



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE AVES NAS
FLORESTAS DE VÁRZEA DO RIO MADEIRA

BIANCA DARSKI SILVA

BELÉM - PA

2014



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE AVES NAS FLORESTAS DE VÁRZEA DO RIO MADEIRA

BIANCA DARSKI SILVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio entre o Museu Paraense Emílio Goeldi e a Universidade Federal do Pará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

**ORIENTADOR: DR. MARCOS PÉRSIO DANTAS
SANTOS**

BELÉM - PA

2014

Dissertação apresentada como requisito para obtenção do título de Mestre, do Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi em convênio com a Universidade Federal do Pará, para a seguinte comissão avaliadora:

Dr. Alexander Charles Lees

Museu Paraense Emílio Goeldi

Dr. Eduardo Martins Venticinqu

Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Dr. Leandro Juen

Universidade Federal do Pará

Dr. Mario Cohn-Haft

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Dr. Sérgio Henrique Borges

Fundação Vitória Amazônica

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer às seguintes pessoas e instituições:

Ao meu orientador, Marcos Pérsio, por tudo que me ensinou e pela imensa paciência, especialmente na fase final do mestrado.

Ao Alexandre Aleixo por ter me proposto o tema da dissertação e por ter me oferecido a oportunidade de trabalhar na Amazônia, além de todo o auxílio prestado.

À Ana Luisa Albernaz pela criação do projeto “Subsídios para o planejamento de áreas protegidas nas várzeas do Rio Madeira” (CNPq Processo n° 550331/2010-7), o qual se insere esta dissertação e que, juntamente com Luiz Costa, planejou de forma excelente a expedição de campo.

Ao CNPq pelo apoio financeiro recebido durante a realização deste trabalho, primeiramente através da bolsa DTI 3 e, posteriormente, pela bolsa de mestrado vinculada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do convênio entre o Museu Paraense Emílio Goeldi e a Universidade Federal do Pará.

Ao José Nilton de Santa Brígida por ter taxidermizado os espécimes coletados e por ter me ajudado imensamente em campo na instalação das redes de neblina. Realmente fez toda a diferença e também foi muito divertido!

A todos os 16 ajudantes de campo que contratamos nas várzeas do rio Madeira e a toda tripulação do barco Veloz, em especial Dona Gracinha, Adriana e Seu Rui, por terem tornado a expedição além de muito eficiente, também muito tranquila, confortável e alegre.

Ao Leandro Juen, Luciano Montag e Gleomar Maschio, os quais fizeram parte da minha banca de qualificação de mestrado, por me ajudarem imensamente a melhorar a dissertação, especialmente Leandro Juen com as análises.

Aos pesquisadores da UFRGS: Fernando Becker, Rodrigo Bergamin, Sandra Müller e Vinícius Bastazini pelo auxílio com as análises e discussões teóricas que enriqueceram muito este trabalho.

Aos pesquisadores Rafael Gomes de Moura (Unisinos) e Eduardo Veles (UFRGS) pelo imenso auxílio com a parte de geoprocessamento dos dados.

Àqueles que se empolgaram com meu trabalho e discutiram comigo as teorias, análises e resultados: Alex Lees, Bruno Spacek, Leonardo Trevelin, Lincoln Carneiro, Luciano dos Anjos, Mário Cohn-Haft, Naraiana Benone, Roberto Guevara e Rodrigo Matos.

Aos amigos que, ao longo desses dois anos, aceitaram ler diversas versões e por revisarem as versões finais desta dissertação.

A todo o pessoal da ornitologia do Museu Paraense Emílio Goeldi que me ajudou direta ou indiretamente. Em especial, à Fátima Lima pelo imenso auxílio no tombamento dos espécimes na coleção e pela eficiente assistência sempre que precisei.

À Larissa Cardoso pelo auxílio na organização dos espécimes coletados.

Aos amigos que fiz no Norte e que foram essenciais para tornar tudo mais divertido: Michele Araújo, Jacqueline Vieira, Erlane Cunha, Hugo Costa, Glauko Correia, Roberto Guevara, Fernando Carvalho, Priscila Pereira, Rodrigo Matos, Leonardo Trevelin, Yulie Shimano e José Max Oliveira Jr.

Às queridas pessoas que me receberam muito bem e fizeram tudo ficar mais simples quando cheguei a Belém: Maura Elisabeth Souza, Renan Peixoto, Murilo Mota, Laura Brasil (Missinha) e Ediberto Louzada (Baiano).

Aos amigos do Sul que sempre me apoiaram a seguir o sonho de trabalhar na Amazônia.

Ao Gonçalo Ferraz por todo o amor, carinho e atenção.

À minha família Belemense: Renata Emin, Dona Neusa e Seu Jorge por terem me acolhido e por fazerem de Belém uma cidade tão encantadora.

À minha família Porto Alegrense: Terezinha, Iran e Renan por terem aceitado a minha mudança para o norte e me apoiado incondicionalmente.

A todos vocês, os meus mais sinceros agradecimentos.

RESUMO

A variação da composição de espécies pode ser um reflexo de dois fenômenos: aninhamento, que ocorre quando a assembleia de um local pobre em número de espécies é apenas um subconjunto de uma assembleia mais rica em espécies; e a substituição de espécies, definida pela mudança de espécies entre locais decorrente de diferenças ambientais e restrições tanto espacial, como históricas. A continuidade linear das várzeas e a presença de ilhas fluviais pode facilitar a dispersão das espécies, sugerindo que a distância entre os locais seria o fator mais importante para diferenciar assembleias de aves nas várzeas. O rio Madeira é considerado uma barreira para diversas espécies de aves, especialmente as de subosque, no entanto, não é esperado que aves típicas de ambientes inundáveis tenham sua distribuição limitada por rios. O objetivo deste trabalho é investigar se há variação na composição de espécies de aves que ocupam as florestas de várzea do rio Madeira, mensurando a importância do aninhamento e da substituição de espécies, bem como a influência do ambiente e do espaço sobre o padrão encontrado. Para avaliar se o rio Madeira restringe a distribuição de aves que ocupam a várzea, testamos se há diferença na composição de espécies entre margens opostas. A amostragem de aves foi realizada nas florestas de várzea do rio Madeira, de Agosto à Setembro de 2011, pelo método de censo por Listas de 20 espécies e captura por redes de neblina. Utilizamos a análise de partição da diversidade beta para mensurar a importância do aninhamento e da substituição de espécies, seguida da análise de Mantel Parcial para avaliar o efeito do ambiente e do espaço sobre a variação da composição de espécies. Posteriormente foi realizada uma análise de similaridade para testar a diferença da composição entre margens opostas. A dissimilaridade na composição de espécies de aves foi alta e a substituição de espécies foi predominante na estruturação destas assembleias. O ambiente (representado pela altitude) explicou a maior parte da variação da composição de espécies e não houve efeito do espaço, porém o ambiente se mostrou espacialmente estruturado. Em relação à composição de espécies entre margens opostas, não encontramos diferença significativa. Entretanto, encontramos diferença significativa quando testamos apenas espécies de subosque, mas o mesmo não ocorreu quando selecionamos somente espécies típicas de várzea. As florestas de várzea do rio Madeira abrigam assembleias de aves altamente distintas entre si, o que está associado à substituição de espécies que ocorre no sentido alto-baixo deste rio. A altitude parece ser uma variável importante na variação da composição das espécies. Como previsto, aves de subosque não se distribuem igualmente entre margens opostas do rio Madeira, no entanto, quando se considera apenas espécies

típicas de várzea, não parece haver efeito deste rio como barreira, possivelmente por utilizarem ilhas fluviais para acessar ambas as margens.

Palavras-chave: Aninhamento, área de endemismo, ecorregião, floresta alagável, partição da diversidade beta, rios como barreira, substituição de espécies.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	11
MÉTODOS.....	15
Área de estudo.....	15
Coleta de dados ornitológicos	16
Classificação das espécies	19
Variáveis ambientais	20
Variáveis espaciais	21
Análises	22
RESULTADOS.....	24
Partição da diversidade beta em aninhamento e substituição de espécies.....	25
Variáveis ambientais	25
Influência de fatores ambientais e espaciais sobre a diversidade beta	27
Composição de espécies entre margens opostas	27
DISCUSSÃO.....	28
A substituição de espécies nas várzeas do rio Madeira.....	29
Influência do ambiente e do espaço.....	30
O rio Madeira como barreira na distribuição das espécies.....	32
Considerações finais.....	34
Agradecimentos.....	35
REFERÊNCIAS	35
ANEXO	49

**PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE AVES AO LONGO DAS FLORESTAS DE
VÁRZEA DO RIO MADEIRA***

Bianca Darski Silva^{1**}, Alexandre Aleixo², Marcos Pérsio Dantas Santos³

¹Programa de Pós Graduação em Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi/Universidade Federal do Pará.

²Coordenação de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Caixa Postal 399.

³Laboratório de Ecologia e Zoologia de Vertebrados, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará.

**E-mail: biadarski@yahoo.com.br

*Trabalho a ser submetido para publicação e avaliação aos pares na revista *Diversity and Distributions* (ver anexo).

RESUMO

Objetivo: Investigamos se há variação na composição de espécies de aves nas florestas de várzea do rio Madeira e mensuramos a importância do aninhamento e da substituição de espécies e a influência do ambiente e do espaço sobre o padrão encontrado. Verificamos também o efeito de barreira exercido pelo rio Madeira na composição de espécies de aves.

Localização: Florestas de várzea do rio Madeira no Brasil.

Métodos: Utilizamos Listas de 20 espécies e redes de neblina para amostragem de aves. Usando a partição da diversidade beta, acessamos a importância do aninhamento e da substituição de espécies, seguida da análise de Mantel Parcial para avaliar o efeito do ambiente e do espaço sobre a variação da composição de espécies. Utilizamos uma análise de similaridade para testar se há diferença na composição de espécies entre margens opostas.

Resultados: A dissimilaridade na composição de espécies de aves foi alta e a substituição de espécies foi predominante na estruturação destas assembleias. O ambiente (altitude) explicou a maior parte da variação da composição de espécies e não houve efeito do espaço, porém o ambiente se mostrou espacialmente estruturado. Em relação à composição de espécies entre margens opostas, não encontramos diferença significativa. Entretanto, encontramos diferença significativa quando testamos apenas espécies de subosque, mas o mesmo não ocorreu quando selecionamos somente espécies típicas de várzea.

Principais conclusões: As florestas de várzea do rio Madeira abrigam assembleias de aves altamente distintas entre si, o que está associado à substituição de espécies que ocorre no sentido alto-baixo deste rio. A altitude parece ser uma variável importante na variação da composição das espécies. Como previsto, aves de subosque não se distribuem igualmente entre margens opostas do rio Madeira. Já as espécies de várzea parecem não reconhecer este rio como barreira para sua distribuição, possivelmente por utilizarem ilhas fluviais para acessar ambas as margens.

Palavras-chave: Aninhamento, área de endemismo, ecorregião, floresta inundável, partição da diversidade beta, rios como barreira, substituição de espécies.

INTRODUÇÃO

Entender como as espécies se distribuem no espaço e os processos que influenciam estes padrões é um dos principais focos da ecologia de comunidades (Brown, 1984; Cottenie, 2005; Soininen *et al.*, 2007). Uma das formas de investigar os padrões existentes na natureza é através do estudo da variação na composição de espécies entre diferentes locais. Tal variação é chamada de diversidade beta (Whittaker, 1960) e pode ser um reflexo de dois fenômenos: aninhamento e substituição de espécies (Harrison *et al.*, 1992; Baselga, 2010).

O aninhamento ocorre quando a assembleia de um local pobre em número de espécies representa apenas um subconjunto de uma assembleia mais rica em espécies (Wright & Reeves, 1992; Ulrich & Gotelli, 2007). Este fenômeno é resultante de uma perda de espécies não aleatória e que pode estar associada com qualquer fator que influencia tal desagregação (Gaston & Blackburn, 2000). A substituição de espécies, por sua vez, ocorre pela troca de espécies entre locais decorrente de diferenças ambientais e restrições tanto espacial, como históricas (Qian *et al.*, 2005). Embora muitas configurações de matrizes sejam possíveis (Almeida-Neto *et al.*, 2008), os casos em que assembleias não são iguais podem ser descritos somente por estes dois padrões principais (aninhamento e substituição de espécies) ou uma combinação destes (Baselga, 2010).

Tão importante quanto entender os padrões subjacentes da medida de diversidade beta, como o aninhamento e a substituição de espécies, é a compreensão da influência dos fatores ambientais e espaciais na variação da composição de espécies. Diversos estudos investigaram a importância de fatores ambientais e espaciais na distribuição de diferentes grupos taxonômicos (por exemplo, Duivenvoorden *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003, Gilbert & Lechowicz, 2004; Baselga & Jiménez-Valverde, 2007; Albernaz *et al.*, 2011; Juen & de Marco, 2011), demonstrando que, além desses dois processos explicarem boa parte dos padrões de distribuições das espécies, eles não são necessariamente exclusivos (Nekola & White, 1999; Thompson & Townsend, 2006; Soininen *et al.*, 2007).

A influência de fatores ambientais pode ser associada à Teoria de Nicho, já os fatores espaciais podem ser relacionados à Teoria Neutra (Gravel *et al.*, 2006). A Teoria de Nicho prediz que a variação da composição de espécies é uma resposta das adaptações das espécies ao ambiente. Sendo assim, a distribuição das espécies seria afetada principalmente por fatores ambientais, e por consequência, locais mais semelhantes em características ambientais teriam menor variação na composição de espécies (Gilbert & Lechowicz, 2004; Thompson &

Townsend, 2006). Por outro lado, a Teoria Neutra, proposta por Hubbell (2001), prediz que todas as espécies apresentam a mesma capacidade de dispersão e, portanto, teriam a mesma chance de acessar e se estabelecer nos ambientes. Desse modo, a dissimilaridade da composição de espécies seria maior à medida que a distância entre as comunidades aumenta em virtude da maior dificuldade para se dispersar (Gilbert & Lechowicz, 2004; Thompson & Townsend, 2006).

As aves, de modo geral, são conhecidas por terem boa capacidade de dispersão, a exemplo das espécies capazes de realizar migrações, em diferentes escalas, à procura de recursos alimentares e condições ambientais mais amenas (Newton, 2008). Deste modo, seria plausível atribuir ao ambiente boa parte do padrão de distribuição da avifauna. No entanto, não é esperado que todos os clados de Aves se comportem da mesma forma, uma vez que especificidades fisiológicas e de hábitat podem fazer com que determinadas características ambientais atuem como filtros na distribuição das espécies. Há, por exemplo, estudos que relatam a existência da limitação de dispersão para aves que ocupam o subosque de florestas tropicais mesmo em pequenas distâncias (Develey & Stouffer, 2001; Laurance *et al.* 2004; Moore *et al.*, 2008).

A dinâmica de ambientes influenciados diretamente por rios, como as florestas de várzea, inclui locais efêmeros, tais como ilhas fluviais, que torna necessária a busca frequente das aves por novos locais para colonizar, mas também permite o uso destes locais como facilitadores para cruzar os grandes rios (Remsen & Parker, 1983). Além da possibilidade de facilitação na dispersão, a continuidade linear das várzeas também sugere que a distância entre os locais seria o principal fator responsável pela dissimilaridade na composição de assembleias de aves que ocupam esse tipo de ambiente.

A avifauna amazônica possui um padrão de distribuição único, com assembleias de aves distintas em margens opostas dos grandes rios da região, os quais estariam agindo como barreiras eficientes à dispersão e ao consequente fluxo gênico entre diversas espécies de aves (Aleixo, 2004; Bates *et al.*, 2004; Burney & Brumfield, 2009). Nesse sentido, os grandes interflúvios, como Solimões-Madeira, Madeira-Tapajós, Amazonas-Negro, possuem um elevado número de espécies endêmicas (Haffer, 1969, 1974; Cracraft, 1985), contribuindo, assim, com uma parcela significativa nos padrões de distribuição da avifauna amazônica. Esse mesmo padrão também é registrado para borboletas (Hall & Harvey, 2002), primatas (Ayres & Clutton-Brock, 1992; da Silva & Oren, 1996; Peres & Paton, 1996; van Roosmalen *et al.*, 1998, 2002), roedores e marsupiais (Patton *et al.*, 2000) e anuros e lagartos (Ron, 2000).

Diversas hipóteses foram propostas com intuito de explicar este distinto padrão de distribuição das aves amazônicas, como a hipótese de rios como barreiras (Wallace, 1852; Sick, 1967; Capparella, 1988, 1991), refúgios pleistocênicos (Haffer, 1969), incursões marinhas do Mioceno (Räsänen *et al.*, 1995; Webb, 1995; Lovejoy *et al.*, 1998; Bates, 2001), entre outras. Além disso, características intrínsecas às espécies, como o estrato de forrageio preferencial, podem auxiliar no entendimento das suas distribuições no espaço. Segundo Burney & Brumfield (2009), aves de dossel possuem menor divergência genética do que aves de subosque ao longo de grandes barreiras como os Andes e os rios Amazonas e Madeira, o que sugere que espécies de subosque são mais sensíveis a estas barreiras.

É importante notar que, independente da hipótese proposta para explicar o padrão de distribuição das aves amazônicas, os trabalhos que embasaram e apoiam estas hipóteses envolvem aves que habitam florestas de terra firme, que não estão sujeitas à inundação (por exemplo, Hackett, 1993; Isler *et al.*, 1999; Isler *et al.*, 2001; Naka, 2011; Fernandes *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2013). Embora haja na literatura estudos que abragem aves de ambientes inundáveis na Amazônia, como os registros da avifauna no rio Madeira (Hellmayr, 1910; Cohn-Haft *et al.*, 2007b) e dos rios Negro e Solimões (Pacheco, 1995), os de biogeografia e ecologia (Borges & Carvalhaes, 2000; Borges *et al.*, 2001; Naka *et al.*, 2007; Cohn-Haft *et al.*, 2007a) e de filogenia e filogeografia (Aleixo, 2002, 2006), ainda não está claro quais são os fatores que determinam a distribuição destas espécies.

As florestas de várzea possuem uma avifauna muito particular, com diversas espécies restritas a estes ambientes na Amazônia (Remsen & Parker, 1983; Stotz *et al.*, 1996), além de espécies que habitam exclusivamente ilhas ao longo dos grandes rios (Rosenberg, 1990). E dado que estas aves podem utilizar ilhas fluviais para cruzar os grandes rios (Remsen & Parker, 1983), seria plausível não encontrar diferença na composição de espécies de aves entre margens opostas em florestas de várzea. No entanto, a diferença entre margens pode existir apenas para um grupo de espécies com dispersão mais limitada, como as aves de subosque (Moore *et al.*, 2008).

Ao contrário das áreas de terra firme, não há uma definição sobre áreas de endemismos para as várzeas na Amazônia. No entanto, há uma proposta de zoneamento que também abrange as várzeas, as chamadas ecorregiões criadas pela *World Wildlife Fund* - WWF (Olson *et al.*, 2001). As ecorregiões são definidas como áreas relativamente homogêneas e com características ambientais similares (Omernik, 1995; Zhou *et al.*, 2003,

Loveland & Merchant, 2004; Bailey, 2005). O mapeamento das ecorregiões é feito através de variáveis abióticas e bióticas, como clima, hidrologia, feições morfológicas da paisagem e topografia (Omernik, 1987). Neste contexto, as florestas de várzea do rio Madeira estão inseridas totalmente na ecorregião denominada Várzea de Monte Alegre (WWF, 2001). Portanto, de acordo com a proposta das ecorregiões, as várzeas do rio Madeira possuem alta similaridade na sua paisagem, incluindo a fauna e a flora em toda a sua extensão.

Mesmo sendo uma região importante para a conservação da biota amazônica, as várzeas do rio Madeira vêm sofrendo fortemente com diversos impactos antrópicos. Por apresentar boa navegabilidade e ser uma importante hidrovia que liga o estado de Rondônia ao estado do Amazonas (RADAM, 1978), essa região tem um longo histórico de exploração, seja pelo garimpo do ouro, pelo desmatamento, pela exploração madeireira (Goulding *et al.*, 2003) ou pela conversão de grandes áreas de floresta para plantação de soja (Becker 2004, 2005). O impacto mais recente nas várzeas do rio Madeira é o desenvolvimento do Complexo Hidrelétrico do Rio Madeira, o qual consiste de duas grandes usinas hidrelétricas nas localidades de Jirau e Santo Antônio (ambas em estágio de operação). As hidrelétricas estão dispostas ao longo de 260 km do rio Madeira, entre Porto Velho e Abunã. Alagamentos e a supressão das florestas são apenas os primeiros reflexos decorrentes da instalação de hidrelétricas.

Embora no Brasil a maior fonte de energia seja proveniente de usinas hidrelétricas (aproximadamente 80%, veja em MME, 2013), ainda há poucas áreas úmidas protegidas no território brasileiro (Fearnside & Ferraz, 1995). Nas várzeas do rio Madeira, no trecho entre Porto Velho e a sua foz, há somente uma unidade de conservação de proteção integral. E dado que as florestas de várzea consistem em um ambiente altamente impactado e pouco protegido, são necessários trabalhos que investiguem como as espécies se distribuem neste ambiente e que possam resultar em subsídios para a conservação.

Objetivo deste trabalho é investigar se há variação da composição de espécies de aves nas florestas de várzea ao longo do rio Madeira e, mais especificamente, verificar se esta possível variação reflete um padrão de distribuição por aninhamento ou por substituição de espécies. Além disso, avaliamos o efeito do espaço e do ambiente sobre o padrão encontrado.

Se a várzea do rio Madeira é uniforme em toda a sua extensão (por ser classificada como apenas uma ecorregião), então a dissimilaridade entre os locais será baixa e não deverá haver um padrão claramente identificado. No entanto, mesmo com a baixa dissimilaridade esperada, dado a distância entre a porção média e a foz do rio Madeira (aproximadamente 800 km), a linearidade deste ambiente e a alta taxa de endemismo das aves amazônicas, esperamos

que a substituição de espécies seja mais importante que o aninhamento e, particularmente, que o grau de dissimilaridade entre os locais seja mais influenciado por fatores espaciais do que por fatores ambientais.

Dado que o nosso estudo foi realizado em um dos maiores rios da Amazônia, avaliamos também o efeito do rio como barreira na distribuição das espécies de aves que ocupam as florestas de várzea. Para tanto, testamos se há diferença na composição de espécies entre margens opostas em relação a todas as espécies registradas e, posteriormente, levando em conta o estrato de forrageio preferencial (subosque e dossel).

Devido facilidade de dispersão das aves em áreas úmidas e a possível utilização de ilhas para acessar ambas as margens do rio (Remsen & Parker, 1983), esperamos que não haja diferença na composição de espécies entre margens opostas quando o foco são todas as espécies registradas e também para as aves que forrageiam no dossel (Burney & Brumfield, 2009). No entanto, para as aves que forrageiam no subosque, esperamos encontrar diferença na composição entre margens devido a sua limitada capacidade de dispersão (Moore *et al.*, 2008).

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado ao longo das florestas de várzea do rio Madeira, no trecho entre o município de Porto Velho, estado de Rondônia (08°33'35,4" S; 63°37'35,4" O) e o município de Autazes, estado do Amazonas (03°36'37,5" S; 58°55'31,6" O) (Fig. 1). O rio Madeira é o principal afluente do rio Amazonas, possui em torno de 3.600 km de extensão (Goulding *et al.*, 2003) e apresenta um curso retilíneo suavemente sinuoso (RADAM, 1978). Considerando a extensão do rio Madeira, e o fato de que a área amostrada corresponde a aproximadamente 800 km das florestas de várzea, assumimos que nossa área de amostragem abrange a porção média e baixa do rio Madeira.

A bacia do rio Madeira possui a maior área tributária de drenagem do rio Amazonas, com uma área de 1,4 milhões de km² e representando 20% da bacia amazônica. O rio Madeira, como a maioria dos rios de águas brancas, possui origem Andina e é rico em sedimentos. Cerca de 50% do vale do rio Madeira é na Bolívia, 40% no Brasil e 10% no Peru.

Na porção média e baixa do rio Madeira, a precipitação anual total é de 2.000-2.500 mm (Goulding *et al.*, 2003).

As florestas de várzea permanecem inundadas de quatro a seis meses por ano devido à flutuação anual do nível da água nos rios Amazônicos, a qual é decorrente da abundância sazonal de chuvas na região (Junk, 1989). O nível de inundação pode variar dependendo da porção do rio. No rio Madeira, as flutuações mais intensas ocorrem à jusante das suas corredeiras, entre Porto Velho e a boca do rio Manicoré (porção média do rio Madeira), sendo a média da variação anual de 10,8 a 12,4 m (Goulding *et al.*, 2003). Abaixo do rio Manicoré, a flutuação é afetada pelo efeito remanso (*backwater effect*) do rio Amazonas. O efeito remanso é dito pela diferença sazonal no tempo de chegada das enchentes dos tributários do rio Amazonas. Tal efeito pode ser sentido até 800 km no rio Madeira e Purus causando quedas de 2 a 3 m no nível do rio. Na foz do rio Madeira, a flutuação média é de aproximadamente 6 m (Goulding *et al.*, 2003).

Coleta de dados ornitológicos

A amostragem de aves foi realizada no período entre 12 de Agosto e 18 de Setembro de 2011, distribuída em 23 sítios de amostragem (Fig. 1). Amostramos no período da seca pela facilidade de acessar os locais a pé. Apenas uma margem em cada sítio de amostragem foi contemplada, deste modo, amostramos oito sítios na margem leste e oito na margem oeste, distantes entre si aproximadamente 60 km, além de sete ilhas fluviais. As coordenadas geográficas de cada sítio podem ser acessadas pela Tabela S1 disponível no Material Suplementar.

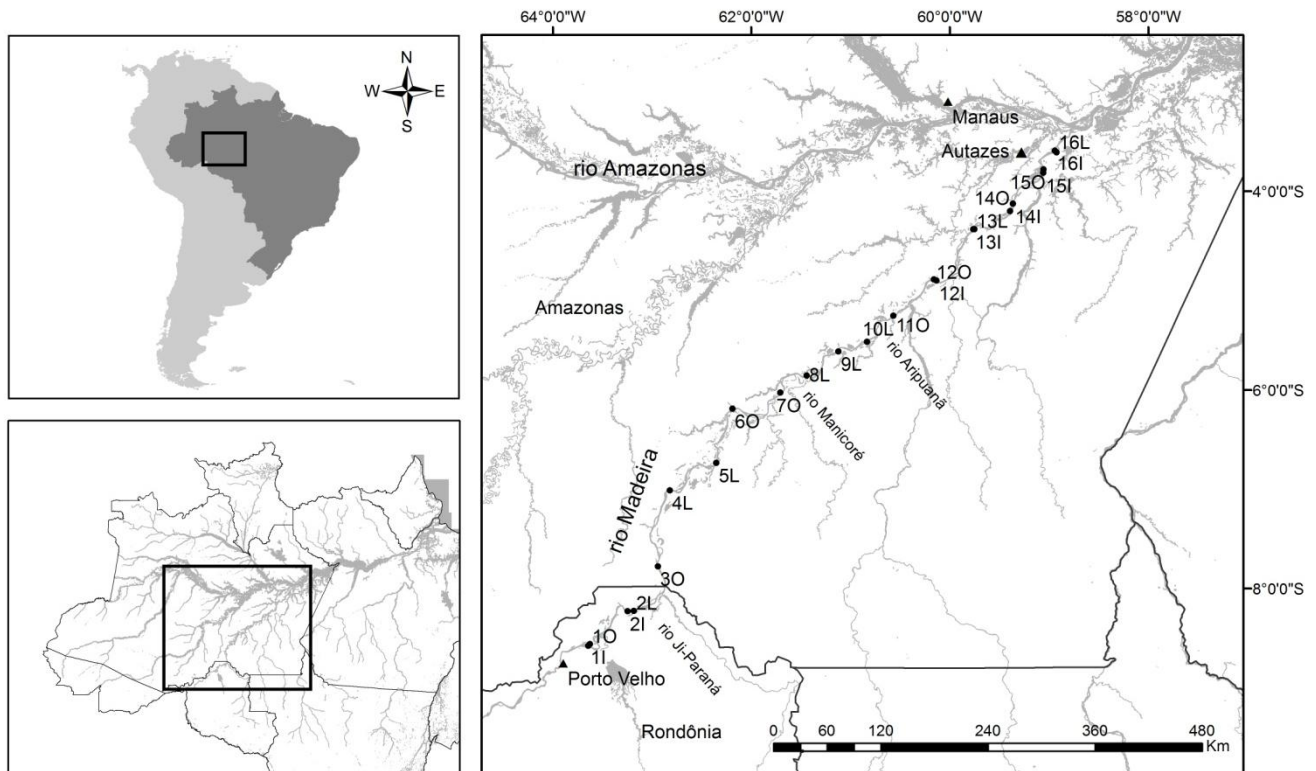


Figura 1. Representação dos 23 sítios de amostragem ao longo das florestas de várzea do rio Madeira no estado de Rondônia e Amazonas no período de Agosto e Setembro de 2011. Os números são referentes aos sítios e as letras indicam se amostragem foi realizada na margem leste (L), oeste (O) ou em ilha (I).

Em cada sítio, utilizamos dois métodos considerados complementares para o estudo da avifauna: censo, pelo método de Listas de 20 espécies, e captura com redes de neblina. No método de Listas de 20 espécies ou Listas de Mackinnon (Mackinnon, 1991), os registros ornitológicos são agrupados em sucessivas listas de 20 espécies. A primeira lista consiste das primeiras 20 espécies observadas, a segunda lista inclui as próximas 20 espécies (que pode ou não conter espécies já registradas na lista anterior) e assim sucessivamente (Herzog *et al.*, 2002). Através deste método, foram compiladas 355 listas (Tabela 1).

Nos sítios de amostragem foram instaladas duas linhas de redes de neblina, cada uma contendo dez redes de 12 x 3 m. Calculamos o esforço total de amostragem por redes neblina seguindo o proposto por Straube & Bianconi (2002), o qual mensura o esforço deste método pela multiplicação da área de cada rede pelo tempo de exposição em campo pelo número de

repetições e pelo número de redes. Desse modo, contabilizamos um esforço total de 123.840 m².h.

Os levantamentos baseados nas Listas de 20 espécies e nas capturas com redes de neblina foram utilizados em conjunto para dados qualitativos, como metodologias complementares, com o objetivo de maximizar a amostragem da comunidade de aves. Por limitação de tempo, das sete ilhas fluviais amostradas, em apenas duas foram instaladas redes de neblina, sendo o restante da amostragem realizada por Listas de 20 espécies. Deste modo, dois sítios de amostragem nas margens não tiveram a amostragem realizada por rede de neblina.

As espécies de aves observadas foram documentadas com gravação digital de suas vocalizações por um gravador Marantz® PMD 661 acoplado a um microfone direcional Sennheiser® ME-67 e algumas espécies de interesse ornitológico foram coletadas. Todos os espécimes coletados foram depositados na Coleção Ornitológica do Museu Paraense Emílio Goeldi. A nomenclatura científica das espécies de aves seguiu o estabelecido pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO, 2011), com modificações de acordo com O'Neill *et al.* (2011), Rodrigues *et al.* (2013) e Whitney *et al.* (2013).

Tabela 1. Relação dos 23 sítios amostrados nas florestas de várzea do rio Madeira com suas respectivas margens (leste, oeste ou ilha), o número de Listas de 20 espécies geradas de Agosto a Setembro de 2011 e as coordenadas geográficas (*datum* WSG84).

Sítio	Margem	Número de listas	Latitude	Longitude
1	Oeste	15	8° 33' 35,4" S	63° 37' 35,4" O
1.1	Ilha	3	8° 34' 37,4" S	63° 38' 30,9" O
2	Leste	22	8° 13' 30" S	63° 10' 53,4" O
2.1	Ilha	1	8° 13' 45,3" S	63° 14' 48,8" O
3	Oeste	16	7° 46' 33,5" S	62° 56' 29" O
4	Leste	12	7° 0' 40,2" S	62° 49' 15,7" O
5	Leste	14	6° 44' 4,4" S	62° 21' 7,6" O
6	Oeste	18	6° 11' 20,8" S	62° 11' 24,5" O
7	Oeste	15	6° 1' 38,3" S	61° 42' 30,3" O
8	Leste	13	5° 51' 23,3" S	61° 26' 29,3" O
9	Leste	15	5° 36' 46,5" S	61° 7' 17,9" O
10	Leste	16	5° 31' 4,9" S	60° 50' 1,4" O
11	Oeste	14	5° 15' 18,5" S	60° 34' 10,2" O
12	Oeste	15	4° 53' 23,6" S	60° 9' 35" O
12.1	Ilha	3	4° 54' 0,8" S	60° 8' 2,5" O
13	Leste	17	4° 22' 57,6" S	59° 45' 6,8" O
13.1	Ilha	1	4° 23' 4,9" S	59° 45' 52,2" O
14	Oeste	12	4° 12' 4,5" S	59° 23' 36,7" O
14.1	Ilha	2	4° 7' 42" S	59° 21' 55,4" O
15	Oeste	11	3° 46' 52,8" S	59° 3' 23,8" O
15.1	Ilha	1	3° 49' 2,8" S	59° 3' 30,2" O
16	Leste	11	3° 36' 37,5" S	58° 55' 31,6" O
16.1	Ilha	8	3° 35' 32,8" S	58° 56' 30,9" O
Total		255		

Classificação das espécies

Classificamos as espécies em relação ao hábitat e estrato de forrageio preferencial de acordo com o proposto por Stotz *et al.* (1996), porém com modificações em função da experiência de campo dos autores e de observações em campo. Para o hábitat preferencial, consideramos como espécies típicas de várzea aquelas classificadas por Stotz *et al.* (1996) como F2 (*Flooded tropical evergreen*), F3 (*River-edge forest*) e N12 (*River island scrub*) e, para espécies típicas de terra firme, aquelas classificadas como F1 (*Tropical lowland evergreen forest*). Em relação à categoria de aves de subosque, incluímos as espécies classificadas por Stotz *et al.* (1996) como estrato U (*Understory*) e U/M (*Undertory/Midstory*) e para a categoria de aves de dossel incluímos as espécies classificadas como estrato C (*Canopy*) e C/A (*Canopy/Aerial*).

Verificamos também o limite de distribuição das espécies de acordo com os registros do banco de dados disponível no *Handbook of Birds of the World Alive* (<http://www.hbw.com>), WikiAves (<http://www.wikiaves.com>) e na Coleção Científica de Aves do Museu Paraense Emílio Goeldi.

Variáveis ambientais

Selecionamos seis variáveis ambientais para avaliar a dissimilaridade entre os sítios de amostragem, sendo estas: precipitação anual, precipitação do trimestre mais seco, altitude, área desmatada, área com floresta e área com vegetação não florestal. Tais variáveis são consideradas importantes para a manutenção dos ambientes alagados e têm sido apontadas na literatura como importantes para a estruturação de assembleias de aves (Rabinovich & Rapoport, 1975; Blake & Loiselle, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2010; Pomara *et al.*, 2013).

Dados climáticos (precipitação anual e precipitação do trimestre mais seco) foram obtidos do banco de dados do *WorldClim - Global Climate Data* (Hijmans *et al.*, 2005) disponível em <http://www.worldclim.org>. Todos os dados climáticos foram extraídos de arquivos no formato *raster* a partir da coordenada central do sítio de amostragem.

Para a obtenção dos dados de topografia, área desmatada, área com floresta, área com vegetação não florestal, primeiramente foi feito um *buffer* com 5 km de raio a partir da coordenada geográfica central de cada sítio de amostragem. Como a amostragem foi realizada muito próxima à margem do rio, todos os *buffers* cobriram as duas margens (leste e oeste). Dado que a amostragem em cada sítio foi feita em apenas uma margem, selecionamos apenas a área que contemplava a margem amostrada, sendo descartada área do rio e a margem não amostrada. Para cada sítio foi extraído o dado de interesse em relação à área do *buffer*.

Os dados de topografia, representados pela altitude, foram provenientes do *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) disponível no banco de dados AMBDATA em <http://www.dpi.inpe.br/Ambdata>. Calculamos a média dos valores de altitude para área do *buffer* de cada sítio de amostragem. Tanto as variáveis climáticas, como as de topografia, possuem a resolução espacial de 30 arc-segundos (aproximadamente 1km).

Os dados referentes à área desmatada, área com floresta e área com vegetação não florestal foram obtidos do banco de dados do Projeto PRODES - Monitoramento da floresta amazônica brasileira por satélite, o qual é vinculado ao Instituto de Pesquisas

Espaciais/Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação (INPE/MCTI). A classe área desmatada é referente aos locais com remoção completa da cobertura florestal em um pequeno intervalo de tempo, sendo substituída por outras coberturas e usos (agrícola, pastagem, urbano, hidroelétricas, etc.). Áreas com floresta são aquelas com vegetação arbórea pouco alterada ou inalterada, com formação de dossel contínuo, composto por espécies nativas e com padrões fitofisionômicos próximos aos climáticos (por exemplo, floresta ripária, florestas de várzea e florestas de terra firme). Área com vegetação não florestal compreende diferentes fitofisionomias não florestais, como savanas arbustivas, campinaranas, manguezais, restingas, estepes, entre outras (INPE/OBT, 2008).

O INPE disponibiliza na internet (<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>) todas as imagens de satélite utilizadas no mapeamento e os mapas com polígonos de desmatamento gerados no projeto. Deste modo, selecionamos os arquivos em formato *shapefile* com dado temático classificado, segundo a legenda do Projeto PRODES, em polígonos com atributos para o estado do Amazonas e Rondônia. Os dados selecionados correspondem ao ano de 2011. Para cada *buffer*, extraímos dados de área desmatada, área com floresta e área com vegetação não florestal. Os dados de área foram calculados em hectares e convertidos em valores de proporção ao tamanho da área do *buffer*. Todo o procedimento de obtenção e padronização dos dados ambientais foi realizado com auxílio do *software* ArcMap 10.1 do pacote ArcGIS (ESRI, 2008).

Variáveis espaciais

A partir das coordenadas geográficas centrais de cada sítio de amostragem, criamos a matriz de variáveis espaciais. Para evitar a autocorrelação espacial, as variáveis espaciais foram submetidas a uma Análise de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhança (PCNM) (Borcard & Legendre, 2002). Esta análise cria uma matriz de distância a partir das coordenadas geográficas entre os sítios de amostragem, sendo a variação total decomposta em um conjunto finito de variáveis (filtros ou autovetores) espaciais explanatórias (Griffith & Peres-Neto, 2006). Incluímos todos os autovetores com coeficientes I de Moran maiores que 0,1 na matriz de preditores espaciais. Os escores gerados na análise de PCNM foram utilizados para representar as variáveis espaciais em todas as análises posteriores. De acordo com este método, seis filtros espaciais foram selecionados.

Análises

Para visualização da estrutura e dissimilaridade da composição de espécies entre as unidades amostrais foi usada a análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) (Clarke, 1993). A medida de dissimilaridade utilizada foi a de Sorensen, uma vez que se trata de dados de presença e ausência. O número máximo de iterações foi 100. As unidades amostrais foram ordenadas para cada uma das seguintes matrizes: matriz binária com todas as espécies (Listas de 20 espécies + redes de neblina), matriz binária somente com espécies de subosque e matriz binária somente com espécies de dossel. Nesta análise, os valores de estresse menores que 0,20 resultam numa descrição adequada da informação da matriz de distâncias (Legendre & Anderson, 1999).

Para avaliar a contribuição do aninhamento e da substituição de espécies na diversidade beta total foi realizado o método proposto por Baselga (2010), o qual deriva um índice de partição da diversidade beta total em dois componentes aditivos de aninhamento e substituição de espécies. Foram utilizadas as duas abordagens de medidas propostas por Baselga (2010): *multi sites* e par a par (*pair-wise*). Os componentes resultantes da abordagem *multi sites* são chamados de $Beta_{SOR}$, $Beta_{NES}$ e $Beta_{SIM}$. O componente $Beta_{SOR}$ é o valor de diversidade beta total medido pela dissimilaridade de Sorensen, $Beta_{NES}$ é o valor de aninhamento, medido pela fração do aninhamento resultante da dissimilaridade de Sorensen e $Beta_{SIM}$ é o valor correspondente à substituição de espécies medida pela dissimilaridade de Simpson. Já pela abordagem de medidas par a par, os componentes são $Beta_{sor}$, $Beta_{sim}$, $Beta_{nes}$. Neste caso, $Beta_{sor}$ é a matriz que representa a beta diversidade pela medida dissimilaridade par a par de Sorensen, $Beta_{sim}$ é a matriz que representa a substituição de espécies, medida pela dissimilaridade par a par de Simpson e $Beta_{nes}$ é a matriz que representa a dissimilaridade resultante do aninhamento, medida como a fração do aninhamento da dissimilaridade par a par de Sorensen (Baselga, 2010).

Utilizamos as duas abordagens descritas acima pela necessidade de termos uma matriz de dissimilaridade para avaliar o efeito do espaço e do ambiente, a qual é um dos produtos gerados pelo método par a par e pelo fato do método *multi site* resultar em um valor exato da influência do aninhamento e da substituição de espécies. De todo modo, ambos os métodos possuem o mesmo resultado quando o conjunto de dados utilizados é idêntico (Baselga, 2010).

Foi utilizado o procedimento BioEnv para selecionar as variáveis ambientais mais correlacionadas com a composição de espécies (Clarke & Ainsworth, 1993), o qual gera diversas matrizes de distância euclidiana para todos os subconjuntos possíveis de fatores abióticos. O subconjunto escolhido é aquele com a melhor correlação do rank de Spearman em relação à matriz de composição de espécies. As variáveis selecionadas neste subconjunto foram utilizadas nas demais análises estatísticas. Para esta análise, primeiramente foi feita uma matriz de dissimilaridade de Sorensen e, para a matriz de dados ambientais, foi feita a padronização através da subtração de cada valor pela média e divisão pelo desvio padrão. A padronização permite que os fatores abióticos, medidos em diferentes unidades, passem a seguir uma escala comum, permitindo comparações entre as variáveis (Legendre & Legendre, 1998).

O efeito do ambiente e do espaço sobre a variação da diversidade beta foi testado através da análise de Mantel Parcial (Manly, 1994). Este teste correlaciona uma matriz resposta a uma matriz explicativa, condicionadas a uma terceira (Legendre & Legendre, 1998). Neste caso, pode-se usar tanto uma matriz de distância de dados espaciais, como de dados ambientais, para acessar a sua influência na variação da diversidade beta. Para avaliar se as variáveis ambientais estavam espacialmente estruturadas, utilizamos um teste de Mantel apenas com as duas matrizes (matriz ambiental e matriz espacial representada pelos filtros gerados na análise de PCNM). Para a criação da matriz ambiental e espacial, usamos a medida de distância euclidiana e utilizamos a matriz de dissimilaridade de Sorensen (citada no parágrafo anterior) como matriz resposta. Em ambos os testes utilizamos a correlação de Pearson e 10.000 randomizações para o teste de significância de correlação das matrizes.

Com a mesma matriz de dissimilaridade de Sorensen, testamos através da Análise de Similaridade (ANOSIM) (Clarke & Green, 1988) a diferença da composição de espécies entre margens opostas, considerando as margens como fator (leste e oeste). Utilizamos 10.000 permutações e o nível de significância foi de 0,05. Além da matriz com todas as espécies registradas, testamos também a diferença da composição para a matriz de espécies de aves de subosque e aves de dossel.

Todas as análises foram executadas no *software* R (R Development Core Team, 2011). Foram utilizados os seguintes pacotes: *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2013) para a PCNM, NMDS, BioEnv, Mantel, Mantel Parcial e ANOSIM e *Betapart* (Baselga *et al.*, 2013) para partição da diversidade beta.

RESULTADOS

Foram identificadas 401 espécies de aves, distribuídas em 19 ordens e 62 famílias (Tabela S1). O número de espécimes coletados foi de 635, os quais foram taxidermizados e preparados em via úmida.

A classificação das espécies quanto ao hábitat preferencial resultou em 43,64% (n = 175) de espécies típicas de terra firme e 29,92% (n = 120) de várzea. Em relação ao estrato de forrageio, 23,44% (n = 94) das espécies ocupam preferencialmente o subosque (soma das categorias Subosque e Subosque/Médio) e 36,66% (n = 147) ocupam o dossel da floresta (soma das categorias Dossel e Dossel/Aéreo). O número de espécies das demais categorias de hábitat e estrato de forrageio pode ser consultado na Tabela S2.

Registramos 170 espécies de aves ao longo das sete ilhas fluviais amostradas, sendo 16 espécies registradas exclusivamente neste ambiente. Em relação ao hábitat preferencial destas espécies, quatro são consideradas como espécies de várzea restritas às ilhas fluviais, seis de florestas de várzea, duas de borda de floresta/campo, duas de áreas abertas (campo), apenas uma de hábito aquático e uma de terra firme (Tabela S3).

A ordenação dos dados qualitativos com todas as espécies registradas mostrou que as ilhas fluviais possuem uma avifauna muito distinta dos sítios amostrados nas margens leste e oeste, de tal modo que todos os sítios de ambas as margens parecem altamente similares entre si (Fig. 2a). Quando as ilhas são retiradas da ordenação, ou seja, utilizando a matriz com 384 espécies, é possível ver um padrão em formato de gradiente da porção mais alta para a porção baixa do rio Madeira, sendo esta configuração vista nos dois eixos da ordenação (Fig. 2b). E dado que o padrão encontrado na ordenação dos sítios de amostragem foi distorcido pela alta dissimilaridade entre margens e ilhas (Fig. 2a), optamos por utilizar a matriz binária com 384 espécies (que contempla ambas as margens, Fig. 2b) nas demais análises.

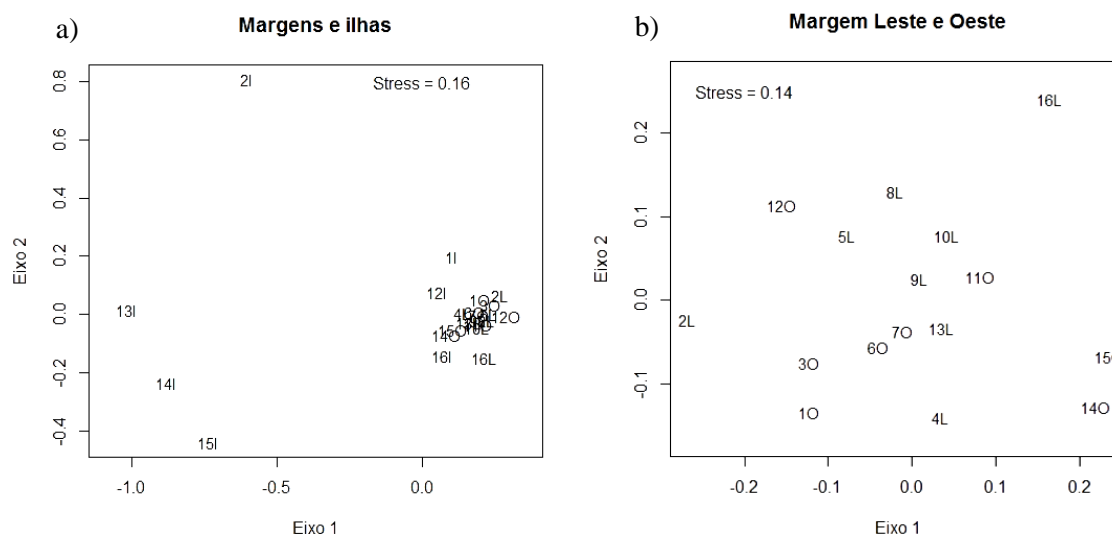


Figura 2. a) Resultado da ordenação pelo método de NMDS dos 23 sítios amostrados em relação aos dados binários das 401 espécies de aves registradas. b) Ordenação dos 16 sítios amostrados em relação aos dados binários das 384 espécies de aves registradas nas margens leste e oeste, excluindo os registros de ilhas fluviais. Os números representam os sítios de amostragem e as letras suas respectivas margens (L= leste, O = oeste, I = ilhas).

Partição da diversidade beta em aninhamento e substituição de espécies

Ao particionar a diversidade beta total em aninhamento e substituição de espécies, verificamos que a substituição de espécies predomina na estruturação das assembleias de aves ($Beta_{SOR} = 0,886$; $Beta_{NES} = 0,069$; $Beta_{SIM} = 0,817$). O valor de $Beta_{SOR}$ (diversidade beta total) indica que a dissimilaridade entre os 16 sítios de amostragem é alta. Como esperado, encontramos o mesmo padrão quando utilizamos a medida de dissimilaridade par a par.

Variáveis ambientais

A altitude nos sítios amostrados variou de 64 m na porção mais alta do rio a 12 m na porção próxima à foz, com média de 41 m. O desmatamento nos sítios foi menor quando comparado com a quantidade de vegetação florestal e não florestal existente. Em relação à precipitação anual, houve pouca variação entre os sítios. Já a precipitação no trimestre mais seco se mostrou mais heterogênea (Tabela 2). Pela análise do Bioenv, a altitude foi variável

ambiental com maior poder de explicação na estruturação das assembleias de aves em florestas de várzea, com correlação de 0,523 com a matriz de espécies (Tabela 3).

Tabela 2. Variáveis ambientais dos 16 sítios de amostragem ao longo das florestas de várzea do rio Madeira e seus respectivos valores médios, mínimos, máximos e desvio padrão.

Desmat: desmatamento; **Veget. florestal:** vegetação florestal; **Veget. não florestal:** vegetação não florestal; **Prec. anual:** Precipitação anual; **Prec. trim. mais seco:** Precipitação do trimestre mais seco.

Sítios	Altitude (m)	Desmat. (%)	Veget. florestal (%)	Veget. não florestal (%)	Prec. anual (mm)	Prec. trim. mais seco (mm)
1	57	0.015	0.207	0.711	2181	103
2	64	0.104	0.757	0.078	2161	106
3	58	0	0.775	0.219	2168	118
4	51	0	0.574	0.370	2347	154
5	57	0.001	0.950	0.000	2559	182
6	52	0.339	0.518	0.014	2694	214
7	44	0.016	0.977	0	2746	248
8	37	0.026	0.906	0.005	2610	239
9	35	0.105	0.708	0.001	2551	242
10	29	0.069	0.823	0	2526	240
11	33	0.007	0.833	0.154	2489	249
12	39	0.023	0.921	0	2306	262
13	33	0.080	0.868	0	2063	294
14	26	0.245	0.542	0	2111	294
15	12	0.002	0.363	0	2274	290
16	23	0.038	0.774	0.162	2213	267
Média	41	0.067	0.718	0.107	2375	219
Mínimo	12	0	0.207	0	2063	103
Máximo	64	0.339	0.977	0.711	2746	294
Desvio Padrão	15	0.096	0.221	0.194	221	66

Tabela 3. Resultado da análise de BioEnv para os 16 sítios amostrados nas florestas de várzea do rio Madeira, com destaque para a variável com a maior correlação em relação à matriz biótica. Desmatam: Desmatamento; Floresta: Vegetação florestal, Veget_não_floresta: Vegetação não florestal; Prec_anual: Precipitação anual; Prec_seco: Precipitação do trimestre mais seco.

Tamanho	Modelo	Correlação
1	Altitude	0,523
2	Prec_seco / Altitude	0,479
3	Prec_seco / Altitude / Floresta	0,479
4	Prec_anual / Prec_seco / Altitude / Floresta	0,462
5	Prec_anual / Prec_seco / Altitude / Floresta / Veget_não_floresta	0,407
6	Prec_anual / Prec_seco / Altitude / Desmatam. / Floresta / Veget_não_floresta	0,324

Influência de fatores ambientais e espaciais sobre a diversidade beta

Pelo teste de Mantel Parcial, a diversidade beta foi significativamente relacionada com o ambiente ($R = 0,569$; $p < 0,001$), já o espaço não teve relação significativa ($R = 0,003$, $p = 0,486$). No entanto, a matriz ambiental se mostrou espacialmente estruturada ($R = 0,224$, $p = 0,014$).

Composição de espécies entre margens opostas

Em relação à diferença da composição de espécies entre margens opostas do rio Madeira, não encontramos diferença significativa quando não discriminamos o estrato de forrageio das espécies, tanto para dados quantitativos, quanto para dados qualitativos ($R = 0,023$; $p = 0,332$ e $R = 0,071$; $p = 0,156$, respectivamente). Grande parte das espécies é compartilhada entre as duas margens (242 espécies), foram registradas 78 espécies exclusivamente na margem leste e 64 na margem oeste. Tal resultado também pode ser visualizado pela ordenação dos sítios amostrados, onde não há separação nítida entre os sítios de margens opostas (Fig. 2b).

Encontramos diferença significativa ao testarmos a composição entre margens opostas apenas para as espécies de subosque ($R = 0,188$; $p = 0,007$). Das 89 espécies de subosque que ocorreram na margem leste ou oeste (ou seja, excluindo as amostras de ilhas), 25 foram registradas exclusivamente na margem leste, 14 na margem oeste e 49 em ambas as margens. Já para as 145 espécies de dossel, não houve diferenciação por margem do rio ($R = 0,012$; $p = 0,398$), sendo 30 espécies com registros exclusivos na margem leste, 24 na margem oeste e 91 espécies compartilhadas entre margens. Estes padrões podem também ser visualizados na ordenação dos sítios pelas espécies de subosque e pelas espécies de dossel (Fig. 3a e 3b).

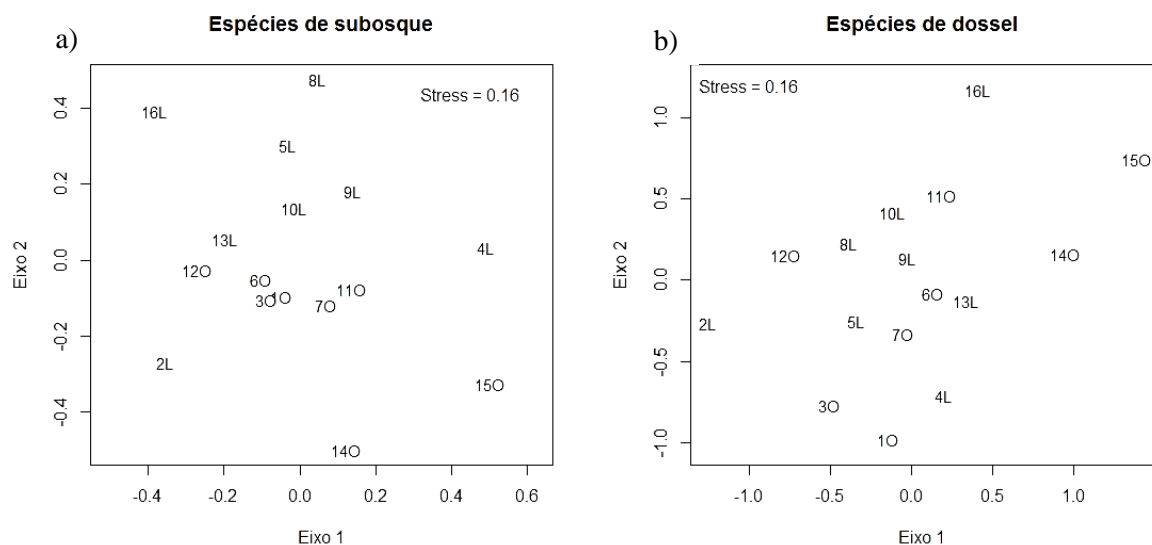


Figura 3. a) Ordenação dos 16 dos sítios amostrados em relação aos dados binários das 89 espécies de aves de subosque registradas. b) Ordenação dos 16 sítios amostrados em relação aos dados binários das 145 espécies de aves de dossel registradas. Os números representam os sítios de amostragem e as letras suas respectivas margens (L= leste, O = oeste).

Das 89 espécies de subosque registradas, 43,82% ($n = 39$) são aves mais comumente encontradas em florestas de terra firme e 37,09% ($n = 33$) são típicas de ambiente de várzea. É importante esclarecer que nem todas as espécies registradas em apenas uma margem no nosso estudo possuem sua distribuição realmente restrita àquela margem. Das 39 espécies de terra firme de subosque, 18 foram registradas nas duas margens, 15 espécies foram registradas exclusivamente na margem leste (das quais, quatro são realmente restritas pelo rio Madeira: *Hypocnemis ochrogyna*, *Hypocnemis rondoni*, *Machaeropterus pyrocephalus* e *Mionectes macconnelli*) e seis foram registradas somente na margem oeste (das quais, três são realmente restritas pelo rio Madeira: *Epinecrophylla haematonota*, *Hypocnemis peruviana*, *Lepidothrix coronata*).

Em relação às 33 espécies de subosque típicas de várzea, 22 foram registradas nas duas margens, seis apenas na margem leste e cinco na margem oeste. Das espécies registradas em apenas uma margem, nenhuma possui distribuição realmente restrita pelo rio Madeira.

DISCUSSÃO

A substituição de espécies nas várzeas do rio Madeira

A dissimilaridade na composição de espécies encontrada ao longo das florestas de várzea do rio Madeira foi alta, apesar de ser uma região classificada como apenas uma ecorregião (Várzea de Monte Alegre), ou seja, com características ambientais e biológicas semelhantes. Pomara *et al.* (2013) também verificou em florestas de terra firme, porém muito próximas às várzeas do rio Amazonas no Peru, uma alta heterogeneidade na composição de espécies de aves, mesmo com características ambientais similares. Já nas várzeas do rio Amazonas, na porção brasileira, foi sugerida a falta de congruência entre os limites das ecorregiões e a distribuição de espécies, como aves (Cohn-Haft *et al.*, 2007a), plantas (Albernaz *et al.*, 2011), formigas (Vasconcelos *et al.*, 2010) e aranhas (Venticinque *et al.*, 2007). E com base na distribuição similar entre estes quatro grupos taxonômicos, Cohn-Haft *et al.* (2007a) e Albernaz *et al.* (2011) propuseram novas regiões biogeográficas para a várzea do rio Amazonas. Os dados que obtivemos no rio Madeira são condizentes com a proposta de que as ecorregiões não refletem unidades geográficas claras para a fauna amazônica.

O padrão de distribuição de espécies de aves entre a porção média e baixa das florestas de várzea do rio Madeira foi fortemente estruturado pela substituição de espécies. Nossos dados indicam que uma parcela importante das espécies que ocorrem na porção mais próxima a Porto Velho não são as mesmas presentes na porção próxima à foz (confluência com o rio Amazonas). A riqueza de espécies obtida no nosso trabalho (401 espécies) é muito similar à encontrada no estudo sobre a várzea do rio Amazonas, onde 413 espécies de aves foram registradas (Cohn-Haft *et al.*, 2007a). Neste trabalho, diversas espécies ocorrem em ambas as margens, porém com um claro padrão de substituição entre porções do rio, ou seja, alto, médio e baixo Amazonas. Neste caso, rios como o Madeira, Tapajós e Negro foram mais importantes na distribuição de algumas espécies do que o próprio Amazonas.

De certa forma, a substituição de espécies ao longo das várzeas do rio Amazonas poderia ser esperada pelo fato de abranger sete áreas de endemismo (Jaú, Napo, Inambari, Rondônia, Guiana, Tapajós, Xingu; veja em Borges & Silva, 2012) e por ser diferenciado em quatro ecorregiões (Várzea do Marajó, Várzea de Gurupá, Várzea de Monte Alegre, Várzea do Purus; veja em WWF, 2001). Considerando que o rio Madeira é o limite entre duas áreas de endemismo (Inambari a oeste e Rondônia a leste; veja em Borges & Silva, 2012), seria plausível esperar que a substituição de espécies ocorresse no sentido leste-oeste e não no sentido sul-norte como nossos dados indicam. Deste modo, assim como o proposto por Cohn-Haft *et al.*, 2007a) no rio Amazonas, é reforçada a hipótese de que a várzea pode conter outras

áreas de endemismo decorrente da substituição de espécies que ocorre no sentido alto-baixo do rio.

Influência do ambiente e do espaço

Os fatores que comumente influenciam a substituição de espécies são uma combinação de variáveis ambientais e espaciais (Borcard *et al.*, 1992), mas devido à similaridade ambiental presumida para as várzeas do rio Madeira, esperávamos pouca ou nenhuma influência do ambiente na distribuição das espécies. No entanto, nossos dados não apoiam a hipótese de que o espaço teria mais influência do que o ambiente sobre a variação de composição de espécies. Mesmo com uma distância considerada como escala regional (aproximadamente 800 km) para testar o efeito do espaço sobre a diversidade beta, o ambiente (representado pela altitude) foi mais importante enquanto fator estruturador. Apesar disso, como a estrutura natural dos rios é composta por regiões altas nas cabeceiras e baixas na foz, é plausível encontrarmos uma correlação significativa entre a altitude e o espaço ao longo dos rios.

A influência da altitude sobre a variação da composição de espécies ao longo do rio Madeira pode estar relacionada a uma maior área da planície de inundação nas áreas mais baixas e, portanto, onde há os menores valores de altitude (baixo Madeira). Nessa região do rio, onde a superfície de área alagada é maior, é possível que haja maior disponibilidade de ambientes inundáveis. E uma vez que a variável altitude é disposta em um gradiente da porção alta para a porção baixa do rio, este pode ser um fator importante na substituição de espécies de aves em florestas de várzea. De fato, algumas espécies típicas de várzea parecem ter preferência ecológica por áreas alagadas próximas à foz dos grandes rios, como *Myrmoborus lugubris* e *Cranioleuca muelleri*.

Embora não seja possível indicarmos um limite claro na distribuição das espécies típicas de várzea no rio Madeira, podemos ver alguns padrões através de uma análise qualitativa e exploratória dos registros destas espécies ao longo do rio. Nesta análise, separamos o rio Madeira inicialmente em três porções: Alta, média e baixa, sendo a porção alta mais próxima de Porto Velho e a porção mais baixa mais próxima à foz do rio Madeira. Como algumas espécies ocorreram em mais de uma porção, criamos também a junção delas: baixa/média e média/baixa (Fig. S1). O limite de cada porção foi selecionado de acordo com os registros das espécies, por exemplo, as que só ocorreram no trecho próximo a Porto Velho,

e que não ultrapassam um terço da nossa área de estudo, determinaram o limite da porção alta e assim foi feito para as outras porções. O maior número de espécies foi registrado na porção baixa (32 espécies) e média/baixa (19 espécies). Em contrapartida, a porção mais alta possui apenas sete espécies e a porção alta/média conta com dez espécies. A porção média possui 11 espécies e 41 espécies são amplamente distribuídas na nossa área de estudo (Fig. S2). Esta análise indica mais claramente como se dá a substituição de espécies de várzea ao longo do rio e sugere que o número de espécies por porção pode estar relacionado com a extensão da área de inundação, uma vez que a maior concentração de espécies ocorreu nas porções mais baixas.

Os trabalhos sobre o efeito do ambiente e do espaço em florestas de várzea, em escala regional (2800 km), apresentam um padrão similar ao que encontramos. Para formigas, o ambiente (representado pela altura da última inundação, precipitação anual e duração da estação seca) foi mais importante do que o espaço (latitude e longitude), porém houve estruturação espacial das variáveis ambientais (Vasconcelos *et al.*, 2010). Já para plantas, tanto o espaço (representado pela longitude), como o ambiente (altura da última inundação e precipitação anual) apresentaram efeito significativo sobre a variação da composição de espécies. No entanto, a porcentagem de explicação do espaço foi maior que a do ambiente e grande parte da explicação foi representada pelo ambiente espacialmente estruturado (Albernaz *et al.*, 2011), possivelmente por se tratar de um longo gradiente longitudinal e também altitudinal.

Pomara *et al.* (2013) verificaram que distância geográfica não explicou a dissimilaridade da composição de espécies aves em florestas de terra firme, porém muito próximas às várzeas do rio Amazonas. Neste estudo, as variáveis que explicaram o padrão encontrado foi o limite de dispersão oferecido pelo rio Amazonas, a heterogeneidade florística (representada por uma família de planta) e a fragmentação florestal. Já para aves de terra firme, no interflúvio Purus-Madeira, o padrão de distribuição foi influenciado somente pelo ambiente (representado pela composição de espécies de palmeiras), não havendo efeito do espaço ao longo de uma área com 670 km de extensão (Menger, 2011). A ausência de explicação pela distância geográfica identificada também em nosso trabalho pode estar relacionada com o fato de quase metade das espécies registradas (43,64%) são comumente encontradas em florestas de terra firme. Deste modo, é possível que o efeito do ambiente tenha sido fortalecido pela contribuição destas espécies que habitam, sem exclusividade, florestas de terra firme e de várzea.

O rio Madeira como barreira na distribuição das espécies

No que diz respeito ao efeito do rio Madeira como barreira para a distribuição da avifauna, não encontramos diferença quando incluímos todas as espécies registradas e quando comparamos apenas espécies de dossel. Entretanto, nossos dados apoiam a hipótese de que aves de subosque não se distribuem igualmente entre margens opostas de grandes rios, como o rio Madeira, o que reforça que tais espécies possuem baixa capacidade de dispersão (Moore *et al.*, 2008; Burney & Brumfield, 2009). Valente (2006) verificou que a taxa de queda da similaridade em relação à distância foi maior para aves de subosque quando comparada com espécies de dossel na Amazônia. Tal resultado também apoia a ideia de que o padrão de distribuição de aves pode estar associado ao seu estrato de forrageio preferencial.

O fato de o rio Madeira ser o divisor de duas áreas de endemismo (Inambari e Rondônia) resulta em diversas espécies de aves de terra firme que tem ali o seu limite de distribuição (Hellmayr, 1910; Haffer, 1969, 1974; Cracraft 1985). Como os nossos dados incluem muitas aves de terra firme, a diferença da composição de espécies de subosque entre margens pode estar associada à presença destas espécies. Para esclarecer esse ponto, refizemos os testes para avaliar a diferença da composição entre margens opostas considerando apenas as espécies típicas de várzea. Nossos resultados não apresentaram diferença significativa da composição entre margens opostas considerando todas as espécies de várzea conjuntamente (111 espécies, $R = 0,094$; $p = 0,104$) e igualmente quando testamos somente para espécies de subosque (33 espécies, $R = 0,094$; $p = 0,059$). Além disso, das dez espécies de várzea registradas exclusivamente em uma margem do rio Madeira, nenhuma possui distribuição realmente restrita a este rio.

Ao ordenarmos os sítios de amostragem em relação a todas as espécies de várzea (Fig. 4a), encontramos um padrão semelhante ao das 384 espécies registradas (Fig. 2b). Já para aves de várzea de subosque, não é possível verificar diferença entre margens (Fig. 4b), ao contrário do que pode ser visto na ordenação que inclui também espécies de subosque de terra firme (Fig. 4a). A ausência de um padrão que diferencie margens opostas do rio Madeira para espécies de várzea reforça a proposta de Remsen & Parker (1983), a qual relaciona a facilidade de dispersão das espécies de aves em ambientes inundáveis pela possibilidade de utilizar ilhas fluviais para atravessar grandes rios. Valente (2006) também apoia essa proposta

ao verificar que as espécies de aves de florestas inundáveis possuem menor taxa de queda de similaridade com a distância em relação às espécies de terra firme.

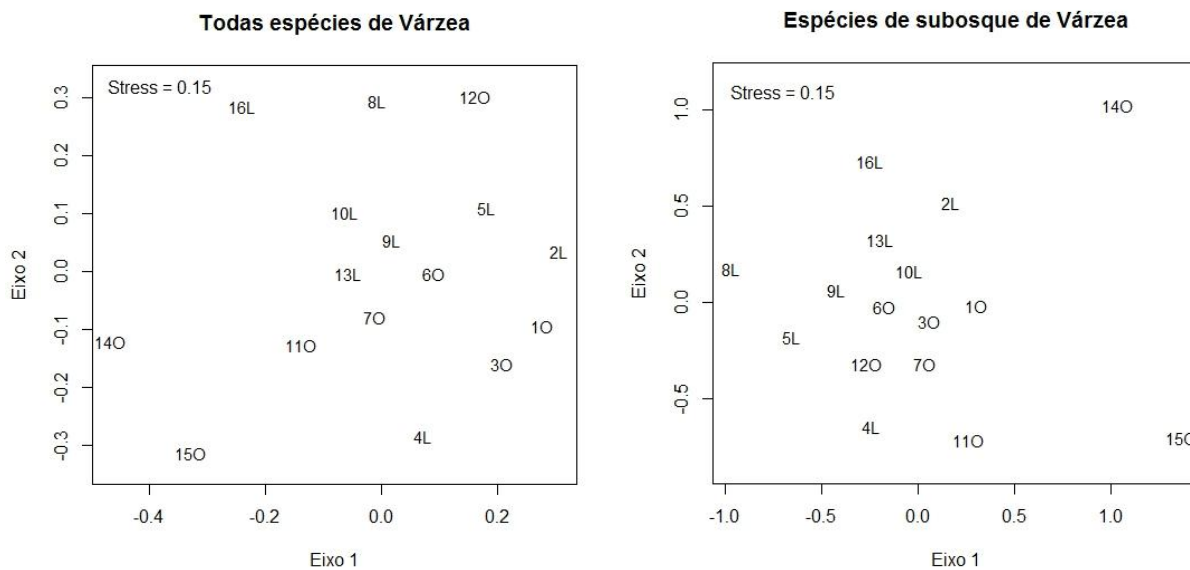


Figura 4. a) Ordenação dos 16 dos sítios amostrados em relação aos dados binários das 111 espécies de aves típicas de ambiente de várzea registradas. b) Ordenação dos 16 sítios amostrados em relação aos dados binários das 33 espécies de aves de subosque típicas de ambiente de várzea registradas. Os números representam os sítios de amostragem e as letras suas respectivas margens (L= leste, O = oeste).

A hipótese de que grandes rios são barreiras para aves foi, e continua sendo, o foco de diversos estudos (por exemplo, Haffer, 1974; Hayes & Sewlal, 2004; Burney & Brumfield, 2009; Fernandes *et al.*, 2012; Pomara *et al.*, 2013). Conh-Haft *et al.* (2007a) propõem que rios podem ser barreira para aves de várzea, mas que nem sempre os mesmos rios influenciam na distribuição de todas as espécies. Isto pôde ser evidenciado em casos de complexos de espécies filogeneticamente próximas, e que se substituem geograficamente, com suas distribuições restritas aos rios Negro, Madeira e Tapajós (Conh-Haft *et al.*, 2007a). De acordo com nossos dados, fica claro que somente algumas espécies de aves realmente são restritas à margem leste ou oeste do rio Madeira. Devido às particularidades das diversas espécies de aves, é possível que grupos de espécies respondam de forma diferente em relação à barreira que rios podem representar (Haffer & Fitzpatrick, 1985; Hayes & Sewlal, 2004, Burney & Brumfield, 2009; Pomara *et al.*, 2013).

Considerações finais

Nossos dados demonstram que as assembleias de aves possuem alta dissimilaridade na composição de espécies ao longo das várzeas do rio Madeira e apresentam um padrão fortemente estruturado pela substituição de espécies. Tal padrão é associado às porções média e baixa deste rio. Em relação aos sítios amostrados nas margens leste e oeste do rio Madeira, todas as ilhas apresentaram uma nítida diferença de composição de espécies, o que reforça o alto grau de especialização da avifauna presente nesse tipo de ambiente.

A presença de espécies como *Myrmochanes hemileucus*, *Synallaxis propinqua* e *Serpophaga hypoleuca*, as quais são exemplos de aves dependentes de ilhas fluviais (Remsen & Parker, 1983; Rosenberg, 1990; Armacost & Caparella, 2012), ressalta o valor desses ambientes para a manutenção de uma parcela importante da avifauna amazônica e reforça a necessidade da criação de áreas protegidas que contemplem estes locais. E dado que a localização das ilhas não é permanente, devido à dinâmica natural de erosão e deposição ao longo dos rios, é necessário que a proteção desses ambientes seja independente da sua localização geográfica. Embora não haja diferença da composição de espécies típicas de várzea entre margens opostas do rio Madeira, sugerimos que as florestas de várzea de ambas as margens sejam contempladas com unidades de conservação integral, uma vez que diversas espécies de aves, que também ocupam a várzea, reconhecem o rio Madeira como uma barreira para a sua distribuição (Hellmayr, 1910; Haffer, 1969, 1974; Cracraft 1985).

A criação de unidades de conservação em ambientes sujeitos à inundações na Amazônia necessita de atenção imediata. Além da facilidade de acesso a esses ambientes pelas populações humanas e os seus consequentes impactos, como a extração de madeira e atividades de agricultura e pecuária, há também os grandes danos ambientais associados à construção de usinas hidrelétricas nos rios Amazônicos. Especificamente no rio Madeira, a construção do Complexo de Hidrelétricas pode alterar a dinâmica anual de cheia e seca e provocar um forte impacto sobre os organismos que dependem desse ciclo para sua sobrevivência na região. Como demonstramos neste estudo, há um conjunto de espécies de aves exclusivas de florestas alagadas e de ilhas fluviais. Tais espécies não estão distribuídas de forma homogênea ao longo do rio Madeira, o que sugere que as populações dessas espécies podem estar em risco de sofrerem forte declínio nos próximos anos.

Agradecimentos

Agradecemos o apoio financeiro recebido pelo CNPq através do projeto “Subsídios para o planejamento de áreas protegidas nas várzeas do rio Madeira” (CNPq Processo nº 550331/2010-7), em especial à coordenadora deste projeto, Ana Luisa Albernaz. Agrademos ao José Nilton de Santa Brígida por taxidermizar os espécimes coletados e pelo auxílio em campo, aos moradores das margens do rio Madeira que nos auxiliaram e a toda tripulação do barco Veloz pela eficiente assistência durante a expedição. BDS agradece ao CNPq pelo apoio financeiro recebido durante a realização deste trabalho através da bolsa DTI 3 (CNPq Processo 381955/2011-7) e, posteriormente, pela bolsa de mestrado vinculada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do convênio entre o Museu Paraense Emílio Goeldi e a Universidade Federal do Pará.

REFERÊNCIAS

- Albernaz, A.L., Pressey, R.L., Costa, L.R., Moreira, M.P., Ramos, J.F., Assuncao, P.A. & Franciscon, C.H. (2011) Tree species compositional change and conservation implications in the whitewater flooded forests of the Brazilian Amazon. *Journal of biogeography*, **39**, 869-883.
- Aleixo, A. (2002) Molecular systematics and the role of the “várzea”-“terra firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* wood creepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk*, **119**, 621-640.
- Aleixo, A. (2006) Historical diversification of floodplain forest specialist species in the Amazon: a case study with two species of the avian genus *Xiphorhynchus* (Aves: Dendrocolaptidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **89**, 383-395.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227-1239.
- Armacost Jr, J. W. & Capparella, A.P. (2012) Use of Mainland Habitats by Supposed River-Island Obligate Birds Along the Amazon River in Peru. *The Condor*, **114**, 56-61.

- Ayres, J.M. & Clutton-Brock, T.H. (1992) River boundaries and species range size in Amazonian primates. *The American Naturalist*, **140**, 531-537.
- Bailey, R.G. (2005) Identifying ecoregions boundaries. *Environmental management*, **34**, S14-S26.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Baselga, A., Jiménez-Valverde, A. & Niccolini, G. (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, **3**, 642-645.
- Baselga, A., Orme, D., Vileger, S., De Bortoli, J. & Leprieur, F. (2013) *Package 'betapart', Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components*, version 1.3. Disponível em <http://cran.r-project.org/>
- Bates, J.M. (2001) Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification. *Diversidade biológica e cultural da Amazônia* (ed by I. Viera, M.A. D'Incao, J.M.C. Silva & D. Oren), pp. 119-138. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Bates, J.M., Haffer, J. & Grismer, E. (2004). Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian river. *Journal of Ornithology*, **145**, 199-205.
- Becker, B. (2004) *Amazônia: geopolítica na virada do III milênio*. Editora Garamond, Rio de Janeiro.
- Becker, B. (2005) Geopolítica da Amazônia. Dossiê Amazônia Brasileira I. *Estudos Avançados*, **19**, 71-86.
- Blake, J.G. & Loiselle, B.A. (2000) Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *The Auk*, **117**, 663-686.

Borcard, D. & Legendre, P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, **153**, 51-68.

Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.

Borges, S.H., Cohn-Haft, M., Carvalhaes, A.P., Henriques, L.M., Pacheco, J.F., & Whittaker, A. (2001) Birds of Jaú National Park, Brazilian Amazon: species check-list, biogeography and conservation. *Ornitologia Neotropical*, **12**, 109-140.

Borges, S.H., & Da Silva, J.M. (2012) A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. *The Wilson Journal of Ornithology*, **124**, 15-23.

Borges, S.H. & Carvalhaes, A. (2000) Bird species of black water inundated forests in the Jaú National Park (Amazonas State, Brazil): their contribution to regional species richness. *Biodiversity and Conservation*, **9**, 201-214.

Brown J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, **124**, 255-279.

Burney, C.W. & Brumfield, R.T. (2009) Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *The American Naturalist*, **174**, 358-368.

Capparella, A.P. (1988) Genetic variation in neotropical birds: Implications for the speciation process. *Acta Congress International Ornithology*, **19**, 1658-1664.

Capparella, A.P. (1991) Neotropical avian diversity and riverine barriers. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, **20**, 307-316.

CBRO - Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2011) *Listas das aves do Brasil, 10^a Edição*, 25/1/2011. Disponível em <http://www.cbro.org.br>

Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Austral Journal of Ecology*, **18**, 117-143.

Clarke, K.R. & Ainsworth M. (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, **92**: 205-219.

Clarke, K.R. & Green, R.H. (1988) Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Marine Ecology Progress Series*, **46**: 213-226.

Cohn-Haft, M., Naka, L.N. & FERNANDES, A.M. (2007a) Padrões de distribuição da avifauna da várzea dos rios Solimões-Amazonas. *Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas* (org. por A. Albernaz), pp. 287-323. IBAMA/PróVárzea, Manaus.

Cohn-Haft, M., Pacheco, A.M.F., Bechtoldt, C.L., Torres, M.F.N.M., Fernandes, A.M., Sardelli, C.H., Macêdo, I.T. (2007b) Inventário Ornitológico. *Biodiversidade do médio Madeira: bases científicas para propostas de conservação* (org. por L.R. Py-Daniel, C.P. Deus, A.L. Henriques, D.M. Pimpão, O.M. Ribeiro), pp. 145-178. INPA, Manaus e MMA, MCT, Brasília.

Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, **8**, 1175-1182.

Cracraft, J. (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. *Neotropical Ornithology* (ed. P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely & F.G. Buckley), pp. 49-84. Ornithological Monographs 36.

da Silva, J.M.C. & Oren, D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological journal of the Linnean Society*, **59**, 427-437.

Develey, P.F. & Stouffer, P.C. (2001) Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in central Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, **15**, 1416-1422.

Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.C. & Wright, S.J. (2002) Ecology – beta diversity in tropical forests. *Science*, **295**, 636-637.

ESRI - Environmental Systems Research Institute. (2008) *ArcGIS 9.3, Redlands*. Software, California.

Fearnside, P.M. & Ferraz, J. (1995) A conservation gap analysis of Brazil's Amazonian vegetation. *Conservation Biology*, **9**, 1134-1147.

Fernandes, A.M., Wink, M. & Aleixo, A. (2012) Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *Journal of Biogeography*, **39**, 1524-1535.

Fernandes, A.M., Gonzalez, J., Wink, M. & Aleixo, A. (2013) Multilocus phylogeography of the Wedge-billed Woodcreeper *Glyphorynchus spirurus* (Aves, Furnariidae) in lowland Amazonia: Widespread cryptic diversity and paraphyly reveal a complex diversification pattern. *Molecular phylogenetics and evolution*, **66**, 270-282.

Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 7651-7656.

Goulding, M., Barthem, R. & Ferreira, E. (2003) *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Books & Princeton editorial Associates, Washington, London.

- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399-409.
- Griffith D.A. & Peres-Neto P.R. (2006) Spatial modeling in Ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, **87**, 2603-2613.
- Hackett, S.J. (1993) Phylogenetic and biogeographic relationships in the Neotropical genus *Gymnopathys* (Formicariidae). *Wilson Bulletin*, **105**, 301-315.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science*, **3889**, 131-137.
- Haffer, J. (1974) *Avian speciation in tropical South America With a Systematic of Toucans (Ramphastidae) and Jacamrs (Galbulidae)*. Publications of the Nuttall Ornithological Club 14, Cambridge.
- Haffer, J. & Fitzpatrick, J.W. (1985) Geographic variation in some Amazonian forest birds. *Ornithological Monographs*, **36**, 147-168.
- Hall, J.P. & Harvey, D.J. (2002) The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riordinid butterflies. *Evolution*, **56**, 1489-1497.
- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992) Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 151-158.
- Hayes, F.E. & Sewlal, J.A.N. (2004) The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, **31**: 1809-1818.
- Hellmayr, C.E. (1910) The birds of the Rio Madeira. *Novitates Zoologicae*, **17**, 257-428.

Herzog, S.K., Kessler, M. & Cahill, T.M. (2002) Estimating species richness of tropical bird communities from rapid assessment data. *The Auk*, **119**: 749-769.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.

Hubbell S.P. (2001) *A unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

INPE/OBT - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais /Coordenação de Observação da Terra (2008) *Projeto Prodes, monitoramento da floresta amazônica brasileira por satélite*. Disponível em <http://www.obt.inpe.br/prodes/index.html>

Isler, M.L., Alvares Alonso, J., Isler, P.R. & Whitney, B.M. (2001) A review of the *Percnostola rufifrons* complex (Passeriformes: Thamnophilidae) with description of a new species from northern Amazonian Peru. *Wilson Bulletin*, **113**, 164-176.

Isler, M.L., Isler, P.R. & Whitney, B.M. (1999) Species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae): the *Myrmotherula surinamensis* complex. *Auk*, **116**, 83-96.

Juen L. & de Marco P. (2011) Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity*, **4**, 265-274.

Junk, W.R. (1989) Flood tolerance and tree distribution in central Amazon floodplain. *Tropical forests: dynamics, speciation and diversity* (ed. By L. B. Holm-Nielsen, I. C. Nielsen & H. Balsev), pp. 23-46. Academic Press, London.

Laurance, S.G.W., Stouffer, P.C. & Laurance, W.E. (2004) Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation Biology*, **18**, 1099-1109.

Legendre, P. & Anderson, M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, **69**, 1-24.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*, 2nd edn. Elsevier Science BV, Amsterdam.

Lovejoy, N.R., Bermingham, E. & Martin, A.P. (1998) Marine incursions into South America. *Nature*, **396**, 421-422.

Loveland, T.R. & Merchant, J.W. (2004) Ecoregions and ecoregionalization: geographical and ecological perspectives. *Environmental management*, **34**, S1-S13.

Mackinnon, J. (1991) *Field guide to the birds of Java and Bali*. Gadjah Mada University Press, Yogyakarta.

Manly, B.F.J. (1994) *Multivariate Statistical Methods: A Primer*, 2nd edn. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton.

Menger, J.S. (2011) *Fatores determinantes da distribuição de aves no interflúvio Purus-Madeira*. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas.

MME - Ministério de Minas e Energia. (2013) *Balanco Energético Nacional (BEM)*. MME, Brasília.

Moore, R.P., Robinson, W.D., Lovette, I.J. & Robinson, T.R. (2008) Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters*, **11**, 960-968.

- Naka, L.N. (2011) Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography*, **38**, 681-696.
- Naka, L.N., Cohn-Haft, M., Whittaker, A., Barnett, J.M., & Torres, M.D.F. (2007) Avian biogeography of Amazonian flooded forests in the Rio Branco Basin, Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology*, **119**, 439-449.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867-878.
- Newton, I. (2008) *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, Elsevier, London.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2013) *Package 'vegan', Community Ecology Package*, version 2.0-10. Disponível em <http://cran.r-project.org/>
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramnayake, E.D., Burguess, N.O., Omernik, J.M. (1987) Ecoregions of the conterminous United States. *Annals of the Association of American geographers*, **77**, 118-125.
- Omerik, J.M. (1995) Ecoregions: a spatial framework for environmental management. *Biological assessment and criteria: Tools for water resource planning and decision making* (ed. by W. Davis & T.P. Simon), pp. 49-62. Lewis Publishing, Boca Raton.
- O'Neill, J.P., Lane, D.F. & Naka, L.N. (2011) A cryptic new species of thrush (Turdidae: Turdus) from western Amazonia. *The Condor*, **113**, 869-880.
- Pacheco, J.F. (1995) New distributional records for some birds from várzea forest at Mamirauá Reserve, western Brazilian Amazonia. *Ararajuba*, **3**, 83-87.

Patton, J.L., Da Silva, M.N.F. & Malcolm, J.R. (2000) Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-306.

Peres, C.A., Patton, J.L. & da Silva, N.F. (1996) Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologica*, **67**, 113-124.

Pomara, L.Y., Ruokolainen, K. & Young, K.R. (2013) Avian species composition across the Amazon River: the roles of dispersal limitation and environmental heterogeneity. *Journal of Biogeography*. doi:10.1111/jbi.12247

Qian H., Ricklefs R.E. & White P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, **8**, 15-22.

Rabinovich, J.E. & Eduardo H.R. (1975) Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography*, **2**, 141-157.

RADAM BRASIL. (1978) *Folhas SB.20 Purus: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra*. Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Levantamento de Recursos Naturais, Rio de Janeiro.

Räsänen, M.E., Linna, A.M., Santos, J.C.R. & Negri, F.R. (1995) Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, **269**, 386-390.

R Development Core Team (2011) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em <http://www.R-project.org>

- Remsen Jr., J.V. & Parker III, T.A. (1983) Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica*, **15**, 223-231.
- Rodrigues, E.B., Aleixo, A. Whittaker, A. & Naka, L.N. (2013) Molecular systematics and taxonomic revision of the Lineated Woodcreeper complex (*Lepidocolaptes albolineatus*: Dendrocolaptidae), with description of a new species from southwestern Amazonia. *Handbook of the Birds of the World* (ed. by J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal & D.A. Christie), pp. 248-252, v. 17. Lynx Edicions, Barcelona.
- Ron, S.R. (2000) Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 379-402.
- Rosenberg, G.H. (1990) Habitat specialization and foraging behavior by birds of Amazonian river islands in northeastern Peru. *Condor*, **92**, 427-443.
- Sick, H. (1967) Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. *Atas Simpósio Biota Amazônia, Zool*, **5**, 495-520.
- Soininen J., McDonald R. & Hillebrand H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3-12.
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A., Moskovits, D.B. (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Straube, F.C. & Bianconi, G.V. (2002) Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, **8**, 150-152.

Thompson R. & Townsend C. (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 476-484.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.

Ulrich, W. & Gotelli, N.J. (2007) Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, **88**, 1824-1831.

Valente, R.D.M. (2006) *Padrões espaciais em comunidades de aves amazônicas*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi/Universidade Federal do Pará, Belém, Pará.

Van Roosmalen, M.G.M., Van Roosmalen, T., Mittermeier, R.A. & Fonseca, G.A.B. (1998) A new and distinctive species of marmoset (Callitrichidae, Primates) from the lower Rio Aripuanã, state of Amazonas, central Brazilian Amazonia. *Goeldiana Zoologia*, **22**, 1-27.

Van Roosmalen, M.G.M., Van Roosmalen, T., Mittermeier, R.A. (2002) A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus vernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotropical Primates*, **10**, 1-52.

Vasconcelos, H.L., Vilhena, J.M.S., Facure, K. & Albernaz, A.L. (2010) Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography*, **37**, 432-440.

Venticinque, E.M., Rego, F.N.A.A., Brescovit, A.D., Rheims, C.A. & Ruiz, G.R.S. (2007) A araneofauna (Arachnida, Araneae) das várzeas do Rio Amazonas: padrões de distribuição e estado do conhecimento atual. *Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas* (org. por A. Albernaz), pp. 179-198. IBAMA/PróVárzea, Manaus.

Wallace, A.R. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **20**, 107-110.

Webb, S.D. (1995) Biological implications of the middle Amazon seaway. *Science*, **269**, 361-362.

Whitney, B.M., Isler, M.L, Bravo, G.A., Aristizabal, N., Schunck, F., Silveira, L.F., Piacentini, V.Q., Cohn-Haft, M. & Rego, M.A. (2013) A new species of ant bird in the *Hypocnemis cantator* complex from the Aripuana-Machado interfluvium in central Amazonian Brazil. *Handbook of the Birds of the World* (ed. by J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D.A. Christie), pp. 282-285, v. 17. Lynx Edicions, Barcelona.

Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.

Wright, D.H. & Reeves, J.H. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**, 416-428.

WWF - World Wildlife Fund (2001) Ecoregions. Disponível em <http://www.worldwildlife.org>

Zhou, Y., Narumalani, S., Waltman, W.J., Waltman, S.W., Palecki, M.A. (2003) A GIS-based spatial pattern analysis model for ecoregion mapping and characterization. *International Journal of Geographic Information Science*, **17**, 445-462.

ANEXO

Author Guidelines

Diversity and Distributions publishes papers that deal with conservation biogeography which is defined as "the application of biogeographical principles, theories, and analyses to problems regarding biodiversity conservation" (Whittaker *et al.* 2005; *Diversity and Distributions*, 16, 313-320).

Authors considering submitting a paper to *Diversity and Distributions* are encouraged to read THIS EDITORIAL for details on topics that are appropriate for the journal.

Manuscript preparation and submission

Diversity and Distributions requires online submission of manuscripts at <http://mc.manuscriptcentral.com/ddi>. Submission online is an intuitive, step-by-step process. By submitting online, you will benefit from quicker peer-review, web-based manuscript tracking, online reviewing and faster response. You will need your manuscript and figures in a digital format. When submitting, authors should upload a single file that contains all text (including a short running title, references, tables, figure captions and appendices) and figures which should be in the same document, at the end of the document and NOT embedded in the main text.

All enquiries should be directed to:

Prof. David M. Richardson
Centre for Invasion Biology (CIB)
Department of Botany and Zoology
Stellenbosch University
Private Bag X1
Matieland 7602
South Africa

Tel: +2782 902-9024

Fax: +2721 808-2995

E-mail: rich@sun.ac.za

CIB website: www.sun.ac.za/cib

Abbreviations and units

SI units (metre, kilogram, etc.) are essential. Statistics and measurements should be given in figures, i.e. 10†mm, except where the number begins the paragraph. When the number does not refer to a unit of measurement, it is spelt out, except where the number is greater than 10. A list of preferred abbreviations and naming conventions is available here.

Tables

Tables must be positioned on separate sheets, numbered consecutively (Table 1, Table 2, etc.) and grouped together after the References. Column headings should be brief: with units of measurement in parentheses. Tables should be typed as text, using 'tabs' (not spaces) to align columns. The use of table editors should be avoided. Do not use graphics software to create tables.

Methods

Please ensure that this section is entitled 'METHODS', and not 'MATERIALS AND METHODS'.

Figures, Illustrations and Maps

All illustrations (including photographs) are classified as figures and should be numbered consecutively (Fig. 1, Fig. 2, etc.), and grouped together after the Tables – they should NOT be embedded in the text.

References

We recommend the use of a tool such as EndNote for reference management and formatting. [Click here to download the most up to date EndNote reference style for *Diversity and Distributions*.](#)

References should be made by giving the author's name with the year of publication in parentheses.

When reference is made to a work by three authors or more, only the first name and *et al.* should be given in the citation.

All authors' names should be listed in the reference itself.

If several papers by the same author and from the same year are cited, a, b, c, etc., should be inserted after the year of publication. References must be listed in alphabetical order at the end of the paper in the following standard form:

Cox, C. B. & Moore, P. D. (1999) *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, 6th edn. Blackwell Science Ltd, Oxford.

May, R.M. (1994) The effects of spatial scale on ecological questions and answers. *Large-scale ecology and conservation biology* (ed. by P.J. Edwards, R.M. May and N.R. Webb), pp. 1-17. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Prentice, I.C., Guiot, J., Huntley, B., Jolly, D. & Cheddadi, R. (1996) Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics*, **12**, 185-194.

Please note that titles of journals should be written in full.

Unpublished data, works in preparation and papers submitted but not yet accepted may be cited in the text, giving the author's initials and surname, but should *not* be included in the reference list.