



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PGZOO



**O ALAGAMENTO SAZONAL AFETA A ESTRUTURA TAXONÔMICA
E FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE AVES DO SUB-BOSQUE
DE ILHAS FLUVIAIS DA AMAZÔNIA CENTRAL**

PRISCILLA DE JESUS DINIZ

MANAUS, AMAZONAS
SETEMBRO – 2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PGZOO



**O ALAGAMENTO SAZONAL AFETA A ESTRUTURA TAXONÔMICA E
FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE AVES DO SUB-BOSQUE
DE ILHAS FLUVIAIS DA AMAZÔNIA CENTRAL**

Discente: Priscilla de Jesus Diniz

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Henrique Borges

Coorientador: Prof. Dr. Fabrício Beggiato Baccaro

Dissertação apresentada à Universidade
Federal do Amazonas como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre pelo
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

MANAUS, AMAZONAS

SETEMBRO - 2021

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

D585a	Diniz, Priscilla de Jesus O alagamento sazonal afeta a estrutura taxonômica e funcional das assembleias de aves do sub-bosque de ilhas fluviais da Amazônia Central / Priscilla de Jesus Diniz . 2021 47 f.: il. color; 31 cm. Orientador: Sérgio Henrique Borges Coorientador: Fabrício Beggiato Baccaro Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas. 1. Arquipélagos fluviais. 2. Distúrbio ambiental. 3. Diversidade funcional. 4. Pulso de alagamento. 5. Florestas alagáveis. I. Borges, Sérgio Henrique. II. Universidade Federal do Amazonas III. Título
-------	---

À minha amada avó Ilda (*in memorian*)
Ao saudoso Prof. Dr. Marcelo Menin (*in memorian*)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal do Amazonas (UFAM), ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pela estrutura, disciplinas e bolsa fornecidas e que foram o alicerce deste mestrado.

Sem o apoio e estímulo dos meus pais e irmão, Ronaldo, Cida e Davi, nenhuma etapa da minha formação como bióloga teria sido possível. Agradeço a eles por acreditarem que eu seria capaz de percorrer todo este caminho até o fim e por, muitas vezes, terem me carregado no colo quando eu achava que não conseguiria mais caminhar. Agradeço, também, aos meus avós Ilda, Zé e Jesus que mesmo não entendendo o porquê de eu estar tão longe, nunca deixaram de escutar com empolgação minhas histórias sobre passarinhos e Amazônia. Amo vocês.

Também não teria sido possível fechar este ciclo sem o apoio dos “Marques”, minha família manauara. Roque, Socorro, Juliana, Luís, Fabio, Laryssa, Maria Fernanda, Vó Maria e, especialmente, Eduardo, obrigada pelo abrigo, pelos almoços de sábado, pelos abraços e infinitos presentes nos natais que não pude estar com minha família em Minas Gerais, pelo cuidado e amor, mesmo quando eu só queria me esconder de tudo.

Vanessa Braga, a amiga que a sala de aula do GCBEV no INPA me deu, obrigada! Nem imagino quantas vezes “chorei pitangas” nos seus ombros pelas madrugadas de insônia e você nunca deixou de me dizer, com infinito carinho, que eu seria bem-sucedida no que estava fazendo. Conseguimos, né?

Paulo Bobrowiec, quem poderia ter sido apenas um colega de disciplina, mas tornou-se um incrível professor e, acima de tudo, amigo “gateiro”. Obrigada por ter me ajudado nos dias que encarei o maior pânico com o processo de escrita, por ter me ensinado tanto e sobre tanto.

Pedro e Mahi, colegas de zoologia e amigos que levarei para a vida. Obrigada por me permitirem entrar e por me acolherem quando eu me sentia deslocada e muito sozinha na UFAM.

Fernanda “Fernandex”, talvez a pessoa mais desafiadora para enquadrar num espaço finito de agradecimentos. “Obrigada” nunca será o bastante por tanta confiança, conversas, saídas para observar aves, suporte emocional, ajuda em campo (Meu Darwin, você estava comigo em Anavilhanas!). Que eu seja capaz de ser, ao menos, um pouco como você, você me inspira todos os dias!

Fernando Pacheco, meu guru dos PDFs obscuros. Obrigada por me ajudar com incontáveis referências, por discutir comigo “coisas sobre o céu, a terra, a água e o ar”, pelo tratamento sempre cordial, pela infinita paciência, disponibilidade e amizade.

Mario Cohn-Haft, meu primeiro professor de ornitologia na Amazônia. Obrigada por todas as conversas e inúmeras aulas particulares via whatsapp. Obrigada pelas oportunidades de aprender em campo com sua experiência e bom humor, por me permitir utilizar a coleção de aves do INPA. Por estimular este meu incorrigível jeito “ornitonoia” de ser e que me trouxe de volta à Amazônia.

Marcos e Carol, o casal Banksia Films. Obrigada por confiarem em mim, por me permitirem fazer parte de um projeto tão lindo quanto “Cantos da Amazônia”, que me deu mais e mais vontade de seguir estudando os passarinhos que, quase sempre, dificultam a vida de quem quer filmá-los, né, Marcos!

Afonso Carlos, Fred Blanco e Will Mesquita, obrigado por “baterem-bico” comigo durante todo o processo, desde o ingresso até a finalização, desse mestrado. Não consigo imaginar nenhuma etapa disso sem vocês nos meus dias, sem os sotaques variados, sem as conversas sobre os rumos do nosso país, sobre observação de aves, sobre amizade. Vocês são meus urus preferidos.

Mari Bosholn e Erico Polo, vocês me acompanham desde a graduação e é com imenso prazer que agradeço por estarem, também, aqui no mestrado. Mari, obrigada por me mostrar onde estava a ponta do novelo que eu não conseguia encontrar sozinha. Erico, obrigada por todos os “podcasts” no whatsapp e por disponibilizar parte do seu tempo para me dar dicas preciosas.

Gabriel Leite, obrigada por dividir tanto conhecimento de campo comigo, pelas horas descontraídas de observação de aves, por me ajudar profissionalmente e por estar aqui contribuindo com o encerramento desse ciclo da minha formação.

Tomaz Melo, um reencontro que aconteceu no momento certo e que aconteceu para somar! Obrigada por ter lido meus textos, inúmeras vezes, e por me ajudar a simplificar e alinhar diversas ideias. “Obrigada amigo, você é um amigo”.

Jorge Tavares, Stefano Ávilla, Gerley e “Seu Sebá”, obrigada por tornarem minhas coletas de dados possíveis! Nada disso seria existira sem a inestimável ajuda e agradável companhia de vocês.

Sérgio Borges e Fabricio Baccaro. Obrigada pela orientação, pelos ensinamentos, pelo processo de construção deste trabalho, pela participação na minha formação, pela humanidade, pelo cuidado, pela ajuda com as burocracias que eu nem imaginava que

existiam. Serginho, obrigada por não ter desistido de fazer o melhor que poderíamos, dado todo o cenário apocalíptico que vivenciamos nesses quase três anos de relação orientador-aluna. Acho que, no fim, nem doeu tanto assim e se digo isso é porque você jogou comigo para não deixar a peteca cair. Fabrício, obrigada por poupar meu cérebro nada matemático de caminhos que, por hora, só me deixariam perdida. Obrigada pela disponibilidade e bom-humor mesmo nas situações mais adversas possíveis.

Por último, mas fundamentalmente importantes, sou grata pela companhia felina dos meus gatinhos Jack (*in memoriam*), Ohana e Galileu. Nas noites viradas na frente de um computador, sempre foram eles que estiverem comigo.

**O ALAGAMENTO SAZONAL AFETA A ESTRUTURA TAXONÔMICA
E FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE AVES DO SUB-BOSQUE
DE ILHAS FLUVIAIS DA AMAZÔNIA CENTRAL**

Priscilla de Jesus Diniz¹, Fabrício Beggiato Baccaro²
& Sérgio Henrique Borges²

¹Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Amazonas

²Universidade Federal do Amazonas, Departamento de Biologia – Av. General
Rodrigo O. Jordão Ramos, 3000, Manaus, AM, 69077-000, Brasil

Dissertação preparada segundo as instruções para autores
do periódico Acta Amazônica

RESUMO

Distúrbios ambientais são mudanças temporárias que afetam populações e assembleias biológicas. Os efeitos desses distúrbios ambientais podem ser mensurados através de índices que explorem as dimensões taxonômicas e funcionais das assembleias. A inundação sazonal de planícies alagáveis da Amazônia representa um importante distúrbio natural de larga escala. Neste estudo, investigamos como as assembleias de aves do sub-bosque de ilhas fluviais respondem ao alagamento sazonal. Utilizamos indicadores da estrutura funcional e taxonômica das assembleias de aves residentes nas ilhas fluviais e os comparamos com as assembleias de aves de florestas de terra firme que não são afetados pelo alagamento sazonal. As aves do sub-bosque foram amostradas através de redes de neblinas durante a fase seca na região dos Parques Nacionais do Jaú e de Anavilhanas. O sub-bosque das ilhas fluviais apresentou menor riqueza e diversidade de espécies e maior dominância comparado com as florestas de terra firme. As ilhas fluviais e as florestas de terra firme hospedam comunidades de aves muito distintas com somente 13 espécies (11% do total) compartilhadas entre os dois ambientes. Aves que se alimentam de invertebrados apresentaram maior abundância relativa nas florestas de terra firme, enquanto que aves piscívoras foram exclusivamente capturadas nas ilhas fluviais. As assembleias de aves das ilhas fluviais também apresentaram maior abundância relativa de espécies solitárias. Espécies que se juntam a bandos heteroespecíficos, por outro lado, foram muito mais abundantes nas florestas de terra firme. A riqueza funcional foi maior nas ilhas fluviais. Em contraste, a equitabilidade funcional foi maior nas florestas de terra firme. Além disso, as assembleias de aves das florestas de terra firme apresentaram maior divergência funcional. Os dois ambientes não se distinguiram em termos de dispersão funcional. As respostas funcionais e taxonômicas das assembleias de aves ao alagamento sazonal são complexas e dependem das métricas de diversidade e componentes funcionais considerados. O alagamento sazonal pode estar afetando as assembleias de aves através da simplificação da estrutura do habitat e da influência nas variações na disponibilidade de recursos alimentares.

PALAVRAS-CHAVE: arquipélagos fluviais, distúrbio ambiental, diversidade funcional, florestas alagáveis, pulso de alagamento

ABSTRACT: Seasonal flooding affects the taxonomic and functional structure of understory bird assemblages on central amazonian river islands.

Environmental disturbances are temporary changes that affect species' populations and assemblages. The effects of environmental disturbances can be measured with indexes that explore the taxonomic and functional components of biological assemblages. Seasonal inundation of the Amazon floodplains represents a large-scale natural disturbance. In this study, we investigated how understory bird assemblages are affected by seasonal flooding. We used indicators of taxonomic and functional structure to compare bird assemblages of river islands with those found in *terra firme* forest, not affected by seasonal flooding. Understory birds were sampled with mist nets during the non-flooded season in the region of Jaú and Anavilhanas national parks. The understory of river islands presented lower species richness and diversity and higher dominance compared to *terra firme* forests. River islands and *terra firme* forests contained very distinct bird assemblages with only 13 species (11% of all sampled species) shared between habitats. Birds that eat invertebrates were more abundant in *terra firme* forests, while piscivorous species were captured exclusively on river islands. The island bird assemblage also presented a higher abundance of birds that forage alone or in pairs. In contrast, birds that join mixed-species flocks were more abundant in *terra firme* forests. Functional richness was higher on river islands, while functional evenness was higher in *terra firme* forests. In addition, the *terra firme* assemblages presented higher functional divergence. Functional dispersion was similar between habitats. The taxonomic and functional responses of bird assemblages to seasonal flooding are complex and vary depending on the specific diversity metrics and functional components used. Seasonal disturbance in the river island understory may affect bird assemblages through habitat structure or food availability.

KEYWORDS: fluvial archipelagos, environmental disturbance, functional diversity, flooded forests, flood pulse.

INTRODUÇÃO

Distúrbios ambientais, naturais ou antrópicos, são mudanças temporárias que alteram componentes ambientais em diversas escalas e níveis ecológicos afetando populações e assembleias biológicas (Pickett 1989; Mouillot *et al.* 2013; Battisti 2016). A estrutura demográfica de assembleias biológicas locais pode ser amplamente afetada pela mortalidade causada por distúrbios ambientais (DeLong *et al.* 2013). Por outro lado, distúrbios são capazes de promover a diversificação ecológica, variando os tipos de habitats, embora em tamanho eles possam ser diminuídos. (Biswas e Mallik 2010). No Cerrado, por exemplo, algumas espécies de plantas apresentam atributos morfofuncionais que favorecem a recolonização de áreas queimadas (Coutinho 1977; Pivello 2006).

Os efeitos de distúrbios ambientais sobre assembleias e populações são comumente mensurados através de indicadores de diversidade taxonômica como abundância, diversidade e equitabilidade. Essa abordagem, no entanto, é limitada, pois considera as espécies como equivalentes e desconsidera os atributos das espécies e suas interações com os ecossistemas (Petchey 2002; Ding *et al.* 2013; Laureto *et al.* 2015). O uso traços funcionais oferece algumas vantagens e vem ganhando destaque entre ecólogos (McGuill *et al.* 2006). Traço funcional pode ser definido como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no nível do indivíduo, que afeta direta ou indiretamente o crescimento, reprodução e sobrevivência de uma espécie (Violle *et al.* 2007). Nesse contexto, investigar o componente funcional da biodiversidade pode contribuir para uma melhor compreensão dos efeitos dos distúrbios ambientais sobre as assembleias biológicas (Villéger, Manson e Mouillot 2008; Ding *et al.* 2013; Mouillot *et al.* 2013; Álvarez-Grzybowska *et al.* 2020; Matuoka *et al.* 2020).

A estrutura funcional pode ser quantificada a partir da distribuição dos atributos funcionais das espécies individuais no espaço funcional multivariado ocupado por uma assembleia (Mouchet *et al.* 2010). Estudos apontam que ambientes sujeitos a distúrbios ambientais apresentam uma redução no espaço funcional (Mouillot *et al.* 2013).

A Amazônia é um campo fértil para avaliar as respostas de traços funcionais dos organismos e de assembleias biológicas aos distúrbios ambientais naturais ou antropogênicos (Farneda *et al.* 2018; Mestre 2020; Dayrell *et al.* 2021). A inundação sazonal de planícies alagáveis promovida por grandes rios figura entre os mais relevantes distúrbios naturais de larga escala na Amazônia (Goulding 1997). Amplas áreas da Amazônia experimentam inundações que podem chegar a 11 metros de amplitude durante quatro a seis meses todos os anos (Dnnp 1978). As intensas variações no pulso de alagamento são responsáveis pelo surgimento e a manutenção de habitats criados por rios (*e.g.* florestas alagáveis), que correspondem a cerca de 30% da área total da bacia amazônica (Junk *et al.* 1989; Junk *et al.* 2011).

A biota terrestre que ocupa ou faz uso regular das áreas sazonalmente alagáveis na Amazônia precisa se adaptar ao dinamismo cíclico e à efemeridade desses habitats (Rosenberg 1990; Adis 1997; Rabelo *et al.* 2019; Rowedder *et al.* 2021). Nesse sentido, o pulso de alagamento das planícies alagáveis deve atuar como um importante filtro ambiental selecionando determinados atributos funcionais importantes para a adaptação a esse distúrbio natural. Além disso, a estrutura funcional e taxonômica das assembleias de animais e plantas dos habitats alagáveis também devem ser distintas da encontrada em ambientes que não são afetados por esse distúrbio natural como as extensas florestas de terra firme da região.

Um dos elementos mais conspícuos das paisagens alagáveis da Amazônia são as ilhas fluviais. Os maiores arquipélagos fluviais do planeta, por exemplo, estão

localizados no Rio Negro (Latrubesse e Franzinelli 2005). Além de estar sujeita às variações sazonais no nível dos rios, a biota que ocupa as ilhas fluviais é afetada também pelos efeitos da insularização, especialmente no que tange à menor quantidade de habitat disponível (Rabelo *et al.* 2017). A restrição espacial nas ilhas fluviais atua em sinergia com o alagamento sazonal potencialmente amplificando os efeitos de filtros ambientais sobre as assembleias locais.

As aves são excelentes organismos para se estudar os efeitos dos distúrbios ambientais sobre a diversidade taxonômica e funcional das assembleias, pois são de fácil amostragem e distribuídas em inúmeros grupos funcionais (*e. g.* insetívoros, nectarívoros). As planícies alagáveis da Amazônia abrigam um distinto conjunto de espécies de aves especializadas nesses tipos de ambientes (Remsen e Parker 1983; Laranjeiras *et al.* 2020). Além disso, estudos têm demonstrado que algumas espécies de aves se especializaram no uso de ilhas fluviais (Remsen e Parker 1983; Rosenberg 1990; Borges *et al.* 2019). Apesar do grande potencial, a estrutura funcional das assembleias de aves que ocupam os ambientes alagáveis em geral, e ilhas fluviais em particular, ainda não foi adequadamente quantificada.

A proposta deste estudo foi investigar se as assembleias de aves do sub-bosque de ilhas fluviais, sujeitas ao distúrbio ambiental do alagamento sazonal, possuem uma diversidade taxonômica e funcional distinta. Para isso comparamos as métricas de diversidade com as assembleias de aves das florestas de terra firme que não estão sujeitas ao distúrbio do alagamento.

O sub-bosque dessas ilhas fluviais é a porção da floresta mais afetada pelo alagamento sazonal e as espécies de aves (e outros animais) que ocupam esse estrato florestal devem se adaptar à redução prolongada e cíclica de seus habitats e territórios. Sendo assim, o alagamento sazonal deve atuar como um filtro ambiental que favorece

determinado conjunto de atributos funcionais, afetando a estrutura funcional das assembleias. Além disso, por se tratar de uma forma de distúrbio natural, é possível que o alagamento sazonal favoreça uma estrutura funcional das assembleias mais estável, uma vez que a perturbação dos habitats é cíclica e previsível ao longo de amplas escalas temporais.

Nossa premissa é que as diferenças encontradas na estrutura funcional e taxonômica entre essas assembleias devem ser atribuídas ao distúrbio promovido pelo alagamento sazonal do sub-bosque. As principais questões que orientaram este estudo foram:

- I. Quais são as diferenças na diversidade, abundância e composição taxonômica de aves do sub-bosque entre os ambientes amostrados? Baseados em estudos anteriores (Borges *et al* 2019; Cintra *et al.* 2007), esperamos que a diversidade de espécies e abundância seja menor nas ilhas fluviais comparada com as florestas de terra firme. Também esperamos que a composição de espécies seja bastante distinta entre estes ambientes.
- II. Existem diferenças na abundância dos diversos grupos funcionais de aves entre os ambientes estudados? Recentemente foi sugerido que o alagamento sazonal pode levar à concentração de recursos alimentares para as aves especializadas nestes ambientes (Rowedder *et al.* 2021). Assim, esperamos encontrar diferenças nas abundâncias de determinados grupos funcionais (*e.g.* aves insetívoras) entre os ambientes estudados.
- III. O espaço funcional das assembleias de aves do sub-bosque é semelhante entre os ambientes amostrados? Esperamos que as espécies de aves das ilhas fluviais ocupem um menor espaço funcional comparado com as espécies de aves de florestas de terra firme.

IV. Quais componentes da diversidade funcional das aves sub-bosque são mais afetados pelo alagamento sazonal? A abordagem funcional é composta por componentes complementares como equitabilidade e divergência funcionais que podem ser afetados distintamente pelos distúrbios ambientais (Mouillot *et al.* 2013). Esperamos que pelos menos alguns destes componentes sejam diferenciados entre os ambientes amostrados.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido nos Parques Nacionais de Anavilhanas e Jaú, ambos localizados no Estado do Amazonas. O Parque Nacional de Anavilhanas (PARNA Anavilhanas – Figura 1) é localizado nos municípios de Novo Airão e Manaus e compreende uma área de 3.504,70 km² (Icmbio 2017). Já o Parque Nacional do Jaú (PARNA Jaú), está localizado ao norte do Parque Nacional de Anavilhanas e possui uma área de 22.000 km² distribuídos entre os municípios de Novo Airão e Barcelos (FVA/IBAMA 1998).

Os dois parques estão localizados no baixo curso do Rio Negro, classificado como um rio de água preta que transporta pouco material em suspensão, possui pH extremamente ácido e elevada quantidade de compostos orgânicos dissolvidos. Ambos os parques nacionais possuem diversificados tipos de vegetação incluindo extensas áreas de floresta ombrófila densa (floresta de terra firme), florestas que ocupam as planícies de alagamento dos rios (florestas de igapó), campinarana arbórea, vegetação de caatinga-igapó e chavascal (FVA/IBAMA 1998; Icmbio 2017; Cintra *et al.* 2007).

Uma das características mais marcantes do baixo curso do Rio Negro é a presença de centenas de ilhas fluviais, especialmente dentro dos limites do PARNA Anavilhanas,

mas com várias delas ocorrendo também dentro dos limites do PARNA Jaú (Junk 1983; Sioli 1984).

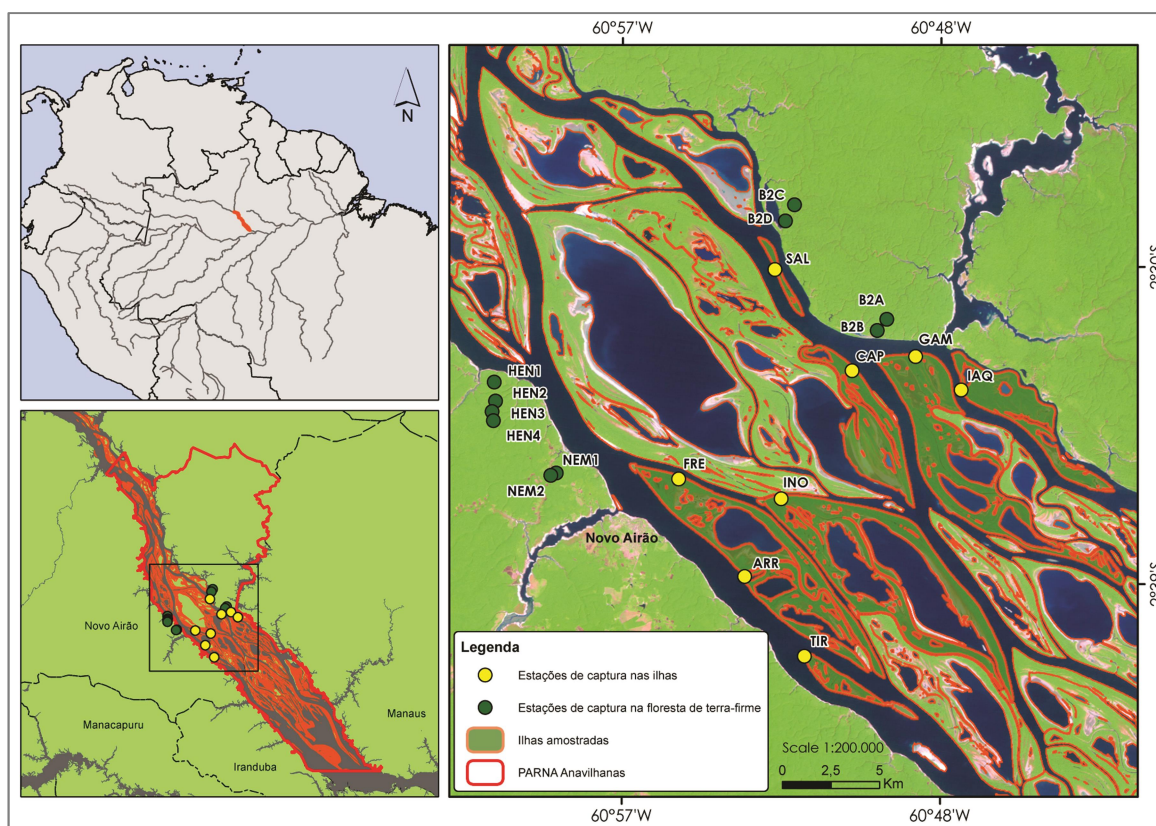


Figura 1. Distribuição dos sítios de amostragem em ilhas fluviais e florestas de terra firme. A linha vermelha delimita a área do Parque Nacional de Anavilhanas (PARNA Anavilhanas). Pontos coloridos mostram sítios de capturas de aves com os pontos amarelos sinalizando as ilhas fluviais e pontos verdes indicando as florestas de terra firme.

O PARNA Anavilhanas abriga um dos maiores arquipélagos fluviais do mundo, com cerca de 400 ilhas (Cunha 2017; Icmbio 2017). As ilhas fluviais desse arquipélago possuem um formato geral alongado constituído de um complexo de lagos e canais que foram formadas a partir da deposição de sedimentos finos estabilizados pela cobertura da vegetação (Latrubesse e Franzinelli 2005). As ilhas fluviais se localizam nas planícies aluviais e são cobertas por floresta de igapó sazonalmente alagadas com uma amplitude média de inundação de 11 metros (Dnnpn 1978; Icmbio 2017). Estimativas

obtidas por termoluminescência indicam que o período de maior formação de ilhas fluviais tenha sido há aproximadamente sete mil anos e que as idades de formação das ilhas fluviais variam de 58 a mais de 6.844 anos (Cunha 2017).

As ilhas fluviais do Rio Negro são completa ou parcialmente inundadas nos períodos de março a julho (Latrubesse e Franzinelli 2005), quando apenas a parte alta da vegetação de igapó permanece acima do nível da água (Figura 2). As florestas de igapó encontradas nas ilhas fluviais possuem baixa biomassa e se desenvolvem sobre solos pobres em nutrientes com baixa diversidade de plantas comparado as florestas de terra firme e que são adaptadas a uma fase aquática (Moreira 1976; Braga 1979; Prance e Mori 1980; Revilla 1981; Junk *et al.* 1989; IcmBio 2017).

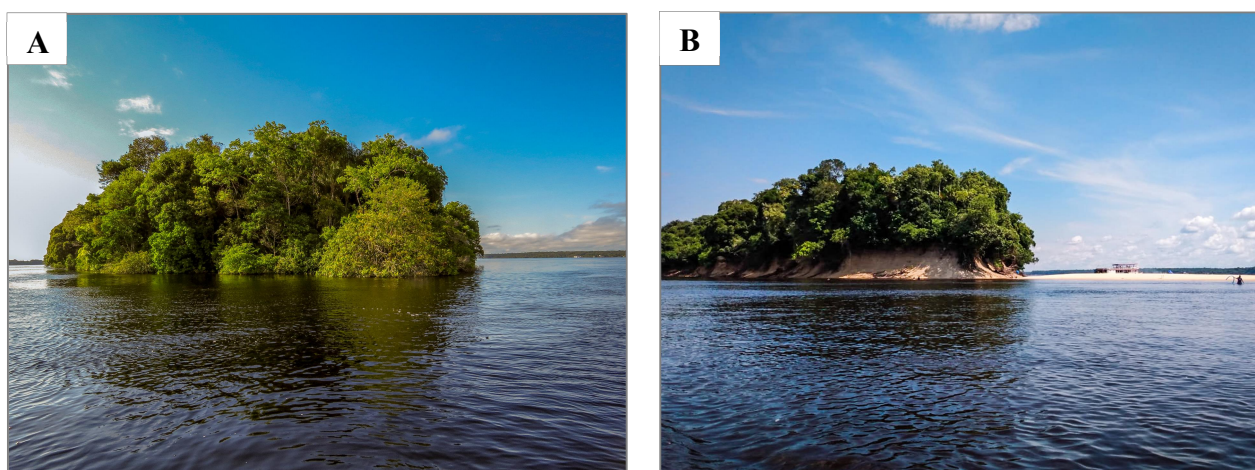


Figura 2. Uma mesma ilha fluvial do Parque Nacional de Anavilhanas em dois períodos distintos: cheia (19/07/2019) e seca (26/10/2019).

Amostragem das aves

As amostragens foram realizadas durante a estação seca, no período de agosto a dezembro, quando as ilhas fluviais estavam completamente emersas. A maior parte dos dados foi coletada em ilhas fluviais do PARNA Anavilhanas entre os anos de 2017 e 2019. Também foram incluídas amostragens realizadas em duas ilhas fluviais

localizadas no PARNA Jaú, cuja avifauna foi amostrada descontinuamente entre os anos de 2006 e 2014 (Borges *et al.* 2019).

As aves foram amostradas em dez ilhas fluviais, sendo oito localizadas dentro do PARNA Anavilhanas (Figura 1) e duas dentro dos limites do PARNA Jaú. Em cada uma dessas ilhas fluviais foi instalada um sítio de captura composto por duas linhas de redes de neblina dispostas de modo retilíneo e contínuo. As linhas de redes estavam separadas por distâncias que variavam de 50 a 100 metros. Os sítios de captura nas ilhas fluviais foram instalados em locais que ficam completamente submersos durante o período da cheia com alturas estimadas de alagamento de 7 a 10 metros.

As aves foram capturadas com redes de neblina (36 mm de malha, 2×2 m) dispostas em duas linhas de oito redes cada, que foram operadas um dia em cada sítio de captura entre as 6:00 e 12:00 exceto em dias de chuva torrencial. As redes foram inspecionadas em intervalos de 40 a 60 minutos. As aves capturadas foram identificadas com auxílio de guias de campo (Perlo 2009, Ridgely e Tudor 2009) e marcadas com anilhas de alumínio cedidas pelo Centro de Estudos de Migração de Aves (CEMAVE). As aves foram anilhadas somente nos sítios de captura localizados nas ilhas fluviais. Nos sítios de florestas de terra firme as aves foram marcadas com um pequeno entalhe nas penas da cauda ou da asa.

As assembleias de aves também foram amostradas em 17 sítios de captura instalados em florestas de terra firme, sendo 10 localizados nas proximidades de Novo Airão (Figura 1) e sete localizados no PARNA Jaú. No total foram instalados 13 sítios de captura nas florestas de terra firme da margem direita e quatro na margem esquerda do Rio Negro. O sub-bosque nestes sítios de captura se localiza fora da planície de alagamento e nunca é atingido pelo alagamento sazonal do Rio Negro e igarapés da terra firme.

Redes de neblina amostram somente as aves que se deslocam no sub-bosque a uma altura de 0 a 5 metros. Deste modo, as redes de neblina amostram uma parcela incompleta das assembleias de aves presentes nos sítios de estudo e tendem a capturar desproporcionalmente indivíduos não residentes (Remsen e Parker 1983). Por outro lado, o uso das redes de neblina possibilita uma padronização eficiente do esforço de amostragem, a marcação individual das aves e a coleta de dados morfo-fisiológicos. Além disso, redes são eficientes em amostrar aves que se deslocam pelo sub-bosque que é justamente o ambiente mais afetado pelo alagamento sazonal das ilhas fluviais. Apesar de suas limitações, o uso criterioso dos dados obtidos através das redes de neblina permite uma avaliação adequada dos padrões de diversidade taxonômica e funcional das aves do sub-bosque (Robinson, Lees e Blake 2018).

Análise de dados: diversidade taxonômica

A diversidade taxonômica das assembleias de aves foi mensurada através da abundância relativa, diversidade, dominância e composição de espécies. Devido às diferenças no esforço amostral entre os sítios, os dados de captura foram padronizados aplicando-se a fórmula: $NC \div NHR \times 100$, onde NC = número de capturas e NHR = número de horas/rede (Ralph 1976), sendo que uma rede aberta durante uma hora corresponde a uma hora/rede. Desse modo, a abundância relativa de aves em cada sítio captura foi representada por indivíduos/100 horas-rede (HR).

A riqueza de espécies de aves do sub-bosque das ilhas fluviais e florestas de terra firme foi comparada através de curvas cumulativas de espécies extrapoladas para um esforço comum usando a abordagem descrita em Colwell *et al.* (2012). Para esta análise construímos curvas cumulativas de espécies usando dados das amostras (*sample-based*) e do número de indivíduos capturados (*individual-based*). No caso da análise baseada

em amostras, usamos o dia de captura como unidade de amostragem, uma vez que o esforço de captura foi similar em cada dia de amostragem. Os intervalos de confiança ao redor das estimativas podem ser interpretados como diferenças estatisticamente suportadas na riqueza de espécies entre os ambientes analisados (Colwell *et al.* 2012). Usamos o programa Estimates (S) para obter os dados construir as curvas cumulativas e calcular os intervalos de confiança ao redor das estimativas.

A diversidade de espécies foi representada pelo índice alfa de Fisher que integra a riqueza e a equitabilidade (Maguran 2004). A dominância foi mensurada pelo índice de Pielou (Maguran 2004). Esses índices foram calculados para cada um dos sítios de amostragens e as diferenças nessas métricas de diversidade entre as ilhas fluviais e as florestas de terra firme testadas através de um teste Mann-Whitney.

As diferenças na composição de espécies entre os ambientes estudados foram representadas através de uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). Para as análises NMDS os dados de captura foram relativizados pelo número total de capturas de cada sítio e transformados em raiz quadrada para equilibrar a contribuição das espécies raras e abundantes nas amostras. O índice de Bray-Curtis foi utilizado como medida de dissimilaridade composicional entre os sítios de captura. Usamos programa Primer 6 para os cálculos dos índices de diversidade, dominância e para as análises NMDS.

Análise de dados: diversidade funcional

Os traços funcionais das aves utilizados neste estudo foram classificados em três conjuntos de dados (Tabela 1): atributos morfométricos associados ao tamanho, capacidade de deslocamento e manipulação de itens alimentares, traços funcionais relacionados aos principais itens de alimentação das aves e os traços funcionais

referentes ao grau de sociabilidade das espécies. Assumimos que esses traços podem afetar a adaptação das aves aos tipos de ambientes comparados.

Tabela 1. Atributos funcionais utilizados para as espécies de aves do sub-bosque de ilhas fluviais e florestas de terra firme nos cálculos de diversidade funcional.

Tipo de dado	Componente funcional	Atributo	Valor do atributo
Contínuo	Tamanho	Massa corporal	Média do peso (g)
	Deslocamento	Comprimento da asa	Média (mm)
		Tamanho da cauda	Média (mm)
	Manipulação do alimento	Tamanho do bico	Média do cúlmen exposto (mm)
Categórico	Item da dieta	Frutos	Presença (1) ou ausência (0)
		Frutos + invertebrados	Presença (1) ou ausência (0)
		Invertebrados	Presença (1) ou ausência (0)
		Néctar + invertebrados	Presença (1) ou ausência (0)
		Invertebrados + vertebrados	Presença (1) ou ausência (0)
		Peixes	Presença (1) ou ausência (0)
Categórico	Comportamento social	Solitário	Presença (1) ou ausência (0)
		Bando heteroespecífico	Presença (1) ou ausência (0)
		Bando monoespecífico	Presença (1) ou ausência (0)
		Reunião em arenas (lek)	Presença (1) ou ausência (0)

A maioria dos dados morfométricos das espécies de aves foram obtidos em campo, complementados com algumas poucas medidas disponíveis em literatura para duas espécies, *Cyphorhinus arada* e *Laniocera hypopyrra* (Bocalini e Silveira 2016; Kirwan e Green 2011). Os traços de dieta e comportamento social foram obtidos de Karr e Brawn (1990), Cohn-Haft *et al.* (1997) e del Hoyo (2020).

Neste estudo selecionamos os índices de riqueza funcional (Frich), equitabilidade funcional (Feve), divergência funcional (Fdiv) e dispersão funcional (FDis). Selecionamos estes índices por medirem diferentes aspectos da diversidade funcional e por serem os mais comumente utilizados na literatura (Mason *et al.* 2005, Kuebbing *et al.* 2018). Explicações de como interpretar esses índices estão descritas no Apêndice 1.

Calculamos os índices de diversidade funcional usando o pacote FD (função “dbFD”) no software R (Laliberté *et al.* 2014). Para as análises foram organizadas duas matrizes de dados, sendo uma com dados de abundância relativa das espécies por sítios de amostragem e outra contendo os traços funcionais descritos acima. Calculamos cada índice utilizando todos os traços funcionais ou restringindo as análises aos traços contínuos (morfometria). Adotamos esta abordagem para avaliar o impacto dos traços selecionados nos padrões observados de diversidade funcional.

Os cálculos dos índices foram precedidos de uma transformação de Gower uma vez que as matrizes de dados eram compostas de dados categóricos e contínuos (Villéger, Manson e Mouillot 2008). Como o tamanho corporal e as características morfológicas apresentam alta correlação, transformamos os dados morfométricos através de uma transformação da razão logarítmica centrada controlando, assim, o efeito do tamanho do corpo nas variáveis morfológicas.

RESULTADOS

Diversidade taxonômica

Capturamos 1553 indivíduos sendo 977 indivíduos nas ilhas fluviais e 575 nas florestas de terra firme. No total, foram registradas 116 espécies distribuídas em 28 famílias, sendo Thamnophilidae (44% das capturas) e Pipridae (17.5% das capturas) as famílias com maior abundância relativa nos dois ambientes. Nas ilhas fluviais foram

capturadas 55 espécies, enquanto 74 espécies foram capturadas na floresta de terra firme.

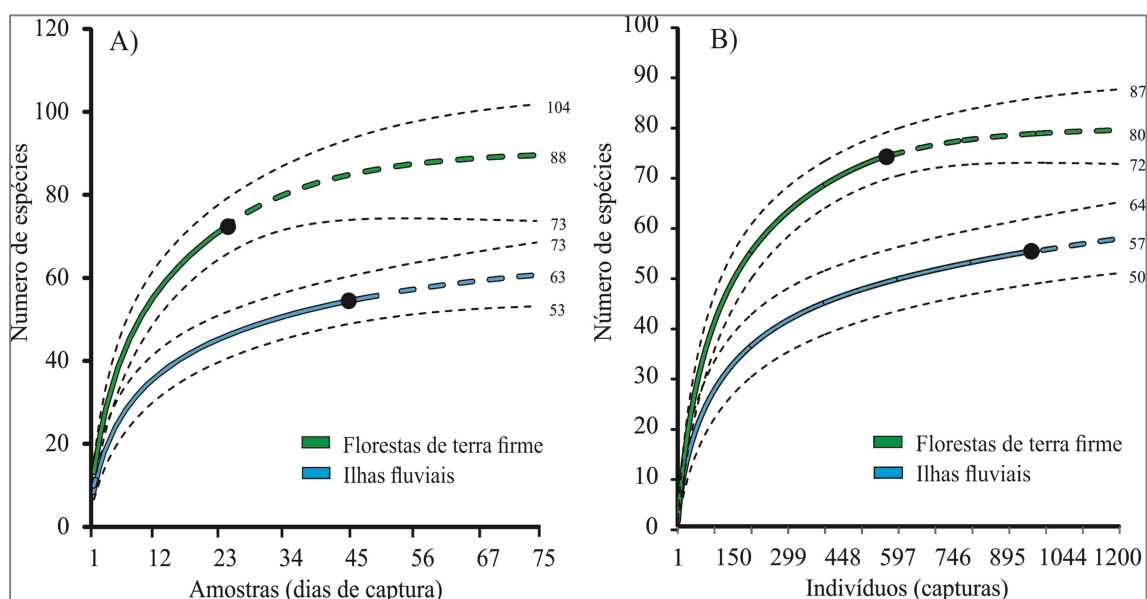


Figura 3. Curvas de acumulação de espécies para os dois ambientes amostrados (ilhas fluviais em azul e florestas de terra firme em verde). Linhas contínuas representam aves efetivamente amostradas nos dois ambientes e linhas tracejadas representam extrapolações. As linhas tracejadas indicam os intervalos de confiança. (A) Curvas baseadas em amostra utilizando dias de captura (*sample-based*). (B) Curvas baseadas no número de indivíduos capturados (*individual-based*).

A ausência de sobreposição entre os intervalos de confiança das curvas de rarefação indica que a riqueza de espécies de aves do sub-bosque da floresta de terra firme foi significativamente maior do que das ilhas fluviais considerando-se tanto as estimativas baseadas nas amostras quanto no número de indivíduos (Figura 3A, 3B).

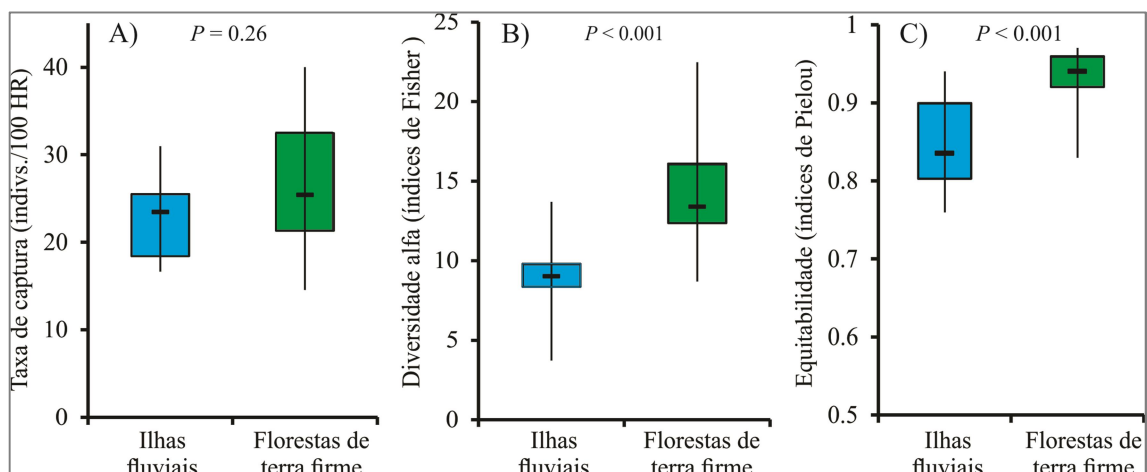


Figura 4: Diferentes perspectivas da diversidade taxonômica de aves do sub-bosque em ambientes de ilhas fluviais (colunas azuis) e florestas de terra firme (colunas verdes). Os traços pretos representam médias, as caixas os primeiros e terceiros quartis e as linhas os valores mínimos e máximos. (A) Abundância relativa; (B) Diversidade de espécies (α -de Fisher); (C) Equitabilidade (J'). Os valores de P foram obtidos através de um teste de Mann-Whitney.

Não foram detectadas diferenças significativas nas taxas de captura entre as ilhas fluviais e os sítios de floresta de terra firme (Figura 4A). Em contraste, a diversidade de espécies (índice alfa de Fisher) foi significativamente maior nas florestas de terra firme (Figura 4B). De modo similar, a equitabilidade foi maior nas assembleias das florestas de terra firme, implicando em um nível maior de dominância nas assembleias nas ilhas fluviais (Figura 4C). De fato, as três espécies mais capturadas nas ilhas fluviais (*Myrmoborus lugubris*, *Hypocnemoides melanopogon* e *Pipra filicauda*) correspondem a 47% de todos os indivíduos capturados, enquanto as três espécies mais capturadas nas florestas de terra firme (*Pithys albifrons*, *Dixiphia pipra* e *Willisornis poecilinotus*) correspondem a somente 26% das capturas.

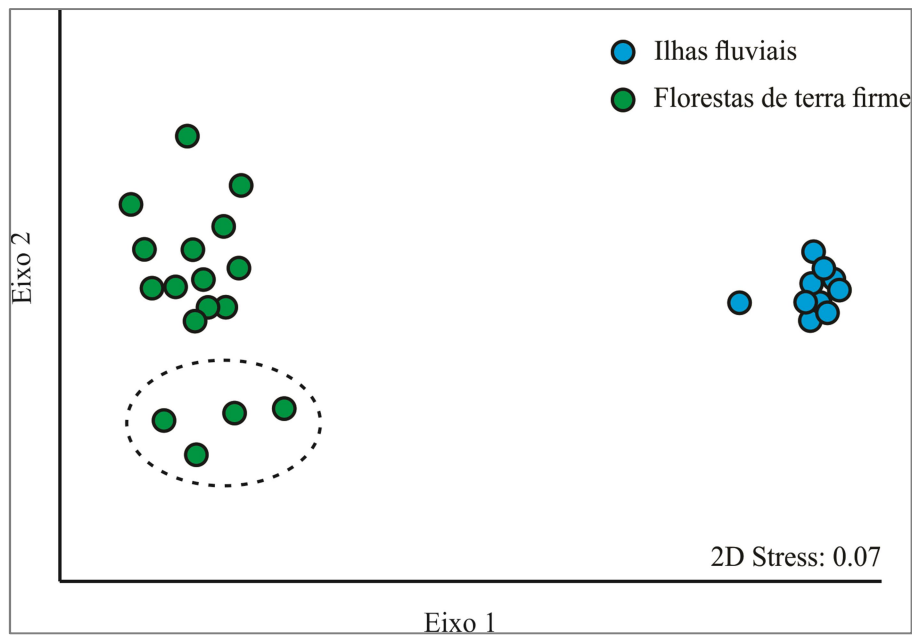


Figura 5: Análise de ordenação (NMDS) dos sítios localizados nas ilhas fluviais (pontos azuis) e florestas de terra firme (pontos verdes). Notar a completa distinção de composição entre ilhas fluviais e florestas de terra firme. Pontos verdes circulado com linha tracejada mostram o agrupamento dos sítios de amostragem localizados na margem esquerda do Rio Negro.

Quanto a distribuição, 42 espécies (36% do número total de espécies) foram capturadas exclusivamente nas ilhas fluviais, enquanto 61 espécies (53%) foram exclusivas das florestas de terra firme. Somente 13 espécies de aves (11%) foram compartilhadas entre os dois ambientes. As assembleias de aves das ilhas fluviais apresentaram uma composição de espécies distinta das encontradas nas florestas de terra firme (Figura 5). Além disso, as ilhas fluviais apresentam uma avifauna mais homogênea comparada com as florestas de terra firme (Figura 5). As assembleias de aves das florestas de terra firme localizadas na margem esquerda do Rio Negro são também diferenciadas dos sítios localizados na margem direita (Figura 5).

Diversidade funcional

As assembleias de aves foram dominadas por espécies solitárias que se alimentam de invertebrados em ambos os ambientes (Figura 6). Alguns grupos funcionais, no entanto, apresentaram diferenças significativas nas abundâncias relativas entre os dois ambientes. Aves que se alimentam de invertebrados apresentaram maior abundância relativa nas florestas de terra firme (Figura 6A). Aves piscívoras, em contraste, foram exclusivamente capturadas nas ilhas fluviais (Figura 6A).

Com relação ao comportamento social, as assembleias de aves das ilhas fluviais apresentaram maior abundância relativa de espécies solitárias (Figura 6B). Bandos heteroespecíficos, por outro lado, foram em média quase 10 vezes mais abundantes nas florestas de terra firme comparadas com as ilhas fluviais (Figura 6B). Espécies que se reúnem em bandos homoespecíficos foram exclusivamente capturadas nas ilhas fluviais (Figura 6B).

A riqueza funcional (Frich) nas assembleias de aves das ilhas fluviais foi maior comparada com as florestas de terra firme considerando a totalidade dos traços ou restringindo a análise aos traços contínuos (Figura 7A, 7B). Isso indica que as assembleias de aves das ilhas fluviais exibem maior complementaridade de traços e que as assembleias das florestas de terra firme tendem a exibir maior redundância de traços.

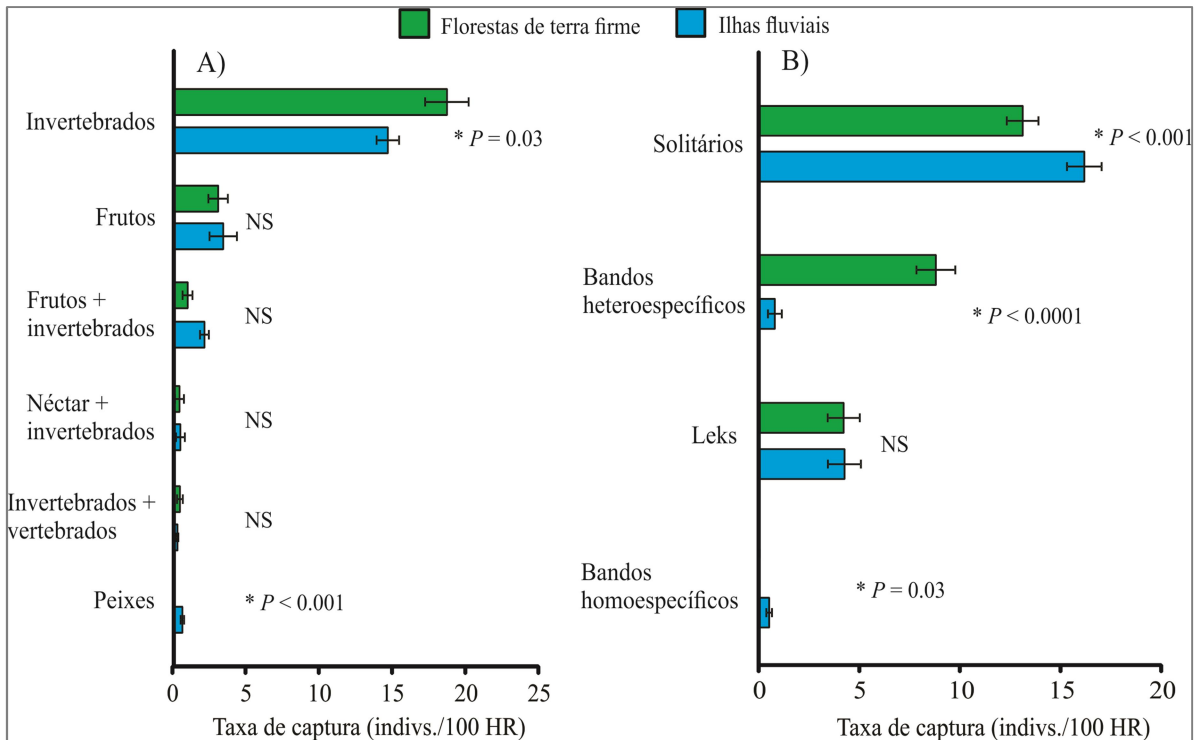


Figura 6: Taxa de captura dos grupos funcionais em ilhas fluviais (barras azuis) e florestas de terra firme (barras verdes). As colunas representam as médias e a linhas os erros-padrão. (A) Grupos funcionais baseados nos itens da dieta. (B) Grupos funcionais baseados no comportamento social. Os valores de P foram obtidos através de um teste de Mann-Whitney. NS = não significativo.

A dispersão funcional (Fdis) apresentou padrões distintos relacionados aos dados utilizados. Considerando todos os traços funcionais não foram observadas diferenças na dispersão funcional entre os ambientes (Figura 7C). Em contraste, restringindo as análises aos dados contínuos (morfológicos), as assembleias de aves das ilhas fluviais apresentaram maior dispersão funcional (Figura 7D). Isso indica que os traços relacionados à morfologia apresentam maior dispersão no espaço funcional entre as aves registradas nas ilhas fluviais.

A divergência funcional (Fdiv) foi maior nas assembleias de aves das florestas de terra firme quando todos os traços funcionais são considerados (Figura 8A). No entanto, essa diferença na divergência funcional entre os habitats não é observada quando

somente os traços contínuos são analisados (Figura 8B). Isso indica que os traços categóricos associados à dieta e ao comportamento são importantes na diferenciação de nicho entre as espécies amostradas.

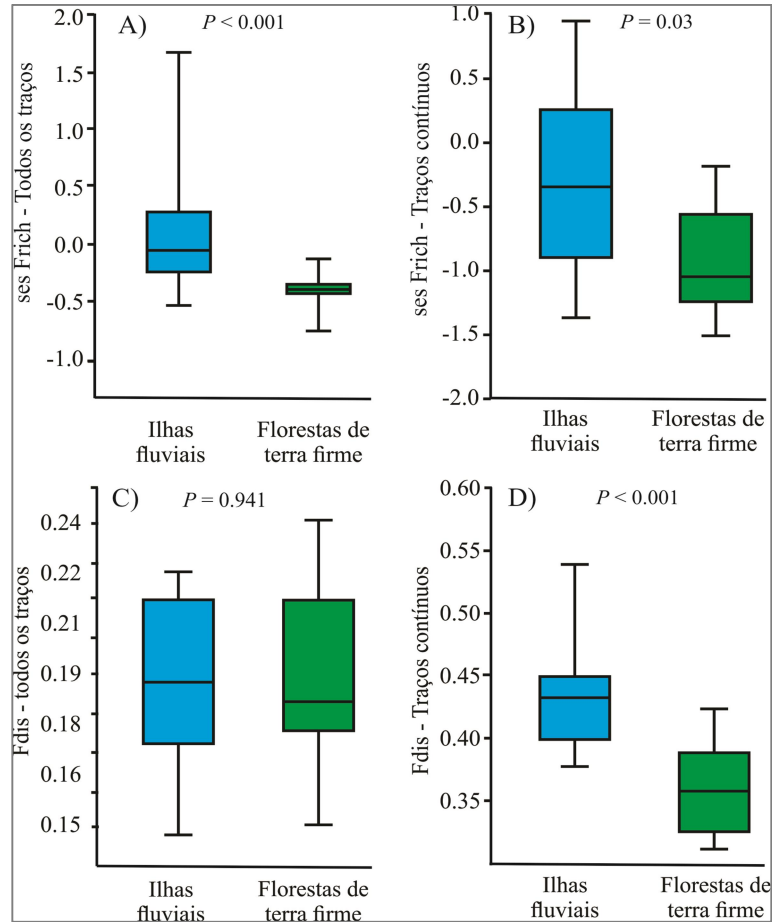


Figura 7. Riqueza funcional (sesFrich) e dispersão funcional (Fdis) das aves do sub-bosque em ilhas fluviais (caixas azuis) e florestas de terra firme (caixas verdes). As linhas horizontais pretas dentro das caixas representam médias, as caixas os primeiros e terceiros quartis e as linhas verticais os valores mínimos e máximos. (A) Riqueza funcional (sesFrich) calculada utilizando traços contínuos e categóricos. (B) Riqueza funcional (sesFrich) calculada utilizando apenas traços contínuos. (C) Dispersão funcional (FDis) calculada utilizando traços contínuos e categóricos. (D) Dispersão funcional (FDis) calculada utilizando apenas traços contínuos.

A equitabilidade funcional (Feve) foi maior nas assembleias das florestas de terra firme levando-se em consideração todos os traços ou somente os traços contínuos (Figura 8C, 8D). A equitabilidade funcional menor nas ilhas fluviais indica que a abundância de traços é distribuída de maneira menos uniforme no espaço funcional comparada com as assembleias de floresta de terra firme.

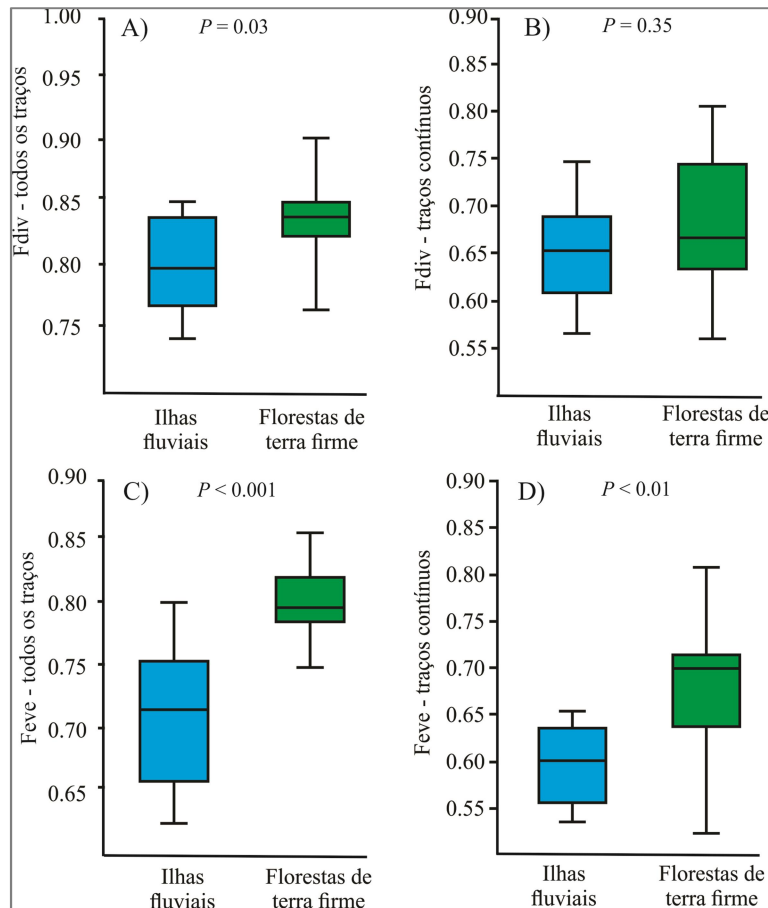


Figura 8 Divergência funcional (Fdiv) e equitabilidade funcional (Feve) das aves do sub-bosque em ilhas fluviais (caixas azuis) e florestas de terra firme (caixas verdes). As linhas horizontais pretas dentro das caixas representam médias, as caixas os primeiros e terceiros quartis e as linhas verticais os valores mínimos e máximos. (A) Divergência funcional (Fdiv) calculada utilizando traços contínuos e categóricos. (B) Divergência funcional (Fdiv) calculada utilizando apenas traços contínuos. (C) Equitabilidade funcional (Feve) calculada utilizando traços contínuos e categóricos. (D) Equitabilidade funcional (Feve) calculada utilizando apenas traços contínuos.

DISCUSSÃO

Diversidade taxonômica

Documentamos maior riqueza e diversidade de aves nas florestas de terra firme comparada com as ilhas fluviais (ver também Rosenberg 1990; Cintra *et al.* 2007; Borges *et al.* 2019). A riqueza de espécies é uma medida de diversidade afetada pela perturbação ambiental (Rocha *et al.* 2019). Locais sujeitos a intensa perturbação tendem a apresentar uma menor diversidade de espécies se comparados a locais não alterados ou que sofrem distúrbios moderados (Azpiroz *et al.* 2012, Borges *et al.* 2021).

O alagamento sazonal das ilhas fluviais pode afetar a diversidade e riqueza de espécies de aves através de inúmeros mecanismos. A diversidade de aves tende a ser maior em ambientes que apresentam estrutura de habitat mais complexa (Schoener 1974). Apesar de não termos medido a estrutura da vegetação nos sítios de amostragem, o sub-bosque das ilhas fluviais parece menos estruturado se comparado ao das florestas de terra firme. A estrutura mais simplificada do sub-bosque das ilhas fluviais deve estar associada ao alagamento e à conhecida oligotrofia dos solos que sustentam os igapós amazônicos (Prance e Mori 1980; Revilla 1981; Junk *et al.* 1989). Deste modo, a menor variedade de habitats disponíveis no sub-bosque das ilhas fluviais comparadas às florestas de terra firme pode acarretar numa menor diversidade de espécies.

O efeito da área disponível para as aves também deve ser considerado. As ilhas fluviais amostradas apresentaram grande variação no seu tamanho, enquanto os sítios de amostragem em florestas de terra firme estavam localizados em áreas contínuas de milhares de hectares. É bem documentado que a diversidade de espécies é determinada, em parte, pela extensão de área e de habitat disponível (Fahrig 2013). Assim, a menor diversidade de aves nas ilhas fluviais deve estar relacionada, ao menos em parte, ao tamanho e insularização desse ambiente. Importante ressaltar, ainda, que durante o

período da cheia a quantidade de área e habitats disponíveis nas ilhas fluviais são substancialmente reduzidas.

Apesar da diversidade de espécies ter sido superior nas florestas de terra firme, a abundância não foi distinta entre os ambientes. De fato, a taxa de captura, como um indicador de abundância relativa, foi similar entre os ambientes. É possível que nas ilhas fluviais os indivíduos permaneçam em constante atividade ao longo da manhã permitindo certa estabilidade na taxa de captura. Nas florestas de terra firme, em contraste, os indivíduos apresentam pico de atividade e maiores taxas de captura nas primeiras horas da manhã (Aschoff 1966; Robbins 1981; Walther 2002; Priscilla Diniz obs. pessoal). Dessa forma, as taxas de capturas nas ilhas fluviais distribuem-se em poucos indivíduos ao longo de toda a manhã, enquanto nas florestas de terra firme as capturas concentram-se em muitos indivíduos nas primeiras horas da manhã.

Abundância similar em assembleias com diferenças marcantes na diversidade implica em discrepâncias na distribuição de indivíduos entre espécies (equitabilidade). Nas ilhas fluviais foi observada uma clara dominância e maior abundância relativa de três espécies que corresponderam a quase 50% das capturas. Outros estudos também encontraram forte dominância dessas espécies em assembleias de ilhas fluviais ou de florestas alagáveis (Cintra *et al.* 2007; Beja *et al.* 2009; Borges *et al.* 2019).

É possível que essa dominância esteja associada à menor disponibilidade e diversificação de recursos por área nas ilhas fluviais quando comparada com as florestas de terra firme. Deste modo, as ilhas fluviais poderiam apresentar uma menor capacidade de suporte favorecendo poucas espécies que conseguem utilizar os recursos disponíveis de forma otimizada, tornando-se mais abundantes.

A composição de espécies de aves do sub-bosque das ilhas fluviais foi distinta da encontrada nas florestas de terra firme (Rosenberg 1990; Cintra *et al.* 2007; Borges *et*

al. 2019). A distinção entre as ilhas fluviais e as florestas de terra firme é tão acentuada que guildas inteiras podem estar ausentes em um destes ambientes. Um exemplo disso são as aves seguidoras de formigas-de-correição, características das florestas de terra firme (Willis e Oniki 1978) que raramente adentram as florestas alagáveis (Beja *et al.* 2009) e nunca foram registradas nas ilhas fluviais em nossas amostragens.

Fatores históricos que determinaram a formação das florestas de terra firme e dos habitats sujeitos ao alagamento sazonal podem explicar a distinta composição da avifauna existente entre esses ambientes (Haffer 1969; Rosenberg 1990; Ribas e Aleixo 2019; Maximiano *et al.* 2020). De fato, a compartimentalização das espécies entre os grandes tipos de ambiente é uma das características mais marcantes da avifauna amazônica (Ribas e Aleixo 2019). Uma porção substancial da avifauna amazônica (15% das espécies), por exemplo, é especializada no uso de ambientes sazonalmente alagáveis e têm sua distribuição geográfica e ecológica praticamente restrita a esses tipos de ambiente sendo, algumas delas, especializadas no uso de ilhas fluviais (Remsen e Parker 1983; Rosenberg 1990; Ribas e Aleixo 2019).

Diversidade funcional

Diferenças marcantes nos grupos funcionais de aves que ocupam as ilhas fluviais e as florestas de terra firme foram observadas neste estudo. A maioria das aves (80%) se alimenta exclusivamente de insetos e outros invertebrados (Morse 1975; Mwansat, Turshak e Okolie 2015). Dessa forma, não surpreende que o sub-bosque das ilhas fluviais e das florestas de terra firme tenha sido dominado por espécies que se alimentam de invertebrados. Nossos dados apontam, no entanto, para uma maior abundância relativa de aves que se alimentam de invertebrados no sub-bosque das

florestas de terra firme, o que sugere que a disponibilidade de insetos e outros invertebrados também é maior nos ambientes que não estão sujeitos ao alagamento.

Diferenças na oferta de recursos entre os ambientes podem, também, estar associadas a maior abundância de bandos heteroespecíficos amostrados nas florestas de terra firme. No contexto das ilhas fluviais, o comportamento social de forrageio parece ter sido filtrado e a assembleia de aves do sub-bosque é dominada por espécies solitárias. O comportamento de agregação em bandos heteroespecíficos tem sido explicado através da otimização na obtenção de recursos alimentares e da redução dos riscos de predação (Terborgh 1990a; Jullien e Clobert 2000; Sridhar, Beauchamp e Shanker 2009). A maior diversidade de espécies que consomem invertebrados nas florestas de terra firme pode intensificar a competição interespecífica, fomentando uma diversificação de estratégias para uso dos recursos alimentares, entre elas a formação de bandos heteroespecíficos (Willis e Oniki 1978, Terborgh *et al.* 1990b).

A redução dos riscos de predação, também, pode ser relevante no contexto deste estudo. É possível que as aves nas florestas de terra firme estejam mais expostas a eventos de predação do que em ilhas fluviais, o que favoreceria a formação de bandos mistos. De fato, nossa experiência de campo sugere que nas florestas de terra firme exista uma maior diversidade de potenciais predadores de aves (p. ex. *Micrastur* spp *Accipiter* spp., corujas e macacos-prego). Esses predadores não foram registrados nas ilhas fluviais estudadas. Explicações mais detalhadas das diferenças na abundância de grupos funcionais entre as ilhas fluviais e florestas de terra firme devem ser baseadas em estudos adicionais focados na mensuração de recursos alimentares (especialmente invertebrados) e taxas de predação.

A riqueza funcional (sesFrich) foi maior nas ilhas fluviais do que nas florestas de terra firme. Isso indica que o espaço funcional é ampliado no ambiente sujeito ao

distúrbio ambiental representado pelo alagamento sazonal. Em contraste, outros estudos indicam que a perda de espécies causada por distúrbios ambientais implica em uma diminuição do espaço funcional (Matuoka *et al.* 2020). Esse resultado sugere que o alagamento sazonal e a restrição espacial das ilhas fluviais atuam sinergicamente como filtros ambientais favorecendo espécies com traços funcionais extremos que ampliam o espaço funcional, como as aves com dieta piscívora que em nosso estudo foram encontradas exclusivamente nas ilhas fluviais.

Em contraste com a riqueza funcional (sesFrich), a dispersão funcional (Fdis) não foi distinta entre os dois ambientes considerando os dados totais. Esse fato é surpreendente, pois indica que as ilhas fluviais são capazes de suportar assembleias de aves com a mesma amplitude de traços funcionais que as florestas de terra firme, ainda que a diversidade de espécies seja maior neste último ambiente. No entanto, restringindo as análises aos dados morfológicos contínuos, observamos uma maior dispersão funcional nas assembleias das ilhas fluviais, indicando que os traços morfológicos são mais dispersos entre as espécies das ilhas fluviais. Nesse caso, a dieta e o comportamento social não parecem relevantes para as diferenças na dispersão funcional das espécies.

A divergência funcional (Fdiv) ressalta os aspectos de diferenciação de nicho entre as espécies que compõem as assembleias (Mason *et al.* 2008) e os resultados obtidos indicam diferentes respostas ao distúrbio natural quando se usam traços categóricos ou contínuos. Considerando a totalidade dos traços funcionais, a maior divergência funcional nas assembleias de florestas de terra firme sugere que as mesmas sejam compostas por espécies com nichos mais diversificados do que as assembleias das ilhas fluviais. Esse padrão, no entanto, desaparece considerando-se somente os dados contínuos morfológicos. Esses resultados contrastantes sugerem que a distinção de

nichos entre as espécies nas assembleias dos dois tipos de ambiente se deve primariamente à dieta e ao comportamento social. De fato, os traços contínuos indicam que o nicho morfológico das espécies é semelhante entre os ambientes. Assim, o distúrbio ambiental representado pelo alagamento sazonal nas ilhas fluviais parece atuar como filtro ambiental na diminuição dos nichos das espécies, em especial nos aspectos relacionados à dieta e ao comportamento social.

Os menores valores de equitabilidade funcional (Feve) nas assembleias de aves das ilhas fluviais indicam a dominância de poucos traços funcionais exibidos por um número restrito de espécies. Em contrapartida, a distribuição de abundância dos traços funcionais nas assembleias das florestas de terra firme tende a ser mais equitativa. Assumindo que as ilhas fluviais tenham menor disponibilidade e diversidade de recursos, é possível que o alagamento sazonal favoreça um conjunto reduzido de traços funcionais que predominam nessas assembleias.

CONCLUSÃO

O alagamento sazonal dos ambientes próximos aos rios amazônicos representa uma forma de distúrbio natural que afeta uma porção substancial da biodiversidade amazônica. Os aspectos taxonômicos e funcionais das assembleias de aves são amplamente afetados por esse distúrbio natural. A menor diversidade e maior dominância de aves no sub-bosque das ilhas fluviais podem estar associadas à simplificação da estrutura do habitat e menor disponibilidade de recursos alimentares ocasionados pelo alagamento sazonal. As assembleias de aves nas ilhas fluviais ocupam um maior espaço funcional comparado com as florestas de terra firme. Em contraste, a diversificação de nichos, como indicado pela divergência funcional, é maior nas florestas de terra firme quando considerados os traços de dieta e comportamento social.

Os traços morfológicos, no entanto, não contribuem com a divergência funcional que tende a ser semelhante entre os ambientes. A equitabilidade funcional foi maior nas florestas de terra firme indicando uma concentração de espécies em partes específicas do espaço funcional, sugerindo uma subutilização dos recursos disponíveis nas ilhas fluviais. Em resumo, as respostas funcionais e taxonômicas das assembleias de aves ao alagamento sazonal são complexas e dependem dos componentes e dos traços funcionais considerados.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Universidade Federal do Amazonas (UFAM), ao Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pela estrutura, disciplinas e bolsa fornecidas e que possibilitaram a execução deste trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adis, J. 1997. Estratégias de sobrevivência de invertebrados terrestres em florestas inundáveis da Amazônia Central: uma resposta à inundação de longo período. *Acta Amazonica*, 27 (1): 43–53.
- Álvarez-Grzybowska, E.; Urbina-Cardona, N.; Córdova-Tapia, F.; García, A. 2020 Amphibian communities in two contrasting ecosystems: functional diversity and environmental filters. *Biodiversity and Conservation* 29 (8): 2457–85.
- Aschoff, J. 1966. Circadian Activity pattern with two peaks. *Ecology*, 47 (4): 657–62.
- Azpiroz, A. B; Isacch, J. P.; Dias, R. A.; Di Giacomo, A. S.; Fontana, C. S.; Palarea, C. M. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: A review. *Journal of Field Ornithology*. 83, 3: 30.

- Battisti, C.; Poeta, G.; e. Fanelli, G. 2016. The concept of disturbance. *An introduction to disturbance ecology*, 7–12. *Environmental Science and Engineering*. Cham: Springer International Publishing.
- Beja, P.; Santos, C. D.; Santana, J; Pereira, M. J.; Marques, J. T.; Queiroz, H. L.; Palmeirim, J. M. 2009. Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaic of flooded and unflooded amazonian forests. *Biodiversity Conservation*, 25.
- Biswas, S. R.; Mallik A. U. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, 91: 28–35.
- Bocalini, F.; Silveira, L. F. 2016. A taxonomic revision of the musician wren, *Cyphorhinus arada* (Aves, Troglodytidae), reveals the existence of six valid species endemic to the amazon basin. *Zootaxa*, 3: 541.
- Borges, S.H.; Almeida, R.A.M. 2011. Birds of the Jaú National Park and adjacent areas, brazilian amazon: new species records with reanalysis of a previous checklist. 2011. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19 (44): 27.
- Borges, S. H.; Baccaro, F.; Moreira, M.; Choueri, E. L. 2019. Bird Assemblages on amazonian river islands: patterns of species diversity and composition. *Biotropica*, 51: 903–12.
- Borges, S.H.; Tavares, T.R.S.; Crouch, N.M.A.; Baccaro, F.B. 2021. Sucessional trajetories of bird assemblages in amazonian secondary forests: Perspectives from complementary biodiversity dimensions. *Forest Ecology and Management*, 483.
- Braga, P.I.S. 1979. Phytogeographical subdivision, vegetation types, floristic and conservation of the Amazon rainforest. *Acta Amazonica*, 9:53-80.

- Cintra, R.; Sanaiotti, T. M.; Cohn-Haft, M. 2007. Spatial distribution and habitat of the Anavilhanas Archipelago bird community in the Brazilian Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 16 (2): 313–36.
- Cohn-Haft, M.; Whittaker, A.; Stouffer, P. C. 1997. A new look at the “species-poor” central Amazon: The avifauna north of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs*, Estados Unidos, 48: 205-235.
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., Longino, J. T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5 (1): 3-21.
- Coutinho, L. M. 1977. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. ii - as queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo / ecological aspects of fire in the cerrado. ii - fire and seed dispersion in some anemochoric species of the herbaceous layer”. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 57–63.
- Cunha, D.F. 2017. Evolução sedimentar do Arquipélago de Anavilhanas no baixo Rio Negro, Amazônia Central. 2017.59 f. *Dissertação* (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Dayrell, J. S.; Magnusson, W. E.; Bobrowiec, P. E. D.; Lima, A. P. 2021. Impacts of an amazonian hydroelectric dam on frog assemblages. *PLOS ONE* 16, 6.
- del Hoyo, J. 2020. Handbook of the Birds of the World; BirdLife International, Handbook of the Birds of the World and BirdLife International digital checklist of the birds of the world.
- Delong, C.; Burton, P.; Geertsema, M. 2013. Natural disturbance processes. *Encyclopedia of Environmetrics*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.

- Ding, Z.; Feeley, K. J.; Wang, Y.; Pakeman, R. J.; Ding, P. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology*, 82, (4): 781–90.
- DNPM-Departamento Nacional de Produção Mineral. 1978. Folha SA-20 Manaus; geologia, geomorfologia, pedologia e uso potencial da terra. Projeto RADAMBRASIL. Rio de Janeiro. 628p.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40, 1649–1663.
- Farneda, F. Z.; Rocha, R.; López-Baucells, A.; Sampaio, E. M.; Palmeirim, J. M.; Bobrowiec, P.E.D.; Grelle, C.E.V.; Meyer, C.F.J. 2018. Functional recovery of amazonian bat assemblages following secondary forest succession. *Biological Conservation*, 218: 192–99.
- FVA/IBAMA, Plano de Manejo do Parque Nacional do Jaú. 1998. Disponível em: <https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/docs-planos-de-manejo/PARNA_jau_pm.pdf>
- Goulding, Michael. 1997. História natural dos rios amazônicos. Belém, PA: Brasília: Sociedade Civil Mamirauá; CNPq/MCT: Rainforest Alliance.
- Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds *Science*.165:7.
- Icmbio/MMA, Plano de Manejo do Parque Nacional de Anavilhanas. 2017. Disponível em:<http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/plano-de-manejo/plano_manejo_PARNA_de_anavilhanas.pdf>.
- Jullien, M.; Clobert, J. 2000. The survival value of flocking in neotropical birds: reality or fiction? *Ecology*, 81 (12): 15.

- Junk, W. J. As águas da Região Amazônica. In: Salati, E.; Junk, W. J.; Shubart, H. O. R.; Oliveira, A. E. 1983. Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia. São Paulo: Brasiliense: Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.
- Junk, W.J.; P.B. Bayley; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. (106): 110-127.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F.; Schöngart, J; Cohn-Haft, M.; Adeney, J. M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands* 31, (4): 623–40.
- Karr, J. R.; Brawn, J. D. 1990. Food resources of understory birds in central Panama: quantification and effects on avian populations. *Studies in Avian Biology*, 13 (58): 64.
- Kirwan, G.M.; Green, G. 2011. Cotingas and Manakins. Princeton Univ Press, Princeton.
- Kuebbing, S. E., Maynard, D. S. e Bradford, M. A. 2018. Linking functional diversity and ecosystem processes: A framework for using functional diversity metrics to predict the ecosystem impact of functionally unique species. *Journal of Ecology* 106: 687-698.
- Laliberté, E.; Legendre, P.; Shipley, B. 2014. FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Laranjeiras, T. O.; Naka, L. N.; Leite, G. A.; Cohn-Haft, M. 2020. Effects of a major amazonian river confluence on the distribution of floodplain forest avifauna. *Journal of Biogeography*, 48 (4): 847–60.
- Latrubesse, E. M.; Franzinelli, E. 2005. The late quaternary evolution of the Negro River, Amazon, Brazil: implications for island and floodplain formation in large anabranching tropical systems. *Geomorphology*, 70: 372–97.

- Laureto, L. M. O.; Cianciaruso, M. V.; Samia, D. S. M. 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 2: 112–16.
- Maguran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, Oxford, 256 p.
- Mason, N.W.H.; Mouillot, D.; Lee, W.G.; Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111: 112–118.
- Mason, N.W.H.; Irz, P.; Lanoiselée, C.; Mouillot, D.; Argillier, C. 2008. Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77, 2: 285–96.
- Matuoka, M. A.; Benchimol, M.; Morante-Filho, J.C. 2020. Tropical forest loss drives divergent patterns in functional diversity of forest and non-forest birds. *Biotropica*, 52 (4): 738–48.
- Maximiano, M.F.A; d’Horta, F.M; Tuomisto, H.; Zuquim, G.; Van doninck, J.; Ribas, C.C. 2020. The relative role of rivers, environmental heterogeneity and species traits in driving compositional changes in southeastern amazonian bird assemblages. *Biotropica*, 52 (5): 946-962.
- McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E.; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21(4): 178-185.
- Mestre, L. A. M.; Cosset, C. C. P.; Nienow, S. S.; Krul, J.R.; Rechetelo, J.; Festti, L.; Edwards, D. P. 2020. Impacts of selective logging on avian phylogenetic and functional diversity in the amazon. *Animal Conservation*, 23, 6: 725–40.
- Moreira, E. 1976. Os igapós e seu aproveitamento. Núcleo de Altos Estudos Amazônicos/Universidade Federal do Pará. 99-109.

- Morse, D.H. 1975. Ecological aspects of adaptive radiation in birds. *Biological Reviews*, 50 (2): 167- 214.
- Mouchet, M. A.; Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 28 (4): 867–76.
- Mouillot, D.; Graham, N.A.J; Villéger, S.; Mason, N.W.H.; Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 3: 167–77.
- Mwansat, G.S.; Turshak, L.G.; Okolie, M.O. 2015. Insects as important delicacy for birds: expanding our knowledge of insect food ecology of birds in the tropics. *Ecology & Safety*, 9: 9.
- Perlo, B. van. 2009. A field guide to the birds of Brazil. Oxford University Press.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5 (3): 402–411.
- Pickett, S. T. A.; Kolasa J.; Armesto, J. J; Collins, S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54 (2): 129-136.
- Pivello, V.R. 2006. Fire management for biological conservation in the Brazilian Cerrado. Mistry, J. & Berardi, A. (eds.) *Savanas and d ry forests - linking people with nature*. Ashgate, Hants. 129-154.
- Prance, G.T.; Mori, S.A. 1980. Lecythidaceae: The actinomorphic-flowered New World Lecythidaceae (Asteranthos, Gustavia, Grias, Allantoma and Cariniana). *Flora Neotropica*, 21:1-270.
- Rabelo, R. M.; Bicca-Marques, J. C.; Aragón, S.; Nelson, B. W. 2017. Are fluvial islands ‘real’ islands for arboreal mammals? uncovering the effect of patch

- size under the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 44 (8): 1802–1812.
- Rabelo, R. M.; Aragón, S.; Bicca-Marques, J. C. 2019. Prey abundance drives habitat occupancy by jaguars in amazonian floodplain river islands. *Acta Oecologica* 97: 28–33.
- Ralph, C.J. 1976. Standardization of mist net captures for quantification of avian migration. *Bird Banding*, 47:44-57.
- Remsen, J. V.; Parker, T. A. III. 1983. Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica*, 15 (3): 223-231.
- Revilla, J.D.C. Aspectos florísticos e fitossociológicos da floresta inundável (igapó) na Praia Grande, Rio Negro, Amazonas, Brasil. 1981. 129p. Dissertação (Mestrado) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas.
- Ribas, C. C.; e Aleixo, A. 2019. Diversity and evolution of amazonian birds: implications for conservation and biogeography. *Biological Sciences. Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91 (suppl3).
- Ricotta, C.; Bello, F.; Moretti, M.; Caccianiga, M.; Cerabolini, B.E.L.; Pavoine, S. 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 7 (11):1386–1395.
- Ridgely R.S.; Tudor G. 2009. Field guide to the songbirds of South America – the Passerines. Austin: University of Texas Press.
- Rocha, M.; Assis, R. L.; Piedade, M. T. F.; Feitosa, Y.O.; Householder, J. E. 2019. Thirty years after balbina dam: diversity and floristic composition of the downstream floodplain forest, Central Amazon, Brazil, *Ecohydrology*, 12 (8).
- Robbins, C. S. 1981. Effect of time of day on bird activity. *Studies in Avian Biology*, 6: 275-286.

- Robinson, W. D.; Lees, A.C.; Blake, J.G. 2018. Surveying tropical birds is much harder than you think: a primer of best practices. *Biotropica*, 50(6): 846–849.
- Rosenberg, G. H. 1990. Habitat specialization and foraging behavior by birds of amazonian river islands in Northeastern Peru. *The Condor*, 92 (2): 427-443.
- Rowedder, A. R. P.; Laranjeiras, T. O.; Haugaasen, T.; Gilmore, B.; Cohn-Haft, M. 2021. Response of understory avifauna to annual flooding of amazonian floodplain forests. *Forests*, 12 (8): 1004.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities: research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, New Series, 185 (4145): 27-39.
- Sioli, H., 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. *In: The Amazon*. Springer Netherlands, pp. 127–165.
- Sridhar, H.; Beauchamp, G.; Shanker, K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? a large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78 (2): 337-347.
- Terborgh, J. 1990a. Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys, *American Journal of Primatology*, 2 (21): 87-100.
- Terborgh, J.; Robinson, S.K.; Parker, T.A. III; Munn, C.A.; Pierpont, N. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. 1990b. *Ecological Monographs*, 60, 2:213–38.
- Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89 (8): 2290–2301.

- Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E.
2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
- Walther, B. A. 2002. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats
by neotropical forest birds. *Journal Für Ornithologie*, 143, 1: 64–81.
- Willis, E.; Oniki, Y. 1978. Birds and army ants. *Annual Review of Ecology, and
Systematics*, 9:243-263.

Apêndice 1. Interpretação dos índices de diversidade funcional.

A riqueza funcional (Frich) representa a quantidade total do espaço funcional preenchido em uma dada comunidade e é calculada como o volume do polígono convexo que inclui todas as espécies da comunidade (Villéger, Manson e Mouillot 2008). A riqueza funcional aumenta com a adição de espécies funcionalmente únicas, mas permanece inalterada com a adição de espécies funcionalmente redundantes (Kuebbing *et al.* 2017). Este é um índice muito afetado pela riqueza de espécies e para minimizar essa influência calculamos esse índice com tamanho de efeito padronizado (sesFrich), da seguinte forma: (média observada dos valores de Frich – média dos valores do modelo nulo randomizados / desvio padrão dos valores do modelo nulo) (Matuoka *et al.* 2020).

A equitabilidade funcional (Feve) quantifica a regularidade no preenchimento do espaço de características funcionais pelas espécies de uma determinada comunidade com valores variando de 0 a 1. Esse índice não é afetado pela riqueza de espécies e é calculado como o comprimento médio do ramo da árvore de abrangência mínima que conecta todas as espécies no espaço de características funcionais, ponderado pela abundância relativa de cada espécie. Altos valores de equitabilidade funcional indicam que o arranjo das espécies no espaço de características funcionais é mais uniforme e, portanto, os recursos são usados de forma mais eficiente na comunidade avaliada (Mason *et al.* 2005). Valores baixos de Feve, em contraste, indicam que o arranjo das espécies se concentra em partes do espaço funcional, o que pode ser interpretado como uma subutilização de alguns setores do nicho funcional (Villéger, Mason e Mouillot 2008; Kuebbing *et al.*, 2017; Álvarez-Grzybowska *et al.*, 2020; Matuoka *et al.* 2020)

A divergência funcional (Fdiv) mede como as espécies são distribuídas dentro do espaço de características funcionais e varia de 0 a 1. A divergência funcional é

calculada como o desvio de uma espécie individual da distância média de todas as espécies até o centroide do polígono convexo da comunidade (Kuebbing *et al.*, 2017). Mudanças nesse índice refletem mudanças na proporção da abundância total que é suportada pelas espécies com as características funcionais mais extremas, ou seja, longe do centroide do espaço de características funcionais preenchido pela comunidade (Kuebbing *et al.*, 2017). Valores altos de divergência funcional são observados quando as espécies com maior abundância relativa estão mais distantes do centroide do espaço de características funcionais, o que indica que há uma grande diferenciação de nichos (Mason *et al.* 2005). Se uma espécie adicionada a comunidade for funcionalmente única, um aumento em sua abundância relativa acarretará um aumento da divergência funcional (Villéger, Manson e Mouillot 2008; Mouillot *et al.* 2012; Kuebbing *et al.* 2017; Matuoka *et al.* 2020).

Finalmente, a dispersão funcional (Fdis) mede a distância média de espécies individuais ao centroide do espaço funcional ocupado por todas as espécies da comunidade. Uma vez que o centroide do espaço de características funcionais é dependente da abundância das espécies, as espécies sendo funcionalmente únicas ou redundantes, pouco impactarão na dispersão funcional se apresentarem baixa abundância. Entretanto, com moderada a alta abundância relativa, as espécies funcionalmente únicas ou redundantes provocarão maior impacto na dispersão funcional (Laliberté *et al.* 2014; Kuebbing *et al.* 2017; Álvarez-Grzybowska *et al.* 2020; Matuoka *et al.* 2020).