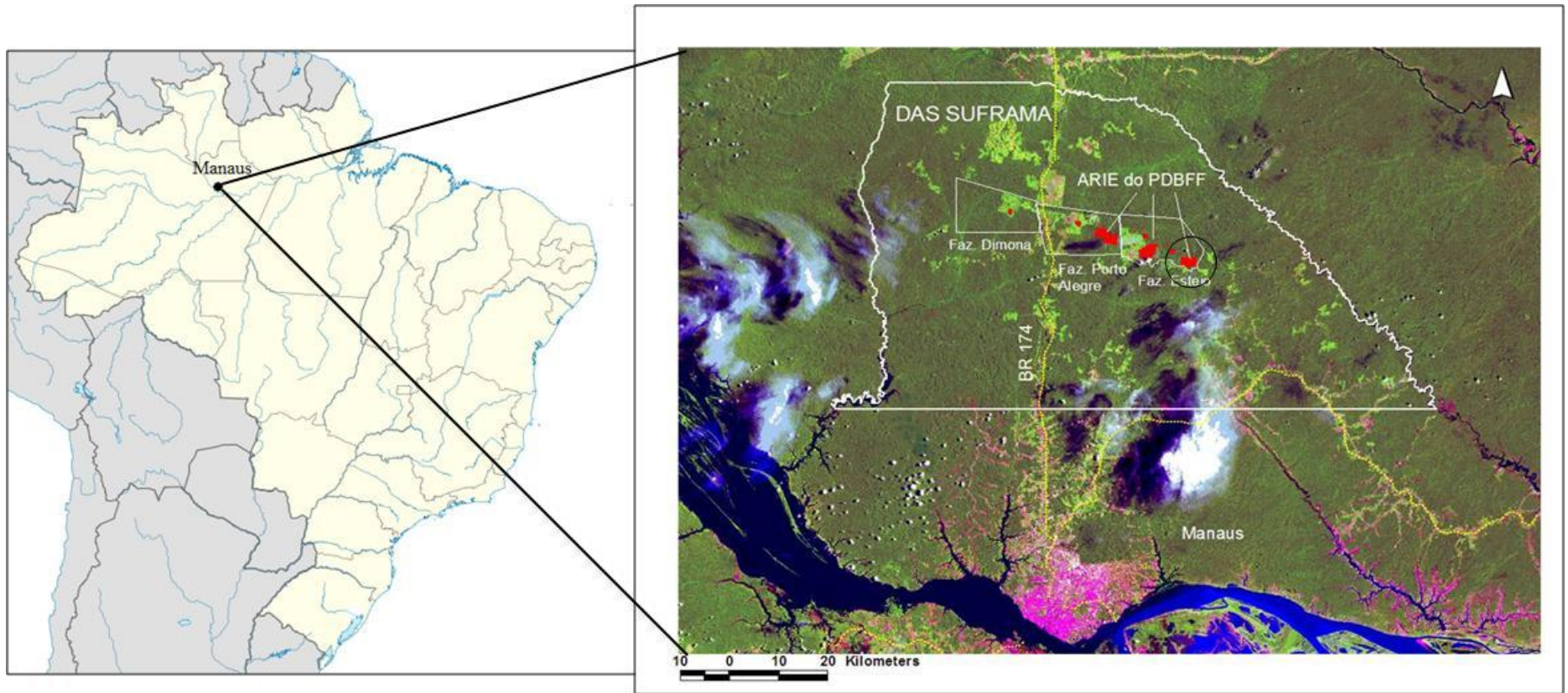
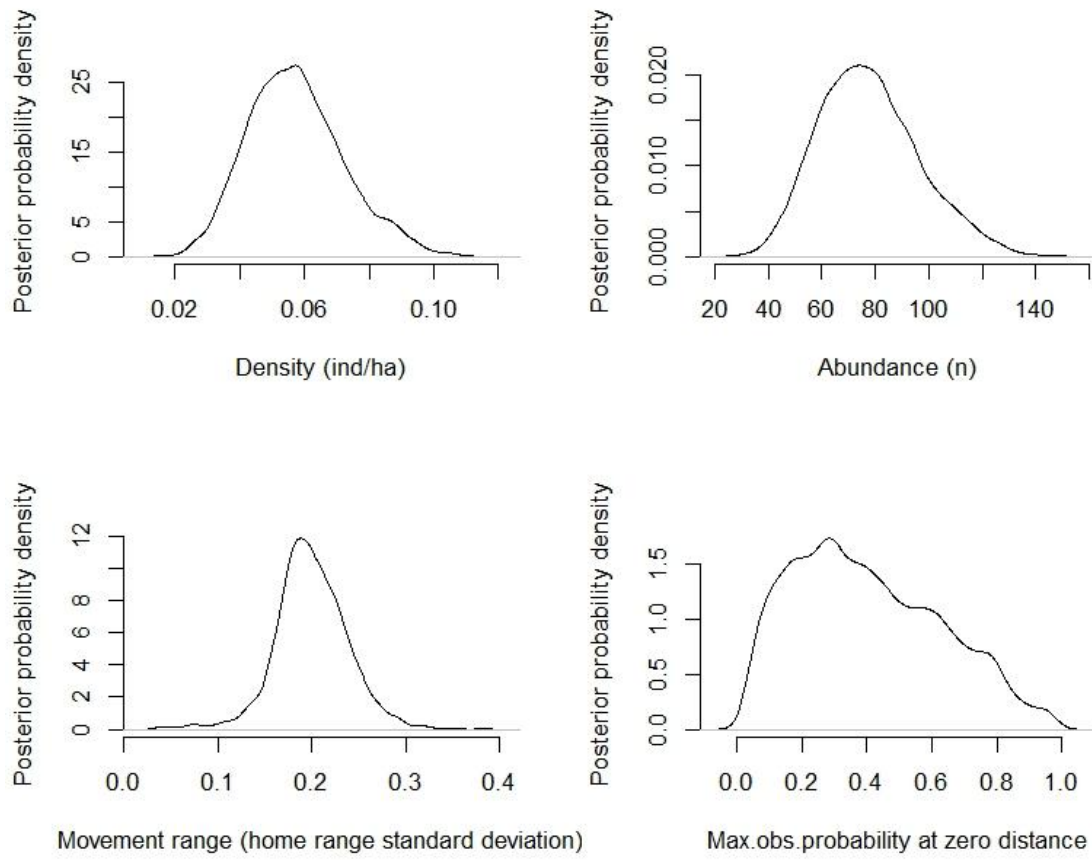


Figure 1

**Figure 2**

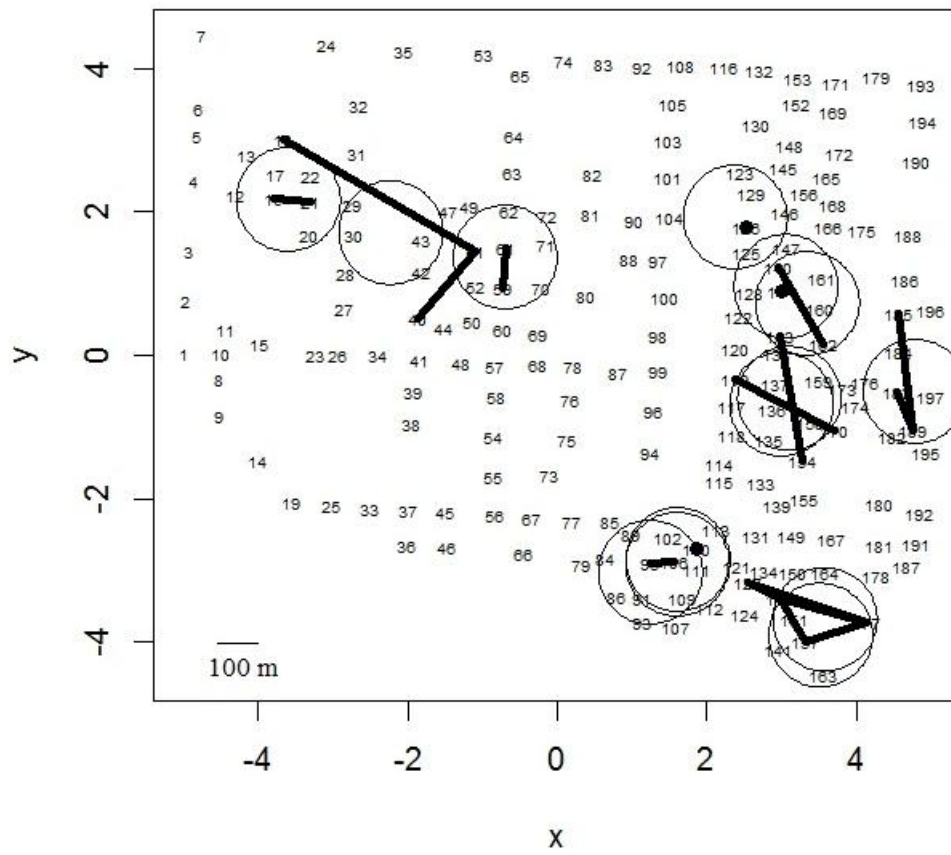


Figure 3

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Study area of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. The black circle indicates de primary forest (red areas) plot where the study was conducted. Light green areas are secondary forest or pasture. Paved roads are represented by the yellow lines and the city of Manaus is represented by the pink area.

Figure 2. Posterior probability densitiy distributions for population density, abundance, movement range and detection probability parameters.

Figure 3. Observation grid (348 ha) containing the movement paths for the 14 individuals observed (in black lines or dots, one for each bird, with some overlapping) and their estimated home ranges (black circles). The numbers represent the grid points sampled for the resight trials.

CONCLUSÕES

Nós observamos considerável variação entre as estimativas de densidade populacional e amplitude do movimento para *Formicarius colma* obtidas por Stouffer (2007), Johnson (2011) e pelo presente estudo. Dadas as estimativas de densidade dos três estudos, o intervalo de valores vai de 5.7 indivíduos por 100 ha (presente estudo) até 21 indivíduos (Stouffer), passando por um resultado intermediário de 11 indivíduos (Johnson). A nossa incerteza está no intervalo [3.1, 8.9], então nosso resultado difere bastante das estimativas de densidade anteriores visto que até o limite superior de 8.9 do intervalo é mais baixo do que os 11 indivíduos e os 21 indivíduos por 100 ha encontrados anteriormente. Como há grande variação entre as estimativas e não foi possível isolar claramente os fatores ambientais e temporais dos fatores metodológicos que podem ter influenciado os resultados entre os estudos, nós arriscamos dizer que a densidade populacional de *F. colma* continua uma questão em aberto na área de estudo. Para futuros estudos acerca da abundância de indivíduos, além de contar com indivíduos marcados como feito neste estudo, nós também consideramos importante medir e avaliar variáveis topográficas quando se trata de estudos com aves terrestres como *F. colma*, visto que a topografia pode afetar fortemente o uso do espaço por espécies terrestres.

Em relação ao espaço ocupado pelos indivíduos de *F. colma*, as estimativas do tamanho de território obtidas por Stouffer (2007) e Johnson (2011) são similares entre si, 6.58 ha e 7.3 ha respectivamente. A nossa estimativa de tamanho da área de vida foi 12.56 ha, e a incerteza ao redor deste valor ficou compreendida na região [3.7, 22.89]. Sendo assim, ambas as estimativas de tamanho de território obtidas previamente caem dentro do nosso intervalo de credibilidade, o que demonstra que há alguma concordância entre a nossa estimativa e as anteriores. Ainda assim, os resultados são bastante diferentes. Uma possível explicação para a similaridade entre os resultados de Stouffer (2007) e Johnson (2011) é o fato de eles terem utilizados localizações de indivíduos com rádio-transmissores obtidas durante um período de tempo similar para calcular o tamanho do território. O fato de nós termos amostrado as localizações das aves por um período de tempo maior do que nos estudos anteriores pode ter levado a nossa estimativa do tamanho da área de vida a ser mais alta.

A principal contribuição deste estudo foi fornecer estimativas de abundância e tamanho da área de vida para *F. colma* através de métodos diferentes de spot-mapping e rádio-telemetria, somando novos resultados ao quadro de informações já construído pelos estudos anteriores. O conjunto de todas as estimativas nos ajudou a discutir o estado atual do

conhecimento sobre a distribuição espacial de *F. colma* na área de estudo, concluindo que ainda há muito a ser explorado e clarificado em relação à densidade populacional e tamanho da área de vida/território para a espécie de estudo. Outra realização deste trabalho foi o desenvolvimento de uma útil estrutura para análise de movimento de indivíduos que pode ser aplicada a dados similares obtidos a partir de diferentes métodos, e que pode acomodar outras especificações sobre o processo ecológico de acordo com o conhecimento disponível sobre o sistema.

Um de nossos próximos objetivos é tornar nossa abordagem mais informativa modificando o pressuposto da existência de centros de atividade, e então comparar os modelos concorrentes através da verossimilhança dos parâmetros condicional aos dados. A partir disso, podemos inferir se os indivíduos das espécies alvo são provavelmente mais desapegados de uma área de vida ou se eles realmente apresentam um comportamento de área de vida, ou fidelidade ao sítio.

APÊNDICE 1. Comandos do R para a função de verossimilhança do modelo. Os inputs são $z0i$ = centros de atividade para cada indivíduo; $datai$ = observações para cada indivíduo; $GRID$ = grade de observação; $logitmaxobs$ = probabilidade máxima de detecção à distância zero; $logsigma$ = log (escala) do alcance de movimento; $logalpha$ = log (escala) do alcance de observação; $steps$ = número de amostras.

```
loglike <- function(z0i,datai,GRID,logitmaxobs,logsigma,logalpha,steps) {
  sigma <- exp(logsigma)
  alpha <- exp(logalpha)
  GRID <- as.matrix(GRID)
  m <- dim(GRID)[1]
  tvar <- (sigma^2)+(alpha^2) # total variance of movement and observation processes
  #combined
  omax <- 1 / (2*pi*alpha^2) # maximum density of the bivariate normal for observation
  #probability
  PR <- (ilogit(logitmaxobs)/omax)*
    (exp(-(as.matrix(dist(rbind(z0i,GRID))^2)[-1,1])/(2*tvar))) / (tvar*2*pi)
  TPR <- sum(PR)
  fail <- sum(log(1-PR)) # loglikelihood of the center not being (and not being observed)
  # in the observation grid

  # comput likelihood depending on whether there are observations or not
  if (sum(datai)!=0) {
    like <- 0
    for (i in 1:steps) {
      if(datai[i]==0) {like <- like+fail}
      else {like <- like + log((1-exp(fail))*PR[datai[i]]/TPR)}
    }
  } else {
    like <- steps*fail
  }
  return(like)
}
```

APÊNDICE 2. Ata da Aula de Qualificação. Banca Formada por Fernando Rosas (INPA), Mário Cohn-Haft (INPA) e Tânia Sanaiotti (INPA).



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): TATIANA STRAATMANN
 Curso: ECOLOGIA
 Nível: MESTRADO
 Orientador(a): GONÇALO FERAZ

Título

"Fidelidade ao sítio entre três espécies de aves residentes de sub-bosque em uma parcela de floresta primária da Amazônia Central".

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

Tânia Sanaiotti (INPA)
 Mario Cohn-Haft (INPA)
 Fernando Rosas (INPA)

SUPLENTES:

Paulo Bobrowiec (INPA)
 Cintia Cornelius (UFAM)

	PARECER	ASSINATURA
Tânia Sanaiotti (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
Mario Cohn-Haft (INPA)	() Aprovado <input checked="" type="checkbox"/> Reprovado	
Fernando Rosas (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
Paulo Bobrowiec (INPA)	() Aprovado () Reprovado	_____
Cintia Cornelius (INPA)	() Aprovado () Reprovado	_____

Manaus(AM), 29 de março de 2011

OBS: A banca se preocupa com a aparente falta de domínio da aluna sobre a relação entre os objetivos e métodos, sobre os possíveis resultados e o impacto destes na viabilidade do estudo.

APÊNDICE 3. Parecer de José Luis Tella Escobedo (E.B. Doñana, Espanha) para o trabalho escrito.



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



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: Densidade populacional e tamanho de área de vida para Formicarius colma (Aves, Formicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia central

Aluno: TATIANA STRAATMANN

Orientador: Gonçalo Ferraz

Co-orientador: -----

Avaliador: José Luis Tella Escobedo

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

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

PARECER FINAL

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

Sevilla, 20/05/2012, José L. Tella

Local Data Assinatura

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

Endereço para envio de correspondência:

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

APÊNDICE 4. Parecer de Leonardo Fernandes França (UFERSA) para o trabalho escrito.



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



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: Densidade populacional e tamanho de área de vida para *Fomicarius colma* (Aves, Fomicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia central

Aluno: TATIANA STRAATMANN

Orientador: Gonçalo Ferraz

Co-orientador: -----

Avaliador: Leonardo Fernandes França

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

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

PARECER FINAL

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

UFERSA, Mossoró - RN

12 de junho de 2012

Leonardo Fernandes França

Local

Data

Assinatura

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

Endereço para envio de correspondência:

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

APÊNDICE 5. Parecer de Marcus Vinicius Vieira (UFRJ) para o trabalho escrito.



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



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: Densidade populacional e tamanho de área de vida para *Formicarius colma* (Aves, Formicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia central

Aluno: TATIANA STRAATMANN

Orientador: Gonçalo Ferraz

Co-orientador: -----

Avaliador: Marcus Vinicius Vieira

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

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

PARECER FINAL

(X) **Aprovada** (Indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)

() **Aprovada com correções** (Indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)

() **Necessita revisão** (Indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)

() **Reprovada** (Indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

* Comentários feitos diretamente no texto, em arquivo em anexo.

Rio de Janeiro

17/07/2012

Local

Data

Assinatura

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

Endereço para envio de correspondência:

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

APÊNDICE 6. Ata da defesa pública da dissertação de mestrado. Banca formada por Fernando Abad-Franch (FIOCRUZ), Elizabeth Franklin Chilson (INPA) e Paulo Estefano Bobrowiec (INPA).



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

Aos 29 dias do mês de novembro do ano de 2012, às 14:00 horas, na sala de aula do PPG CLIAMB/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Paulo Estefano Dinelli Bobrowiec**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/CENBAM, o(a) Prof(a). Dr(a). **Elizabeth Franklin**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Fernando Abad-Franch**, da Fundação Oswaldo Cruz - FIOCRUZ, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Igor Luis Kaefer, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/CENBAM e o(a) Prof(a). Dr(a). Wilson Castro Silva, da UniNilton Lins – Universidade Nilton Lins, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de **TATIANA STRAATMANN**, intitulado “Densidade populacional e tamanho da área de vida para *Formicarius colma* (Aves, Formicariidae) em uma parcela de floresta primária na Amazônia Central”, orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). Gonçalo Ferraz, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

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

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

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

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

Paulo Bobrowiec

Prof(a).Dr(a). Elizabeth Franklin

Elizabeth Franklin

Prof(a).Dr(a). Fernando Abad-Franch

Fernando Abad-Franch

Jandira
 Coordenação PPG-ECO/INPA