



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



SARA MIRANDA ALMEIDA

Efeitos ecológicos e evolutivos nos padrões de diversidade de aves na Amazônia

Belém, 2018

SARA MIRANDA ALMEIDA

Efeitos ecológicos e evolutivos nos padrões de diversidade de aves na Amazônia

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Zoologia. Área de concentração: Biodiversidade e Conservação. Linha de Pesquisa: Ecologia Animal.

Orientador: Dr. Marcos Pérsio Dantas Santos

Instituto de Ciências Biológicas (ICB – UFPA)

Belém, 2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- A447e Almeida, Sara Miranda
Efeitos ecológicos e evolutivos nos padrões de diversidade de aves na Amazônia / Sara Miranda Almeida.
— 2018
140 f. : il. color
- Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.
Orientação: Prof. Dr. Marcos Pêrsio Dantas Santos
1. atributos funcionais. 2. biogeografia funcional. 3. linhagens. 4. rios como barreiras. 5. savanas
amazônicas. I. Santos, Marcos Pêrsio Dantas, *orient.* II. Título

CDD 507.2081

FOLHA DE APROVAÇÃO

SARA MIRANDA ALMEIDA

Efeitos ecológicos e evolutivos nos padrões de diversidade de aves na Amazônia

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Zoologia, sendo a COMISSÃO JULGADORA composta pelos seguintes membros:

Prof. Dr^a. BÁRBARA DUNCK OLIVEIRA
Universidade Federal do Pará (UFPA), Belém-PA

Prof. Dr. EDSON GUILHERME DA SILVA
Universidade Federal do Acre (UFAC), Rio Branco-AC

Prof. Dr^a. FERNANDA DE PINHO WERNECK
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus-AM

Prof. Dr. JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO
Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia-GO

Prof. Dr. MARIO COHN-HAFT
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus-AM

Prof. Dr. RAFAEL PEREIRA LEITÃO
Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte-MG

Prof. Dr. ROGÉRIO ROSA DA SILVA
Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém-PA

Aprovada em: 20 de setembro de 2018.

Local de defesa: Belém, PA.

Ao meu fã nº1, meu querido pai, Sr. Sebastião Almeida,
Dedico.

Eu fui aparelhado para gostar de passarinhos.

Tenho abundância de ser feliz por isso.

(Manoel de Barros, O Apanhador de Desperdícios)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer às seguintes instituições e pessoas que foram importantes para o desenvolvimento do meu doutorado:

À Universidade Federal do Pará pela oportunidade de cursar o doutorado e à Pró-reitoria de Pesquisa e Pós-graduação pelo Programa de Apoio à Publicação Qualificada (PAPQ) que fornece recursos para tradução de manuscritos e para taxas de publicação.

À CAPES pela concessão da bolsa de doutorado, incluindo os quatro meses adicionais que tive em função da maternidade. Esse tempo foi muito importante para eu manter o foco e reorganizar minha rotina. Ao Programa Nacional de Cooperação Acadêmica (Procad) da Capes pelo qual tive oportunidade de ficar dois meses na Universidade Federal de Goiás (UFG), em Goiânia, aprendendo e discutindo um pouco mais sobre diversidade filogenética e funcional.

Ao meu orientador Dr. Marcos Pérsio pela orientação, disposição, confiança no meu trabalho e por ter sido tão compreensivo e humano. Obrigada, professor!

Ao Dr. Leandro Juen pelo incentivo, pelas discussões, por ter me convidado a tentar o doutorado em Belém (e me apresentado o Marcos), e a escrever um projeto de tese com diversidade filogenética e funcional (eu não tinha muita noção do que era! rsrs). Obrigada pela confiança, fessor!

Ao Dr. Marcus Cianciaruso da UFG pelas discussões, sugestões, e por ter me apresentado o artigo da Gerhold et al. (2015) que me fez mudar praticamente tudo o que eu tinha pensado inicialmente para os meus capítulos (risos).

Agradeço ao Dr. Fernando Sobral pelas discussões, paciência, humildade no período que fiquei na UFG, e ao Dr. Leandro Maracahipes por ter me hospedado em sua casa durante esse período. Muito obrigada, meninos!

Ao Dr. Leandro da Silva Duarte pelas discussões e esclarecimentos durante o seminário do PPGZool e por ter contribuído para o meu segundo artigo.

À minha banca de qualificação Dra. Tereza Giannini, Dr. Rogério Rosa e Dr. Alexandre Aleixo por terem ajudado na melhoria da minha tese.

Aos(as) doutores(as) avaliadores(as) da minha tese Bárbara Dunck, Rogério Rosa, Edson Guilherme, Fernanda Werneck, Mario Conh-Haft, Rafael Leitão e José A. Diniz Filho. Muito grata pela disponibilidade! Fiquei muito lisonjeada por terem participado da avaliação e pelas ótimas contribuições.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Ecologia e Conservação e do Museu de Zoologia da UFPA pela convivência, amizade, risadas, cafezinhos, bolos de aniversário, discussões, envio de *scripts* e de *shapefiles*: Erlane Cunha, Naraiana Benone, Leandro Brasil, Fernando Carvalho, Thiely

Garcia, Ana Luiza Andrade, Maria Pinheiro (Shakira), Gilberto Nepomuceno, Bruno Prudente, Tiago Begot.

Por fim, eu agradeço imensamente às minhas famílias: à minha família de sempre (Pai, Sandra, Antônio, José Carlos e José Almeida) por todo incentivo, compreensão, apoio financeiro e emocional para eu seguir em frente. Vocês são minha base, meu orgulho! À minha nova família, Raphael Ligeiro e Benjamim. Ao Raphael por ser tão companheiro, generoso, paciente, por ler e discutir minha tese comigo e minhas ideias. Ao Benjamim por ser um filho tão maravilhoso e tranquilo, que eu também ficava tranquila em deixá-lo para ir à UFPA. Amo muito todos vocês!

Enfim, posso dizer que fui feliz durante meu doutorado, por tudo que aprendi e pelas pessoas que participaram dessa etapa da minha vida. Peço desculpas, se por falha de memória, esqueci de agradecer alguém. Muito obrigada, gente linda!

SUMÁRIO

ABSTRACT	11
RESUMO	12
INTRODUÇÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21
CAPÍTULO 1	28
ABSTRACT.....	30
INTRODUCTION	31
MATERIAL AND METHODS	34
RESULTS	39
DISCUSSION	44
REFERENCES	48
SUPPORTING INFORMATION	57
CAPÍTULO 2	74
RESUMO.....	76
INTRODUÇÃO.....	77
MÉTODOS.....	79
RESULTADOS.....	84
DISCUSSÃO.....	88
REFERÊNCIAS.....	95
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	103
ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O DOUTORADO	112
CONCLUSÕES GERAIS	113
ANEXOS	114
ANEXO 1 – Normas da Revista <i>Ecology and Evolution</i>	114
ANEXO 2 – Normas da Revista <i>Journal of Biogeography</i>	124

Ecological and evolutionary effects on the bird diversity patterns in the Amazon

ABSTRACT

Studies covering phylogenetic and functional diversity have been increasingly used to explain patterns of species diversity and organization of biological assemblages, constituting complementary tools to the traditional taxonomic approach (e.g. species richness). Biogeographical knowledge may also contribute to the understanding of these patterns, since the geographical distribution of different taxa depends on historical processes related to dispersion and speciation, in this manner influencing the formation of regional pools of species. In this thesis we evaluated the influence of historical processes and environmental factors on the diversity of Amazon bird assemblages. We compiled compositional data from 80 bird assemblages, 12 in savannas and 68 in *terra firme* forests, totaling 878 species. In Chapter 1 we evaluated the phylogenetic and functional diversity of passerine birds (Passeriformes order) considering two factors: the biogeographical history of each suborder (Passeri and Tyranni) and the habitat type (forest and savanna). We verified the importance of the different habitats for the maintenance of bird diversity since, although Amazonian savannas present low species richness when compared to forests, this habitat presents assemblages with unique combinations of ecological traits and specific lineages. We showed through the results found in this chapter that the greater functional diversity of Passeri assemblages in both habitats and the greater phylogenetic diversity of Tyranni in *terra firme* forests are related to the biogeographic history of each suborder and their adaptation to the habitat. In Chapter 2, we assessed the contribution of Amazonian biogeographic regions (a.k.a., endemism areas) and climatic variables to species composition and to the phylogenetic structure of canopy and forest understory bird assemblages. We hypothesized that differences in species composition are greater between interfluves for understory bird assemblages, which are composed of species with lower dispersion capacity, than for canopy birds. In this chapter, we found that the understory bird assemblages were more influenced by biogeographic barriers than canopy birds, corroborating our hypothesis. The climatic variables were important to explain the species diversity and phylogenetic structure of both groups. With the results generated in this thesis I concluded that the Amazonian bird diversity is result of processes related to biogeographic history, ecological traits of species, and environmental conditions.

Keywords: ecological traits; functional biogeography; lineages; riverine barrier hypothesis; Amazonian savannas

Efeitos ecológicos e evolutivos nos padrões de diversidade de aves na Amazônia

RESUMO

Estudos abrangendo diversidade filogenética e funcional têm sido cada vez mais utilizados para explicar os padrões de diversidade e organização de assembleias biológicas, constituindo ferramentas complementares à abordagem tradicional de avaliação de diversidade taxonômica (p.ex. riqueza de espécies). O conhecimento biogeográfico também pode contribuir para o entendimento desses padrões, uma vez que a distribuição geográfica de diferentes *taxa* depende de processos históricos relacionados à dispersão e à especiação e, dessa forma influenciando a formação dos *pools* regionais de espécies. Nesta tese avaliamos a influência de processos históricos e de fatores ambientais sobre a diversidade de assembleias de aves amazônicas. Compilamos dados da composição de 80 assembleias de aves, 12 em savanas e 68 em florestas de *terra firme*, totalizando 878 espécies. No Capítulo 1 avaliamos a diversidade filogenética e funcional de aves Passeriformes considerando dois fatores: a história biogeográfica de cada subordem (Passeri e Tyranni) e o tipo de habitat (floresta e savana). Verificamos a importância dos distintos habitats para a manutenção da diversidade de aves uma vez que, embora as savanas amazônicas apresentem baixa riqueza de espécies quando comparadas às florestas, este habitat possui assembleias com combinações únicas de atributos funcionais e linhagens específicas. Os resultados encontrados nesse capítulo evidenciaram que a maior diversidade funcional de Passeri em ambos os habitats e a maior diversidade filogenética de Tyranni em floresta de terra firme está relacionada à história biogeográfica de cada subordem e de sua adaptação ao tipo de habitat. No Capítulo 2 testamos a contribuição das regiões biogeográficas da Amazônia (i.e., áreas de endemismo) e de variáveis climáticas para a composição de espécies e para a estrutura filogenética de assembleias de aves do dossel e do sub-bosque. Hipotetizamos que deve haver maior diferença na composição de espécies entre os interflúvios para as assembleias do sub-bosque, que são compostas por espécies com menor capacidade de dispersão, do que para as aves do dossel. Nesse capítulo, encontramos que as assembleias do sub-bosque foram mais influenciadas pelas barreiras biogeográficas do que as do dossel, corroborando nossa hipótese. As variáveis climáticas foram importantes para explicar a diversidade de espécies e para estrutura filogenética de ambos os grupos de aves. Com os resultados gerados nessa tese concluo que a diversidade de aves na Amazônia é resultado de processos relacionados à história biogeográfica, das características ecológicas das espécies e das condições ambientais.

Palavras-chave: atributos funcionais; biogeografia funcional; linhagens; rios como barreiras; savanas amazônicas

INTRODUÇÃO GERAL

Diversidade alfa e beta

Entender os padrões de diversidade é o objetivo central em ecologia de comunidades e é essencial para a biologia da conservação (Chave et al. 2007). A diversidade alfa e a diversidade beta são dois aspectos da diversidade taxonômica bem estudados (Krebs 1999) e consideram, principalmente, a quantidade de espécies, o número de indivíduos e a composição de espécies de uma assembleia. A diversidade alfa é a diversidade local, frequentemente mensurada como o número de espécies numa determinada área (Whittaker 1972). A diversidade beta, por sua vez, é uma medida de como a composição de espécies difere entre assembleias de diferentes locais, e pode ser resultado de dois fenômenos: 1) *turnover*, ou substituição de espécies, e 2) aninhamento, onde assembleias com menor número de espécies são subconjuntos de assembleias mais ricas (Baselga 2010). Quanto menos espécies as diferentes assembleias compartilham, mais alta é a diversidade beta (Whittaker 1972). Dessa maneira, muito de nosso entendimento sobre os padrões de diversidade são provenientes de análises de diversidade taxonômica, principalmente riqueza de espécies e diversidade beta (Arnan et al. 2016).

Diversidade funcional

A diversidade funcional foi criada como uma classificação alternativa para mensurar a importância das espécies em uma assembleia, assim como para entender a influência da biodiversidade sobre funções ecossistêmicas específicas (Laureto et al. 2015). Tilman et al. (1997) foram os primeiros a usar o termo “diversidade funcional” e consideraram essa medida como o número de grupos funcionais em uma comunidade. No entanto, essa forma de calcular a diversidade funcional possui limitações, uma vez que ela é calculada a partir da formação de grupos de espécies por um critério arbitrário (Cianciaruso et al. 2009). Atualmente, as medidas de diversidade funcional são calculadas a partir da dispersão de pontos (espécies) em um espaço n-dimensional de características funcionais (Petchey & Gaston 2006) ou pela distância entre os nós que separam as espécies em um dendrograma funcional (Webb 2000).

A diversidade funcional estima as diferenças entre os organismos a partir de características (atributos funcionais ou “*traits*”) que potencialmente influenciam no funcionamento do ecossistema e das comunidades, dessa maneira, essa medida de diversidade está diretamente relacionada aos nichos das espécies (Tilman 2001, 2004). Os atributos funcionais são características morfológicas (e.g., massa corporal, tamanho de bico, forma da nadadeira), fisiológicas (e.g., evapotranspiração),

reprodutivas (e.g., migratório/sedentário) ou comportamentais (e.g., estratégias de forrageamento) dos organismos que se relacionam às suas tolerâncias ambientais e à competição por recursos (Tilman 2001; Petchey & Gaston 2002, 2006). Violle et al. (2007) argumenta que essas características impactam indiretamente o *fitness* dos organismos através de seus efeitos sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência. Tais atributos tendem a mudar entre diferentes ambientes como reflexo de diferentes pressões seletivas e requerimentos ecológicos dos organismos (Van Rensburg et al. 2002; Violle et al. 2014).

A diversidade funcional pode ser usada para explicar respostas do ecossistema a mudanças globais, incluindo perda de biodiversidade (Cadotte et al. 2011; Naeem et al. 2012). Também permite entender as habilidades competitivas das espécies e seus padrões de coocorrência, as regras de montagem de assembleias, e o papel de diferentes características ecológicas sobre o funcionamento do ecossistema (Laureto et al. 2015). Pesquisas fornecem apoio científico à ideia de que a manutenção de uma alta diversidade biológica estabiliza o funcionamento dos ecossistemas (Naeem et al. 2012). A conservação da biodiversidade garante funções ecossistêmicas que, por sua vez, garantem serviços ecossistêmicos que beneficiam a humanidade (Hooper et al. 2005; Naeem et al. 2012).

Diversidade filogenética

A diversidade filogenética é uma medida que incorpora as relações filogenéticas das espécies, refletindo a história evolutiva acumulada de uma comunidade, e permite compreender como os padrões de coexistência levam à diversificação do *pool* de linhagens de determinado local (Webb et al. 2002; Gerhold et al. 2015). Medidas clássicas de diversidade (e.g. riqueza de espécies) possuem a limitação de que as espécies são tratadas como unidades independentes, quando de fato elas ainda são ligadas através de relações filogenéticas (Hayes & Sewlal 2004).

Diversos estudos têm usado padrões filogenéticos para determinar o processo determinístico estruturador de uma comunidade, se filtros ambientais ou competição (e.g. Kembel & Hubell 2006; He et al. 2018). Nesse sentido, padrões de agrupamento filogenético entre espécies coocorrentes em uma comunidade indicariam que a filtragem ambiental estaria estruturando a comunidade, enquanto a dispersão filogenética seria interpretada como resultado das interações bióticas interespecíficas (competição/similaridade limitante) (Swenson et al. 2012). Essa tendência sugere que espécies mais próximas filogeneticamente são mais similares ecologicamente (e.g., guilda trófica, preferências de hábitat) (Webb et al. 2002). No entanto, Gerhold et al. (2015) alertam que a filogenia não pode ser utilizada como um simples *proxy* para a interpretação de processos ecológicos. Ao invés disso, os ecólogos devem investigar como a coexistência entre as espécies pode controlar a macroevolução do *pool* de linhagens local, por exemplo, através da competição entre parentes próximos, e como a

macroevolução dentro do *pool* de linhagem local pode controlar a coexistência de espécies, por exemplo, através da origem de parentes próximos que potencialmente podem competir (Gerhold et al 2015).

Diversos fatores podem determinar a distribuição geográfica de um clado (i.e., um agrupamento que inclui um ancestral comum e todos os descendentes desse ancestral), tais como o nicho ecológico ancestral, o centro de dispersão geográfica, a competição e a quantidade de tempo decorrido desde a origem do clado (Wiens & Donoghue 2004). No entanto, um dos grandes desafios é quantificar a importância relativa desses fatores na determinação da distribuição dos clados em grande escala (Wiens & Donoghue 2004).

Faith (1992) foi o primeiro a propor uma medida de diversidade filogenética baseada na idade da especiação, conhecida como índice PD (do inglês, *Phylogenetic Diversity*). No entanto, para obter uma boa estimativa da diversidade filogenética da comunidade o cálculo da PD de grandes assembleias requer que o DNA de todas as espécies ocorrentes nas mesmas seja sequenciado, o que muitas vezes é impraticável (Webb 2000; Cianciaruso et al. 2009). Uma forma alternativa é considerar a topologia da árvore filogenética, onde o parentesco entre duas espécies pode ser estimado pelo número de nós ou ligações que as separam (Webb 2000; Ricotta 2004). Webb (2000) propôs duas medidas de diversidade filogenética que usam o número de nós para separar os *taxa* em uma filogenia: o MPD (*Mean Pairwise Distance*) que quantifica a distância filogenética média entre todos os pares de espécies de uma mesma assembleia, e o MNTD (*Mean Nearest Taxon Distance*) que consiste na distância filogenética entre cada uma das espécies da assembleia para sua espécie vizinha mais próxima na filogenia com a qual coocorre (Webb 2000; Webb et al. 2002).

Muitas discussões e teorias sobre diversidade filogenética e funcional de assembleias biológicas foram construídas com base em comunidades de plantas (e.g. Webb 2000; Díaz & Cabido 2001; Cavender-Bares et al. 2004), uma vez que são organismos sésseis e fáceis de observar (Vamosi et al. 2009) e que possuem fortes associações a gradientes ambientais. No entanto, nos últimos anos um crescente número de estudos tem incorporado filogenias e/ou atributos funcionais em estudos com comunidades animais, especialmente aves (e.g. Brum et al. 2012; Almeida et al. 2016, 2018; Sobral et al. 2014, 2016; Almeida et al. 2017). Esses avanços são possíveis porque as aves constituem um dos grupos melhor estudados quanto à sua taxonomia e biologia básica, constituindo bons modelos para testes de hipóteses. Além disso, sua importância para o funcionamento dos ecossistemas é bem reconhecida (Şekercioğlu 2006; Wilman et al. 2014) pois contribuem para uma ampla gama de serviços, incluindo polinização (Bawa 1990), dispersão de sementes (Emer et al. 2018) e predação (Perfecto et al. 2004), e suas relações evolutivas são relativamente bem compreendidas (Jetz et al. 2012, 2014).

Biogeografia da Amazônia e hipóteses de diversificação

A Amazônia é a maior e mais diversa área de floresta tropical do mundo (Silva 2005) e constitui a principal fonte de biodiversidade nos neotrópicos, provendo cerca de 2.800 linhagens de plantas e vertebrados para outros biomas neotropicais ao longo de dezenas de milhões de anos (Antonelli et al. 2018). Essa região é formada por ambientes com influência direta de inundações periódicas causadas pelo transbordamento de rios, como as florestas de várzeas e igapós, e por vegetação não inundável, como as florestas de *terra firme* e as savanas. Cerca de 80% da Amazônia brasileira é formada por florestas de *terra firme* (Pires & Prance 1985), fitofisionomia que apresenta árvores de grande porte (23-32m) e alta diversidade e variação na composição, distribuição e densidade das espécies vegetais (Oliveira & Mori 1999; Lima Filho et al. 2001; Pitman et al. 2001). Por outro lado, as savanas ocupam entre três e quatro por cento dessa região e compreendem áreas de diferentes tamanhos inseridas na matriz de habitats florestais (Pires & Prance 1985). Ao contrário das florestas, as savanas apresentam fitofisionomias naturalmente mais abertas, constituindo um mosaico de vegetação composto por gramíneas, arbustos e árvores esparsas de pequeno porte (Haffer 1969; Silva & Bates 2002).

Diversas hipóteses biogeográficas foram propostas para explicar a grande biodiversidade na Amazônia e, de maneira geral, elas destacam os processos que limitam a dispersão das espécies através de barreiras ambientais e físicas, sejam as disjunções causadas por mudanças ambientais pretéritas, conforme preconizado na hipótese dos refúgios do Pleistoceno (*Refuge hypothesis*, Haffer 1969, 1974; Ab'Saber 1977; Sarmiento 1983), ou os grandes rios atuando como barreiras físicas na separação de populações de espécies (*River hypothesis*, Wallace 1852; Ayres & Clutton-Brock 1992).

De acordo com a teoria dos refúgios, as flutuações climático-vegetacionais dos períodos Terciário e Quaternário levaram à separação de populações de animais e de plantas em refúgios florestais durante os períodos secos e frios, em que as savanas dominaram a paisagem amazônica. Nos períodos úmidos interglaciais ocorreu expansão florestal e contração das áreas ocupadas por savanas, formando os enclaves de savana atuais em meio à matriz florestal (Haffer 1969, 1985). A magnitude dessas oscilações climáticas também tem sido sugerida como um direcionador da estrutura e da diversidade das assembleias biológicas, especificamente para a riqueza e endemismo de espécies (Sandel et al. 2011; Kissling et al. 2012; Capurucho et al. 2013; Matos et al. 2016).

Hoorn et al. (2010) argumentam que a diversidade atual da biota amazônica tem origem mais ancestral do que se pensava previamente, sendo que o surgimento de muitos taxons estão relacionados ao soerguimento da cordilheira dos Andes nos últimos 65 milhões de anos, durante o Cenozóico. Dessa maneira, esse evento foi crucial na evolução das paisagens da Amazônia, uma vez que os padrões de drenagens dos rios alteraram continuamente, o que gerou uma variedade de pressões sobre

os organismos para se adaptarem às condições de mudança em uma multiplicidade de formas (Hoorn et al. 2010).

Outros autores defendem que o atual sistema de drenagem da Amazônia foi estabelecido há, aproximadamente, dois ou três milhões de anos, durante o Plio-Pleistoceno (Campbell et al. 2006; Latrubesse et al. 2010). Os grandes rios têm sido reconhecidos como importantes para os padrões de distribuição e diversificação de diversos grupos de vertebrados terrestres, separando populações de espécies e permitindo a diferenciação das espécies através da limitação do fluxo gênico (Wallace 1852; Ayres & Clutton-Brock 1992; Haffer 2008; Ribas et al. 2012). Wallace (1852) foi o primeiro a hipotetizar sobre o papel dos grandes rios para a diversidade na Amazônia, observando que os mesmos limitavam a distribuição de espécies, referindo-se especialmente a macacos, mas também observou o mesmo padrão para aves e insetos. Os interflúvios dos grandes rios delimitam as unidades biogeográficas da Amazônia, as chamadas áreas endemismo (Cracraft 1985; Morrone & Crisci 1995; Silva 2005), as quais representam a heterogeneidade composicional de uma ampla gama de táxons terrestres e fornecem um quadro para priorização de conservação da biodiversidade (Silva 2005; Naka 2010; Boubli et al. 2015). Atualmente são reconhecidas nove áreas de endemismos (AEs) na Amazônia: Guiana (interflúvio entre os rios Amazonas e Negro), Napo (rios Solimões e Japurá), Imeri (rios Negro e Japurá), Inambari (rios Solimões e Madeira), Rondônia (rios Madeira e Tapajós), Tapajós (rios Tapajós e Xingu), Xingu (rios Xingu e Tocantins), Belém (rios Tocantins, Amazonas e Pindaré) (Silva 2005), e Jaú, entre os rios Negro e Solimões (Borges & Silva 2012).

Trabalhos de ecologia de comunidades revelaram a importância dos grandes rios amazônicos para a distribuição e diversidade beta de libélulas (Juen & De Marco 2012; Brasil et al. 2018) e para assembleias de sapos (Dias-Terceiro et al. 2015) e lagartos (Moraes et al. 2016). No entanto, os mesmos não constituem barreiras importantes para a estrutura de comunidades de cupins (Dambros et al. 2016). Ribas et al. (2012), estudando a evolução de um grupo de aves amazônicas florestais, encontraram forte evidência da evolução da drenagem dos rios como fator gerador da diversidade de espécies e afirmam que a teoria dos rios como barreiras se aplica, principalmente, a linhagens de aves típicas de florestas de *terra firme*. No entanto, avaliando assembleias de aves, Oliveira et al. (2017) não reconheceram a importância dos grandes rios para a delimitação atual das áreas de endemismos na Amazônia, e identificaram novas áreas de endemismos, das quais se destacou a região dos Tepuis, que foi dividida em duas outras áreas: a região de terras altas e as formações savânicas. Esses autores consideram que outros fatores físicos e a variação altitudinal podem ser responsáveis pela regionalização da biota amazônica e não os grandes rios. Nessa mesma linha de pensamento, Santorelli Jr. et al. (2018) analisaram 1952 espécies facilmente detectáveis (detectabilidade > 50%) de 14 grupos taxonômicos, incluindo aves, ao longo do rio Madeira, que separa as áreas de

endemismos Inambari e Rondônia, e encontraram que esse rio não limita a distribuição de 99% das espécies estudadas, refutando a hipótese dos rios.

Dessa maneira, ainda são necessários mais estudos que investiguem os fatores responsáveis pela grande biodiversidade na Amazônia, especialmente em relação à diversidade de assembleias.

Relações e integração entre ecologia, biogeografia e evolução

Os padrões e processos de organização espacial dos organismos podem ser inferidos a partir da distribuição geográfica das espécies no espaço através do tempo, sendo estudados pela biogeografia (Nelson & Platnick 1981). Um novo e emergente campo da ecologia, a biogeografia funcional, estuda a distribuição de linhagens e de atributos funcionais das espécies ligando as funções dos organismos aos seus ambientes (Violle et al. 2014). Essa ciência provê ideias e ferramentas que ajudam a explicar os gradientes de diversidade, incluindo a diversidade de espécies e as diversidades funcional e filogenética (Wiens & Donoghue 2004; Violle et al. 2014).

Sabe-se que a organização das comunidades é determinada não apenas pelo ambiente atual e por interações biológicas, mas também pela história evolutiva dos clados que compõem as comunidades e pelo histórico biogeográfico da região (Kissling et al. 2012). Os processos biogeográficos de larga escala determinam o banco regional de espécies a partir dos quais as assembleias são formadas (Cracraft 1985; Ricklefs & Schluter 1993). Dessa maneira, a distribuição geográfica de diferentes *taxa* depende de processos históricos promovendo a dispersão de espécies em uma região e especiação *in situ* (Cavender-Bares et al. 2009; Wiens & Donoghue 2004), e que influenciam diretamente os potenciais clados colonizadores (Jønsson et al. 2015).

Os processos ecológicos operando em pequenas escalas (filtros ambientais, diferenças na disponibilidade de recursos entre habitats, interações entre as espécies) determinam a composição de espécies de assembleias locais (Hughes & Eastwood 2006; Lamarre et al. 2016). A biogeografia pode utilizar a ecologia de comunidades para elucidar como os processos locais influenciam nos processos regionais e como os processos ecológicos moldam a filogenia e a distribuição atual da vida na terra (padrões macroecológicos) através do tempo evolutivo (Carlucci et al. 2015; Gerhold et al. 2015). Os avanços da ecologia filogenética de comunidades têm permitido incorporar dados e métodos para avaliar o papel da evolução na estrutura das assembleias ecológicas e, por sua vez, examinar a influência das interações ecológicas nos processos de especiação e adaptação (Cavender-Bares 2009). Esses avanços têm ocorrido graças à disponibilidade de informação filogenética confiável para muitas linhagens, à disponibilidade de dados de ocorrência de espécies e dados funcionais e ambientais associados, à possibilidade de computar modelos nulos e ao rápido crescimento de novas ferramentas estatísticas e da informática para a realização de testes estatísticos (Cavender-Bares 2009).

OBJETIVOS E HIPÓTESES

Pesquisas sobre como as espécies se distribuem em áreas com tal complexidade histórica e ecológica como a Amazônia são essenciais para a compreensão da dinâmica evolutiva e ecológica que deu origem e ajuda a manter grande parte da diversidade de organismos em ecossistemas tropicais (Rosenweig, 1995). O objetivo geral da tese foi avaliar a importância de fatores ecológicos e evolutivos para a diversidade de aves amazônicas.

A tese é composta de dois artigos científicos. No primeiro artigo intitulado “*The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon*”, publicado no periódico *Ecology and Evolution*, avaliei de que maneira a história de ocupação do continente sul americano pelas duas subordens de Passeriformes pode ter influenciado nos padrões atuais de diversidade funcional e filogenética dessas subordens em savanas e florestas. Para tal, testei as seguintes hipóteses: 1) Em áreas de floresta, assembleias de Tyranni devem revelar maior diversidade funcional e filogenética do que assembleias de Passeri devido ao longo período de colonização desse hábitat pelos Tyranni. 2) Em savanas, assembleias de Passeri devem ser funcional e filogeneticamente mais diversos do que Tyranni uma vez que Passeri apresenta maior flexibilidade no uso de hábitat, o que pode ter permitido maior sucesso na ocupação de nicho e oportunidades para especiação em áreas com mais restrição ambiental.

No segundo artigo, “*Diversidade taxonômica e filogenética de aves na Amazônia: testando a influência das barreiras dos grandes rios e do clima*”, avaliei as diferenças na composição de assembleias de aves do sub-bosque e do dossel florestal entre as áreas de endemismo da Amazônia para testar a hipótese de que as barreiras formadas pelos grandes rios geram diferenças mais pronunciadas na composição de espécies das assembleias do sub-bosque, uma vez que elas possuem menor capacidade de dispersão, do que nas assembleias do dossel. Também avaliei a contribuição relativa das regiões biogeográficas e de variáveis climáticas para a diversidade beta taxonômica e para a estrutura filogenética. Por fim, verifiquei a associação entre a diversidade alfa e variáveis climáticas, para testar a hipótese de que essas variáveis podem agir como filtros ambientais e influenciar na riqueza de espécies e diversidade filogenética de aves.

METODOLOGIA GERAL

Os dados utilizados na presente tese são resultado de uma compilação de inventários de aves a partir de dados publicados e de amostragens de campo. As informações foram obtidas para 80 assembleias (localidades) em áreas de florestas de *terra firme* (68) e savanas (12) na Amazônia. De maneira geral, os inventários foram conduzidos em áreas de unidades de conservação e reserva legal, reduzindo os possíveis efeitos de alterações ambientais sobre a ocorrência das espécies. A lista de espécies de cada localidade foi conferida, atualizada (cf. Piacentini *et al.*, 2015) e eventuais erros de registros foram corrigidos com base em Lees *et al.* (2015).

No primeiro artigo utilizamos atributos funcionais que representam o nicho Eltoniano das espécies e capturam bem como as espécies utilizam e competem por recursos (Wilman *et al.* 2014). Esses atributos estão disponíveis para cada espécie na base de dados de Wilman *et al.* (2014) e são relacionados à dieta alimentar (1—invertebrados; 2—mamíferos, aves; 3—répteis, serpentes, anfíbios, salamandra; 4—peixe; 5—vertebrados em geral ou desconhecido, para aquelas espécies em que não foi claro o tipo de vertebrados que elas se alimentam; 6—carniça, carcaças; 7—frutas, drupas; 8—néctar, pólen, exsudados de plantas; 9—sementes, nozes, esporos, grãos; 10—outros tipos de material vegetal), estrato de forrageio (11—água, forrageio sobre ou próximo à superfície da água; 13—solo, 14—sub-bosque, 15—médio a alto níveis, 16—dossel, 17—aéreo), e 18—massa corporal. A filogenia que utilizamos nos dois artigos foi a proposta por Jetz *et al.* (2012) (BirdTree, disponível em <http://www.birdtree.org>), uma filogenia datada que contém cerca de 10.000 espécies de aves do mundo.

As variáveis climáticas utilizadas no capítulo 2 foram obtidas a partir da base de dados WorldClim (Hijmans *et al.* 2005, version 1.4; <http://www.worldclim.org>) com resolução de 30 arc-seconds (~1 km), sendo elas: altitude, temperatura média anual, sazonalidade de temperatura, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, precipitação anual, precipitação do mês mais úmido, precipitação do mês mais seco e sazonalidade de precipitação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber AN (1977) Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. *Geomorfologia* 52: 1-22.
- Almeida SM, Silva LC, Cardoso MR, Cerqueira PV, Juen L, Santos MPD. (2016) The effects of oil palm plantation on the functional diversity of Amazonian birds. *Journal of Tropical Ecology*: 1-16. doi:10.1017/S0266467416000377.
- Almeida BA, Gimenes MR, Anjos L. (2017) Wading bird functional diversity in a floodplain: Influence of habitat type and hydrological cycle. *Austral Ecology* 42: 84-93.
- Almeida SM, Juen L, Sobral FL, Santos MPD (2018) The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon. *Ecology and Evolution* 8: 3617-3627. doi: 10.1002/ece3.3904
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D, Condamine FL (2018) Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: 6034-6039. doi: 10.1073/pnas.1713819115.
- Arnan X, Cerdá X, Retana J (2017) Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography* 40: 448-457. doi: 10.1111/ecog.01938.
- Ayres JMC, Clutton-Brock TH (1992) River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist* 140: 531-537.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- Bawa KS (1990) Plant–pollinator interactions in a tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 339-422.
- Borges SH, Silva JMC (2012) A New area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. *Wilson Journal of Ornithology* 124: 15-23. doi: 10.1676/07-103.1.
- Boubli JP, Ribas C, Alfaro JWL, Alfaro ME, Silva MNF, Pinho GM, Farias IP (2015) Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 400-412. doi: 10.1016/j.ympev.2014.09.005.
- Brasil LS, Oliveira-Júnior JMB, Calvão LB, Carvalho FG, Monteiro-Júnior CS, Dias-Silva K, Juen L (2018) Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity* 11: 174-184. doi: 10.1111/icad.12262.
- Brum FT, Kindel A, Hartz SM, Duarte LDS (2012) Spatial and phylogenetic structure drive frugivory in Tyrannidae birds across the range of Brazilian Araucaria forests. *Oikos* 121: 899–906. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19978.x.

- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x.
- Campbell Jr KE, Frailey CD, Romero-Pittman L (2006) The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 239: 166-219. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.01.020.
- Capurucho JMG, Cornelius, Borges SH, Cohn-Haft M, Aleixo A, Metzger JP, Ribas CC (2013) Combining phylogeography and landscape genetics of *Xenopipo atronitens* (Aves: Pipridae), a white sand campina specialist, to understand Pleistocene landscape evolution in Amazonia. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 60-76. doi: 10.1111/bij.12102.
- Carlucci MB, Hidasi-Neto J, Brum FT, Cianciaruso MV (2015) Placing phylogenetic diversity back on the evolutionary track. *Frontiers of Biogeography* 7: 82-85.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163: 823-843. doi: 10.1086/386375.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.
- Chave J, Chust G, Thébaud C (2007) The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. In: Storch D, Marquet P, Brown JH (Eds). *Scaling Biodiversity*. Institute Editions, Santa Fe, 151-167.
- Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9. <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n3/pt/abstract?article+bn01309032009>
- Cracraft J (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South America avifauna: Areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- Dambros CS, Morais JW, Azevedo RA, Gotelli NJ (2016) Isolation by distance, not rivers, control the distribution of termite species in the Amazonian rain forest. *Ecography* 40: 1242-1250. doi: 10.1111/ecog.02663.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16: 646-655. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2.
- Dias-Terceiro RG, Kaefer IL, Fraga R, Araújo MC, Simões PI, Lima AP (2015) A Matter of Scale: Historical and Environmental Factors Structure Anuran Assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. *Biotropica* 47: 259-266. doi.org/10.1111/btp.12197.

- Emer C, Galetti M, Pizo MA, Guimarães Jr. PR, Moraes S, Piratelli A, Jordano P (2018) Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecology Letters* 21: 484–493. doi: 10.1111/ele.12909.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1–10. doi: 10.1016/0006-3207(92)91201-3.
- Gerhold P, Cahill Jr JF, Winter M, Bartish IV, Prinzing A (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 29: 600–614. doi: 10.1111/1365-2435.12425.
- Haffer J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 130–137.
- Haffer J. (1974) Avian speciation in tropical America. *Nuttall Ornithological Club* 14, 1–390.
- Haffer J (1985) Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornithological Monographs* 36: 113–146.
- Haffer J (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68: 917–947.
- Hayes FE, Sewlal J (2004) The Amazon River as a Dispersal Barrier to Passerine Birds: Effects of River Width, Habitat and Taxonomy. *Journal of Biogeography*: 31, 1809–1818. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01139.x.
- He X, Luo K, Brown C, Lin L (2018) A taxonomic, functional, and phylogenetic perspective on the community assembly of passerine birds along an elevational gradient in southwest China. *Ecology and Evolution* 8: 2712–2720. doi: 10.1002/ece3.3910.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hoorn C, Wesselingh FP, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T, Antonelli A (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hughes C, Eastwood R. (2006) Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 10334–10339. doi: 10.1073/pnas.0601928103.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The Global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444–448.

- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Redding DW, Hartmann K, Mooers AO (2014) Distribution and conservation of global evolutionary distinctness in birds. *Current Biology* 24: 919-930. doi: 10.1016/j.cub.2014.03.011.
- Jønsson KA, Lessard J-P, Ricklefs RE (2015). The evolution of morphological diversity in continental assemblages of passerine birds. *Evolution* 69: 879-889. doi: 10.1111/evo.12622.
- Juen L, De Marco P (2012) Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation* 21: 3507-3521. doi: 10.1007/s10531-012-0377-0.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87: S86-S99. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[86:TPSOAN]2.0.CO;2
- Kissling WD, Baker WJ, Balslev H, Barfod AS, Borchsenius F, Dransfield J, Govaerts R, Svenning J-C (2012) Quaternary and pre-Quaternary historical legacies in the global distribution of a major tropical plant lineage. *Global Ecology and Biogeography* 21: 909-921. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00728.x.
- Krebs, C.J. (1999) *Ecological methodology*. Harper & Row, New York, 624p.
- Lamarre GPA, Amoretti DS, Baraloto C, Bénéluz F, Mesones I, Fine PVA (2016) Phylogenetic Overdispersion in Lepidoptera Communities of Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* 48: 101-109. doi: 10.1111/btp.12294.
- Latrubesse EM, Cozzuol M, Silva-Caminha SAF, Rigsby CA, Absy MA, Jaramillo C (2010) The late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews* 99: 99-124. doi: 10.1016/j.earscirev.2010.02.005.
- Laureto LMO, Cianciaruso MV, Samia DSM (2015) Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 13: 112-116. doi: 10.1016/j.ncon.2015.11.001.
- Lees AC, Naka LN, Aleixo A, Cohn-Haft M, Piacentini VQ, Santos MPDS, Silveira, L.F. (2015) Conducting rigorous avian inventories: Amazonian case studies and a roadmap for improvement. *Revista Brasileira de Ornitologia* 22: 107-120.
- Lima Filho DA, Matos FDA, Amaral IL, Revilla J, Coêlho LS, Ramos JF, Santos JL (2001) Inventário florístico de floresta ombrófila densa de terra firme na região do Rio Urucu-Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica* 31: 565-579. doi: 10.1590/1809-43922001314579.
- Matos MV, Borges SH, d'Horta FM, Cornelius C, Latrubesse E, Cohn-Haft M, Ribas CC (2016) Comparative Phylogeography of Two Bird Species, *Tachyphonus phoenicius* (Thraupidae) and *Polytmus theresiae* (Trochilidae), Specialized in Amazonian White-sand Vegetation. *Biotropica* 48: 110-120. doi: 10.1111/btp.12292.

- Moraes, LJCL., Pavan D, Barros MC, Ribas CC (2016) The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. *Journal of Biogeography* 43: 2113-2124.
- Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401. doi: 10.1146/annurev.es.26.110195.002105.
- Naeem S, Duffy JE, Zavaleta E (2012) The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science* 336: 1401-1406. doi: 10.1126/science.1215855.
- Naka LN (2010) Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography* 38: 681-696. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02443.x.
- Nelson G, Platnick, N (1981) *Systematics and Biogeography, cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York, 567pp.
- Oliveira AA, Mori SA (1999) A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8: 1219-1244. <https://doi.org/10.1023/A:1008908615271>
- Oliveira U, Vasconcelos MF, Santos AJ (2017) Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. *Scientific Reports* 7: 2992. doi :10.1038/s41598-017-03098-w.
- Perfecto I, Vandremeer JH, Bautista GL, Nuñez GI, Greenberg R, Bichier P, Langridge S (2004) Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology* 85: 2677-2681.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x.
- Piacentini VQ, Aleixo A, Agne CE, Maurício GN, Pacheco JF, Bravo GA, Brito GRR, Naka LN, Olmos F, Posso S, Silveira LF, Betini GS, Carrano E, Franz I, Lees AC, Lima LM, Pioli D, Schunck F, Amaral FR, Bencke GA, Cohn-Haft M, Figueiredo LFA, Straube FC, Cesari E (2015) Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. *Revista Brasileira de Ornitologia* 23: 91-298.
- Pires JM, Prance GT (1985) The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance GT, Lovejoy TE (Eds.). *Key environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, 109-145.
- Pitman NCA, Terborgh J, Silman MR, Nuñez VP, Neill DA, Cerón CE, Palacios WA, Aulestia, M (2001) Dominance and distribution of tree species in upper Amazônian tierra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117. doi: 10.2307/2680219.

- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, Miyaki CY, Cracraft J (2012) A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences* 279: 681-689. doi: 10.1098/rspb.2011.1120.
- Ricklefs RE, Schluter D. (1993) Species diversity: regional and historical influences. In: Ricklefs RE, Schluter D (Eds) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical*. University of Chicago Press, Chicago, 350-363.
- Ricotta C (2004) A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. *Diversity and Distributions* 10: 143-146. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00069.x.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning J-C (2011) The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science* 334: 660-664. doi: 10.1126/science.1210173.
- Santorelli Jr. S, Magnusson WE, Deus CP (2018) Most species are not limited by an Amazonian river postulated to be a border between endemism areas. *Scientific Reports*, 8:2294.
- Sarmiento G (1983) The savannas of tropical America. In: Goodall DW (Ed.) *Ecosystems of the world – tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, 245-288.
- Şekercioğlu ÇH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 464-471. doi:10.1016/j.tree.2006.05.007.
- Silva JMC, Bates JM (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-233. doi: 10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2.
- Silva JMC (2005) The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology* 19: 689-694. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00705.x.
- Sobral FL, Lees AC, Cianciaruso MV (2016). Introductions do not compensate for functional and phylogenetic losses following extinctions in insular bird assemblages. *Ecology Letters* 19: 1091-1100. <https://doi.org/10.1111/ele.12646>.
- Sobral FL, Jardim L, Lemes P, Machado N, Loyola R, Cianciaruso MV (2014) Spatial conservation priorities for top predators reveal mismatches among taxonomic, phylogenetic and functional diversity. *Natureza & Conservação* 12: 150-155. doi: 10.1016/j.ncon.2014.09.008.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi X, Bourg NA, Forero-Montaña J, Ge X, Howe R, Lake JK, Liu X, Ma K, Pei N, Thompson J, Uriarte MA, Wolf A, Wright SJ, Ye W, Zhang J, Zimmerman JK, Kress WJ (2012) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93: S112-S125.

- Tilman D (2001) Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. In: Levin SA (Ed). Academic Press, San Diego, 109-120.
- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854-10861. doi: 10.1073/pnas.0403458101.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 227: 1300-1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300.
- Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, Webb CO (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18: 572-592. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x.
- Van Rensburg BJ, Kollef P, Gaston KJ, Chown, SL (2004) Spatial congruence of ecological transition at the regional scale in South Africa. *Journal of Biogeography*: 31, 843-854. doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.00996.x.
- 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: 882-892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x.
- Violle C, Reicc PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 13690-13696. doi: 10.1073/pnas.1415442111.
- Wallace A (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107-110.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* 156: 145-55. doi: 10.1086/303378.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.
- Whittaker RH (1972) Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 639-644. doi: 10.1016/j.tree.2004.09.011.
- Wilman H, Belmaker J, Simpson J, De La Rosa C, Rivadeneira MM, Jetz W (2014) EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95: 2027-2027. doi: 10.1890/13-1917.1.

Capítulo 1

The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon

O capítulo I desta tese foi elaborado e formatado conforme as normas da revista científica *Ecology and Evolution*, as quais encontram-se em anexo (Anexo 1).

The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon*

Sara Miranda Almeida¹, Leandro Juen^{1, 2}, Fernando Landa Sobral³, Marcos Pérsio Dantas Santos^{1, 2}

¹Programa de Pós-graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa, N 01, CEP 66075-110, Belém, Pará, Brazil.

²Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brazil.

³Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brazil.

Correspondence: Sara Miranda Almeida, Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa, N 01, Guamá, CEP 66075-110, Caixa Postal 479, Belém, Pará, Brazil. E-mail: salmeida.eco@gmail.com

***Artigo publicado no periódico *Ecology and Evolution* (ISSN 2045-7758). Versão digital disponível em: <https://doi.org/10.1002/ece3.3904>**

Abstract

Passeriformes is the largest and most diverse avian order in the world and comprises the Passeri and Tyranni suborders. These suborders constitute a monophyletic group, but differ in their ecology and history of occupation of South America. We investigated the influence of biogeographic history on functional and phylogenetic diversities of Passeri and Tyranni in forest and savanna habitats in the Brazilian Amazon. We compiled species composition data for 34 Passeriformes assemblages, 12 in savannas and 22 in forests. We calculated the functional (Rao's quadratic entropy, FDQ) and phylogenetic diversities (mean pairwise distance, MPD, and mean nearest taxon distance, MNTD), and the functional beta diversity to investigate the potential role of biogeographic history in shaping ecological traits and species lineages of both suborders. The functional diversity of Passeri was higher than for Tyranni in both habitats. The MPD for Tyranni was higher than for Passeri in forests; however, there was no difference between the suborders in savannas. In savannas, Passeri presented higher MNTD than Tyranni, while in forest areas, Tyranni assemblages showed higher MNTD than Passeri. We found a high functional turnover (~75%) between Passeri and Tyranni in both habitats. The high functional diversity of Passeri in both habitats is due to the high diversity of ecological traits exhibited by species of this group, which enables the exploitation of a wide variety of resources and foraging strategies. The higher Tyranni MPD and MNTD in forests is likely due to Tyranni being older settlers in this habitat, resulting in the emergence and persistence of more lineages. The higher Passeri MNTD in savannas can be explained by the existence of a larger number of different Passeri lineages adapted to this severe habitat. The high functional turnover between the suborders in both habitats suggests an ecological strategy to avoid niche overlap.

KEYWORDS

bird assemblages, community phylogenetics, ecological traits, functional beta diversity, functional biogeography, open vegetation, phylogenetic relationship

INTRODUCTION

Biological assemblages are the result of both contemporary ecological processes (Chase & Leibold, 2003; Hutchinson, 1957; Weiher & Keddy, 1999) and biogeographic history (Ackerly, 2003; Haffer, 1978; Tofts & Silvertown, 2000). To understand the distribution patterns of biological diversity, ecologists have developed innovative tools that enable them to capture diversity gradients and infer their causes. A recent and promising approach is functional biogeography, which studies the geographical distribution of functional and phylogenetic diversity of assemblages to help explain biological diversity gradients (Violle, Reich, Pacala, Enquist, & Kattge, 2014). Functional diversity is a measure that quantifies the differences between species by means of ecological traits that affect their fitness and that respond to the biotic and abiotic factors of the environment (Petchey & Gaston, 2006; Tilman, 2001). Phylogenetic diversity, in turn, quantifies the relationships of kinship between species, capturing the evolutionary history of assemblages (Gerhold, Cahill, Winter, Bartish, & Prinzing, 2015; Webb, Ackerly, McPeck, & Donoghue, 2002).

Biogeographic history has an important influence on species diversity gradients (Kennedy et al., 2014) and on the structure of biological assemblages at larger spatial scales (Dreiss et al., 2015; Ma, Sandel, & Svenning, 2016). Biogeographic events (e.g., speciation, dispersion) affect regional diversity (Cracraft, 1994), determining which species may occupy a given biome, habitat, or local assemblage (Duarte, Bergamin, Marcilio-Silva, Seger, & Marques, 2014; Ma et al., 2016). For instance, the geographical distribution of different taxa depends on historical processes promoting the dispersal of species into a region, *in situ* speciation (Cavender-Bares, Kozak, Fine, & Kembel, 2009; Wiens & Donoghue, 2004), and directly influencing the potential colonizing clades (Jønsson, Lessard, & Ricklefs, 2015).

Ecological processes operating at smaller spatial scales (e.g., different types of environmental filters, differences in resource quantity between habitat types) determine the species composition of local assemblages (Hughes & Eastwood, 2006; Lamarre et al., 2016). For example, habitats with high environmental heterogeneity, high productivity, and niche availability allow the colonization and

establishment of many clades (lineages) and species with different ecological traits (Dreiss et al., 2015; Hurlbert & Jetz, 2010). In contrast, habitats with severe environmental conditions, low environmental heterogeneity, and few available niches and resources may select only a few clades with similar ecological traits for colonization and settlement (Dreiss et al., 2015; Gianuca, Dias, Debastiani, & Duarte, 2014; Weiher & Keddy, 1999).

The Amazon is environmentally heterogeneous (Tuomisto et al., 1995), consisting of periodically flooded regions (e.g., varzeas and igapós) and nonflooded regions (*terra firme* forests and savannas). About 80% of the Brazilian Amazon is formed by *terra firme* forests (Pires & Prance, 1985), which contain large trees (23–45 m), high local diversity, and high variation in composition, distribution, and density of plant species between sites (Lima Filho et al., 2001; Oliveira & Mori, 1999; Pitman et al., 2001). Savanna occupies three to four percent of this region and comprises areas of different sizes inserted within a matrix of forest habitats (Pires & Prance, 1985). Unlike forests, savannas are more open with a mosaic of grasses, shrubs, and sparse small trees (Haffer, 1969; Silva & Bates, 2002). These open areas are frequently subject to natural disturbances such as fire and drought, while forests are less disturbed and more stable and productive (Furley, 2006). The proportion of savanna and forest is historically variable. During the Tertiary and Quaternary periods, these biomes changed their distribution and fragmented into isolated forest patches, expanding and rejoining according to the climatic conditions. Thus, during the dry periods savannas dominated the Amazonian landscape, while forests persisted in large patches called refuges (Haffer, 1969; Sarmiento, 1983).

Passeriformes (passerine birds) is the largest and most diverse avian order in the world, representing almost 60% of all living birds. Due to their widespread distribution and great diversity, passerine birds have been the focus of many ecological (Ricklefs, 2002) and evolutionary (Ericson, Klopstein, Irestedt, Nguyen, & Nylander, 2014; Kennedy et al., 2014) studies. This order comprises a monophyletic group that is divided into two suborders: Passeri (or Oscines) and Tyranni (or Suboscines) (Prum et al., 2015; Sibley & Ahlquist, 1990). Both originated in southern Gondwana,

but had different routes of dispersal in the New World (Barker, Cibois, Schikler, Feinstein, & Cracraft, 2004; Boles, 1995; Claramunt & Cracraft, 2015). Tyranni are numerically dominant in South America due to the long period that this continent remained isolated from others. Passeri dominated the other continents, and dispersal to South America seems to have been facilitated by the formation of the Isthmus of Panama, which connected North and South America about 3 million years ago (O’Dea et al., 2016; Vuilleumier, 1985). This connection allowed avian lineages from the northern Nearctic regions (e.g., Passeri) to invade the tropics and radiate throughout South America. However, species with South American tropical origins (e.g., Tyranni) remain largely restricted to Neotropical regions (Smith & Klicka, 2010).

Passeri occupy tropical and temperate regions, while Tyranni are more restricted to tropical and subtropical regions (Feduccia, 1999; Newton, 2003; Swanson & Bozinovic, 2011). In South America, Passeri are predominantly found in the forest canopy and open landscapes, while Tyranni have primarily diversified in the forest understory (Ricklefs, 2002; Slud, 1976). Passeri differ from Tyranni in many ecological traits, namely Passeri have a dispersal capacity which allows long distance flights and possess greater flexibility in habitat use, while many Tyranni are restricted to the forest interior and have low dispersal capacity (Moore, Robinson, Lovette, & Robinson, 2008; Weir, Berminghamb, & Shluter, 2009). It has been suggested that these differences are some of the key factors determining the current distributions of these two suborders (Kennedy et al., 2014) and that they also contributed to the high diversification rates recorded for Passeri after their entry into South America (Barker, Burns, Klicka, Lanyon, & Lovette, 2013; Kennedy et al., 2014; Ricklefs, 2002).

The different ecological characteristics and biogeographic histories of the Passeriformes suborders may have generated distinct patterns of functional and phylogenetic diversity. In order to evaluate the importance of the colonization history of forests and savanas by Passeriformes and habitat structure in regard to the diversity of assemblages, we analyzed the diversity measures of Passeri and Tyranni in these two environments. Therefore, we tested the following predictions: (1) In forest areas, Tyranni assemblages should reveal higher functional and phylogenetic diversity than

Passeri due to the long period of colonization of this habitat by Tyranni. (2) In savannas, Passeri assemblages should be functionally and phylogenetically more diverse than Tyranni as Passeri have greater flexibility in habitat use, which may have allowed greater success in niche occupation and opportunities for speciation. (3) Passeri assemblages should show a higher diversity of more recent lineages than Tyranni in forest and savanna habitats as Passeri colonized South America more recently than Tyranni.

Finally, because the ecological traits of the species are closely and strongly linked to the resources used within each habitat type, we evaluated the functional beta diversity between the Passeri and Tyranni suborders in both forest and savanna areas. We also identified which ecological traits of Passeri and Tyranni were most associated with forest and savanna habitats. We expected to find higher functional turnover between Passeri and Tyranni in forest areas than in savanna areas. Forests present greater availability and variety of niches than savannas and, therefore, the two suborders potentially perform more distinct ecological functions within forests.

MATERIAL AND METHODS

Species occurrence data

Based on information in published literature, we compiled data on bird species composition occurring in 34 locations within the Brazilian Amazon, of which 22 were in *terra firme* forest areas and 12 in savanna areas (Figure 1). We obtained information on the geographical coordinates (see Appendix S1 for details), and records of species occurrence and habitats where each species was recorded (Appendix S2) for each locality. We considered only sufficiently sampled localities with a near complete local checklist where samplings were carried out by expert ornithologists. After building a database, we selected only the species of the order Passeriformes and organized the data into an occurrence matrix with both Passeri and Tyranni assemblages. The data were standardized by

removing migratory and aquatic species, as their distributions may not be affected by the processes evaluated in this study, which would increase the residuals of the analyses. We included both the species occurring in one habitat type (forest or savanna) and the species that are more flexible, that is, those occurring in both habitats. We also considered the nomenclature updates and corrections of species records from the inventories evaluated by Lees et al. (2015). We evaluated the spatial autocorrelation of assemblages using Mantel's statistic (permutation = 999), performed in ade4 R package (Dray & Dufour, 2007), and there was no significant spatial autocorrelation ($r = .047$, $p = .056$).

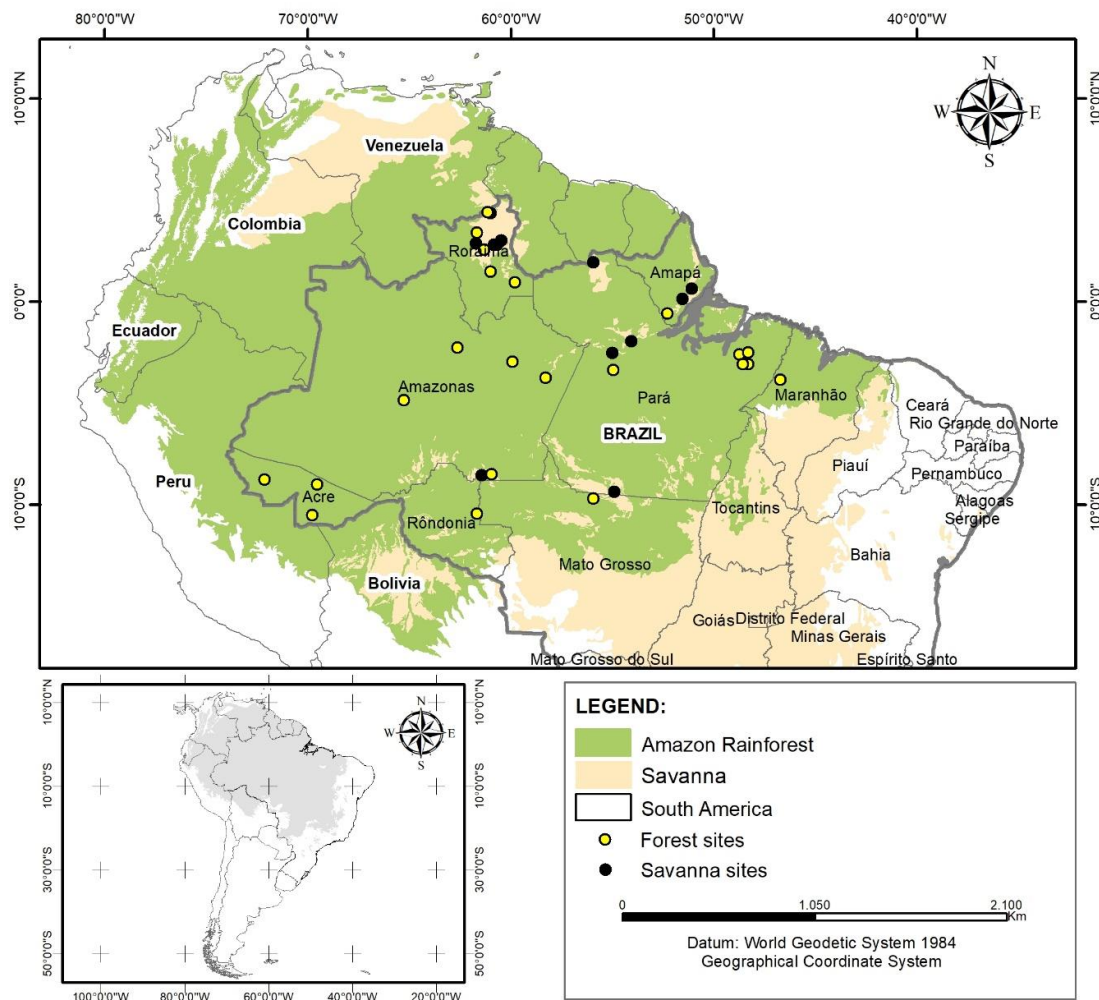


FIGURE 1 Location of 34 Passeriformes assemblages compiled from studies carried out in 22 forest sites (yellow dots) and 12 savanna sites (black dots), all within the Brazilian Amazon

Ecological traits

We obtained information on 18 functional ecological traits for each species from Wilman et al. (2014), a database that has been used in studies on the functional diversity of birds (e.g., Barbet-Massim & Jetz, 2015; Schipper et al., 2016; Sobral, Lees, & Cianciaruso, 2016). These traits have been widely used because they provide information on how species interact with each other, how they use the resources within their habitats of occurrence, and what functions they have in the ecosystem. We used the following traits: diet, treated as the estimated proportion of use of each diet item (1—vertebrates; 2—mammals, birds; 3—reptiles, snakes, amphibians, salamanders; 4—fish; 5—vertebrates general or unknown, for species where it was not clear what kind of vertebrates were being eaten; 6—scavenge, garbage, offal, carcasses, trawlers, carrion; 7—fruit, drupes; 8—nectar, pollen, plant exudates, gums; 9—seeds, maize, nuts, spores, wheat, grains; 10—other plant material), foraging stratum, treated as the estimated percentage of time spent in each strata (11—water, foraging on or just below (<5 inches) water surface; 13—ground, 14—understory, 15—mid to high levels, 16—canopy, 17—aerial), and 18—body mass as a continuous variable. The diet and forage stratum were based on the estimated proportion of use of each food item and of each stratum (“fuzzy” variables sensu Pavoine, Vallet, Dufour, Gachet, & Daniel, 2009), respectively, wherein items sum 100% total for each species. For example, a species can have a diet composed of 60% invertebrates and 40% endothermic vertebrates (see Wilman et al., 2014 for more details). For the 21 species (4.43%) absent from this database, we repeated the ecological traits of phylogenetically close species. These missing species include newly elevated subspecies at the species level (splits), or a new species described for science (see Appendix S3 for details). This information was organized into a matrix of species versus ecological traits containing both Passeri and Tyranni species.

Phylogenetic tree

To quantify phylogenetic diversity, we used the proposed BirdTree (<http://www.birdtree.org>), a dated global phylogeny that contains about 10,000 bird species (Jetz, Thomas, Joy, Hartmann, & Mooers, 2012) based largely on molecular data (e.g., Kennedy et al., 2014; Sobral et al., 2016). This phylogeny includes almost all species sampled in the present study (95.57%). To reduce the potential effect of phylogenetic uncertainties, we built a phylogeny of maximum credibility value (MCC, maximum clade credibility), from 9,999 random, complete, and dated phylogenies (the same used in Sobral et al., 2016). For this, we used the TreeAnnotator v1.8.1 software, part of the BEAST v1.8.1 package (Drummond, Suchard, Xie, & Rambaut, 2012). A total of 4.43% of the species in our study were absent from the phylogeny of Jetz et al. (2012) as they constitute splits or new descriptions for science and were therefore inserted into the MCC tree as polytomies of close species (see Appendix S3 for details). Subsequently, we extracted the phylogenetic relationships only for the species used in the study (145 Passeri species and 329 Tyranni species).

Functional and phylogenetic alpha diversity

To calculate the functional diversity of assemblages, we converted the ecological traits matrix into a similarity matrix using a modified Gower distance (Pavoine et al., 2009). This measure quantifies the functional distance between all species by assigning equal weights to different types of variables (proportions and continuous variables in our study) (Pavoine et al., 2009). Then, using the distance matrix among all species, we quantified the functional diversity of the Tyranni and Passeri assemblages through Rao's quadratic entropy (Botta-Dukát, 2005; Rao, 1982), an index of functional diversity that represents the average dissimilarity between all co-occurring species in the same assemblage (Botta-Dukát, 2005; Laliberté & Legendre, 2010). The Rao index is correlated to the number of species, but this correlation is especially strong at low species richness (which is not the

case in our study), when the size of the dissimilarity matrix is small. This index will be greater when there are a greater number of functionally unique species (De Bello, Carmona, Lepš, Szava-Kovats, & Pärte, 2016). We calculated Rao in the R environment using the “melodic” function, which computes Rao using both abundance data (when available) and the presence/absence data (as in our study) (De Bello et al., 2016). Therefore, we consider Rao’s Entropy a good measure of the total functional diversity of our assemblages. To determine phylogenetic diversity, we calculated the mean pairwise distance (MPD) and mean nearest taxon distance (MNTD). These measures are complementary and independent of species richness. The MPD consists of the mean phylogenetic distance between all pairs of species of the same assemblage and is considered a basal measure of the phylogenetic relationships of co-occurring species as it captures the largest branches of the phylogenetic tree. The MNTD, in turn, quantifies the mean phylogenetic distance of each species to its nearest neighbor in the phylogenetic tree with which they co-occur in the assemblage and is considered a terminal measure of the phylogenetic relationships of co-occurring species (Webb, 2000). Thus, MPD potentially captures the relationships between older species, while MNTD reveals patterns about the relationships among the most recent species. We calculated both indices using the “picante” package (Kembel et al., 2010) of the R environment using the functions “mpd” and “mntd,” respectively. We calculated the species richness as proportions of the total number of Passeriformes species in each habitat type. We compared species richness, functional diversity, and phylogenetic diversity between Passeri and Tyranni in each type of habitat using paired t-tests when data showed normal distribution (according to Shapiro–Wilk test) and the Mann–Whitney U-test when data did not meet the assumption of normality.

Functional beta diversity

To test the hypothesis that there must be greater turnover in ecological traits between Passeri and Tyranni in forests than in savannas, we calculated functional beta diversity through the UniFrac index.

This index represents a measure of dissimilarity derived from the Jaccard similarity index, which allows us to decompose beta diversity into its turnover and nestedness components using a functional dendrogram (Leprieur et al., 2012; Lozupone, Hamady, & Knight, 2006). For the calculation, we used a functional dendrogram that contained both Passeri and Tyranni assemblages. UniFrac varies from 0 to 1, 0 indicating that the compared assemblages have identical functional composition, and 1 that the assemblages are completely different, that is, they do not share any branch of the functional dendrogram (Leprieur et al., 2012). We performed the analyses in the R environment using the functions available in Leprieur et al. (2012). We calculated the UniFrac between all pairs of assemblages and subsequently extracted the mean functional beta diversity generated between pairs of Passeri and Tyranni assemblages in each habitat type. To investigate the ecological traits of Passeri and Tyranni species most associated with each habitat type, we performed a principal component analysis (PCA) using the “FactoMineR” package in the R environment. We used the same ecological traits considered in functional alpha diversity analysis, that is, diet and forage stratum (percentage), and body mass (continuous). Thus, we calculated two PCA, one for Passeri assemblages and another for Tyranni.

RESULTS

Functional and phylogenetic alpha diversity

We recorded 474 Passeriformes species from the compiled data (145 Passeri and 329 Tyranni). A total of 350 species occurred exclusively in forests (80 of which were Passeri and 270 Tyranni), while 65 species were recorded only in savanna areas (39 Passeri and 26 Tyranni). Fifty-nine species occurred in both habitats, 26 Passeri and 33 Tyranni. In forest areas, the relative richness of Tyranni was higher (mean = 0.24; SD = 0.05) when compared to Passeri species richness (mean = 0.09, SD = 0.02) ($t = -16.92$, $df = 21$, $p < .001$, Figure 2a). However, the relative richness of Passeri (mean =

0.17; DP = 0.05) and Tyranni (mean = 0.15; DP = 0.06) did not differ in savanna areas ($t = 1.09$; $df = 11$; $p = .30$) (Figure 2b).

Contrary to our expectations, in forest areas the functional diversity of Passeri (mean = 0.46, SD = 0.01) was greater than the functional diversity of Tyranni (mean = 0.43, SD = 0.01) (Mann–Whitney $U = 252$; $p < .001$; Figure 2c). Similarly, in savanna habitat, Passeri assemblages showed higher functional diversity (mean = 0.51, SD = 0.03) than Tyranni (mean = 0.38, SD = 0.06) (Mann–Whitney $U = 78$; $p < .001$; Figure 2d), supporting our hypothesis.

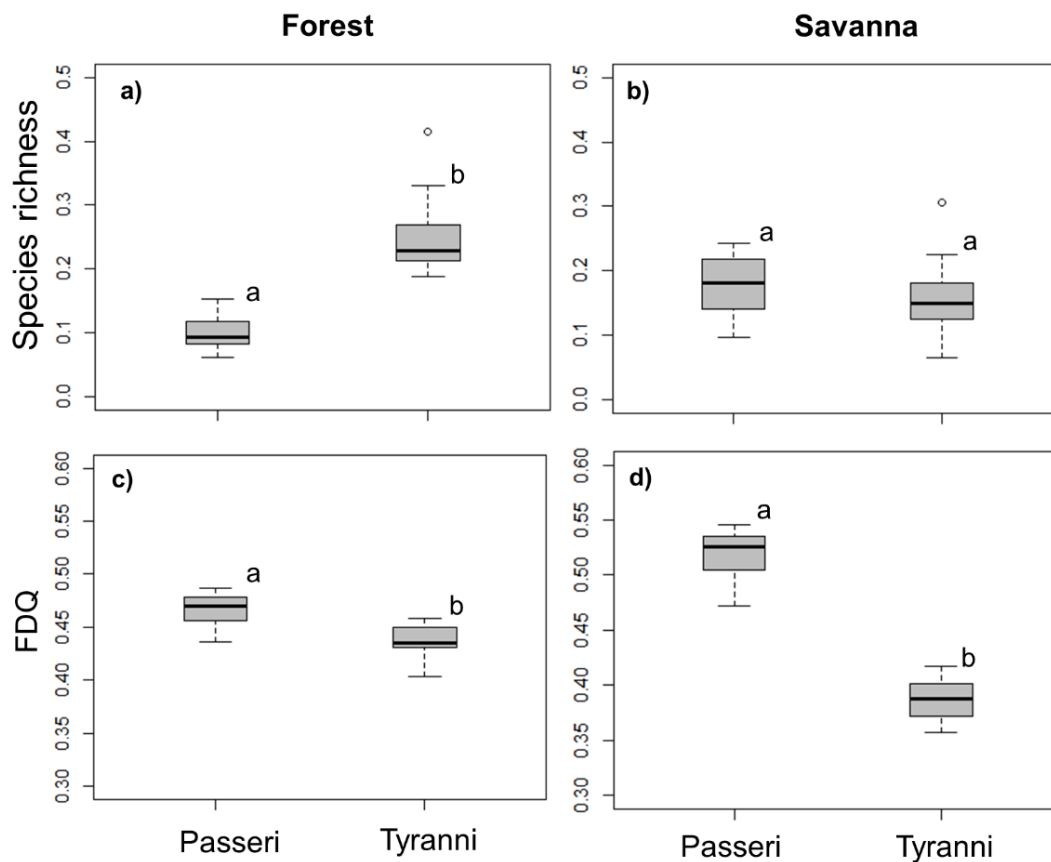


FIGURE 2 Proportional species richness (a and b) and functional diversity (FDQ) values (c and d) for the assemblages of Passeri and Tyranni in forests and savannas of the Brazilian Amazon. Pairs with different letters differed statistically ($p < .05$) when compared through a paired t-test or Mann–Whitney U-test

In forest areas, Tyranni presented a higher mean phylogenetic distance (mean = 78.51, SD = 1.80) than Passeri (mean = 62.08, SD = 3.01) ($t = -21.19$, $df = 21$, $p < .001$, Figure 3a). However, in

savanna areas, the two suborders presented similar mean phylogenetic distances (Passeri: mean = 58.48, SD = 6.16; Tyranni: mean = 56.54, SD = 10.10) (Mann–Whitney U = 44, $p = .73$, Figure 3b). In forest areas, Passeri presented higher mean phylogenetic distances between nearest neighbors (mean = 18.93, SD = 1.37) than Tyranni (mean = 17.17, SD = 1.70) (Mann–Whitney U = 41, $p < .004$, Figure 3c). In savanna, the mean phylogenetic distance between nearest neighbors was higher for Passeri (mean = 27.59, SD = 4.48) than for Tyranni (mean = 20.81, SD = 4.50) (Mann–Whitney U = 77; $p < .001$; Figure 3d).

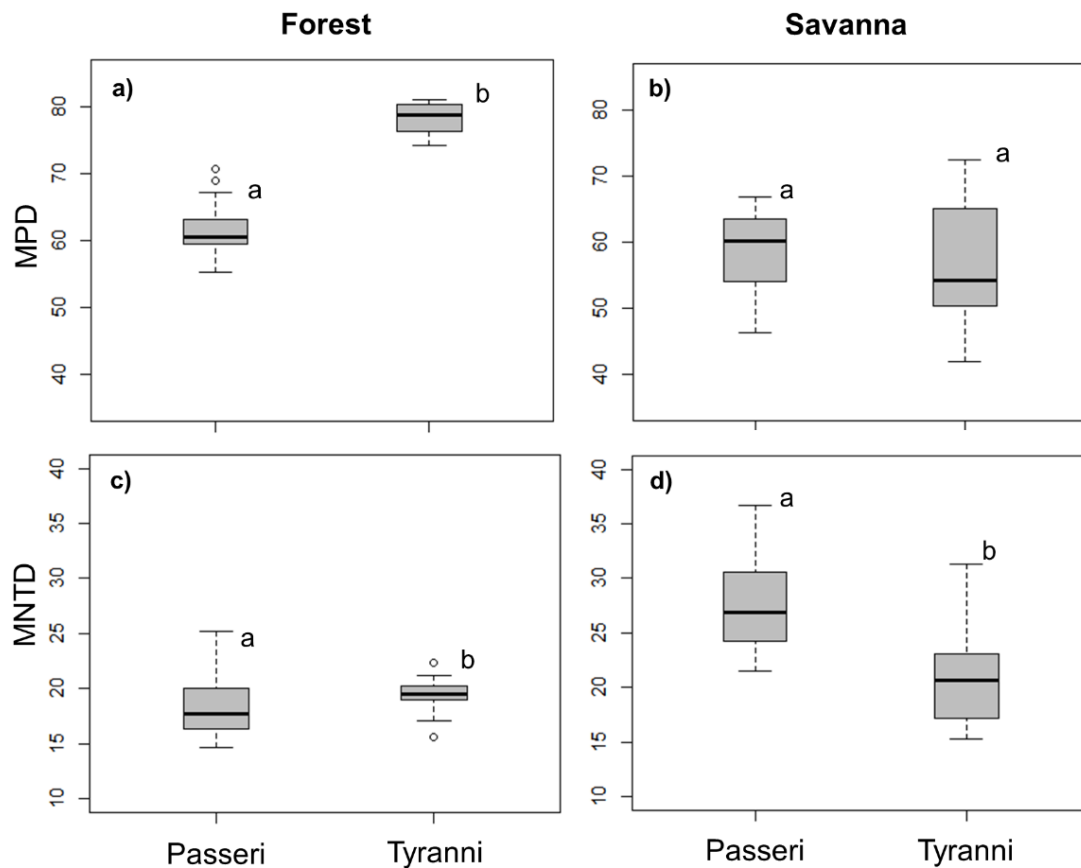


FIGURE 3 Mean pairwise distance (MPD) (a and b) and mean nearest taxon distance (MNTD) (c and d) recorded for the Passeri and Tyranni assemblages in forests and savannas of the Brazilian Amazon. Pairs indicated with distinct letters differed statistically ($p < .05$) when compared through a paired t-test or Mann–Whitney U-test

Functional beta diversity

The functional beta diversity between pairs of Passeri and Tyranni assemblages was high (~80%) for both forest and savanna habitats, and there was greater contribution of the turnover (~75%) than of the nestedness component (~5%) in both habitats (Table 1). In addition, the functional turnover values between Passeri and Tyranni assemblages in forests and savannas were similar, failing to support our assumption that forest areas should exhibit greater functional turnover between Passeri and Tyranni assemblages than savanna areas (Table 1, Figure 4).

Table 1 Mean values of functional beta diversity between pairs of assemblages of Passeri and Tyranni occurring in forests and savannas of the Brazilian Amazon. The standard deviations of the beta diversity components are presented in parentheses, next to their respective mean values.

Habitat	Functional beta diversity	Turnover	Nestedness
Forest	0.80 (0.01)	0.77 (0.03)	0.03 (0.02)
Savanna	0.80 (0.03)	0.74 (0.06)	0.06 (0.05)

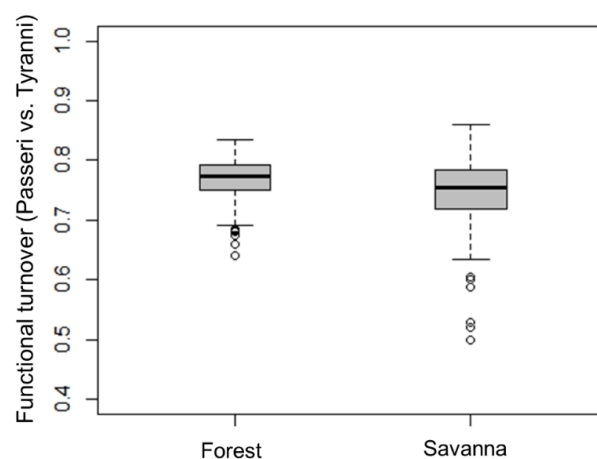


FIGURE 4 Boxplots representing median, 25% and 75% quartiles and maximum and minimum values of functional turnover between Passeri and Tyranni assemblages in forests and savannas of the Brazilian Amazon

The first two PCA axes explained 29.83% of the variation in the ecological traits of the Passeri and Tyranni assemblages in forest areas. The traits most related to Passeri were feeding on fruits and seeds, and foraging in the canopy, while Tyranni was more represented by species that feed on invertebrates and forage in the ground and understory (Figure 5a–b). In savannas, the two axes explained 32.86% of the variation, where the most representative ecological traits of Passeri species were feeding on fruits, seeds, and other diverse plant materials, and foraging in the ground and canopy, while Tyranni was more represented by species that forage in the low, medium, and high vegetation strata, and that feed on invertebrates (Figure 5c–d).

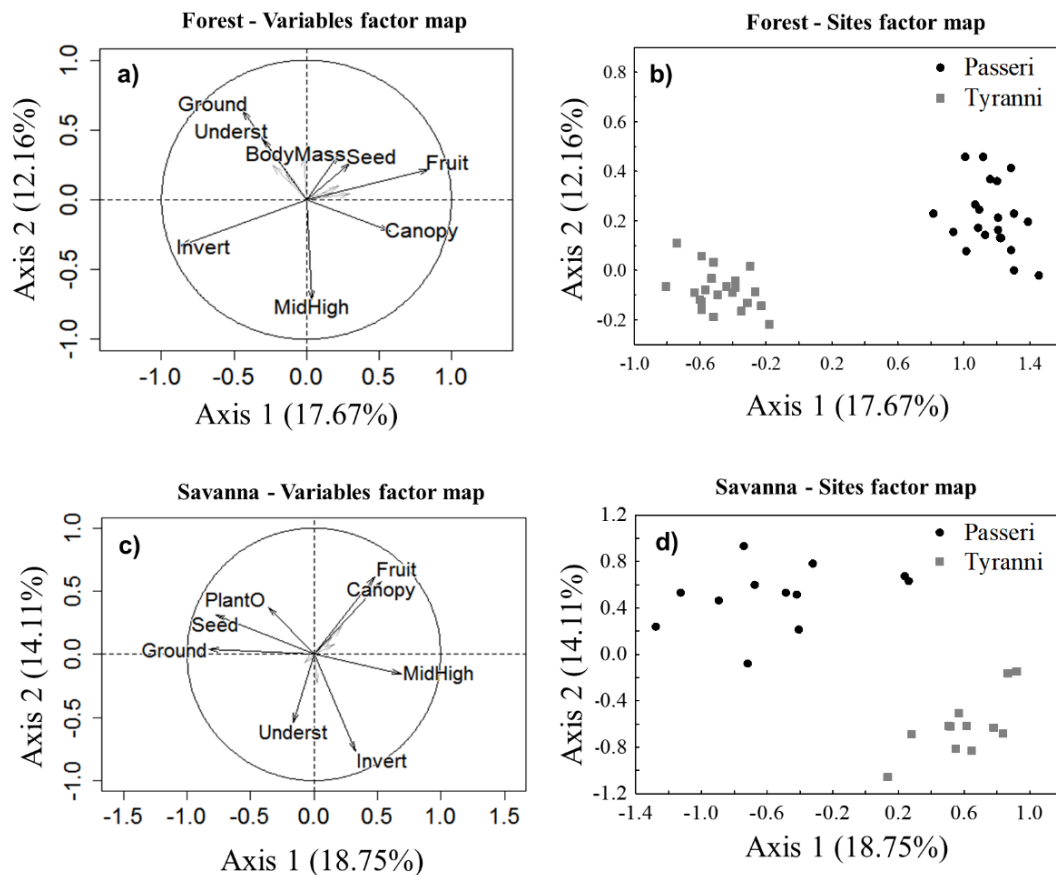


FIGURE 5 Principal components analysis (PCA) highlighting the distribution of the ecological traits (a and c) and the assemblages (b and d) of Passeri and Tyranni in forests and savannas of the Brazilian Amazon. Foraging stratum: ground, Underst = understory, MidHigh = mid to high levels, canopy. Diet: Invert = invertebrates, Fruit, Seed, PlantO = diverse plant material; and body Mass

DISCUSSION

Functional and phylogenetic alpha diversity

Some studies have discussed the distribution and diversification of Passeriformes in the New World (Ericson et al., 2014; Jønsson et al., 2015; Kennedy et al., 2014; Ohlson, Irestedt, Ericson, & Fjeldså, 2013); however, in our study we applied measures of functional and phylogenetic diversity in order to discuss the patterns of diversity of Passeri and Tyranni in forest and savanna habitats in the Amazon, considering the biogeography of these suborders and their ecological characteristics.

Tyranni species richness was greater than Passeri species richness in forest areas; however, in savanna areas, there was no difference between the number of species of the two suborders. A number of bird inventories in Amazonia have pointed to a greater richness of Tyranni assemblages in forest areas (Schunck et al., 2011), and a greater diversity of Passeri in open vegetation (Sanaiotti & Cintra, 2001); however, this pattern had not yet been statistically tested at the time of writing. Ricklefs (2002) observed that in South America Tyranni present greater richness in the forest interior, while Passeri are prominent in open habitats. In our study, we did not observe differences between the two suborders in savanna environments as the Tyrannidae family (Tyranni suborder) shares habitat preferences with the Passeri, also occupying mainly open habitats (Kennedy et al., 2014; Ohlson, Fjeldså, & Ericson, 2008).

Contrary to our hypothesis, although Tyranni are dominant in forest, Passeri presented greater functional diversity, considering the set of traits used in this study. Passeri exhibit a surprising diversity of biological and behavioral characteristics (Barker et al., 2004), making them one of the most successful bird groups in occupying different habitat types (Feduccia, 1999), which may also have contributed to the functional diversity patterns found for this group. In agreement with our results, some studies have shown that assemblages of forest birds with high species richness present

a greater number of functionally similar species (functional redundancy) (Almeida et al., 2016; Prescott et al., 2016).

In savanna areas, the functional diversity of Passeri assemblages was also greater than that of Tyranni assemblages, supporting our hypothesis. Passeri species have a greater capacity for occupying open habitats, can explore a wider range of available resource types, and can use different strategies to obtain these resources (Feduccia, 1999; Newton, 2003; Ricklefs, 2002; Swanson & Bozinovic, 2011). These characteristics may have allowed a higher functional diversity for this group compared to Tyranni in savanna areas.

Our results show that Tyranni have a greater mean phylogenetic distance than Passeri in forests. This supports the theory that one of the main factors responsible for the diversification of this suborder in tropical forests was the ancient colonization of this type of habitat, and the long period of time available for the speciation and appearance of a great number of lineages (Vuilleumier, 1985; Wiens & Donoghue, 2004). Because of their low dispersal capacity, understory birds, like many Tyranni, have a greater genetic divergence when compared to canopy birds (Burney & Brumfield, 2009; Hawkins, Diniz-Filho, Jaramillo, & Soeller, 2006) and this may also have led to a high diversity of lineages within this suborder (Smith et al., 2014). In addition, forests with greater structural complexity and productivity, such as those existing in South America, allow greater diversification and persistence of species, through having a higher number and variety of available niches (Dreiss et al., 2015).

The Tyranni and Passeri assemblages showed similar mean phylogenetic distances in savanna areas. This result may be related to the fact that more severe, less complex, and productive habitats such as savannas tend to restrict the persistence of fewer lineages, therefore presenting assemblages with lower phylogenetic diversity (Dreiss et al., 2015). Unlike the high diversification observed in forest areas, only a few Tyranni lineages are typical of open habitats, such as the Tyrannidae family (Kennedy et al., 2014). Although Passeri species have a greater capacity to occupy open habitats, the

average genetic divergence covered by the basal nodes of this group in South America represents about a third of the diversification time for Tyranni (Ricklefs, 2002).

Our hypothesis that Passeri would present more recent lineages in forests when compared to Tyranni was not supported. We found that the mean nearest taxon distance of Tyranni was higher than Passeri in this habitat type, revealing that there is a higher diversity of more recent lineages for this suborder in forests. This result may be due to the fact that clades which originate in the tropics, such as Tyranni, presented higher diversification rates (Wiens, 2011; Wiens & Donoghue, 2004). In addition, because forests are highly productive environments, it allows both persistence of old lineages and *in situ* speciation, especially for groups that have primarily evolved in this type of habitat (Burney & Brumfield, 2009; Ricklefs, 2006; Wiens & Donoghue, 2004).

Passeri presented a greater mean nearest taxon distance than Tyranni in savanna areas. This can be explained by the fact that Passeri represent the highest known bird radiation (Barker et al., 2004; Kennedy et al., 2014) and that several lineages occupy savanna areas (e.g., Emberizidae, Icteridae, Thraupidae). In addition, the range expansion of Passeri and the colonization of new ecological space may have promoted rapid species diversification that results in more recent lineages, which show short internodes in the phylogenetic tree (Kennedy et al., 2014; Rabosky et al., 2014).

Functional beta diversity

Our results show a high functional turnover between Passeri and Tyranni assemblages in both forests and savannas. In general, we observed that in forest areas Passeri assemblages predominantly occupy the canopy and feed on fruits and seeds, similar to that found by Ricklefs (2002). Tyranni, in turn, dominate the forest interior and feed mainly on large insects (Ricklefs, 2002). In open areas, Passeri has many representatives that use seeds and fruits as their main food resources, while Tyranni is primarily represented by birds of the family Tyrannidae, with a diet composed mainly of small insects (Ricklefs, 2002). Our findings show that the two suborders occupy different niches and

consume different resources, not only in structurally complex and highly productive habitats (i.e., forests), but also in habitats with less variety of resources (i.e., savannas).

Our results indicate that the phylogenetic and functional diversity patterns of Passeri and Tyranni assemblages in forests and savannas seem to reflect not only the different biogeographic histories shown by the two suborders (Kennedy et al., 2014), but also of the differences of occurrence within each habitat type (Ricklefs, 2002). In addition, the diversity patterns that we found suggest that the suborders have different ecological strategies that avoid a high niche overlap and, potentially, strong antagonistic interactions (Jønsson et al., 2015; Lovette & Hochachka, 2006).

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) for granting a doctoral scholarship to SMA, to CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for the productivity grant (process 307597/2016-4) granted to LJ and to MPDS (process 308403/2017-7), and Propesp-UFPA for manuscript translation (PAPQ 02/2017). We thank Lucas Jardim for building the phylogenetic tree of greater value of credibility, Maxsuel Santana for preparing the map in Figure 1, and Alexandre Aleixo and Rogério Rosa da Silva for comments in the initial versions of this manuscript. We are thankful to anonymous reviewers and Ecology and Evolution editors for important contributions to clarify this manuscript, and Raphael Ligeiro for contributions in the final version of this manuscript.

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

S.M.A. and M.P.D.S. conceived the initial idea of the work; S.M.A., L.J., and F.L.S. conducted the analyses; S.M.A led the writing and all authors contributed with the revision of the manuscript.

ORCID

Sara Miranda Almeida <http://orcid.org/0000-0002-8372-5482>

REFERENCES

- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S165–S184. <https://doi.org/10.1086/368401>
- Almeida, S. M., Silva, L. C., Cardoso, M. R., Cerqueira, P. V., Juen, L., & Santos, M. P. D. (2016). The effects of oil palm plantation on the functional diversity of Amazonian birds. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 510–525. <https://doi.org/10.1017/S0266467416000377>
- Barbet-Massim, M., & Jetz, W. (2015). The effect of range changes on the functional turnover, structure and diversity of bird assemblages under future climate scenarios. *Global Change Biology*, 21, 2917–2928. <https://doi.org/10.1111/gcb.12905>
- Barker, F. K., Burns, K. J., Klicka, J., Lanyon, S. M., & Lovette, I. J. (2013). Going to extremes: Contrasting rates of diversification in a recent radiation of New World passerine birds. *Systematic Biology*, 62, 298–320. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys094>
- Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., & Cracraft, J. (2004). Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11040–11045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401892101>
- Boles, W. J. (1995). The world's oldest songbird. *Nature*, 374, 21–22. <https://doi.org/10.1038/374021b0>
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>

- Burney, C. W., & Brumfield, R. T. (2009). Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *American Naturalist*, 174, 358–368. <https://doi.org/10.1086/603613>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. Chicago, IL: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226101811.001.0001>
- Claramunt, S., & Cracraft, J. (2015). A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, 1, e1501005. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501005>
- Cracraft, J. (1994). Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *American Zoologist*, 34, 33–47. <https://doi.org/10.1093/icb/34.1.33>
- De Bello, F., Carmona, C. P., Lepš, J., Szava-Kovats, R., & Pärte, M. (2016). Functional diversity through the mean trait dissimilarity: Resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia*, 180, 933. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3546-0>
- Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.
- Dreiss, L. M., Burgio, K. R., Cisneros, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J., & Willig, M. R. (2015). Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography*, 38, 001–013.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Duarte, L. D. S., Bergamin, R. S., Marcilio-Silva, V., Seger, G. D. S., & Marques, M. C. M. (2014). Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic forest complex. *PLoS ONE*, 9, e105043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105043>

- Ericson, P. G. P., Klopstein, S., Irestedt, M., Nguyen, J. M. T., & Nylander, J. A. A. (2014). Dating the diversification of the major lineages of Passeriformes (Aves). *BMC Evolutionary Biology*, 14, 8. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-8>
- Feduccia, A. (1999). *The origin and evolution of birds*, 2nd ed. New Haven, CT: Yale University Press.
- Furley, P. (2006). Tropical savannas. *Progress in Physical Geography*, 30, 105–121. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp474pr>
- Gerhold, P., Cahill, J. F. Jr, Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. (2015). Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600–614. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12425>
- Gianuca, A. T., Dias, R. A., Debastiani, V. J., & Duarte, L. D. S. (2014). Habitatfiltering influences the phylogenetic structure of avian communities across a coastal gradient in southern Brazil. *Austral Ecology*, 39, 29–38. <https://doi.org/10.1111/aec.12042>
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 130–137.
- Haffer, J. (1978). Distribution of Amazonian birds. *Zoologischen Beiträge*, 29, 38–78.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. A., & Soeller, S. A. (2006). Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33, 770–780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01452.x>
- Hughes, C., & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 10334–10339. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601928103>
- Hurlbert, A. H., & Jetz, W. (2010). More than “more individuals”: The nonequivalence of area and energy in the scaling of species richness. *American Naturalist*, 176, E50–E65. <https://doi.org/10.1086/650723>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The Global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jønsson, K. A., Lessard, J.-P., & Ricklefs, R. E. (2015). The evolution of morphological diversity in continental assemblages of passerine birds. *Evolution*, 69, 879–889. <https://doi.org/10.1111/evo.12622>
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kennedy, J. D., Wang, Z., Weir, J. T., Rahbek, C., Fjeldä, J., & Price, T. D. (2014). Into and out of the tropics: The generation of the latitudinal gradient among New World passerine birds. *Journal of Biogeography*, 41, 1746–1757. <https://doi.org/10.1111/jbi.12346>
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lamarre, G. P. A., Amoretti, D. S., Baraloto, C., Bénélu, F., Mesones, I., & Fine, P. V. A. (2016). Phylogenetic overdispersion in lepidoptera communities of Amazonian white-sand forests. *Biotropica*, 48, 101–109. <https://doi.org/10.1111/btp.12294>
- Lees, A. C., Naka, L. N., Aleixo, A., Cohn-Haft, M., Piacentini, V. Q., Santos, M. P. D. S., & Silveira, L. F. (2015). Conducting rigorous avian inventories: Amazonian case studies and a roadmap for improvement. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 22, 107–120.
- Leprieur, F., Albouy, C., Bortoli, J. D., Cowman, P. F., Bellwood, D. R., & Mouillot, D. (2012). Quantifying phylogenetic beta diversity: Distinguishing between ‘true’ turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS ONE*, 7, e42760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042760>
- Lima Filho, D. A., Matos, F. D. A., Amaral, I. L., Revilla, J., Coêlho, L. S., Ramos, J. F., & Santos, J. L. (2001). Inventário florístico de floresta ombrófila densa de terra firme na região do Rio Urucu-Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 31, 565–579. <https://doi.org/10.1590/1809-43922001314579>

- Lovette, R. J., & Hochachka, W. M. (2006). simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*, 87, S14–S28. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[14:SEOPNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[14:SEOPNC]2.0.CO;2)
- Lozupone, C., Hamady, M., & Knight, R. (2006). UniFrac – an online tool for comparing microbial community diversity in a phylogenetic context. *BMC Bioinformatics*, 7, 371. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-371>
- Ma, Z., Sandel, B., & Svenning, J. C. (2016). Phylogenetic assemblage structure of North American trees is more strongly shaped by glacial–interglacial climate variability in gymnosperms than in angiosperms. *Ecology and Evolution*, 6, 3092–3106. <https://doi.org/10.1002/ece3.2100>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01196.x>
- Newton, I. (2003). *The speciation and biogeography of birds*. San Diego, CA: Academic Press.
- O’Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., ... Jackson, J. B. C. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2, e1600883. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600883>
- Ohlson, J., Fjeldså, J., & Ericson, P. C. P. (2008). Tyrant flycatchers coming out in the open: Phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta*, 37, 315–335. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00325.x>
- Ohlson, J. I., Irestedt, M., Ericson, P. G. P., & Fjeldså, J. (2013). Phylogeny and classification of the New World suboscines (Aves, Passeriformes). *Zootaxa*, 3613, 001–035.
- Oliveira, A. A., & Mori, S. A. (1999). A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1219–1244. <https://doi.org/10.1023/A:1008908615271>

- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A. B., Gachet, S., & Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables: Application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118, 391–402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x>
- Petchey, O. L., & Gaston, J. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pires, J. M., & Prance, G. T. (1985). The vegetation types of the Brazilian Amazon. In G. T. Prance, & T. E. Lovejoy (Eds.), *Key environments: Amazonia* (pp. 109–145). Oxford, UK: Pergamon Press.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R., Nuñez, V. P., Neill, D. A., Cerón, C. E., ... Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazônian tierra firme forests. *Ecology*, 82, 2101–2117. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2101:DADOTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2)
- Prescott, G. W., Gilroy, J. J., Haugaasen, T., Uribe, C. A. M., Foster, W. A., & Edwards, D. P. (2016). Reducing the impacts of Neotropical oil palm development on functional diversity. *Biological Conservation*, 197, 139–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.02.013>
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526, 569–573. <https://doi.org/10.1038/nature15697>
- Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J., & Alfaro, M. E. (2014). Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications*, 4, 1958.
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients – a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- Ricklefs, R. E. (2002). Splendid isolation: Historical ecology of the South American passerine fauna. *Journal of Avian Biology*, 33, 207–211. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2002.330301.x>
- Ricklefs, R. E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship. *Ecology*, 87, S3–S13. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3:EDATOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3:EDATOO]2.0.CO;2)

- Sanaïotti, T. M., & Cintra, R. (2001). Breeding and migrating birds in na Amazonian Savanna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36, 23–32. <https://doi.org/10.1076/snfe.36.1.23.8878>
- Sarmiento, G. (1983). The savannas of tropical America. In D. W. Goodall (Ed.), *Ecosystems of the world – tropical savannas* (pp. 245–288). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier.
- Schipper, A. M., Belmaker, J., Miranda, M. D., Navarro, L. M., Böhning-Gaese, K., Costello, M. J., ... Pereira, H. M. (2016). Contrasting changes in the abundance and diversity of North American bird assemblages from 1971 to 2010. *Global Change Biology*, 22, 3948–3959. <https://doi.org/10.1111/gcb.13292>
- Schunck, F., De Luca, A. C., Piacentini, V. Q., Rego, M. A., Rennó, B., & Corrêa, A. H. (2011). Avifauna of two localities in the south of Amapá, Brazil, with comments on the distribution and taxonomy of some species. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19, 93–107.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. (1990). *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Silva, J. M. C., & Bates, J. M. (2002). Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52, 225–233. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)
- Slud, P. (1976). Geographic and climatic relationships of avifaunas with special reference to comparative distribution in the neotropics. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 212, 50–64.
- Smith, B. T., & Klicka, J. (2010). The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography*, 33, 333–342.
- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., ... Brumfield, R. T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515, 406–409. <https://doi.org/10.1038/nature13687>
- Sobral, F. L., Lees, A. C., & Cianciaruso, M. V. (2016). Introductions do not compensate for functional and phylogenetic losses following extinctions in insular bird assemblages. *Ecology Letters*, 19, 1091–1100. <https://doi.org/10.1111/ele.12646>

- Swanson, D. L., & Bozinovic, F. (2011). Metabolic capacity and the Evolution of biogeographic patterns in oscine and suboscine passerine birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84, 185–194. <https://doi.org/10.1086/658291>
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of biodiversity* (pp. 109–120). San Diego, CA: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00132-2>
- Tofts, R., & Silvertown, J. (2000). A phylogenetic approach to Community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Science*, 267, 363–369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1010>
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W., & Rodriguez, Z. (1995). Dissecting Amazonian biodiversity. *Science*, 269, 63–66. <https://doi.org/10.1126/science.269.5220.63>
- Violle, C., Reicc, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13690–13696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Vuilleumier, F. (1985). Fossil and Recent Avifaunas and the Interamerican Interchange. In F. G. Stehli, & S. D. Webb (Eds.), *The great American biotic interchange* (pp. 387–424). New York, NY: Plenum Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-1-4684-9181-4>
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, 156, 145–155. <https://doi.org/10.1086/303378>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Weiher, E., & Keddy, P. A. (1999). Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats (p. 418p). Cambridge, UK: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542237>
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2336–2350. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0059>

Weir, J. T., Berminghamb, E., & Shluter, D. (2009). The great American biotic interchange in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 21737–21742. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903811106>

Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>

Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., De La Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95, 2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>

SUPPORTING INFORMATION

The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of Passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon

Sara M. Almeida, Leandro Juen, Fernando L. Sobral and Marcos P.D. Santos

Appendix S1 Geographic coordinates and sampling method(s) of the bird inventories compiled in this study. Method: I) capture; II) visualization; III) vocalization; IV) literature; V) ornithological collection, and the richness of species in the suborders Passeri and Tyranni. (*) Information obtained from the database compiled by Santos (2005) and presented by Santos (2012).

Appendix S2 Lists of Passeriformes species compiled of 22 forests areas (F) and 12 savannas areas (S) in the Brazilian Amazon. Sites (1 to 34) show where each species was recorded. Information on the sites are shown in Appendix S1. The nomenclature and taxonomic sequence follows the list of the Brazilian Committee of Ornithological Records (CBRO, Piacentini *et al.*, 2015).

Appendix S3 Birds species recorded in our study and that are absent from the BirdTree phylogeny. These species were inserted as polytomies in the MCC tree used in this study. Species indicated with asterisks (*) constitute splits and those indicated with the number (1) constitute new descriptions for science.

Appendix S1 Geographic coordinates and sampling method(s) of the bird inventories compiled in this study. Method: I) capture; II) visualization; III) vocalization; IV) literature; V) ornithological collection, and the richness of species in the suborders Passeri and Tyranni. (*) Information obtained from the database compiled by Santos (2005) and presented by Santos (2012).

Ornithological localities	Coordinates	Sampling method	Passeri	Tyranni	References
Florestas					
1 - Roraima, Parque Nacional Viruá	1°29'N, 61°00'W	I,II,III	37	90	Laranjeiras et al. 2011
2 - Amazonas, Pousada Rio Roosevelt	08°29'S, 60°57'W	II, III	42	123	Whittaker 2009
3 - Maranhão, REBIO Gurupi	3°50'S 46°42'W	I,II,III	34	80	Lima et al. 2014
4 - Mato Grosso, Reserva Florestal Cristalino	9°41'S, 55°56'W	I,II,III	58	135	Lees et al. 2012
5 - Amazonas, Tefé, Urucu	4°50'S, 65°16'W	I,II,III	30	88	Peres e Whittaker 1991; Wittaker et al. 2008
6 - Rondônia, Ji-Paraná, Igarapé Lourdes	10°26'S, 61°39'W	I,II,III	29	89	Santos et al. 2011
7 - Acre, RESEX do alto Juruá	8° 46'S, 72°7'W	I,II,III	63	170	Whittaker et al. 2002, Guilherme 2012
8 - Amazonas, PARNA do Jaú	2° 15'S, 62°38'W	I,II,III,V	34	101	Borges & Almeida 2011
9 - Amazonas, FLONA Pau-Rosa	3° 44'S, 58° 17'W	I,II,III	25	92	Dantas et al. 2011
10 - Pará, FLONA do Tapajós	3°21'S, 54°56'W	I,II,III,V	48	110	Henriques et al. 2003
11 - Amazonas, Reserva Adolph Ducke	2°57'S, 59°55'W	I,II,III,V	38	100	Cohn-Haft et al. 1997
12 - Acre, Alto Rio Purus	09°00'S, 69°32'W	I,II,III	25	77	Guilherme & Dantas 2011
13 - Acre, RESEX Chico Mendes	10° 30'S, 69° 47'W	I,II,III	39	123	Mestre et al. 2010
14 - Pará, Tailândia, Complexo Agropalma	02°36'S, 48°44'W	I,II,III	47	86	Portes et al. 2011
15 - Pará, Tomé-Açu	02°30'S, 48°17'W	I,II,III	40	80	Portes et al. 2011
16 - Pará, Cauaxi	03°04'S, 48°17'W	I,II,III	34	89	Portes et al. 2011
17 - Pará, Rio Capim	03°04'S, 48°33'W	I,II,III	36	95	Portes et al. 2011
18 - Amapá, RESEX Rio Cajari	00°34'S, 52°16'W	I,II,III	38	109	Schunck et al. 2011
19 - Roraima, Amajari, ESEC Maracá	3°25'N, 61°40'W	V	59	100	FMNH - MZUSP - D. F. Stotz (1997)*
20 - Roraima, Mucajaí, Colônia de Apiaú	2°34'N, 61°18'W	V	54	110	MPEG – Stotz (1997).; Borges (1994)*
21 - Roraima, Pacaraima, Fronteira BR-VE	4°25'N, 61°08'W	V	27	87	FMNH; MZUSP – Stotz (1997)*
22 - Roraima, Município de São João Baliza	0°58'N, 59°48'W	V	31	78	INPA - Cohn-Haft & Naka*
Savanas					
23 - Amapá, CE Cerrado – Embrapa	0°2'N, 51°2'W	II, III	20	15	Boss & Silva 2014
24 - Roraima, Cantá, Fazenda Santa Cecília	2°48'N, 60°49'W		18	17	FMNH; MZUSP – Stotz (1997)*
25 - Roraima, município de Boa Vista	2°49'N, 60°40'W		30	21	MPEG; MZUSP; FMNH - Stotz (1997)*

26 - Roraima, Bonfim, Forte de São Joaquim	3°01'N, 60°28'W	V	12	14	FMNH - MZUSP - D. F. Stotz (1997)*
27 - Roraima, município de Mucajaí	2°53'N, 61°42'W		27	28	Pinto (1966)*
28 - Roraima, Pacaraima, Vila Sorocaima	4°22'N, 61°00'W		54	17	FMNH - MZUSP - D. F. Stotz (1997)*
29 - Sipaliwini, Fronteira Brazil-Suriname	1°57'N, 55°55'W	I, II, III	13	8	Mittermeier et al. 2010
30 - Amapá, Vilanova	0°09'N, 51°32'W	I,II,III	25	16	Schunck et al. 2011
31 - Pará, Alter-do-Chão	2°31'S, 55°00'W	I, II, III	19	20	Sanaiotti & Cintra 2001
32 - Pará, município de Monte Alegre	1°56'S, 54° 03'W	I, II, III, V	22	24	Vasconcelos et al. 2011
33 - Amazonas, município de Manicoré	8°33'S, 61°26'W	I, II, III	17	20	Aleixo & Poletto 2007
34 - Pará, Serra do Cachimbo	09°22'S, 54°54'W	I, II, III	25	38	Santos et al. 2011

References

- Aleixo, A. & Poletto, F. (2007) Birds of an open vegetation enclave in Southern Brazilian Amazonia. *Wilson Journal of Ornithology*, **119**, 610–630.
- Borges, S.H. & Almeida, R.A. (2011) Birds of the Jaú National Park and adjacent area, Brazilian Amazon: new species records with reanalysis of a previous checklist. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 108–133.
- Boss, R.L. & Silva, J.M.C. (2014) Core and transient species in an Amazonian savanna bird assemblage. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **22**, 374–382.
- 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*, **48**, 205–235.
- Dantas, S., Faccio, M.S. & Lima, M.F. (2011) Avifaunal inventory of the Floresta Nacional de Pau-Rosa, Maués, State of Amazonas, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 154–166.
- Guilherme, E. & Dantas, S. M. 2011. Avifauna of the upper Purus river, State of Acre, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 185–199.
- Guilherme, E. (2012) Birds of the Brazilian state of acre: diversity, zoogeography, and conservation. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **20**, 393–442.
- Henriques, L.M.P., Wunderle, J.M. & Willig, M.R. (2003) Birds of the Tapajós National Forest, Brazilian Amazon: a preliminary assessment. *Ornitologia Neotropical*, **14**, 307–338.
- Laranjeiras, T.O., Naka, L.N., Bechtoldt, C.L., Costa, T.V.V., Andretti, C.B., Cerqueira, M.C., Torres, M.F., Rodrigues, G.L., Santos, M.P.D., Vargas, C.F., Pacheco, A.M.F., Sardelli, C.H., Mazar Barnett, J. & Cohn-Haft, M. (2014). The avifauna of Viruá National Park, Roraima: megadiversity in northern Amazonia. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **2**, 138–171.
- Lees, A. C., Zimmer, K. J., Marantz, C.A., Whittaker, A., Davis, B.J.W. & Whitney, B.M. (2013) Alta Floresta revisited: an updated review of the avifauna of the most intensively surveyed locality in south-central Amazonia. *Bulletin of the British Ornithologists’ Club*, **133**, 178–239.
- Lima, D.M., Martínez, C. & Raíces, D.S.L. (2014) An avifaunal inventory and conservation prospects for the Gurupi Biological reserve, Maranhão, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **22**, 317–340.
- Mestre, L.A.M., Thom, G., Cochrane, M.A. & Barlow, J. (2010) The birds of Reserva Extrativista Chico Mendes, South Acre, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, **5**, 311–333.
- Mittermeier, J.C., Zyskowski, K., Stowe, E.S. & Lai, J.E. (2010) Avifauna of the Sipaliwini Savanna (Suriname) with Insights into Its Biogeographic Affinities. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **51**, 97–122.

- Peres, C. & Whittaker, A. (1991) Annotated checklist of the bird species of the upper Rio Urucu, Amazonas, Brazil. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, **111**, 156–171.
- Pinto, O. M. O. 1966. *Estudo crítico e catálogo remissivo das aves do Território Federal de Roraima*. Cadernos da Amazônia, Manaus, **8**, 1–176.
- Portes, C.E.B., Carneiro, L.S., Schunck, F., Silva, M.S., Zimmer, K.J., Whittaker, A., Poletto, F., Silveira, L.F. & Aleixo, A. (2011) Annotated checklist of birds recorded between 1998 and 2009 at nine areas in the Belém area of endemism, with notes on some range extensions and the conservation status of endangered species. *Revista Brasileira Ornitologia*, **19**, 167–184.
- Sanaïotti, T.M. & Cintra. (2001) Breeding and Migrating Birds in an Amazonian Savanna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **36**, 23–32.
- Santos, M.P.D. (2005) *Avifauna do estado de Roraima: Biogeografia e Conservação*. PhD Thesis, Universidade Federal do Pará, Belém, 589p.
- Santos, M.P.D., Silveira, L.F. & Silva, J.M.C. (2011) Birds of Serra do Cachimbo, Pará State, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 244–259.
- Santos, M.P.D. (2012) A gap analysis of ornithological research in the Brazilian state of Roraima. *Biota Neotropica*, **12**, <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n2/en/abstract?article+bn01312022012> ISSN 1676-0603.
- Schunck, F., De Luca, A.C, Piacentini, V.Q., Rego, M.A., Rennó, B. & Corrêa, A.H. (2011) Avifauna of two localities in the south of Amapá, Brazil, with comments on the distribution and taxonomy of some species. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 93–107.
- Stotz, D.F., Lanyon, S.M., Schulenberg, T.S., Willard, D.E., Peterson, A.T. & Fitzpatrick, J.W. (1997) An avifaunal survey of two tropical forest localities on the middle rio Ji-Paraná, Rondônia, Brazil. *Ornithological Monographs*, **48**, 763–781.
- Vasconcelos, M.F, Dantas, S.M. & Silva, J.M.C. (2011) Avifaunal inventory of the Amazonian savannas and adjacent habitats of the Monte Alegre region (Pará, Brazil), with comments on biogeography and conservation. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, **6**, 119–145.
- Whittaker, A. (2009) Pousada Rio Roosevelt: a provisional avifaunal inventory in south-western Amazonian Brazil, with information on life history, new distributional data and comments on taxonomy. *Cotinga*, **31**, OL 20–43.
- Whittaker, A., Oren, D.C., Pacheco, J.F., Parrini, R. & Minns, J.C. (2002) Aves registradas na Reserva Extrativista do Alto Juruá. *Enciclopédia da floresta: O Alto Juruá: Práticas e Conhecimentos das Populações* (ed. by Carneiro da Cunha, M. & Almeida, M.B.), pp. 81–99. Companhia das Letras, São Paulo.

Appendix S2 Lists of Passeriformes species compiled of 22 forests areas (F) and 12 savannas areas (S) in the Brazilian Amazon. Sites (1 to 51) show where each species was recorded. Information on the sites are shown in Appendix S1. The nomenclature and taxonomic sequence follows the list of the Brazilian Committee of Ornithological Records (CBRO, Piacentini et al., 2015).

Taxon	Localities	Habitat
Passeriformes		
Tyranni		
Thamnophilidae		
<i>Euchrepomis humeralis</i>	2,5,7,20	F
<i>Euchrepomis spodioptila</i>	8,11,18,21	F
<i>Myrmornis torquata</i>	4,9,11,16-18,20	F
<i>Pygiptila stellaris</i>	1,2,3,4,6,7,8,9,12,19,21	F
<i>Microrhopias quixensis</i>	1,2,4,6,7,9,13,18,22	F
<i>Neotantes niger</i>	7,13	F
<i>Clytoctantes atrogularis</i>	2	F
<i>Epinecrophylla gutturalis</i>	11,18	F
<i>Epinecrophylla leucophthalma</i>	2,4,6,12,13	F
<i>Epinecrophylla haematonota</i>	2,5-7,8	F
<i>Epinecrophylla pyrrhonota</i>	19,20,21	F
<i>Epinecrophylla ornata</i>	2,4,12,13	F
<i>Myrmophylax atrothorax</i>	1,6,7,11,12,19-21,22	F
<i>Myrmotherula brachyura</i>	1,2,4-6,7,8,9,11,13,18-20,21,22	F
<i>Myrmotherula obscura</i>	7	F
<i>Myrmotherula ambigua</i>	8,16	F
<i>Myrmotherula sclateri</i>	2,4,7,9,13	F
<i>Myrmotherula surinamensis</i>	22	F
<i>Myrmotherula multostriata</i>	2,3,7	F
<i>Myrmotherula axillaris</i>	1,2,3,4,5-10,11,12-20,22	F
<i>Myrmotherula longipennis</i>	1-4,5-17,20,21,22	F
<i>Myrmotherula iheringi</i>	2,7,9	F
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	2-4,5,7-8,9,11,13-18,19,20,21	F
<i>Formicivora grisea</i>	24-27,30-34	S
<i>Formicivora rufa</i>	23,30-34	S
<i>Isleria hauxwelli</i>	2,3,4,5,6,9,12,13	F
<i>Isleria guttata</i>	1,11,18-20,21	F
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	7,8,11,12,13,18,19,20,21	F
<i>Thamnomanes saturninus</i>	2,4,5,6,7,9	F
<i>Thamnomanes caesius</i>	1-4,5,6,8-11,14-18,20,21,22	F
<i>Thamnomanes schistogynus</i>	7,12,13	F
<i>Dichrozona cincta</i>	2,4,6,7,8,9	F
<i>Megastictus margaritatus</i>	2,5,8,9	F
<i>Dysithamnus mentalis</i>	3,14,16,17	F
<i>Herpsilochmus sellowi</i>	34	S

<i>Herpsilochmus stotzi</i>	2	F
<i>Herpsilochmus sticturus</i>	18	F
<i>Herpsilochmus stictocephalus</i>	18	F
<i>Herpsilochmus dorsimaculatus</i>	1,8,11,20,21,22	F
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	1,2-4,6,14-17,19,20	F
<i>Thamnophilus doliatus</i>	2,6,13,19,20,23,26,27,33,34	F,S
<i>Thamnophilus torquatus</i>	34	S
<i>Thamnophilus palliatus</i>	4,14,15	F
<i>Thamnophilus schistaceus</i>	2,4,5,6,7,8,9,10,12,13,15,17	F
<i>Thamnophilus murinus</i>	1,5,7,8,11,18-20,21,22	F
<i>Thamnophilus punctatus</i>	1,18-21,22	F
<i>Thamnophilus stictocephalus</i>	6,9,15,33,34	F,S
<i>Thamnophilus aethiops</i>	2,3,4,5-7,8-10,12-17,19,20,21,22	F
<i>Thamnophilus amazonicus</i>	1,2-4,6,7,14-18	F
<i>Cymbilaimus lineatus</i>	1,2,4,6-8,9,11-13,18,20,22	F
<i>Cymbilaimus sanctaemariae</i>	7,12	F
<i>Taraba major</i>	1,7,13,14,19,20,21,34	F,S
<i>Frederickena viridis</i>	1,11,18,20	F
<i>Frederickena unduliger</i>	7,8	F
<i>Myrmoderus ferrugineus</i>	1,2,11,18	F
<i>Hypocnemoides maculicauda</i>	7,9,14,15	F
<i>Hylophylax naevius</i>	1,2,4,5-7,8,9-13,18,20,21,22	F
<i>Sclateria naevia</i>	5,6,7,9,10,14,15,22	F
<i>Myrmelastes schistaceus</i>	7	F
<i>Myrmelastes hyperythrus</i>	5,7,13	F
<i>Myrmelastes rufifacies</i>	4,6,9	F
<i>Myrmelastes leucostigma</i>	1,10,11,18,22	F
<i>Myrmelastes humaythae</i>	5,7,13	F
<i>Myrmeciza longipes</i>	18-20	F
<i>Myrmoborus lophotes</i>	7,13	F
<i>Myrmoborus myotherinus</i>	2,4,5-7,8,9,10,12,13,20,21	F
<i>Myrmoborus leucophrys</i>	1,4,6,7,12,13,19,21,22	F
<i>Pyriglena leuconota</i>	3,4,14-17	F
<i>Percnostola rufifrons</i>	11,18,22	F
<i>Percnostola subcristata</i>	1	F
<i>Percnostola minor</i>	8	F
<i>Akletos goeldii</i>	7,12,13	F
<i>Hafferia fortis</i>	5,7,12,13	F
<i>Sciaphylax hemimelaena</i>	2,4,7,12,13	F
<i>Cercomacra manu</i>	4,7,12	F
<i>Cercomacra cinerascens</i>	4,5,6,7,8,9-18,19,20,21,22	F
<i>Cercomacroides nigrescens</i>	4,6,7,9,12	F
<i>Cercomacroides laeta</i>	1,3,14-17,22	F
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	1,11,18,19-21,22	F
<i>Cercomacroides serva</i>	7,13	F
<i>Drymophila devillei</i>	4,7,13	F
<i>Hypocnemis hypoxantha</i>	4,7,8	F
<i>Hypocnemis subflava</i>	6,13	F

<i>Hypocnemis cantator</i>	1,11,18-20,21,22	F
<i>Hypocnemis peruviana</i>	5,7,12,13	F
<i>Hypocnemis striata</i>	2,4,9,10	F
<i>Pithys albifrons</i>	1,11,18,19,20,21,22	F
<i>Willisornis poecilinotus</i>	2,5-9,11,12,13,18-20,21	F
<i>Willisornis vidua</i>	3,4,14-17	F
<i>Phlegopsis nigromaculata</i>	2-4,6,7,9,10,12-17	F
<i>Phlegopsis borbae</i>	2,9	F
<i>Phlegopsis erythroptera</i>	5,7,8	F
<i>Gymnopathys leucaspis</i>	8	F
<i>Gymnopathys rufigula</i>	1,11,18,19-21,22	F
<i>Oneillornis salvini</i>	5,7,12,13	F
<i>Rhegmatorhina gymnops</i>	4	F
<i>Rhegmatorhina berlepschi</i>	9	F
<i>Rhegmatorhina hoffmannsi</i>	2,6	F
<i>Rhegmatorhina cristata</i>	8	F
<i>Rhegmatorhina melanosticta</i>	5,7,13	F
Melanopareiidae		
<i>Melanopareia torquata</i>	33,34	S
Conopophagidae		
<i>Conopophaga aurita</i>	2,4,5,6,8,11,22	F
<i>Conopophaga roberti</i>	14-17	F
<i>Conopophaga melanogaster</i>	2	F
<i>Conopophaga peruviana</i>	7,13	F
Grallariidae		
<i>Grallaria varia</i>	2,4,6,8,9-11,16-18	F
<i>Grallaria eludens</i>	7	F
<i>Hylopezus macularius</i>	4,8,11,16-18	F
<i>Hylopezus paraensis</i>	3	F
<i>Hylopezus berlepschi</i>	4,9,12	F
<i>Myrmothera campanisona</i>	2,3,6,7,8,9-11,13,18,19,20	F
Rhinocryptidae		
<i>Liosceles thoracicus</i>	2,6,7,9	F
Formicariidae		
<i>Formicarius colma</i>	2,4-8,9-18,20-22	F
<i>Formicarius analis</i>	2-8,9-18,19,22	F
<i>Formicarius rufifrons</i>	7	F
<i>Chamaeza nobilis</i>	4,5	F
Scleruridae		
<i>Sclerurus macconnelli</i>	2-6,7,11,12-17,20,22	F
<i>Sclerurus rufigularis</i>	2,3,4,6,3-8,9,11,16,18,20,21,29	F
<i>Sclerurus caudacutus</i>	2-8,9,11-13,16,18-20,22	F
<i>Sclerurus albigularis</i>	4,7	F
Dendrocolaptidae		
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	1,2-6,7-9,11-18,20-22	F
<i>Dendrocincla merula</i>	1-6,7,8,9,11-16,19-21,22	F
<i>Deconychura longicauda</i>	1,2-9,11-14,16-18,19,20,21	F
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	2,4-8,9,11-13,18-20,22	F

<i>Certhiasomus stictolaemus</i>	2,4,5,7,8,8,9,11,14-18	F
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	1 to 22	F
<i>Xiphorhynchus pardalotus</i>	1,11,18-21,22	F
<i>Xiphorhynchus chunchotambo</i>	12,13	F
<i>Xiphorhynchus ocellatus</i>	5,8,9	F
<i>Xiphorhynchus elegans</i>	2,4,6-7,12,13	F
<i>Xiphorhynchus spixii</i>	4,14-17	F
<i>Xiphorhynchus obsoletus</i>	1,6,14,15,18-20	F
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	3-8,9,10,12-20,22	F
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	7,13	F
<i>Campylorhamphus probatus</i>	2,6,9	F
<i>Campylorhamphus procurvoides</i>	4,5,11,21,22	F
<i>Dendroplex picus</i>	3,5,6,7,12,14,15,18-20,24-28,30,32	F,S
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	23,29,31-33	S
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	2,4,5,7,9,11,12,15-17,19,20	F
<i>Lepidocolaptes duidae</i>	8	F
<i>Lepidocolaptes layardi</i>	3	F
<i>Dendrexetastes rufigula</i>	1,2,3,6,7,10	F
<i>Dendrocolaptes certhia</i>	1,2,4,5,7,8,9-12,13,18-21,22	F
<i>Dendrocolaptes medius</i>	3,14-17	F
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	1,4,5,7-8,9,11,12,13,19,21	F
<i>Dendrocolaptes hoffmannsi</i>	2	F
<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	2,4,5,7,8,9,10,13,19	F
<i>Hylexetastes stresemanni</i>	7,8,13	F
<i>Hylexetastes perrotii</i>	4,6,11,18,19	F
<i>Hylexetastes uniformis</i>	2,6,9,10	F
Xenopidae		
<i>Xenops tenuirostris</i>	2,5,7,13	F
<i>Xenops minutus</i>	1-7,8,9-22	F
<i>Xenops rutilans</i>	4,7,14	F
Furnariidae		
<i>Berlepschia rikeri</i>	25	S
<i>Microxenops milleri</i>	18	F
<i>Furnarius leucopus</i>	7,19,20,22,26,27	F,S
<i>Ancistrops strigilatus</i>	2,4,5,8	F
<i>Clibanornis obscurus</i>	7,8,13,20,21	F
<i>Automolus rufipileatus</i>	3,4,7,12,15,17,19,20	F
<i>Automolus melanopezus</i>	7,13	F
<i>Automolus cervicalis</i>	1	F
<i>Automolus subulatus</i>	2,4,5,7,8,13	F
<i>Automolus ochrolaemus</i>	1,2,4,6-8,9-11,12,13,20,22	F
<i>Automolus infuscatus</i>	5-8,10,11-13,18-21	F
<i>Automolus paraensis</i>	2-4,9,14,16,17	F
<i>Anabazenops dorsalis</i>	4,7	F
<i>Anabacerthia ruficaudata</i>	2-4,5,7,9,10,12-14,16-18,20,21	F
<i>Philydor erythrocercum</i>	2-4,5,6,7,9,10,11,13-18	F
<i>Philydor erythropterum</i>	2,4,5,7,13,16	F

<i>Philydor pyrrhodes</i>	1,2-4,7,8,9,10,11-13,17,18,20,21	F
<i>Syndactyla ucayalae</i>	4,7,13	F
<i>Synallaxis albescens</i>	23,25-29,32-34	S
<i>Synallaxis rutilans</i>	1-4,6,7,8,10,12,13,13-17,19,20,22	F
<i>Synallaxis cherriei</i>	4,7	F
<i>Synallaxis gujanensis</i>	27,28	S
<i>Cranioleuca gutturata</i>	7,12,17	F
Pipridae		
<i>Neopelma pallescens</i>	29,34	F,S
<i>Neopelma chrysocephalum</i>	8	F
<i>Neopelma sulphureiventer</i>	7,12,13	F
<i>Tyrannetes stolzmanni</i>	2-4,5,6,7,8,9-10,13-17,19,20,21	F
<i>Tyrannetes virescens</i>	11,18	F
<i>Pipra aureola</i>	18	F
<i>Pipra filicauda</i>	7,19,22	F
<i>Pipra fasciicauda</i>	4,7,12,13	F
<i>Ceratopipra erythrocephala</i>	1,8,11,18-21	F
<i>Ceratopipra rubrocapilla</i>	2-4,5-7,9,12-17	F
<i>Ceratopipra chloromeros</i>	7	F
<i>Lepidothrix coronata</i>	7,8,13,19,21	F
<i>Lepidothrix nattereri</i>	2,4,6,9	F
<i>Lepidothrix iris</i>	3,16,17	F
<i>Lepidothrix serena</i>	11,18	F
<i>Manacus manacus</i>	1,7,10,14-21	F
<i>Heterocercus linteatus</i>	9	F
<i>Machaeropterus striolatus</i>	7	F
<i>Machaeropterus pyrocephalus</i>	4,7,13,18,19	F
<i>Dixiphia pipra</i>	1,2-4,7,8,10,11,14-21,22	F
<i>Corapipo gutturalis</i>	11,21	F
<i>Chiroxiphia pareola</i>	2,4,6,7-8,10,13-18,19,20	F
Oxyruncidae		
<i>Oxyruncus cristatus</i>	16,17	F
Onychorhynchidae		
<i>Onychorhynchus coronatus</i>	1,2-4,6,7,8,9,10,11,12-14,16-18,20,21,22	F
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	1,2-4,5,6,7,8,10,11-14,16-20,21	F
<i>Myiobius barbatus</i>	4,6,7,8,10,11,14-17,19,20,21,22	F
<i>Myiobius atricaudus</i>	2,7,19	F
Tityridae		
<i>Schiffornis major</i>	8	F
<i>Schiffornis turdina</i>	2-4,5,8,9-11,14-17,20,21,22	F
<i>Schiffornis olivacea</i>	1,18	F
<i>Schiffornis amazonum</i>	6,7	F
<i>Laniocera hypopyrra</i>	2,4,5,6,7,8,10,11,14,16,18-20,21,22	F
<i>Iodopleura isabellae</i>	2,3,5,7,10,16,17	F
<i>Iodopleura fusca</i>	19,20	F
<i>Tityra inquisitor</i>	1,3,4,7,10,13,14,16,17,19,20	F
<i>Tityra cayana</i>	1,3,4,5-7,8,11,12-14,17,19-21,22,25-28,34	F,S
<i>Tityra semifasciata</i>	3,4,7,8,10,13-16,18	F

<i>Pachyramphus viridis</i>	15,16	F
<i>Pachyramphus rufus</i>	9,14-17,19,20,22	F
<i>Pachyramphus castaneus</i>	4,5,7,8,13,16	F
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	3,6,7,8,13,14,17,19-21,27,28	F,S
<i>Pachyramphus marginatus</i>	1,2-4,8,9,10,11,12-14,16-18,20	F
<i>Pachyramphus surinamus</i>	1,8,11,18,22	F
<i>Pachyramphus minor</i>	1,2,4-6,7,10,11,12,13,16-18,20,21	F
<i>Pachyramphus validus</i>	3,17	F
Cotingidae		
<i>Phoenicircus carnifex</i>	10,11,17,18	F
<i>Phoenicircus nigricollis</i>	2,4,5,6,8	F
<i>Haematoderus militaris</i>	2,3,11,16	F
<i>Querula purpurata</i>	1,6,7,10,12-20	F
<i>Perissocephalus tricolor</i>	1,12,18,19,20,21,22	F
<i>Cephalopterus ornatus</i>	7,19	F
<i>Lipaugus vociferans</i>	2 to 22	F
<i>Procnias albus</i>	1,20	F
<i>Cotinga maynana</i>	7	F
<i>Cotinga cayana</i>	1,2-6,7,8,10,11,13,14,16-18,20,21,22	F
<i>Cotinga cotinga</i>	2,3,16	F
<i>Porphyrolaema porphyrolaema</i>	4,7	F
<i>Gymnoderus foetidus</i>	3,5,7,12,13,18,19	F
<i>Conioptilon mcilhennyi</i>	7,12,13	F
<i>Xipholena punicea</i>	1,2,4,5,6,8,11,18,20,21,22	F
<i>Xipholena lamellipennis</i>	3,10,14,15,17	F
Pipritidae		
<i>Piprites chloris</i>	1,2-6,7,8,9,10,11,12-18,20,21,22	F
Platyrrinchidae		
<i>Neopipo cinnamomea</i>	2,11	F
<i>Platyrrinchus saturatus</i>	1,2-4,10,11,14-18,20,21,22	F
<i>Platyrrinchus coronatus</i>	2,4-6,7-8,10,11,13,17,18,20	F
<i>Platyrrinchus platyrhynchos</i>	1,2-6,7,8,10,11,12-18,20,21	F
Rhynchocyclidae		
<i>Taeniotriccus andrei</i>	3,4,14	F
<i>Cnipodectes subbrunneus</i>	5,7,8,12	F
<i>Cnipodectes superrufus</i>	13	F
<i>Mionectes oleagineus</i>	1-6,7,8,9,10,13-15,18-20,21	F
<i>Mionectes macconnelli</i>	3,8,10,11,14,17,18,21,22	F
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	2,4,6,7,12,13,18	F
<i>Corythopsis torquatus</i>	2,4,6,7,8,9,11,12,13,16,17,18,20,21,22,34	F,S
<i>Phylloscartes virescens</i>	11,17	F
<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>	2,4,5,7,10,11,12,14,18,22	F
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	1,3,4,7,10,14,15,17,19-21	F
<i>Tolmomyias assimilis</i>	1,2,4-6,8,10,11,15-18,20,21	F
<i>Tolmomyias poliocephalus</i>	1,2,4-6,7,11,13,15-18,19,20,22	F
<i>Tolmomyias flaviventris</i>	2,3,7,9,13-15,17,19,20,22-24,27,30,33,34	F,S
<i>Todirostrum maculatum</i>	3,7,9,13,14,19,22,25,27	F,S
<i>Todirostrum cinereum</i>	3,19,25-27,32,33	F,S

<i>Todirostrum pictum</i>	1,11,18,19,20	F
<i>Todirostrum chrysocrotaphum</i>	2-5,7,8,9,13,15	F
<i>Poecilatriccus albifacies</i>	7	F
<i>Poecilatriccus fumifrons</i>	3,18	F
<i>Myiornis ecaudatus</i>	1,2-4,7-8,9,10,11,13-18,19,20,21	F
<i>Hemitriccus minor</i>	2,4,5,6,9,13	F
<i>Hemitriccus flammulatus</i>	6,12,13	F
<i>Hemitriccus zosterops</i>	1,8,11,18,22	F
<i>Hemitriccus griseipectus</i>	4,5,7,13	F
<i>Hemitriccus iohannis</i>	7	F
<i>Hemitriccus striaticollis</i>	33	S
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	33,34	S
<i>Hemitriccus minimus</i>	2,4,10,13,16	F
<i>Lophotriccus vitiosus</i>	7,11,18	F
<i>Lophotriccus eulophotes</i>	7,12,13	F
<i>Lophotriccus galeatus</i>	1,3,4,10,11,14,15,17-21,22	F
Tyrannidae		
<i>Zimmerius acer</i>	1	F
<i>Zimmerius gracilipes</i>	2,5,6,7,8,9,10,11,12,13,15-18,20,21,22	F
<i>Inezia subflava</i>	19,22,24,27	F,S
<i>Euscarthmus rufomarginatus</i>	23,34	S
<i>Ornithion inerme</i>	1,2-4,7,8,9-10,12-18,19,20,20	F
<i>Camptostoma obsoletum</i>	7,9,13-15,17,18,19,22,25,27,30-32,34	F,S
<i>Elaenia flavogaster</i>	14,15,17,19,21,22-25,27-34	F,S
<i>Elaenia spectabilis</i>	7,17,34	F,S
<i>Elaenia parvirostris</i>	2,7,13,21,27,28,31	F,S
<i>Elaenia cristata</i>	25,27,29-34	S
<i>Elaenia chiriquensis</i>	23,24,27,28,30-34	S
<i>Elaenia ruficeps</i>	26,34	S
<i>Suiriri suiriri</i>	23,29,31,32	S
<i>Suiriri affinis</i>	33	S
<i>Myiopagis gaimardii</i>	1,2-4,5,6,7,8,9-11,13-18,19-22	F
<i>Myiopagis caniceps</i>	1,2,4,5,7,8,9,11,13,15-17	F
<i>Myiopagis viridicata</i>	2	F
<i>Tyrannulus elatus</i>	1,2,4,5,7,8,9,11,13-17,19,27,28,31,34	F,S
<i>Capsiempis flaveola</i>	20,21	F
<i>Phaeomyias murina</i>	3,7,9,13-16,19,21,22-28,31,32,34	F,S
<i>Phyllomyias griseiceps</i>	19,21	F
<i>Polystictus pectoralis</i>	24,27	S
<i>Attila citriniventris</i>	2,7	F
<i>Attila bolivianus</i>	7,12	F
<i>Attila spadiceus</i>	1-4,5,7,8,9-12,14-20,21,22	F
<i>Legatus leucophaeus</i>	3,4,9,11,14,18,19,20,22,31,34	F,S
<i>Ramphotricon megacephalum</i>	4,5,7,12	F
<i>Ramphotricon ruficauda</i>	1-5,7,8,10,11,14,15,17,18,19-21	F
<i>Ramphotricon fuscicauda</i>	4,7,12	F
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	12-4,9,10,11,13,15-18,19,20,21	F

<i>Myiarchus ferox</i>	3,14,15,17,18,19,20,21,22,23-25,27,28,30-32,34	F,S
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	22,23-27,30-32,34	F,S
<i>Sirystes sibilator</i>	1,2,4,5,7,11,13,15-18,20	F
<i>Rhytipterna simplex</i>	1,2,4-6,7,8,10,11-18,19-21	F
<i>Casiornis rufus</i>	34	S
<i>Casiornis fuscus</i>	32	S
<i>Pitangus sulphuratus</i>	1,6,13-18,19,29,21,22,24-28,30-34	F,S
<i>Myiodynastes maculatus</i>	8,13,14,16-18,19-21,22,24,31,32,34	F,S
<i>Tyrannopsis sulphurea</i>	1,8,9,1	F
<i>Megarynchus pitangua</i>	4,6,9,12-16,18-20,21,22,23,25,28,31-34	F,S
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	6,13-21,22,24,25,30,31	F,S
<i>Myiozetetes similis</i>	18,19,28,32,34	F,S
<i>Myiozetetes luteiventris</i>	1,2,4,9,10,13,20	F
<i>Tyrannus melancholicus</i>	9,14-21,22-25,27,28,30-34	F,S
<i>Empidonomus varius</i>	4,6,9,14-17,19-21,22,25,27,28,31,32,34	F,S
<i>Conopias trivirgatus</i>	7,19,32	F,S
<i>Conopias parvus</i>	1,2,5,7,8,9,11,17,19,20	F
<i>Myiophobus fasciatus</i>	19,28	F,S
<i>Sublegatus modestus</i>	25,32,33	S
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	24,25,27,32,34	S
<i>Fluvicola pica</i>	24,26,27,34	S
<i>Fluvicola albiventer</i>	34	S
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	6,7,24-27,34	F,S
<i>Lathrotriccus euleri</i>	1,3,4,7,9,13,15,16,19,30,34	F,S
<i>Contopus nigrescens</i>	3,10	F
<i>Xolmis cinereus</i>	23,29,30,33	S
Passeri		
Vireonidae		
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	1,4,7,9,11,13,14,17-22,-28,30,31,32	F,S
<i>Vireolanius leucotis</i>	2,4,5,7,8,9,10,11-13,18,19,20	F
<i>Hylophilus pectoralis</i>	14,17,19,21	F
<i>Hylophilus semicinereus</i>	3,4,9-10,14,15,17	F
<i>Hylophilus thoracicus</i>	1,7,8,13,18	F
<i>Tunchiornis ochraceiceps</i>	1,2,4,5,6,7,8,9,10,11,13,15-18,20,21,22	F
<i>Pachysylvia muscicapina</i>	1,2,11,18,19,20,21	F
<i>Vireo olivaceus</i>	3,4,7,9,10,13,18-21,23,25,32	F,S
Corvidae		
<i>Cyanocorax violaceus</i>	7,19,20,21	F
<i>Cyanocorax cristatellus</i>	34	S
<i>Cyanocorax cayanus</i>	18,21	F
Hirundinidae		
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	27-29,31,33,34	S
<i>Progne tapera</i>	25,31,32	S
<i>Progne chalybea</i>	25,29,32-34	S
Troglodytidae		
<i>Microcerculus marginatus</i>	2,4,5,6,7,9,10,12-17	F
<i>Microcerculus bambla</i>	8,11,19,21,22	F

<i>Odontorchilus cinereus</i>	2,4,10	F
<i>Troglodytes musculus</i>	23-32,34	S
<i>Campylorhynchus griseus</i>	25,27	S
<i>Campylorhynchus turdinus</i>	4,6,7,10,13	F
<i>Pheugopedius genibarbis</i>	2-4,7,12-17	F
<i>Pheugopedius coraya</i>	1,8,10,11,18-20,21,22	F
<i>Cantorchilus leucotis</i>	3,7,14,19,20,24,33	F,S
<i>Henicorhina leucosticta</i>	21	F
<i>Cyphorhinus arada</i>	2-8,10,11,18,19,22	F
Polioptilidae		
<i>Microbates collaris</i>	1,8,11,18,19,20,21,22	F
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	1,2-4,5,6,7,8,9,10,12-17,19,20,21	F
<i>Polioptila plumbea</i>	7,12,14,15,18-20,22,24-27	F,S
<i>Polioptila guianensis</i>	4,5,10,11,17,20	F
<i>Polioptila paraensis</i>	2	F
<i>Polioptila facilis</i>	8	F
<i>Polioptila dumicola</i>	33	S
Turdidae		
<i>Turdus leucomelas</i>	14,16,18,19,21,23,25,30-33	F,S
<i>Turdus fumigatus</i>	1,3,6,14,15,19,20	F
<i>Turdus hauxwelli</i>	2,7,8,12-17	F
<i>Turdus nudigenis</i>	3,19	F
<i>Turdus lawrencii</i>	2,4,6,7	F
<i>Turdus ignobilis</i>	30,32	S
<i>Turdus albicollis</i>	1-6,7-10,11,13-21,22	F
Mimidae		
<i>Mimus gilvus</i>	25-28	S
<i>Mimus saturninus</i>	23,29,30,32-34	S
Motacillidae		
<i>Anthus lutescens</i>	25,27,29,34	S
Passerellidae		
<i>Zonotrichia capensis</i>	28,30,32,34	S
<i>Ammodramus humeralis</i>	23-32, 34	S
<i>Arremonops conirostris</i>	19,27	F,S
<i>Arremon taciturnus</i>	1,2,4,7,8,8,11,12,13-21,22,33	F,S
Parulidae		
<i>Basileuterus culicivorus</i>	4,21,34	F,S
<i>Myiothlypis flaveola</i>	34	S
<i>Myiothlypis fulvicauda</i>	6,7,13	F
<i>Myiothlypis mesoleuca</i>	3,10,11,14,15,17,18,19-21,22	F
Icteridae		
<i>Psarocolius angustifrons</i>	7,12	F
<i>Psarocolius viridis</i>	1,2,5,6,7,8,10-11,14,17-20,21,22	F
<i>Psarocolius decumanus</i>	1,3,6,7,9,12-15,21,22,32	F,S
<i>Psarocolius bifasciatus</i>	1,2-4,7,9,10,12-16	F
<i>Procacicus solitarius</i>	3,7,16,19	F
<i>Cacicus haemorrhous</i>	1,2-4,7,8,10,11,14,16,18,19,20,21	F
<i>Cacicus oseryi</i>	7	F

<i>Cacicus cela</i>	1,3,4,6,7,9,12-17,19-22,25,32,33	F,S
<i>Icterus cayanensis</i>	2-4,7,14-16,18	F
<i>Icterus chryscephalus</i>	1,7,8,11,19-21,22	F
<i>Icterus nigrogularis</i>	24-27	S
<i>Icterus croconotus</i>	24	S
<i>Molothrus oryzivorus</i>	30,31	S
<i>Molothrus bonariensis</i>	23-25,27,32	S
<i>Sturnella militaris</i>	23-28,30-32	S
<i>Sturnella magna</i>	23,25-28,30	S
Mitrospingidae		
<i>Lamprospiza melanoleuca</i>	2-6,7,9,10,11-17	F
Thraupidae		
<i>Parkerthraustes humeralis</i>	2-4,7,10	F
<i>Neothraupis fasciata</i>	23	S
<i>Cissopis leverianus</i>	4,14,19-21	F
<i>Schistochlamys melanopis</i>	4,14,19,23,28,30-34	F,S
<i>Schistochlamys ruficapillus</i>	34	S
<i>Tangara gyrola</i>	2,4,7,12,14,21,22	F
<i>Tangara schrankii</i>	2,4,5,7,12,13	F
<i>Tangara mexicana</i>	1,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,14,15,19,20,22	F
<i>Tangara chilensis</i>	2,4-9,11,12,13,15,19,20,21	F
<i>Tangara velia</i>	1,2-4,5,7,8,10,11,13,15-17,19,20,21	F
<i>Tangara callophrys</i>	7,12,13	F
<i>Tangara varia</i>	22	F
<i>Tangara punctata</i>	1,4,8,10,11,14,20,21	F
<i>Tangara xanthogastra</i>	73,19,21	F
<i>Tangara episcopus</i>	1,3,14-21,22,25,27,28,30-32,34	F,S
<i>Tangara palmarum</i>	1,3,14-21,22,23,25-28,30,32,34	F,S
<i>Tangara nigrocincta</i>	4,7,13,20,21	F
<i>Tangara cayana</i>	3,6,18,19,21,22,25,29-34	F,S
<i>Nemosia pileata</i>	4,7,19,20,22,24,25,29,31,32	F,S
<i>Cyanicterus cyanicterus</i>	5,20	F
<i>Conirostrum speciosum</i>	22	F
<i>Sicalis citrina</i>	28,32,34	S
<i>Sicalis luteola</i>	24-28,30,32	S
<i>Chlorophanes spiza</i>	1-5,7,8,10,11,12-17,19-21	F
<i>Hemithraupis flavicollis</i>	2,4,5,7,8,11,13,18,19,20,21,33	F,S
<i>Hemithraupis guira</i>	3,6,7,12-17,19-21,27,28,34	F,S
<i>Volatinia jacarina</i>	23,24,27,28,30-32,34	S
<i>Eucometis penicillata</i>	1,7,20	F
<i>Lanio surinamus</i>	1,2,6,7,8,10,11,12,14,15,17-20,21	F
<i>Lanio versicolor</i>	2,4,5,7,10,12-14	F
<i>Lanio fulvus</i>	11,18,20	F
<i>Lanio luctuosus</i>	1,2,4,7,10,12,13,19,20	F
<i>Lanio cristatus</i>	2,4,5,6,7,8-11,13-20,21,22	F
<i>Tachyphonus phoenicius</i>	28	S
<i>Tachyphonus rufus</i>	3,14-16,18,31,32,34	F,S
<i>Ramphocelus carbo</i>	3,14-17,19-21,22,23,25,30,34	F,S

<i>Tersina viridis</i>	4,6,7,15,19,21,22,31	F,S
<i>Cyanerpes nitidus</i>	1,2,4,5,7,8,11,17,20	F
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	2-4,5,6,7,8,10,12,14-17,19-21	F
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	1,2-4,5,7,8,10,11,16,18,19,21,22	F
<i>Dacnis albiventris</i>	4	F
<i>Dacnis flaviventer</i>	4,5,7,12,18	F
<i>Dacnis cayana</i>	1,2,4,5-7,8,11,13-15,17-21,22,25-28,30-33	F,S
<i>Dacnis lineata</i>	3,4,5-7,10,11,13,14,15,19,20,21	F
<i>Coereba flaveola</i>	2,4,6,11,14- 18,19,21,22,24,25,27,28,30,32,33,34	F,S
<i>Sporophila lineola</i>	28,33,34	S
<i>Sporophila schistacea</i>	19,20	F
<i>Sporophila intermedia</i>	24,25,27	S
<i>Sporophila plumbea</i>	23-25,27,28,30,32,34	S
<i>Sporophila americana</i>	27,30	S
<i>Sporophila nigricollis</i>	25,28,32	S
<i>Sporophila leucoptera</i>	25,29	S
<i>Sporophila bouvreuil</i>	29	S
<i>Sporophila minuta</i>	24,27,28	S
<i>Sporophila angolensis</i>	23,24,25,27,28,30-34	S
<i>Emberizoides herbicola</i>	23,24,28-30	S
<i>Saltator maximus</i>	3,4,6,9,11,13-20,21,22,33	F,S
<i>Saltator coerulescens</i>	6,9,13,19,21,26,27,28	F,S
<i>Saltator grossus</i>	1,2,4,7,8,9-20	F
<i>Cypsnagra hirundinacea</i>	23,29,30	S
Cardinalidae		
<i>Piranga flava</i>	23,25,27,29,31,32	S
<i>Habia rubica</i>	2,4,5,6,7,8,9,10,13,18	F
<i>Granatellus pelzelni</i>	1,2-4,9,10,15-18,20,21	F
<i>Caryothraustes canadensis</i>	3,8,9,11,14-17,20,21,28	F,S
<i>Periporphyrus erythromelas</i>	10,14-16	F
<i>Cyanoloxia rothschildii</i>	1,4,5,6,7-10,11-15,17-20,21	F
Fringillidae		
<i>Spinus magellanicus</i>	28	S
<i>Euphonia plumbea</i>	21	F
<i>Euphonia chlorotica</i>	3,14,19,22,23,30-34	F,S
<i>Euphonia finschi</i>	19,22	F
<i>Euphonia violacea</i>	1,3,4,10,15,18,19-21	F
<i>Euphonia lanirostris</i>	5,6,7,13	F
<i>Euphonia chrysopasta</i>	1,2,4,5,7,8,11,16-18,19,20	F
<i>Euphonia minuta</i>	1,2,4,7,10,11,13,14,20,21	F
<i>Euphonia xanthogaster</i>	2,4,6,7,19	F
<i>Euphonia rufiventris</i>	2,4,5,7,8,9,10,13,20	F
<i>Euphonia cayennensis</i>	1,3,11,14-18,21	F

Appendix S3 Birds species in forest and savanna sites in the Amazon and that are absent from the BirdTree phylogeny. These species were inserted as polytomies in the phylogenetic tree used in this study. Species indicated with asterisks (*) constitute splits and those indicated with the number (1) constitute new descriptions for science.

Bird families	Absent from BirdTree	Inserted as polytomy from...
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes medius</i> *	<i>Dendrocolaptes certhia</i>
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes duidae</i> *	<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes layardi</i> *	<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>
Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus chunchotambo</i> *	<i>Xiphorhynchus ocellatus</i>
Furnariidae	<i>Automolus cervicalis</i> *	<i>Automolus infuscatus</i>
Furnariidae	<i>Automolus paraensis</i> *	<i>Automolus infuscatus</i>
Grallariidae	<i>Hylopezus paraensis</i> *	<i>Hylopezus macularius</i>
Icteridae	<i>Icterus chryscephalus</i>	<i>Icterus cayanensis</i> <i>Phaeothlypis rivularis</i> e <i>P.</i> <i>fulvicauda</i>
Parulidae	<i>Myiothlypis mesoleuca</i>	<i>fulvicauda</i>
Pipridae	<i>Machaeropterus striolatus</i>	<i>Machaeropterus regulus</i>
Poliophtilidae	<i>Poliophtila paraensis</i>	<i>Poliophtila guianensis</i> e <i>P. facilis</i>
Poliophtilidae	<i>Poliophtila facilis</i>	<i>Poliophtila guianensis</i>
Thamnophilidae	<i>Epinecrophylla pyrrhonota</i>	<i>Epinecrophylla haematonota</i>
Thamnophilidae	<i>Herpsilochmus stotzi</i> ¹	<i>Herpsilochmus atricapillus</i>
Thamnophilidae	<i>Percnostola subcristata</i>	<i>Percnostola rufifrons</i>
Thamnophilidae	<i>Percnostola minor</i>	<i>Percnostola rufifrons</i>
Thamnophilidae	<i>Willisornis vidua</i> *	<i>Willisornis poecilinotus</i>
Tyriridae	<i>Schiffornis amazonum</i>	<i>Schiffornis turdina</i>
Tyriridae	<i>Schiffornis olivacea</i>	<i>Schiffornis turdina</i>
Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus probatus</i>	<i>Campylorhamphus procurvoides</i>
Troglodytidae	<i>Troglodytes musculus</i> *	<i>Troglodytes aedon</i>

Capítulo 2

Diversidade taxonômica e filogenética de aves na
Amazônia: testando a influência das barreiras dos
grandes rios e do clima

O capítulo II desta tese foi elaborado e formatado conforme as normas da revista científica *Journal of Biogeography*, as quais se encontram em anexo (Anexo 2).

Original Article**Diversidade taxonômica e filogenética de aves na Amazônia: testando a influência das barreiras dos grandes rios e do clima**

Sara Miranda Almeida^{1,*}, Pablo Vieira Cerqueira¹, Leandro Juen^{1,2} & Marcos Pérsio Dantas Santos^{1,2}

¹ Programa de Pós-graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa, N 01, CEP 66075-110, Belém, Pará, Brazil.

² Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brazil.

³ Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, CEP 91501970, Caixa Postal 1500, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

*Correspondence: Sara Miranda Almeida, Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa, N 01, Guamá, CEP 66075-110, Caixa Postal 479, Belém, Pará, Brazil. E-mail: salmeida.eco@gmail.com

Diversidade taxonômica e filogenética de aves na Amazônia

RESUMO

Objetivo: Avaliar a importância dos grandes rios, que delimitam as regiões biogeográficas na Amazônia (i.e., AEs - áreas de endemismo), e das condições climáticas atuais para a composição de espécies e estrutura filogenética de aves. Nossas análises foram realizadas para assembleias de espécies do sub-bosque, que são mais limitadas por dispersão, e para assembleias do dossel, que possuem maior habilidade de dispersão.

Localização: florestas de *terra firme* no Bioma Amazônia.

Métodos: Compilamos dados de ocorrência de espécies de 68 assembleias, totalizando 762 espécies de aves. Nós ordenamos a composição de espécies usando escalonamento multidimensional não-métrico e testamos a importância relativa de variáveis climáticas (Ambiente), regiões biogeográficas (Biogeografia) e da distância geográfica (Espaço) para a composição de espécies através de análise de partição de variância. Utilizamos ponderação filogenética difusa para avaliar a influência do Ambiente, da Biogeografia e do Espaço na composição de espécies mediada pela filogenia. Finalmente, testamos quais variáveis climáticas influenciaram na riqueza de espécies e diversidade filogenética a partir de modelos lineares generalizados.

Resultados: A composição de espécies das assembleias do sub-bosque diferiu entre todos os pares de AEs, enquanto as assembleias do dossel apenas não diferiram entre as AEs Tapajós e Rondônia. A interação entre Ambiente e Biogeografia (14%) foi o que mais influenciou na composição das assembleias do sub-bosque, enquanto as assembleias do dossel foram mais influenciadas pelo Ambiente (8%). A Biogeografia sozinha apresentou menor influência nas assembleias do dossel (3%) quando comparada às assembleias do sub-bosque (7%). A estrutura filogenética das assembleias de aves do sub-bosque florestal foi afetada pelo Ambiente (22,43%) e pela Biogeografia (14,6%). O Ambiente também foi importante para a estrutura filogenética das assembleias do dossel (16,04%), porém, a biogeografia foi menos importante (8,4%).

Principais conclusões: Os rios atuam como barreiras mais fortes para as aves do sub-bosque do que para as aves do dossel. As variáveis climáticas possuem importante influência na diversidade de espécies e na estrutura filogenética das assembleias, mostrando a importância das adaptações às condições ambientais para a manutenção da diversidade. Nossos resultados revelam que as características ecológicas das espécies e as diferenças nas habilidades de dispersão podem impulsionar a diversificação de espécies e influenciar na estrutura taxonômica e filogenética das assembleias.

Palavras-chave: áreas de endemismos, estrutura filogenética, hipótese dos rios como barreiras, composição de espécies, florestas de *terra firme*.

INTRODUÇÃO

As barreiras biogeográficas podem ter efeito sobre a estrutura filogenética de comunidades e diversidade beta de espécies (Graham et al., 2009; Weinstein et al., 2014). Estudos recentes têm incorporado relações de parentesco entre as espécies em análises de diversidade de assembleias, trazendo novas informações sobre a origem e manutenção da biodiversidade (Graham & Fine, 2008; Fine & Kembel, 2011; Weinstein et al., 2014), permitindo assim, avaliar a importância de processos evolutivos para a estrutura das assembleias biológicas (Leprieur et al., 2012).

A diversidade beta pode ser definida como a variação na composição de espécies entre locais (Whittaker, 1960; Anderson, 2011), podendo ser resultado de processos ecológicos, evolutivos e biogeográficos, revelando padrões espaciais, temporais e ambientais (Keil et al., 2012). Essa medida de diversidade pode ser gerada pelas distâncias geográficas entre as assembleias, pois esta pode dificultar a dispersão de espécies entre locais (Keil et al., 2012). Embora as aves, de maneira geral, sejam organismos com alta mobilidade, as aves amazônicas possuem elevada especificidade de hábitat e isso reflete em diferenças na capacidade de dispersão entre grupos ecológicos (Smith et al., 2014). Muitas espécies que habitam o sub-bosque florestal são mais limitadas em dispersar-se, enquanto as espécies que vivem no dossel possuem maior habilidade para se mover na paisagem e em maiores distâncias (Smith et al., 2014). Essas diferenças podem influenciar nas taxas de diversificação de linhagens, sendo que altas taxas tendem a ocorrer em linhagens com baixa propensão à dispersão geográfica (Burney & Brumfield, 2009; Hawkins et al., 2006; Smith et al., 2014).

Em escalas geográficas mais amplas, variáveis ambientais como altitude e variações de temperatura e precipitação entre locais podem influenciar na composição das assembleias de aves (Graham et al., 2009; Melo et al., 2009; Meynard et al., 2011). Atualmente sabe-se que o clima tem uma forte influência sobre os gradientes de diversidade, principalmente sobre a entrada de energia e disponibilidade de água nos ecossistemas (Hawkins & Porter, 2003). Regiões com maior precipitação, topografia mais complexa, variabilidade em altitude, alta produtividade e com maiores médias de temperatura tendem a abrigar maior diversidade de aves (Hawkins et al., 2003; Hawkins et al., 2005; Rahbek et al., 2007; Rompré et al. 2007; Meynard et al., 2011). Além disso, pequenas variações das condições físicas e climáticas nas florestas tropicais, podem ter um importante efeito sobre as mudanças na diversidade de aves (Fjeldså et al., 1999; Kessler et al., 2001), estabelecendo-se uma relação direta entre estrutura das assembleias e os direcionadores ambientais (Cadotte & Tucker, 2017).

A Amazônia é a maior e mais diversa área de floresta tropical do mundo, apresentando extraordinária biodiversidade (Silva, 2005). Diversas hipóteses foram levantadas para explicar essa

grande diversidade, dentre estas a hipótese dos rios como barreiras (*'Riverine Barrier Hypothesis'* ou simplesmente *'River Hypothesis'*) é uma das mais reconhecidas (Haffer, 1974, 2008; Silva 2005; Ribas et al., 2012). Essa hipótese prediz que os grandes rios têm atuado como barreiras à dispersão ao longo da história evolutiva, separando populações de espécies e permitindo sua diferenciação, gerando os padrões atuais de distribuição da biodiversidade (Haffer, 2008). Essas barreiras podem limitar o fluxo gênico e representar agentes de vicariância na diversificação de espécies de vertebrados terrestres (Wallace, 1852; Ayres & Clutton-Brock, 1992; Hayes & Sewlal, 2004, Ribas et al., 2012; Maldonado-Coelho et al., 2013; Dias-Terceiro et al., 2015), e em muitos casos são associadas com a diferenciação genética, vocal e/ou morfológica de aves (e.g. Bates et al., 2004; Isler et al., 2007; Fernandes et al., 2012, Miranda et al., 2013).

O atual sistema de drenagem da Amazônia foi estabelecido há, aproximadamente, três milhões de anos durante o Plio-Pleistoceno (Campbell et al., 2006; Latrubesse et al., 2010), embora alguns autores têm sugerido que isso ocorreu há cerca de cinco milhões de anos (Hoorn et al., 1995; Campbell et al., 2001; Figueiredo et al., 2009; Hoorn et al., 2010). Na bacia amazônica, os grandes rios delimitam interflúvios, os quais formam unidades biogeográficas, as chamadas áreas de endemismos (AEs). Estas representam a heterogeneidade composicional de uma ampla gama de táxons terrestres e fornecem um quadro para priorização de conservação da biodiversidade (Silva, 2005; Naka, 2010; Pomara et al., 2014; Boubli et al., 2015). As AEs da Amazônia apresentam biotas e relações evolutivas particulares (Silva, 2005) e são importantes para avaliação da biogeografia histórica e formação de hipóteses sobre os processos responsáveis pela organização da biota regional (Cracraft, 1985; Morrone & Crisci, 1995; Silva, 2005; Haffer, 2008). Atualmente são reconhecidas nove áreas de endemismos na Amazônia, considerando a mais recente inclusão da AE Jaú (Borges & Silva, 2012), delimitada pelos rios Negro e Solimões, além das áreas da Guiana (interflúvio entre os rios Amazonas e Negro), Imeri (rios Negro e Japurá), Napo (rios Solimões e Japurá), Inambari (rios Solimões e Madeira), Rondônia (rios Madeira e Tapajós), Tapajós (rios Tapajós e Xingu), Xingu (rios Xingu e Tocantins), e Belém (rios Tocantins, Amazonas e Pindaré) (Silva, 2005).

Estudos que avaliem as diferenças na composição de espécies através dos grandes rios amazônicos podem ser particularmente informativos (Pomara et al., 2014), e a associação com análises que avaliem a distribuição das linhagens das espécies podem trazer mais clareza sobre a importância dessas barreiras para a distribuição da avifauna. A integração entre biogeografia, clima e ecologia das espécies pode ajudar a elucidar os processos que possibilitaram a grande diversidade na Amazônia. Neste trabalho nós avaliamos 1) as variações na composição de assembleias de espécies de aves do sub-bosque e do dossel florestal entre as áreas de endemismo da Amazônia, 2) a contribuição relativa das regiões biogeográficas e de variáveis climáticas para a diversidade beta taxonômica e para a estrutura filogenética, e 3) a associação entre a diversidade alfa (riqueza de

espécies e diversidade filogenética) e variáveis climáticas, testando as seguintes hipóteses: i) as barreiras formadas pelos grandes rios geram diferenças mais pronunciadas na composição de espécies entre os interflúvios para as assembleias do sub-bosque do que para as aves do dossel, devido às diferenças de habilidade de dispersão desses dois grupos. ii) as variáveis climáticas atuais e as regiões biogeográficas possuem contribuição similar para a diversidade beta taxonômica e para a estrutura filogenética, e iii) variáveis climáticas agem como filtros ambientais, sendo determinantes para as variações na riqueza de espécies e diversidade filogenética das assembleias.

MÉTODOS

Assembleias de aves

Nós compilamos dados de composição de espécies de aves para 68 assembleias em florestas de *terra firme*. Dessas, 45 assembleias foram obtidas a partir de *checklists* de trabalhos publicados e 23 de nossas amostragens de campo. As coordenadas e informações sobre as localidades encontram-se no Appendix S1. Foram registradas 762 espécies, 437 do sub-bosque e 325 do dossel. As assembleias estavam distribuídas nas nove áreas de endemismos da Amazônia: Guiana (n = 16), Inambari (n = 8), Rondônia (n = 13), Tapajós (n = 19), Belém (n = 5), Xingu (n = 3), Napo (n = 2), Imeri (n = 1) e Jaú (n = 1). As áreas Xingu, Napo, Imeri e Jaú apresentaram um baixo número de assembleias compiladas devido à escassez de inventários completos disponíveis para essas áreas. Assim, devido aos poucos dados disponíveis para essas quatro AEs, nós consideramos as localidades das mesmas apenas nas análises de diversidade alfa (riqueza de espécies e diversidade filogenética) relacionadas às variáveis climáticas, afim de abrangermos a maior variabilidade ambiental existente. Dessa maneira, as análises de composição de espécies, diversidade beta e da estrutura filogenética foram procedidas considerando apenas as localidades das cinco áreas de endemismos: Guiana, Inambari, Rondônia, Tapajós, Belém.

Nós removemos das análises espécies migratórias de longa distância, espécies características de bordas de mata, espécies de várzea, e as espécies aquáticas, uma vez que consideramos que as mesmas são afetadas por processos distintos, que não abordamos em nosso estudo. Afim de avaliar os padrões para os diferentes grupos de aves, nós organizamos os dados de ocorrência de espécies em duas matrizes, uma contendo as espécies do sub-bosque e outra matriz contendo as espécies que habitam dossel florestal. Essa classificação das espécies por estrato foi feita inicialmente com base em Stotz et al. (1996) e revisada com base em nossa experiência sobre as aves amazônicas. Todas as análises foram realizadas separadamente para assembleias de aves do sub-bosque e do dossel.

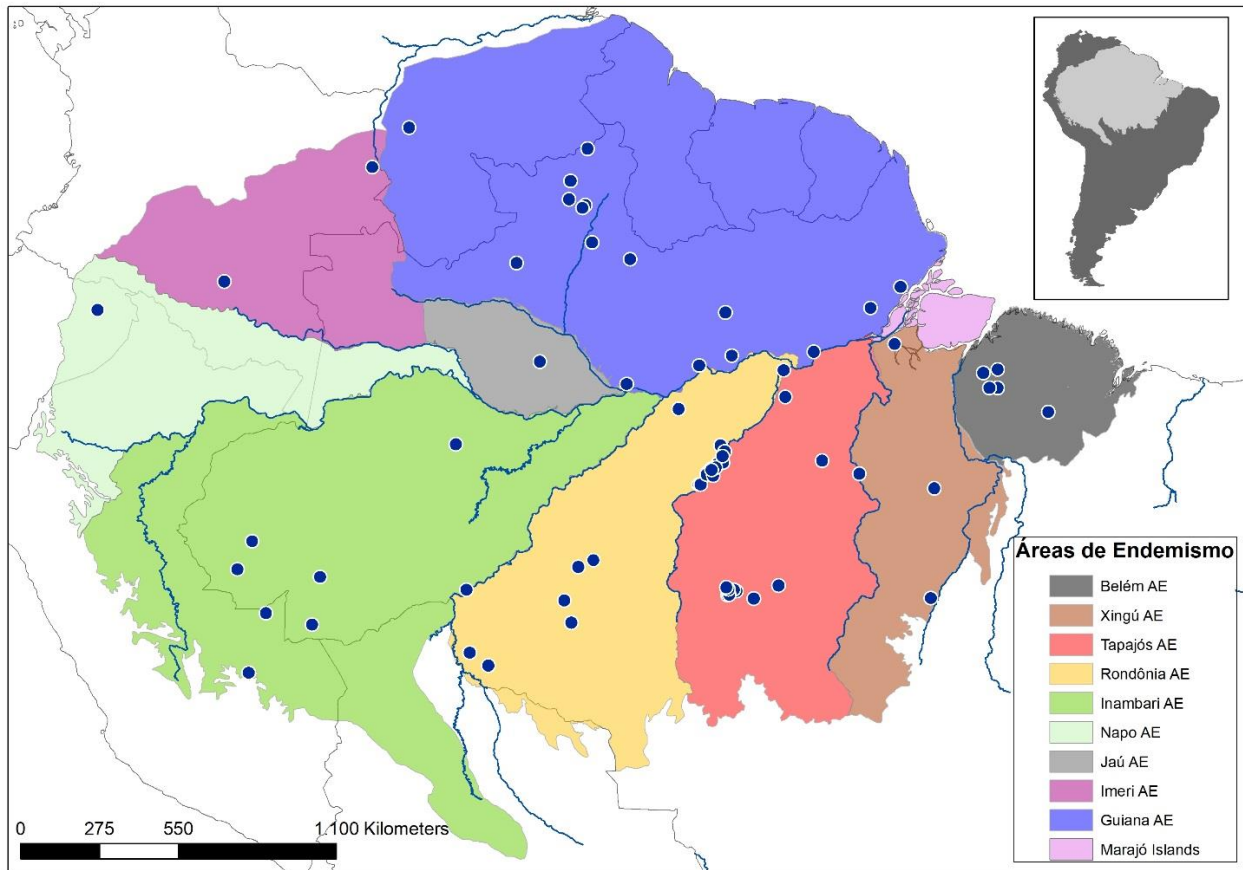


Figura 1 Localização de 68 assembleias de aves em florestas de *terra firme* distribuídas nas nove áreas de endemismos da Amazônia.

Vetores biogeográficos

Para representar as regiões biogeográficas, os dados qualitativos (cinco áreas de endemismo) foram transformados em vetores numéricos utilizando a função ‘dudi.hillsmith’ do pacote ‘ade4’. Com o objetivo de minimizar o erro Tipo I e a superestimação do total de variação explicada, foi realizada a seleção dos vetores biogeográficos seguindo o critério de dupla seleção de Blanchet et al. (2008). Primeiramente foi realizado um teste global incluindo todos os vetores biogeográficos e ajustando o R^2 de acordo com a correção de Ezekiel (Peres-Neto et al., 2006). O R^2_{adj} do teste global é usado como um segundo critério em adição ao valor-alfa de 0,05 para selecionar quais variáveis explicativas serão mantidas. Procede-se com a rotina *forward* e então um valor de p é gerado por permutação de resíduos (Legendre & Legendre, 1998). Na sequência é computado um R^2_{adj} para a db-RDA *forward* sempre que um valor de $p \leq 0,05$ é obtido. Se o R^2_{adj} da db-RDA *forward* é menor do que do teste global, uma nova variável é adicionada para a análise e o teste de permutação é realizado mais uma vez, caso contrário, o procedimento é concluído (para mais detalhes ver Blanchet et al. 2008). Ao final da análise, foram selecionados quatro vetores biogeográficos que foram usados como

variável explicativa na partição de variância da diversidade beta taxonômica e da estrutura filogenética das assembleias.

Filtros espaciais

As coordenadas geográficas (latitude, longitude) das localidades com as ocorrências foram usadas para gerar descritores espaciais, por meio do método *Principal Coordinates of Neighbour Matrices* (PCNM, (Borcard & Legendre, 2002; Dray *et al.*, 2006). A análise foi procedida usando a função ‘PCNM’ do pacote PCNM do ambiente R. As variáveis PCNM são geradas através de uma análise de coordenadas principais sobre a matriz truncada das distâncias euclidianas das coordenadas geográficas. Dessa maneira, podemos verificar a proporção da explicação dos modelos que é relacionada à autocorrelação espacial. Foram geradas 33 variáveis PCNM para as assembleias. A partir do método I de Moran selecionamos 19 autovetores com autovalores positivos, os quais foram submetidos ao método de seleção *forward* implementado no pacote ‘packfor’ do R seguindo o critério de dupla seleção proposto por Blanchet *et al.* (2008). Realizamos uma análise de redundância (RDA) usando as 19 variáveis PCNM como fatores explicativos para avaliar quais filtros espaciais foram associados com as variáveis climáticas e com os vetores biogeográficos (variáveis respostas). O procedimento selecionou sete das 19 variáveis PCNM que não foram relacionadas nem com as variáveis climáticas (ver abaixo) ou com as variáveis biogeográficas. Dessa maneira, os sete PCNM selecionados corresponderam ao componente puramente espacial potencialmente que pode estar afetando as variáveis resposta de interesse (diversidade beta taxonômica e estrutura filogenética).

Variáveis climáticas

A partir da base de dados WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005, version 1.4; <http://www.worldclim.org>) nós obtivemos nove variáveis climáticas do período atual com resolução de 30 arc-seconds (~1 km): altitude, temperatura média anual, sazonalidade de temperatura, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, precipitação anual, precipitação do mês mais úmido, precipitação do mês mais seco e sazonalidade de precipitação. Essas variáveis foram extraídas para as localidades utilizando a função *extract* do pacote ‘raster’ do ambiente R. Nós realizamos uma análise de correlação de Pearson para a matriz de variáveis climáticas e eliminamos aquelas variáveis com correlação > 70% afim de reduzir a multicolinearidade dos dados. Após esse procedimento foram excluídas as variáveis temperatura média anual e precipitação do mês mais seco. Posteriormente, nós realizamos uma análise de redundância (RDA) entre o conjunto de 7 variáveis climáticas e os quatro vetores biogeográficos afim de selecionar as

variáveis climáticas não relacionadas à biogeografia. Procedemos com o critério de seleção *forward*. Porém, nenhuma variável foi selecionada. Dessa maneira, nós mantivemos as sete variáveis climáticas em nosso conjunto de variáveis utilizado nas análises subsequentes.

Composição de espécies e diversidade beta taxonômica

Nós investigamos as relações de similaridade das assembleias de aves entre as diferentes áreas de endemismo através de uma ordenação do tipo escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), aplicando a distância de Jaccard, usando a função ‘metaMDS’ do pacote ‘vegan’. Posteriormente, as representações gráficas foram geradas através do pacote ‘ggplot2’ do ambiente R. Para testar estatisticamente as diferenças na composição de espécies entre as cinco áreas de endemismos usamos uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) com 999 permutações, usando a função ‘adonis’ também no pacote ‘vegan’. Além do resultado global da PERMANOVA, também avaliamos comparações entre os pares de AEs através da função ‘pairwise.adonis’.

Para decompor a fração da diversidade beta taxonômica explicada por fatores ambientais, espaciais e pelas regiões biogeográficas (barreiras dos grandes rios) foi utilizada uma partição de variância com base em análises de redundância baseadas em distância (dbRDA, *Distance-based Redundancy Analysis*) (Borcard et al., 1992; Peres-neto et al., 2006). Para tal, utilizamos três matrizes explicativas: ambiental (sete variáveis climáticas), espacial (sete variáveis PCNMs) e biogeográfica (quatro vetores biogeográficos). Nessa técnica de partição de variância o percentual total da variação dos quadrados mínimos é particionado em contribuições únicas e comuns dos conjuntos de preditores. Para tal, usamos a função ‘varpart’ do pacote ‘vegan’. Assim, a variação total nas medidas de beta diversidade foi dividida em: variação explicada puramente pelas variáveis climáticas; explicada puramente pelas variáveis espaciais; explicada puramente pelas regiões biogeográficas; e as combinações entre esses conjuntos de variáveis duas a duas e as três simultaneamente; e, por fim, a variação não-explicada (resíduo). Utilizamos para essa análise a função ‘varpart’ do pacote ‘vegan’.

Análises filogenéticas

A filogenia utilizada em nosso estudo foi a proposta por Jetz et al. (2012) (BirdTree, <http://www.birdtree.org>), a qual consiste numa filogenia global datada contendo, aproximadamente, 10.000 espécies de aves. A partir dessa proposta foram randomizadas 1000 filogenias completas e, posteriormente, foi extraída a filogenia de maior valor de credibilidade (MCC, *Maximum Clade Credibility*), preservando os valores de comprimento dos ramos. Para tal, foi utilizado o software

TreeAnnotator v1.8.1 do pacote BEAST v1.8.1 (Drummond et al., 2012). Um total de 5% das espécies de nosso estudo (4% do sub-bosque e 1% do dossel) estavam ausentes da filogenia de Jetz et al. (2012). Essas espécies incluem subespécies recentemente elevadas a nível de espécies (*splits*) ou novas espécies descritas para a ciência. Assim, esses casos (31 espécies do sub-bosque e oito do dossel) foram inseridos como politomias de espécies próximas na árvore de MCC (Appendix S2).

Para avaliar a influência do ambiente (sete variáveis climáticas) e da biogeografia (quatro vetores biogeográficos) sobre a distribuição dos filogrupos nós usamos a função *matrix.p.sig* do pacote ‘PCPS’ (Debastiani & Duarte, 2014) do ambiente R. Através desse método cada assembleia foi submetida a uma ponderação filogenética difusa (PFW, *phylogenetic fuzzy weighting*), gerando uma matriz que descreveu a composição filogenética das assembleias (matriz P). A PFW provê uma avaliação robusta de direcionadores ambientais e filogenéticos de distribuição de espécies através de metacomunidades (Duarte et al., 2016). A função *matrix.p.sig* testa diretamente a associação desta matriz com um gradiente ambiental (ou histórico). As dissimilaridades par-a-par foram submetidas a análises de PERMANOVA para avaliar a influência de cada gradiente (ambiental, biogeográfico e espacial) sobre a dispersão das espécies entre as assembleias.

Modelos lineares generalizados (GLM)

Afim de avaliar a importância das variáveis climáticas para a riqueza de espécies e diversidade filogenética de aves do sub-bosque e do dossel, nós usamos modelos lineares generalizados (GLMs, *Generalised Linear Models*) (Fox, 2015). Dessa maneira, nós verificamos quais variáveis tiveram maior influência na variação desses aspectos da diversidade alfa. A medida de diversidade filogenética utilizada foi a distância filogenética média entre as todos os pares de espécies de uma mesma assembleia (MPD, *Mean Pairwise Distance*) (Webb, 2000), calculada no pacote ‘picante’ (Kembel et al., 2010) do R por meio da função ‘mpd’. As relações entre as variáveis resposta (riqueza de espécies e MPD) e explicativas (altitude, sazonalidade de temperatura, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, precipitação anual, precipitação do mês mais úmido e sazonalidade de precipitação) foram testadas usando GLMs com erro de distribuição de Gaussian ou Poisson, de acordo com a distribuição dos dados. Quando detectado *overdispersion*, os erros padrão foram corrigidos usando um modelo Quasi-GLM, de acordo com os pressupostos de normalidade e homoscedasticidade para cada modelo. Para cada variável dependente, nós construímos modelos com combinações entre as sete variáveis climáticas e usamos o critério de informação de Akaike (AIC) para avaliar o desempenho de cada modelo, selecionando o modelo com o menor AIC como o modelo de melhor ajuste.

RESULTADOS

Composição de espécies nas áreas de endemismos e determinação de fatores que explicam a diversidade beta taxonômica

Considerando as cinco áreas de endemismos, foram registradas 740 espécies de aves das quais 419 foram classificadas como aves do sub-bosque e 321 do dossel. Observamos diferenças na composição de espécies das assembleias de espécies entre as cinco áreas de endemismos tanto para as assembleias de sub-bosque (PERMANOVA, Pseudo F = 9,95_(4;56); p = 0,001) quanto para aquelas de dossel (PERMANOVA, Pseudo F = 4,83_(4;56); p = 0,001). O agrupamento das assembleias entre as áreas de endemismos ficou mais definido para as assembleias do sub-bosque, sendo que as AEs apresentaram maiores sobreposições para as assembleias do dossel (Figs. 2 e 3).

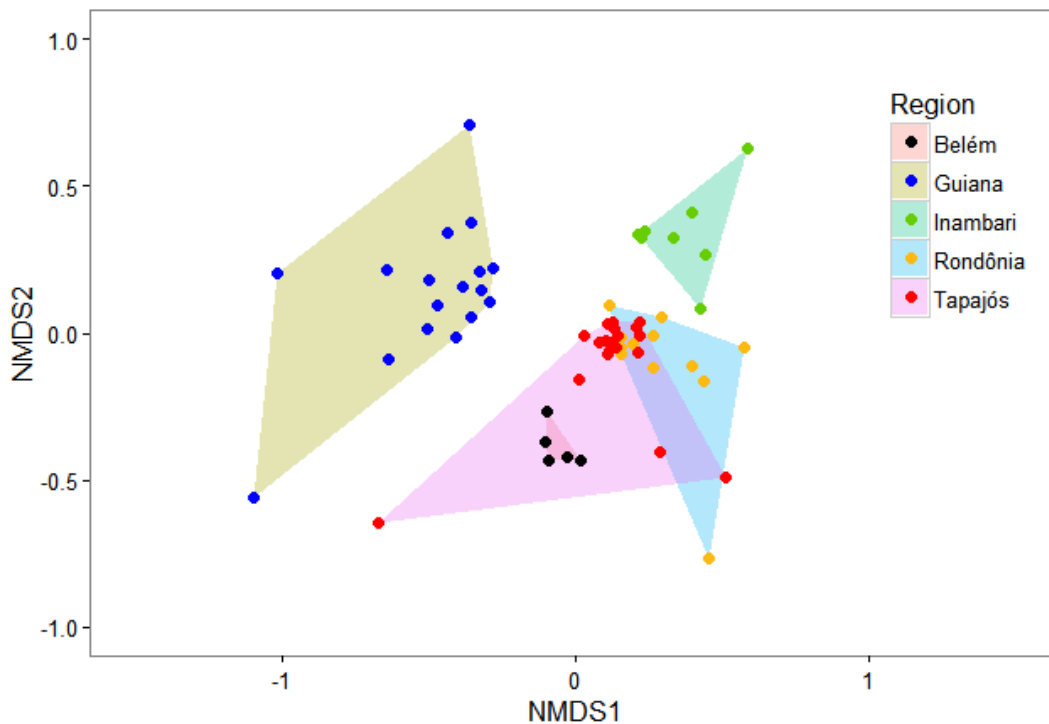


Figura 2 Ordenação das composições de assembleias de aves do sub-bosque florestal localizadas em cinco áreas de endemismos da Amazônia. Stress = 0,15.

Quando comparamos as assembleias de aves do sub-bosque entre as AEs, verificamos que houve diferença na composição de espécies entre todos os pares (Tabela 1).

Tabela 1 Resultados (valores F da PERMANOVA) das comparações par-a-par entre cinco áreas de endemismos da Amazônia, mostrando diferenças nas composições de aves do sub-bosque florestal. Todos os valores foram estatisticamente significativos ($p \leq 0,01$).

	Belém	Guiana	Inambari	Rondônia	Tapajós
Belém	-				
Guiana	5.827				
Inambari	6.613	7.027			
Rondônia	6.292	10.046	4.810		
Tapajós	5.919	11.590	6.015	3.483	-

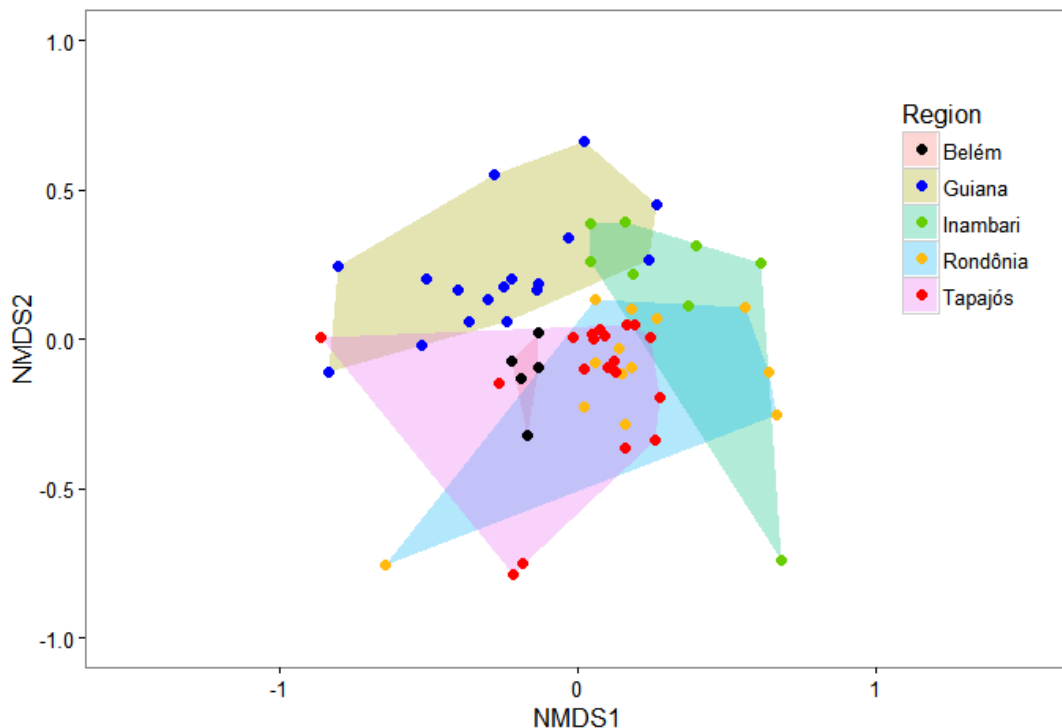


Figura 2 Ordenação das composições de assembleias de aves do dossel florestal localizadas em cinco áreas de endemismos da Amazônia. Stress = 0,19.

Quando testamos as diferenças par-a-par da composição das assembleias de espécies do dossel entre as cinco áreas de endemismos não encontramos diferenças apenas entre as áreas Tapajós e Rondônia (Tabela 2).

Tabela 2 Resultados (valores F da PERMANOVA) das comparações par-a-par entre cinco áreas de endemismos da Amazônia, mostrando diferenças nas composições de aves do dossel florestal. Valores em negrito foram estatisticamente significativos ($p \leq 0,01$) e o valor em itálico não foi significativo ($p = 0,53$).

	Belém	Guiana	Inambari	Rondônia	Tapajós
Belém	-				
Guiana	3.309				
Inambari	4.536	4.291			
Rondônia	3.298	4.222	2.913		
Tapajós	3.408	5.77	4.114	<i>1.542</i>	-

As dissimilaridades na composição de espécies das assembleias de aves do sub-bosque foram atribuídas às regiões biogeográficas (7%), às variáveis climáticas (6%) e, principalmente, à interação desses dois fatores (14%). A composição das assembleias do dossel, por sua vez, foi mais influenciada pelas variáveis climáticas (8%). No entanto, as regiões biogeográficas sozinhas apresentaram pouca influência nas assembleias do dossel florestal (3%) (Fig. 4). De maneira geral, o modelo foi mais explicativo para as assembleias do sub-bosque (explicação total = 31%) em comparação com as do dossel (explicação total = 20%).

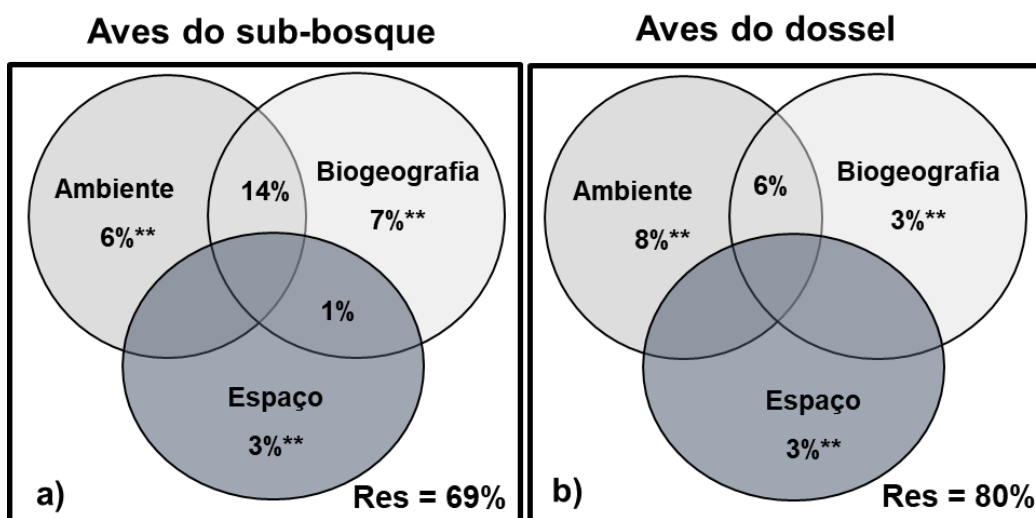


Figura 4. Partição da variância da diversidade beta taxonômica, de aves do sub-bosque (a) e do dossel (b), explicadas pelas variáveis climáticas (Ambiente), pelas regiões biogeográficas (Biogeografia) e pelas variáveis espaciais (Espaço) na Amazônia. Res = variância não explicada.

A influência do clima e da biogeografia sobre a composição filogenética das assembleias

A estrutura filogenética das assembleias de aves do sub-bosque foi afetada pelas variáveis climáticas (22,43%) e pelas regiões biogeográficas (14,6%). As variáveis climáticas também foram importantes para a estrutura filogenética das assembleias do dossel (16,04%), porém, as regiões biogeográficas apresentaram menor importância (8,4%). Adicionalmente, nós verificamos um efeito significativo das variáveis espaciais na composição filogenética das assembleias de aves do sub-bosque (14%), porém, a estrutura filogenética das assembleias do dossel não foi afetada por essas variáveis (Tabela 3).

Tabela 3 Análise da composição filogenética de assembleias de aves amazônicas sob a influência das regiões biogeográficas e de variáveis climáticas. Valores em negrito foram estatisticamente significativos ($p \leq 0,05$) e o valor em itálico não foi significativo.

Preditores	Sub-bosque			Dossel		
	<i>R² adj</i>	F	P	<i>R² adj</i>	F	P
Ambiente	0.224	2.230	0.001	0.160	1.474	0.002
Biogeografia	0.146	2.44	0.001	0.084	1.77	0.002
Espaço	0.140	1.28	0.028	0.105	0.907	<i>0.736</i>

Avaliando a importância de variáveis climáticas para a riqueza de espécies e diversidade filogenética

Os modelos lineares generalizados explicaram melhor a riqueza e diversidade filogenética das aves do sub-bosque ($R^2_{adj} = 0,12$ e $0,16$, respectivamente) do que das aves do dossel ($R^2_{adj} = 0,05$ e $0,03$, respectivamente). A variável mais importante para a riqueza de espécies de aves do sub-bosque foi a temperatura máxima do mês mais quente. A temperatura mínima do mês mais frio foi a variável explicativa mais importante em dois dos quatro modelos, em que as variáveis respostas foram a riqueza de assembleias do dossel e a diversidade filogenética de aves do sub-bosque. A diversidade filogenética das assembleias do dossel, por sua vez, não foi associada a nenhuma das sete variáveis consideradas nos modelos (Tabela 4).

Tabela 4 Resultados dos modelos lineares generalizados (GLMs) com base nas distribuições gaussiana (a) e quasipoisson (b-d) relacionando as variáveis climáticas e a riqueza e diversidade filogenética de assembleias de aves do sub-bosque e dossel em florestas de terra firme na Amazônia.

(a) Riqueza de espécies de aves do sub-bosque ($R^2_{adj} = 0,121$)					
	Estimate	Std. Error	t value	F	Pr(>F)
(Intercept)	-135.570	86.900	-1.560		
Sazonalidade de temperatura	-0.061	0.030	-2.030	1.990	0.162
TempMáx. do mês mais quente	0.800	0.268	2.990	8.970	0.003*
(b) Riqueza de espécies de aves do dossel florestal ($R^2_{adj} = 0,054$)					
	Estimate	Std. Error	t value	F	Pr(>F)
(Intercept)	6.060	0.460	13.290		
Sazonalidade de temperatura	<-0.001	<0.001	-0.680	0.029	0.866
Temp.Mín. do mês mais frio	-0.004	0.001	-2.670	5.398	0.023*
Sazonalidade de precipitação	-0.004	0.002	-1.520	2.293	0.135
(c) Diversidade filogenética (MPD) de assembleias de aves do sub-bosque ($R^2_{adj} = 0,162$)					
	Estimate	Std.Error	t value	F	Pr(>F)
(Intercept)	4.791	0.061	78.10		
Temp.Mín. do mês mais frio	<0.001	<0.001	3.82	12.36	<0.001*
Sazonalidade de precipitação	<0.001	<0.001	1.09	2.56	0.114
Precipitação anual	<-0.001	<0.001	-0.83	0.70	0.407
(d) Diversidade filogenética (MPD) de assembleias de aves do dossel florestal ($R^2_{adj} = 0,033$)					
	Estimate	Std.Error	T	F	Pr(>F)
(Intercept)	5.223	0.208	25.075		
Temp.Mín. do mês mais frio	<0.001	<0.001	1.449	1.335	0.252
Altitude	<-0.001	<0.001	-1.339	1.793	0.185

DISCUSSÃO

Nossos resultados corroboraram a hipótese de que os grandes rios atuam como barreiras mais fortes para as aves do sub-bosque do que para as aves do dossel, em função da diferença desses gupos quanto a habilidade de dispersão. Adicionalmente, verificamos que as condições climáticas possuem importante contribuição para a diversidade das assembleias.

Composição de espécies nas áreas de endemismos e determinação de fatores que explicam a diversidade beta taxonômica

Observamos que a composição de espécies tanto das assembleias do sub-bosque quanto do dossel foi diferente entre as cinco áreas de endemismos estudadas, resultado que corrobora a importância dos grandes rios como barreiras geográficas à dispersão das espécies de aves (Cracraft, 1985; Morrone & Crisci, 1995; Silva 2005) e evidencia o acúmulo de dissimilaridade na composição de espécies ao longo do tempo entre margens opostas dos rios. A composição de espécies das assembleias de aves do sub-bosque diferiu entre todos os pares de AEs comparados. No entanto, quando avaliamos as assembleias do dossel não encontramos diferenças entre as áreas Tapajós e Rondônia, as quais são separadas pelo rio Tapajós. Oliveira et al. (2017) verificaram que os rios Amazonas/Solimões e Madeira se revelaram como barreiras biogeográficas potencialmente importantes para as aves, enquanto os rios Tapajós e Xingu parecem não representar barreiras ao longo de toda sua extensão. Adicionalmente, um estudo mostrou que populações distintas de aves amazônicas se encontram e hibridizam nas regiões de cabeceira do rio Tapajós (Weir et al., 2015) e isso pode contribuir para a maior similaridade na composição de espécies entre as áreas de endemismo separadas por esse rio.

A limitação de dispersão de espécies de aves é um dos mais importantes fatores que contribuem para a especiação em função de barreiras geográficas (Smith et al., 2014; Burney & Brumfield, 2009; Claramunt et al., 2012). Um estudo que avaliou a distribuição de 448 espécies de Passeriformes de *terra firme* ao longo da extensão do rio Amazonas demonstrou que esse rio representou uma barreira mais significativa para espécies que ocorrem estritamente em floresta de *terra firme*, principalmente para a família *Thamnophilidae* (Hayes & Sewal, 2004). Porém, os autores ainda verificaram que esse rio não foi barreira mais importante para as aves do sub-bosque quando comparadas às espécies do dossel (Hayes & Sewal, 2004). Em contraste, nós encontramos que os rios podem ser barreiras mais fortes à dispersão de espécies de aves do sub-bosque, as quais tendem a ter maior limitação de dispersão. Juen & De Marco (2012) investigaram os padrões de distribuição de espécies de dois grupos de libélulas com diferentes habilidades de dispersão entre os interflúvios da Amazônia e verificaram que o grupo com menor habilidade de dispersão (*Zygoptera*) apresentou maior dissimilaridade na composição de espécies, um padrão mais claro de distribuição entre os diferentes interflúvios, e uma menor proporção de espécies compartilhadas entre os interflúvios do que o grupo com maior habilidade de dispersão (*Anisoptera*). Na Amazônia peruana foi observada alta variação na composição de espécies de aves entre sítios localizados nas margens opostas do rio Amazonas, enquanto que a composição de espécies de plantas *Melastomataceae* não variou (Pomara et al., 2014), uma vez que essas plantas foram mais influenciadas pelo gradiente edáfico do que pela

barreira do rio (Pomara et al., 2012, 2014). Para assembleias de anuros, o efeito de barreira foi maior para alguns rios como Amazonas e Madeira, enquanto outros rios parecem não constituírem barreiras importantes para gerar mudanças na composição de espécies (Godinho & Silva, 2018). Dessa maneira, nossos resultados mostram que a avaliação da importância dos rios amazônicos como barreiras devem levar em consideração as especificidades dos diferentes grupos biológicos, tanto de aves quanto de outros grupos animais.

Encontramos a maior contribuição das variáveis climáticas associadas às regiões biogeográficas para explicar a composição de espécies das assembleias de aves do sub-bosque, o que reflete a importância não apenas das adaptações às condições ambientais, mas também dos mecanismos de dispersão através de barreiras biogeográficas para determinar o estabelecimento e persistência das espécies em um dado local (Cadotte & Tucker, 2017). Godinho & Silva (2018) encontraram que os grandes rios da Amazônia contribuíram mais para a variabilidade de anuros do que variáveis climáticas e topografia. No presente estudo, nós observamos que o fator biogeográfico exerceu menor influência nas aves do dossel quando comparado às aves do sub-bosque, resultado concordante com Ribas et al. (2012) que supunham que a importância da evolução da drenagem dos rios seria mais evidente para aves mais restritas às florestas de *terra firme*, como muitas espécies que habitam o sub-bosque florestal. Adicionalmente, o estrato de forrageio pode ter um efeito significativo sobre a diversidade de espécies de aves, havendo mais espécies limitadas por dispersão no sub-bosque florestal, as quais exibem significativamente maior diversidade de espécies do que linhagens mais dispersivas do dossel (Smith et al., 2014). A maior habilidade de dispersão de espécies do dossel pode ser explicada pela própria fisionomia do dossel e pela distribuição desigual dos recursos alimentares dentro dele (Smith et al., 2014).

Trabalhos recentes refutaram a hipótese dos rios como barreiras para explicar a variação na diversidade de aves (i.e., Oliveira et al., 2017; Santorelli Jr., 2018). No entanto, é necessário considerar que Oliveira et al. (2017) incluíram em suas análises espécies de aves que ocorrem em regiões de altitude elevada, como as encostas dos Andes e os Tepuis, além de formações vegetais abertas (savanas amazônicas). Tais ambientes apresentam dinâmica biogeográfica e ambiental muito diferente das florestas de *terra firme* (Borges et al., 2018) e isso pode dificultar ou obscurecer a identificação dos padrões e reconhecimento da importância dos rios como barreiras. Esses autores concluem que outros fatores físicos e a variação altitudinal podem ser responsáveis pela regionalização da biota amazônica e não as barreiras dos rios. Esse resultado não é surpreendente, dado que as espécies consideradas são de ambientes e histórias evolutivas muito distintos, além dos autores considerarem uma grande variação de altitude que representam outro forte efeito para a distribuição das espécies (sobre gradiente de altitude e diversificação de aves ver Quintero & Jetz, 2018). Nessa mesma linha de pensamento, Santorelli Jr. et al. (2018) consideraram 1952 espécies

facilmente detectáveis (detectabilidade > 50%) de 14 grupos taxonômicos, incluindo aves, ao longo do rio Madeira, que separa as áreas de endemismos Inambari e Rondônia, e encontraram que esse rio não limita a distribuição de 99% das espécies, refutando a hipótese dos rios. No entanto, a análise apenas de espécies facilmente detectáveis pode ter enviesado os resultados desses autores, uma vez que muitas espécies de aves amazônicas, principalmente as que habitam o sub-bosque são crípticas e de difícil detecção.

Nem todos os padrões de distribuição de espécies são estruturados pelo mesmo processo, seja ele biogeográfico ou modelos de nicho (Pigot et al., 2018). No entanto, é inegável o papel dos rios não apenas para entendermos padrões filogeográficos das espécies na Amazônia (Ribas et al., 2012; Maldonado-Coelho et al., 2013; Thom & Aleixo, 2015; Bocalini & Silveira, 2016; Ortiz et al., 2018), como também para os padrões de composição de espécies e estrutura filogenética das assembleias.

A influência do clima e da biogeografia sobre a composição filogenética das assembleias

Nossos resultados demonstram que as barreiras formadas pelos grandes rios também foram importantes para a estrutura filogenética das assembleias. Outros estudos também têm encontrado relação entre biogeografia e ecologia filogenética de comunidades de plantas (Duarte et al., 2014b, Carlucci et al., 2016), aves (Almeida et al., 2018), primatas (McGoogan et al., 2007), opiliões (Boyer et al., 2016) e mamíferos terrestres (Davies et al., 2011). Nossos resultados demonstraram a importância de inserir a história biogeográfica e informações filogenéticas em análises com assembleias de espécies em amplas escalas geográficas. Nesse sentido, os dados de diversos *taxa* podem ser combinados para selecionar áreas prioritárias para conservação regional em contexto biogeográfico e evolutivo (McGoogan et al., 2007).

Nós verificamos que as distâncias geográficas, independente da presença dos rios e das variáveis climáticas, influenciaram significativamente a estrutura filogenética de aves do sub-bosque, resultado consistente com as expectativas baseadas nas habilidades de dispersão diferencial dos grupos ecológicos de aves. Em grandes escalas geográficas, linhagens com baixa habilidade de dispersão tendem a acumular diferenciação genética entre populações em uma taxa relativamente mais alta do que linhagens com maior capacidade de dispersão (Cadotte, 2006; Burney & Brumfield, 2009). No entanto, também não podemos deixar de mencionar que essa influência do espaço também pode ser devido a variáveis ambientais não-mensuradas e espacialmente estruturadas (Legendre & Gauthier, 2014; Pomara et al., 2014, Dambros et al., 2016).

O Ambiente (i.e., variáveis climáticas) também foi importante para a estrutura filogenética de ambos os grupos de aves. Porém, similar ao encontrado para a influência das regiões

biogeográficas, as variáveis climáticas foram mais importantes para a estrutura filogenética das assembleias do sub-bosque florestal. Tal resultado pode estar relacionado ao fato de que aves do sub-bosque, de maneira geral, requerem ambientes mais sombreados, mais estáveis e com menor variação climática (Zimmer & Isler, 2003), e, assim, também podem ser mais influenciadas pelas variações nas condições climáticas entre locais.

Avaliando a importância de variáveis climáticas para a riqueza de espécies e diversidade filogenética

A importância de variáveis climáticas para a diversidade das assembleias de aves tem sido demonstrada principalmente em regiões temperadas, onde o clima pode ser mais extremo e variável do que em ambientes tropicais (Meynard & Quinn, 2008; White & Hurlbert, 2010). As florestas são relativamente estáveis ao longo do ano, mas pequenas diferenças nas condições climáticas podem ter importantes efeitos sobre a diversidade de espécies, especialmente para aquelas mais especializadas (Fjeldså et al., 1999; Kessler et al., 2001). Nós encontramos que modelos usando variáveis climáticas, especialmente variáveis de temperatura, componente que está relacionado à entrada de energia no ambiente (Hawkins et al., 2003), influenciaram na riqueza de espécies de ambos os grupos de aves estudados e na diversidade filogenética de aves do sub-bosque. No entanto, outros estudos encontraram maior importância das diferenças em altitude (Melo et al., 2009) e precipitação (Hawkins et al., 2003; Rompré et al., 2007). Hawkins et al. (2003) assumiram que variações na altitude podem ser um *proxy* para a heterogeneidade de hábitat. Em nosso estudo nenhum dos modelos reteve essa variável, ou seja, a mesma não foi importante para a diversidade taxonômica ou filogenética, isso porque a variação de altitude entre os locais (33-835 m) não representou um gradiente forte o suficiente para influenciar na estrutura das assembleias. Estudos que têm encontrado a influência da altitude para a estrutura das assembleias de aves, de maneira geral, avaliam fortes gradientes de altitude (e.g. ~ 6.000 m ao nível do mar, Graham et al., 2009), embora uma pequena variação (~ 100 m) também afetou localmente a distribuição de aves na Amazônia central (Banks-Leite & Cintra, 2008).

Nenhum dos modelos reteve variáveis relacionadas à precipitação e isso pode estar relacionado ao fato de florestas de *terra firme* serem mais estáveis, apresentando uma distribuição aproximadamente regular de chuvas durante todo o ano. A floresta Amazônica é altamente eficiente na reciclagem da água na atmosfera através da evapotranspiração local (Nobre et al., 1991). Dessa maneira, a influência da vegetação no recebimento e redistribuição das chuvas é significativa dentro do contexto do balanço hídrico local. Gradientes de precipitação são hipotetizados por terem forte pressão de seleção no período mais seco, possivelmente devido à limitação na disponibilidade de água

e maior variabilidade de temperatura (Condit et al., 2002; Engelbrecht, et al. 2007; Jabot et al., 2008; Graham et al., 2009). Sandoval-H et al. (2017) observaram que o gradiente de precipitação não representou uma barreira ao fluxo gênico de populações de espécies de aves, porém, os autores destacam que esse gradiente ambiental pode levar a divergência em atributos funcionais importantes levando à seleção diferencial em ambientes contrastantes (Smith et al., 1997; Doebeli & Dieckmann, 2003; McCormack et al., 2008).

Nos modelos gerados, a temperatura máxima do mês mais quente foi importante para a riqueza de espécies do sub-bosque, enquanto a temperatura mínima do mês mais frio foi importante para a riqueza do dossel e para a diversidade filogenética de aves do sub-bosque. Áreas que apresentam altas médias de temperatura podem abrigar maior diversidade filogenética de aves (Meynard et al., 2011). Kessler et al. (2001) também sugerem que os padrões de riqueza de aves não são determinados diretamente por altitude ou fatores associados como temperatura mínima ou intensidade de radiação UV, mas pela umidade, temperatura máxima e pela complexidade de hábitat resultante desses fatores. Não encontramos relação entre a diversidade filogenética das assembleias do dossel com nenhuma variável ambiental considerada, provavelmente porque o gradiente ambiental não difere o suficiente entre as áreas e o tempo decorrido desde a origem do gradiente também tem sido insuficiente para levar a efeitos detectáveis sobre a estrutura das assembleias. Além disso, o clima sozinho não é suficiente para caracterizar a distribuição de espécies em grande escala (Araújo, 2014). Em florestas úmidas, as quais apresentam altos níveis de precipitação, os fatores bióticos (e.g. competição) devem ser mais importantes para a estrutura das assembleias de aves do que os fatores climáticos (Gomez *et al.*, 2018).

Para concluir, nosso estudo apoia a relevância das regiões biogeográficas da Amazônia para a estrutura das assembleias de aves, especialmente para as aves de sub-bosque. As características ecológicas das espécies e as diferenças em habilidades de dispersão podem impulsionar a diversificação de espécies e influenciar na estrutura taxonômica e filogenética das assembleias. Nós também destacamos a importância das adaptações às condições ambientais, aqui representadas pelas variáveis climáticas, para a diversidade das assembleias locais.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de doutorado a SMA. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de produtividade (processo 303252/2013-8) concedida a LJ e a MPDS (processo 308403/2017-7). A Lucas Jardim pela construção da árvore filogenética de maior valor de credibilidade, e Raphael Ligeiro pelas discussões e contribuições para a versão final desse manuscrito.

CONFLITOS DE INTERESSE

Não declarado.

CONTRIBUIÇÕES DOS AUTORES

S.M.A. e M.P.D.S conceberam a ideia inicial do estudo; S.M.A. conduziu as análises e liderou a escrita, e todos os autores contribuíram para a escrita, discussão e revisão do manuscrito.

ORCID

Sara Miranda Almeida: <http://orcid.org/0000-0002-8372-5482>

REFERÊNCIAS

- Almeida, S.M., Juen L., Sobral F.L. & Santos M.P.D. (2018) The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon. *Ecology and Evolution*, **8**, 3617–3627.
- Anderson, M. J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comit, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, **14**, 19–28.
- Araújo, M.B. & Rozenfeld, A. (2014) The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, **37**, 406–415.
- Ayres, J.M.C. & Clutton-Brock, T.H. (1992) River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist*, **140**, 531–537.
- Banks-Leite, C. & Cintra, R. (2008) The heterogeneity of Amazonian treefall gaps and bird community composition. *Ecotropica*, **14**, 1–13.
- 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.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**, 2623–2632.
- 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*, **4193**, 541–564.
- 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. & Silva, J.M.C. (2012) A New Area of Endemism for Amazonian Birds in the Rio Negro Basin. *The Wilson Journal of Ornithology*, **24**, 15–23.
- Borges, S.H., Santos, M.P.D., Moreira, M., Baccaro, F., Capurucho, J.M.G. & Ribas, C. (2018) Dissecting bird diversity in the Pantepui area of endemism, northern South America. *Journal of Ornithology*. DOI: 10.1007/s10336-018-1576-6.

- Boubli, J.P., Ribas, C., Alfaro, J.W.L., Alfaro, M.E., da Silva, M.N.F., Pinho, G.M. & Farias, I.P. (2015) Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **82**, 400–412.
- Boyer, S.L., Markle, T.M., Baker, C.M., Luxbacher, A.M. & Kozak, K.H. (2016) Historical refugia have shaped biogeographical patterns of species richness and phylogenetic diversity in mite harvestmen (Arachnida, Opiliones, Cyphophthalmi) endemic to the Australian Wet Tropics. *Journal of Biogeography*, **34**, 2070–2085.
- Burney, C.W. & Brumfield, R.T. (2009) Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *American Naturalist*, **174**, 358–368.
- Cadotte, M. (2006) Dispersal and Species Diversity: A MetaAnalysis. *American Naturalist*, **167**, 913–24.
- Cadotte, M.W. & Tucker, C.M. (2017) Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*, **32**, 429–437.
- Campbell Jr, K.E., Frailey, C.D. & Romero-Pittman, L. (2006) The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **239**, 166–219
- Campbell, K.E., Heizler, M., Frailey, C.D., Romero-Pittman, L. & Prothero, D.R. (2001) Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon basin. *Geology*, **29**, 595–598.
- Carlucci, M. B., Seger, G.D.S., Sheil, D., Amaral, I.L., Chuyong, G.B., Ferreira, L.V., Galatti, U., Hurtado, J., Kenfack, D., Leal, D.C., Lewis, S.L., Lovett, J.C., Marshall, A.R., Martin, E., Mugerwa, B., Munishi, P., Oliveira, Á.C.A., Razafimahaimodison, J.C., Rovero, F., Sainge, M.N., Thomas, D., Pillar, V.D. & Duarte, L.D.S. (2016) Phylogenetic composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity. *Ecography*, **39**, 001–010.
- Claramunt, S., Derryberry, E.P, Remsen, J.V. & Brumfield, R.T. (2012). High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, **279**, 1567–1574.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez V., P., Salomón, A., Renato, V., Gorky, V., Muller-Landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.
- Cracraft, J. (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, **36**, 49–84.

- Dambros, C.S., Morais, J.W., Azevedo, R.A. & Gotelli, N.J. (2016) Isolation by distance, not rivers, control the distribution of termite species in the Amazonian rain forest. *Ecography*, **40**, 1242–1250.
- Davies, T.J. & Buckley, L.B. (2011) Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B Biological Sciences*, **366**, 2414–2425.
- Debastiani, V.J. & Duarte, L.D.S. (2014) PCPS – an R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities. *Frontiers of Biogeography*, **6**, 144–148.
- Dias-Terceiro, R.G., Kaefer, I.L., de Fraga, R., de Araújo, M.C., Simões, P.I. & Lima, A.P. (2015) A Matter of Scale: Historical and Environmental Factors Structure Anuran Assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. *Biotropica*, **47**, 259–266.
- Doebeli, M. & Dieckmann, U. (2003). Speciation along environmental gradients. *Nature*, **421**, 259–264.
- Dray, S., Legendre, P. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, **196**, 483–493.
- Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D., & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, **29**, 1969–1973.
- Duarte, L.D.S., Bergamin, R.S., Marcilio-Silva, V., Seger, G.D.S. & Marques, M.C.M. (2014b) Phylobetadiversity among Forest Types in the Brazilian Atlantic Forest Complex. *PLoS ONE*, **9**, e105043.
- Duarte, L.D.S., Debastiani, V.J., Freitas, A.V.L. & Pillar, V.D. (2016) Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 937–946.
- Engelbrecht, B.N.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubbell, S.P. (2007) *Nature*, **447**, 80–82.
- 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.
- Figueiredo, J., Hoorn, C., van der Ven, P. & Soares, E. (2009) Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin. *Geology*, **37**, 619–622.
- Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, **34**, 552–565.

- Fjeldså, J., Lambin, R. & Mertens, B. (1999) Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography*, **22**, 63–78.
- Fox, J. (2015). *Applied regression analysis and generalized linear models*. 3rd. Thousand Oaks, United States, Sage Publications. 816p.
- Godinho, M.B.C. & Silva, F.R. (2018) The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. *Scientific Reports*, **8**, 3427.
- Gomez, J.P., Robinson, S. & Ponciano, J.M. (2018) Asymmetric effects of environmental filtering on the assembly of tropical 1 bird communities along a moisture gradient. bioRxiv 251249.
- Graham C.H. & Fine P.V.A (2008) Phylogenetic β diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, **11**, 1265–1277.
- Graham, C. H., J. L. Parra, C. Rahbek, & J. A. McGuire (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19673–19678.
- Haffer, J. (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 917–947.
- Haffer, J. (1974) Avian speciation in tropical America. *Nuttall Ornithological Club*, **14**.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003) Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *American Naturalist*, **161**, 40–49.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Diniz-Filho, J.A.F. (2003) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608–1623.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F. & Soeller, S.A. (2005) Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography*, **32**, 1035–1042.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Jaramillo, C.A. & Soeller, S.A. (2006) Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, **33**, 770–780.
- Hayes, F. E. & Sewlal, J. (2004) The Amazon River as a Dispersal Barrier to Passerine Birds: Effects of River Width, Habitat and Taxonomy. *Journal of Biogeography*, **31**, 1809–1818.
- 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.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G.A. & Lorente, M.A. (1995) Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, **23**, 237–240.

- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, **330**, 927–931.
- Isler, M.L., Isler, P.R. & Whitney, B.M. (2007) Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the Warbling Antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. *Auk*, **124**, 11–28.
- Jabot, F., Etienne, R.S., Chave, J. (2008) Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and empirical test. *Oikos*, **117**, 1308–1320.
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K. & Mooers, A.O. (2012) The Global diversity of birds in space and time. *Nature*, **491**, 444–448.
- Juen, L. & De Marco, P. (2012) Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*, **21**, 3507–3521.
- Keil, P., Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W.E., Kuussaari, M., Settele, J., Henle, K., Brotons, L., Pe'er, G., Lengyel, S., Moustakas, A., Steinicke, H. & Storch, D. (2012) Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales. *Journal of Biogeography*, **39**, 1473–1486.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Kessler, M., Herzog, S.K., Fjeldså, J. & Bach, K. (2001) Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distribution*, **7**, 61–77.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.A. & Jaramillo, C. (2010) The late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews*, **99**, 99–124.
- Legendre, P. & Gauthier, O. (2014) Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20132728.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*, 2nd edn Elsevier, Amsterdam.
- Leprieur, F., Albouy, C., Bortoli, J.D., Cowman, P.F., Bellwood, D.R. & Mouillot, D. (2012) Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between ‘true’ turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS ONE*, **7**, e42760.

- Maldonado-Coelho, M., Blake, J.G., Silveira, L.F., Batalha-Filho, H. & Ricklefs, R.E. (2013) Rivers, refuges and population divergence of fire-eye antbirds (*Pyriglena*) in the Amazon Basin. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 1090–1107.
- McCormack, J.E., Peterson, A.T., Bonaccorso, E. & Smith, T.B. (2008). Speciation in the highlands of Mexico: Genetic and phenotypic divergence in the Mexican Jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology*, **17**, 2505–2521.
- McGoogan, K., Kivell, T., Hutchison, M., Young, H., Blanchard, S., Keeth, M. & Lehman, S.M. (2007) Phylogenetic diversity and the conservation biogeography of African primates. *Journal of Biogeography*, **34**, 1962–1974.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009) Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, **32**, 226–236.
- Meynard, C.N. & Quinn, J.F. (2008) Bird metacommunities in temperate south american forest: vegetation structure, area, and climate effects. *Ecology*, **89**, 981–990.
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F. & Mouquet, N. (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ , components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 893–90.
- Miranda, L.S., Aleixo, A., Whitney, B.M., Silveira, L.F., Guilherme, E., Santos, M.P.D., Schneider, M.P.C. (2013) Molecular systematics and taxonomic revision of the Ihering's Antwren complex (*Myrmotherula iheringi*: Thamnophilidae), with description of a new species from southwestern Amazonia. In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D.A. Christie. (Eds.). *Handbook of the Birds of the World, Special Volume: New Species and Global Index* (1ed, pp. 268–271). Barcelona: Lynx Edicions.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**, 373–401.
- Naka, L.N. (2010) Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography*, **38**, 681–696.
- Nobre, C., Sellers, P. & Shukla, J. (1991) Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate*, **4**, 957–988.
- Oliveira, U., Vasconcelos, M.F. & Santos, A.J. (2017) Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. *Scientific Reports*, **7**:2992.
- Ortiz, D.A., Lima, A.P. & Werneck, F.P. (2018) Environmental transition zone and rivers shape intraspecific population structure and genetic diversity of an Amazonian rain forest tree frog. *Evolutionary Ecology*.

- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**, 2614–2625.
- Pigot, A.L., Jetz, W., Sheard, C., Tobias, J.A. (2018) The macroecological dynamics of species coexistence in birds. *Nature*, 1–8.
- Pomara, L.Y., Ruokolainen, K. & Young, K.R. (2014) Avian species composition across the Amazon River: the roles of dispersal limitation and environmental heterogeneity. *Journal of Biogeography*, **41**, 784–796.
- Pomara, L.Y., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Young, K.R. (2012) Avian composition co-varies with floristic composition and soil nutrient concentration in Amazonian upland forests. *Biotropica*, **44**, 545–553.
- Quintero, I. & Jetz, W. (2018) Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, **555**, 246–250.
- Rahbek, C., Rahbek, C., Gotelli, N.J., Colwell, R.K., Entsminger, G.L., Rangel, T.F.L.V.B, Graves, G.R. (2007) Predicting continental-scale patterns of Bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 165–174.
- Ribas, C.C, Aleixo, A., Nogueira, A.C.R., Miyaki, C.Y. & Cracraft, J. (2012) A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, **279**, 681–689.
- Rompré, G., Robinson, W.D., Desrochers, A. & Angehr, G. (2007) Environmental correlates of avian diversity in lowland Panama rain forests. *Journal of Biogeography*, **34**, 802–815.
- Sandoval-H, J., Gómez, J.P. & Cadena, C.D. (2017) Is the largest river valley west of the Andes a driver of diversification in Neotropical lowland birds?, *Auk*, **134**, 168–180.
- Santorelli Jr., S., Magnusson, W.E & Deus, C.P. (2018) Most species are not limited by an Amazonian river postulated to be a border between endemism areas. *Scientific Reports*, 8:2294.
- Silva, J.M.C. (2005) The fate of the Amazonian areas of endemism.
- Smith, B.T., McCormack, J.E., Cuervo, A.M., Hickerson, M.J., Aleixo, A., Cadena, C.D., Pérez-Emán, J., Burney, C.W., Xie, X., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Derryberry, E.P., Prejean, J., Fields, S. & Brumfield, R.T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, **515**, 406–409.
- Smith, T.B., Wayne, R.K., Girman, D.J. & Bruford, M.W. (1997). A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, **276**, 1855–1857
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A. & Moskovits, D.K. (Eds.). (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. 478p.
- Thom, G. & Aleixo, A. 2015. Cryptic speciation in the Whiteshouldered Antshrike (*Thamnophilus aethiops*, Aves – Thamnophilidae): the tale of a transcontinental radiation across rivers in

- lowland Amazonia and the northeastern Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **82**, 95-110.
- Wallace, A. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **20**, 107–110.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**, 145–155.
- Weinstein, B.G., Tinoco, B., Parra, J.L., Brown, L.M., McGuire, J.A., Stiles, F.G. & Graham, C.H. (2014) Taxonomic, Phylogenetic, and Trait Beta Diversity in South American Hummingbirds. *American Naturalist*, **184**, 211–224.
- Weir, J.T., Faccio, M.S., Pulido-Santacruz, P., Barrera-Guzmán, A.O. & Aleixo, A. (2015). Hybridization in headwater regions, and the role of rivers as drivers of speciation in Amazonian birds. *Evolution*, **69**, 1823–1834.
- White, E.P. & Hurlbert, A.H. (2010) The combined influence of the local environment and regional enrichment on bird species richness. *American Naturalist*, **175**, E35–E43.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279–338.
- Zimmer, N.K. & Isler, M.L. (2003). *Family Thamnophilidae (Typical antbirds)*. In: Hoyo, J. del; A. Elliott; D. Christie (ed). Handbook of the birds of the world. Vol.8. Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Diversidade taxonômica e filogenética de aves na Amazônia: testando a influência barreiras dos grandes rios e do clima

Sara Miranda Almeida, Pablo Vieira Cerqueira, Leandro Juen & Marcos Pérsio Dantas Santos

Appendix S1 Coordenadas geográficas, esforço amostral e método(s) de amostragem dos inventários de aves compilados pelo presente estudo. Método: I) captura; II) visualização; III) vocalização; IV) literatura; V) coleção ornitológica. Os (*) indicam dados coletados pelos autores.

Appendix S2 Espécies de aves registradas em florestas de *terra firme* na Amazônia e que estão ausentes da filogenia BirdTree. Estas espécies foram inseridas como politomias na árvore utilizada no presente estudo. Espécies indicadas com asteriscos (*) constituem splits e aquelas indicadas com o número (1) constituem novas descrições para a ciência. SUB = espécies do sub-bosque, DOS = espécies de dossel.

Appendix S3 Árvore filogenética (segundo a proposta de Jetz et al. 2012) contendo as espécies das assembleias de aves do sub-bosque. Diferentes cores representam as famílias. Os ramos terminais representam as espécies. Ramos internos de diferentes cores representam os clados de distintas famílias. Conopoph. = Conopophagidae; Thamno. = Thamnophilidae; Dendroc. = Dendrocolaptidae; Scleru. = Scleruridae; Formic. = Formicariidae; Grallar. = Grallaridae; Troglod. = Troglodytidae; Passerel. = Passerelidae; Odontoph. = Odontophoridae; Rhynchoc. = Rhynchocyclidae.

Appendix S4 Árvore filogenética (segundo a proposta de Jetz et al. 2012) contendo as espécies das assembleias de aves do dossel florestal. Ramos internos de diferentes cores representam os clados de distintas famílias e os ramos terminais representam as espécies. Conopoph. = Conopophagidae; Thamno. = Thamnophilidae; Dendroc. = Dendrocolaptidae; Scleru. = Scleruridae; Formic. = Formicariidae; Grallar. = Grallaridae; Troglod. = Troglodytidae; Passerel. = Passerelidae; Odontoph. = Odontophoridae; Rhynchoc. = Rhynchocyclidae.

Appendix S1 - Coordenadas geográficas, esforço amostral e método(s) de amostragem dos inventários de aves compilados pelo presente estudo. Método: I) captura; II) visualização; III) vocalização; IV) literatura; V) coleção ornitológica. Os (*) indicam dados coletados pelos autores.

Localidades	Coordenadas	Método	Área de endemismo	Fonte
1. RO, Cachoeira Nazaré	9°44'S, 61°52'59W	I,II,III	Rondônia	Stotz et al. 1997
2. RO, REBIO Traçadal	11°23'S, 64°50'W	I,II,III	Rondônia	Olmos et al. 2011
3. RO, PARNA Serra da Cutia	11°47'S, 64°15'W	I,II,III	Rondônia	Olmos et al. 2011
4. AM, Pousada Rio Roosevelt	08°29'S, 60°57'W	II, III	Rondônia	Whittaker 2009
5. RO, Igarapé Lourdes	10°26'S, 61°39'W	I,II,III	Rondônia	Santos et al. 2011
6. PA, PARNA do Amana	04°52'S, 56°58'W	I,II,III	Rondônia	Guilherme 2014
7. AM, FLONA Pau-Rosa	3° 44'S, 58° 17'W	I,II,III	Rondônia	Dantas et al. 2011
8. AM, Manicoré, BX-40	8°41'S, 61°26'W	I, II, III	Rondônia	Aleixo & Poletto 2007
9. PA, Rio Tapajós, MU1	5° 4'S, 56°51'W	II, III	Rondônia	M.P.D. Santos*
10. PA, Rio Tapajós, M9	6° 6'S, 57°39'W	II, III	Rondônia	M.P.D. Santos*
11. PA, Rio Tapajós, M7	5°45'S, 57°24'W	II, III	Rondônia	M.P.D. Santos*
12. PA, Rio Tapajós, M3	5°27'S, 57° 4'W	II, III	Rondônia	M.P.D. Santos*
13. PA, Rio Tapajós, M5	5°37'S, 57°16'W	II, III	Rondônia	M.P.D. Santos*
14. RO, ESEC Mujica Nava	09°24'S, 64°56'W	I,II,III	Inambari	Olmos et al. 2011
15. AM, Tefé, Urucu	4°50'S, 65°16'W	I,II,III	Inambari	Peres e Whittaker 1991; Wittaker et al. 2008
16. AC, Tarauacá	07°53'S, 71°39'W	I,II,III	Inambari	Guilherme 2007, Guilherme 2012
17. AC, RESEX do alto Juruá	8° 46'S, 72°7'W	I,II,III	Inambari	Whittaker et al. 2002, Guilherme 2012
18. AC, Alto Rio Purus	09°00'S, 69°32'W	I,II,III	Inambari	Guilherme & Dantas 2011
19. AC, RESEX Chico Mendes	10° 30'S, 69° 47'W	I,II,III	Inambari	Mestre et al. 2010
20. Manu Park, Peru	12° 0'S, 71°45' W	-	Inambari	http://www.manuperu.com
21. Balta, Alto Purus, Peru	10° 08'S, 71° 13'W	II,III,V	Inambari	O'Neil 2003
22. MT, Reserva Cristalino	9°41'S, 55°56'W	I,II,III	Tapajós	Lees et al. 2013
23. PA, FLONA do Tapajós	3°21'S, 54°56'W	I,II,III,V	Tapajós	Henriques et al. 2003
24. PA, PARNA Serra do Pardo	5°46'S, 52°37'W	I,II,III	Tapajós	Fávaro 2011
25. PA, ESEC Terra do Meio	5°21'S, 53°47'W	I,II,III	Tapajós	Fávaro & Flores 2009
26. PA, Alter-do-Chão	2°31'S, 55°00'W	I, II, III	Tapajós	Cintra et al. 2013
27. PA, Rio Tapajós, M12	5°25'S, 56°54'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
28. PA, Rio Tapajós, MU2	5°13'S, 56°55'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
29. PA, Rio Tapajós, M10	6° 6'S, 57°36'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
30. PA, Rio Tapajós, M8	5°47'S, 57°24'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
31. PA, Rio Tapajós, M11	5°50'S, 57°12'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
32. PA, Rio Tapajós, M4	5°34'S, 57° 7'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
33. PA, Rio Tapajós, M6	5°39'S, 57°15'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
34. MT, Rio Teles Pires, M1	9°27'S, 56°28'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*

35. MT, Rio Teles Pires, M6	9°33'S, 56°45'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
36. MT, Rio Teles Pires, M2	9°24'S, 56°33'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
37. MT, Rio Teles Pires, M5	9°32'S, 56°42'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
38. MT, Rio Teles Pires, M3	9°23'S, 56°44'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
39. MT, Rio Teles Pires, M4	9°19'S, 56°47'W	II, III	Tapajós	M.P.D. Santos*
40. PA, FLOTA do Trombetas	0°42'S, 56°49'W	I,II,III	Guiana	Leonardo Moura e Sara Almeida*
41. AM, Reserva Ducke	2°57'S, 59°55'W	I,II,III,V	Guiana	Cohn-Haft et al. 1997
42. AP, RESEX Rio Cajari	0°34'S, 52°16'W	I,II,III	Guiana	Schunk et al. 2011
43. RR, Faz. Kennedy	2°40'N, 61°12'W	V	Guiana	Pinto (1966)
44. RR, ESEC Maracá	3°25'N, 61°40'W	V	Guiana	FMNH - MZUSP - D. F. Stotz
45. RR, Mucajaí, Apiaú	2°34'N, 61°18'W	V	Guiana	M.P.D. Santos*
46. RR, Mucajaí	2°51'N, 61°43'W	V	Guiana	Pinto (1966)
47. RR, Pacaraima	4°25'N, 61°08'W	V	Guiana	M.P.D. Santos*
48. RR, Vilanova	0°09'N, 51°32'W	I,II,III	Guiana	Schunk et al. 2011
49. PA, Monte Alegre	1°56'S, 54° 03'W	I, II, III, V	Guiana	Vasconcelos et al. 2011
50. RR, São João Baliza	0°58'N, 59°48'W	V	Guiana	INPA - Cohn-Haft & Naka
51. PA, Oriximiná, Urucá	02°22'S, 57°38'W	II, III	Guiana	M.P.D. Santos*
52. PA, Oriximiná, Maracanã	02° 4' S, 56°37'W	II, III	Guiana	M.P.D. Santos*
53. RR, PARNA Viruá	1°29'N, 61°00'W	I,II,III	Guiana	Laranjeiras et al. 2014
54. PA, Tailândia, Agropalma	02°36'S, 48°44'W	I,II,III	Belém	Portes et al. 2011
55. PA, Tomé-Açu	02°30'S, 48°17'W	I,II,III	Belém	Portes et al. 2011
56. PA, Cauaxi	03°04'S, 48°17'W	I,II,III	Belém	Portes et al. 2011
57. PA, Rio Capim	03°04'S, 48°33'W	I,II,III	Belém	Portes et al. 2011
58. MA, REBIO Gurupi	3°50'S 46°42'W	I,II,III	Belém	Lima et al. 2014
59. AM, Serra do Aracá	0° 51'N, 63° 22'W	I, II, III	Guiana	Borges et al. 2014
60. AM, PARNA do Jaú	2° 15'S, 62° 38'W	I, II, III, V	Jaú	Borges & Almeida 2011
61. PA, FLONA Carajás	6°13'S, 50°15'W	I,II,III	Xingu	Aleixo et al. 2012
62. PA, Serra do Cachimbo	09°16'S, 55°09'W	I,II,III,IV,V	Tapajós	Santos et al. 2011
63. PA, FLONA Caxiuanã	1° 42' S, 51° 31' W	I,II,III	Xingu	Renata Valente (Tese)
64. Venezuela, Rio Orinoco	05°06'N, 66°44'W	II, III	Guiana	Zimmer & Hilty 1997
65. PA, Fazenda Fartura	09°40'S, 50°23'W	I,II,III	Xingu	Somenzari et al. 2011
66. Colômbia, Inírida	3°51'N, 67°53'W	I,II,III	Imeri	Stiles & Beckers 2016
67. Colômbia, Chiribiquete	0° 16' N, 72°32'W	II,IV	Napo	Alvares et al. 2003
68. Equador, PANA Yasuni	0°37'S, 76°30'W	I,II,III	Napo	Montalvo & Cáceres 2011

Referências

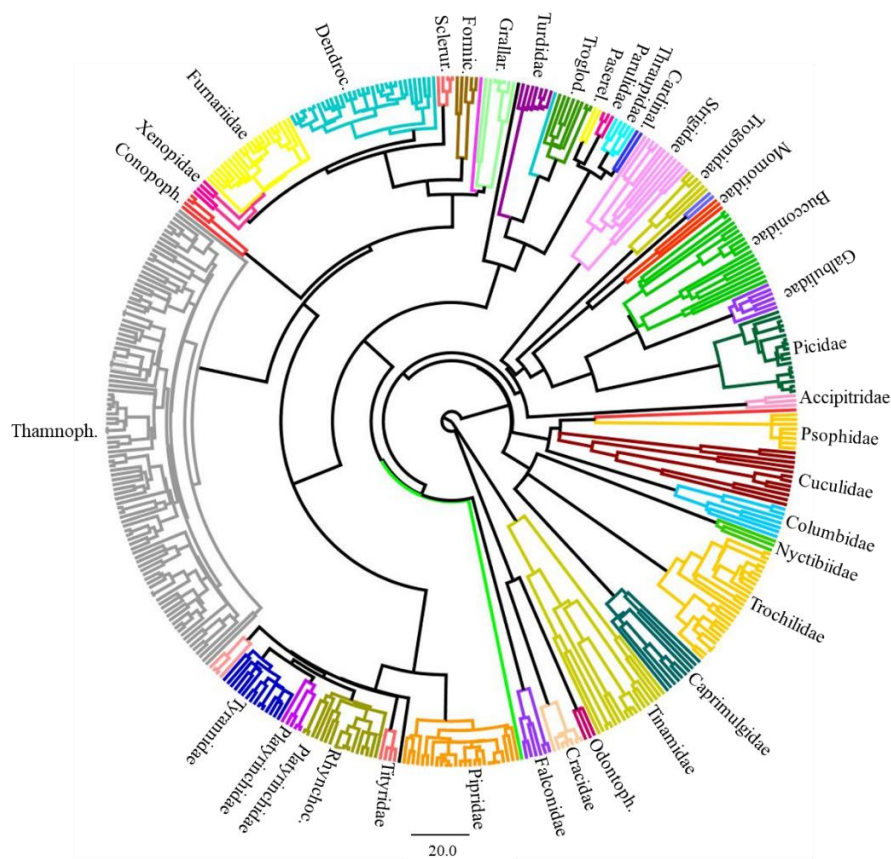
- Aleixo, A. & Poletto, F. (2007) Birds of an open vegetation enclave in Southern Brazilian Amazonia. *Wilson Journal of Ornithology*, **119**, 610–630.
- Aleixo, A., Carneiro, L., Dantas, S.M. (2012) Aves. *Fauna da Floresta Nacional de Carajás: estudos sobre vertebrados terrestres* (ed. by Martins, F.D., Castilho, A.F., Campos, J., Hatano, F.M. and Rolim, S.G), pp. 102-141. São Paulo, Nitro Imagens.
- Alvarez, M., Umaña, A.M., Mejía, G.D., Cajiao, J., von Hildebrand, P. & Gast, F. (2003) Aves del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Amazonia-Provincia de la Guyana, Colombia. *Biota Colombiana*, **4**, 49–63.
- Borges, S.H. & Almeida, R.A. (2011) Birds of the Jaú National Park and adjacent area, Brazilian Amazon: new species records with reanalysis of a previous checklist. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 108–133.
- Borges, S.H., Whittaker, A. & Almeida, R.A. (2014) Bird diversity in the Serra do Aracá region, north-western Brazilian Amazon: preliminary checklist with considerations on biogeography and conservation. *Zoologia*, **31**, 343–360.
- Cintra, R., Magnusson, W.E. & Albernaz, A. (2013) Spatial and temporal changes in bird assemblages in forest fragments in an eastern Amazonian savannah. *Ecology and Evolution*, **3**, 3249–3262.
- 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*, **48**, 205–235.
- Dantas, S., Faccio, M.S. & Lima, M.F. (2011) Avifaunal inventory of the Floresta Nacional de Pau-Rosa, Maués, State of Amazonas, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 154–166.
- Fávaro, F.L. & Flores, J.M. (2009) Aves da Estação Ecológica Terra do Meio, Pará, Brasil: resultados preliminares. *Ornithologia*, **3**, 115–131.
- Fávaro, F.L. (2011) Aves do Parque Nacional da Serra do Pardo, Pará, Brasil: Levantamento inicial. *Ornithologia*, **4**, 91–103.
- Guilherme, E. (2007) Levantamento preliminar da avifauna do complexo de florestas públicas estaduais do Mogno e dos rios Liberdade e Gregório, município de Tarauacá, estado do Acre, como subsídio para elaboração de seus planos de manejo. *Atualidades Ornitológicas*, **136**, 1–8.
- Guilherme, E. & Dantas, S. M. 2011. Avifauna of the upper Purus river, State of Acre, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 185–199.
- Guilherme, E. (2012) Birds of the Brazilian state of acre: diversity, zoogeography, and conservation. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **20**, 393–442.

- Guilherme, E. (2014). A preliminary survey and rapid ecological assessment of the avifauna of Amana National Forest (Itaituba and Jacareacanga, Pará, Brazil). *Revista Brasileira de Ornitologia*, **22**, 1–21.
- Henriques, L.M.P., Wunderle, J.M. & Willig, M.R. (2003) Birds of the Tapajós National Forest, Brazilian Amazon: a preliminary assessment. *Ornitologia Neotropical*, **14**, 307–338.
- Laranjeiras, T.O., Naka, L.N., Bechtoldt, C.L., Costa, T.V.V., Andretti, C.B., Cerqueira, M.C., Torres, M.F., Rodrigues, G.L., Santos, M.P.D., Vargas, C.F., Pacheco, A.M.F., Sardelli, C.H., Mazar Barnett, J. & Cohn-Haft, M. (2014). The avifauna of Viruá National Park, Roraima: megadiversity in northern Amazonia. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **2**, 138–171.
- Lees, A. C., Zimmer, K. J., Marantz, C.A., Whittaker, A., Davis, B.J.W. & Whitney, B.M. (2013) Alta Floresta revisited: an updated review of the avifauna of the most intensively surveyed locality in south-central Amazonia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, **133**, 178–239.
- Lima, D.M., Martínez, C. & Raíces, D.S.L. (2014) An avifaunal inventory and conservation prospects for the Gurupi Biological reserve, Maranhão, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **22**, 317–340.
- Mestre, L.A.M., Thom, G., Cochrane, M.A. & Barlow, J. (2010) The birds of Reserva Extrativista Chico Mendes, South Acre, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, **5**, 311–333.
- Olmos, F., Silveira, L.F. & Benedicto, G.A. (2011) A Contribution to the Ornithology of Rondônia, Southwest of the Brazilian Amazon. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 200–229.
- O'Neill, J.P. (2003) Avifauna de la región de Balta, un poblado Cashinahua en el Río Curanja. Pp. 97-103. In R. Leite-Pitman, N. Pitman & Patricia Álvarez. Alto Púrus: Biodiversidad, Conservación Y Manejo. Impreso Gráfica S.A. Lima, Perú.
- Peres, C. & Whittaker, A. (1991) Annotated checklist of the bird species of the upper Rio Urucu, Amazonas, Brazil. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, **111**, 156–171.
- Pinto, O. M. O. 1966. *Estudo crítico e catálogo remissivo das aves do Território Federal de Roraima*. Cadernos da Amazônia, Manaus, **8**, 1–176.
- Portes, C.E.B., Carneiro, L.S., Schunck, F., Silva, M.S., Zimmer, K.J., Whittaker, A., Poletto, F., Silveira, L.F. & Aleixo, A. (2011) Annotated checklist of birds recorded between 1998 and 2009 at nine areas in the Belém area of endemism, with notes on some range extensions and the conservation status of endangered species. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 167–184.
- Santos, M.P.D., Silveira, L.F. & Silva, J.M.C. (2011) Birds of Serra do Cachimbo, Pará State, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 244–259.

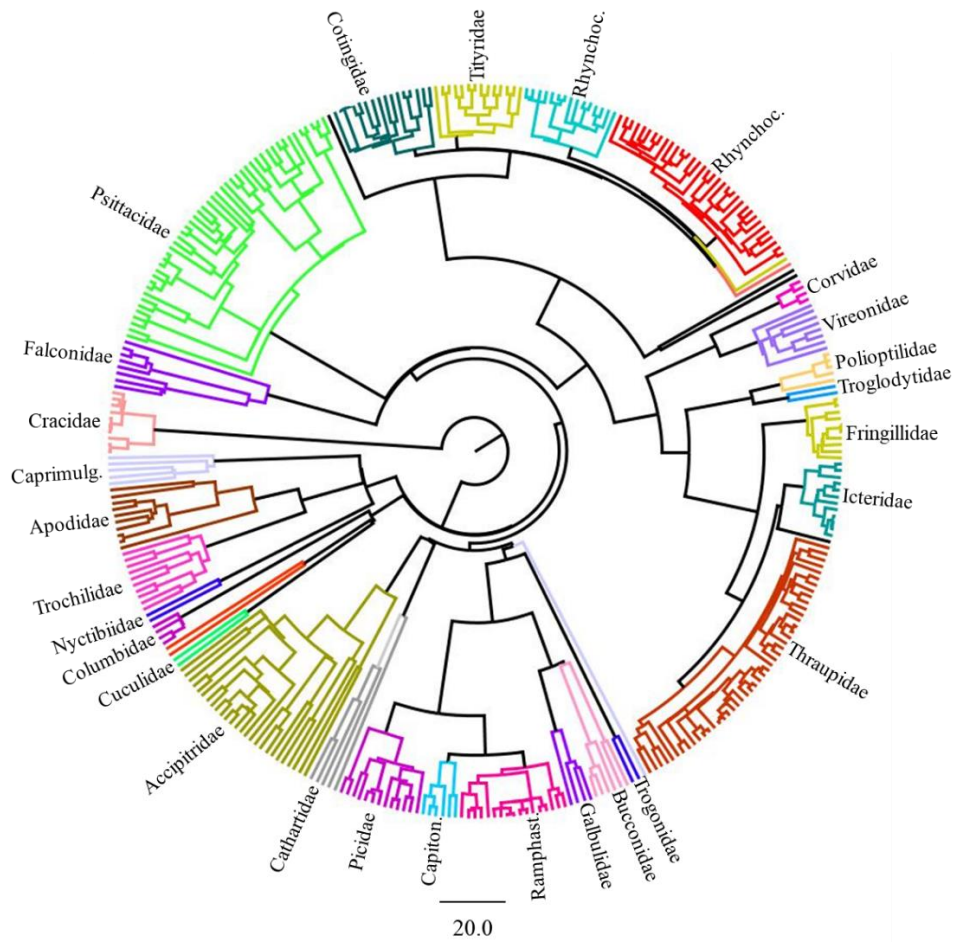
- Schunck, F., De Luca, A.C, Piacentini, V.Q., Rego, M.A., Rennó, B. & Corrêa, A.H. (2011) Avifauna of two localities in the south of Amapá, Brazil, with comments on the distribution and taxonomy of some species. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 93–107.
- Somenzari, M., Silveira, L.F., Piacentini, V.Q., Rêgo, M.A., Schunck, F. & Cavarzere, V. (2011) Birds of an Amazonia-Cerrado ecotone in Southern Pará, Brazil, and the efficiency of associating multiple methods in avifaunal inventories. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**, 260–275.
- Stiles, F.G & Beckers, J. (2016) Un inventario de las aves de la región de Inírida, Guainía, Colombia. *Ornitología Colombiana*, **15**, 21–52.
- Stotz, D.F., Lanyon, S.M., Schulenberg, T.S., Willard, D.E., Peterson, A.T. & Fitzpatrick, J.W. (1997) An avifaunal survey of two tropical forest localities on the middle rio Ji-Paraná, Rondônia, Brazil. *Ornithological Monographs*, **48**, 763–781.
- Valente, R.M. (2006) Padrões espaciais em comunidades de aves amazônicas. (Tese de doutorado) Universidade Federal do Pará, Programa de Pós-graduação em Zoologia. 258p.
- Vasconcelos, M.F, Dantas, S.M. & Silva, J.M.C. (2011) Avifaunal inventory of the Amazonian savannas and adjacent habitats of the Monte Alegre region (Pará, Brazil), with comments on biogeography and conservation. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, **6**, 119–145.
- Whittaker, A. (2009) Pousada Rio Roosevelt: a provisional avifaunal inventory in south-western Amazonian Brazil, with information on life history, new distributional data and comments on taxonomy. *Cotinga*, **31**, OL 20–43.
- Whittaker, A., Oren, D.C., Pacheco, J.F., Parrini, R. & Minns, J.C. (2002) Aves registradas na Reserva Extrativista do Alto Juruá. *Enciclopédia da floresta: O Alto Juruá: Práticas e Conhecimentos das Populações* (ed. by Carneiro da Cunha, M. & Almeida, M.B.), pp. 81–99. Companhia das Letras, São Paulo.
- Whittaker, A., Aleixo, A. & Poletto, F. (2008) Corrections and additions to an annotated checklist of birds of the upper rio Urucu, Amazonas, Brazil. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, **128**, 114–125.
- Zimmer, K.J & Hilty, S.L. (1997) Avifauna of a locality in the upper Orinoco drainage of Amazonas, Venezuela. *Ornithological Monographs*, **48**, 865–885.

Appendix S2 Espécies de aves registradas em florestas de *terra firme* na Amazônia e que estão ausentes da filogenia BirdTree. Estas espécies foram inseridas como politomias na árvore utilizada no presente estudo. Espécies indicadas com asteriscos (*) constituem splits e aquelas indicadas com o número (1) constituem novas descrições para a ciência. SUB = espécies do sub-bosque, DOS = espécies de dossel.

Família	Espécie ausente	Inserida como politomia de...	Estrato
<i>Não-passeriformes</i>			
1. Bucconidae	<i>Nystalus obamai</i> ¹	<i>Nystalus striolatus</i>	SUB
2. Bucconidae	<i>Nystalus torridus</i> *	<i>Nystalus striolatus</i>	SUB
3. Picidae	<i>Piculus paraensis</i> *	<i>Piculus chrysochloros</i>	SUB
4. Picidae	<i>Celeus ochraceus</i> *	<i>Celeus flavescens</i>	INT
5. Picidae	<i>Piculus capistratus</i> *	<i>Piculus chrysochloros</i>	SUB
6. Picidae	<i>Piculus laemostictus</i> *	<i>Piculus chrysochloros</i>	SUB
7. Psittacidae	<i>Forpus sclateri</i>	<i>Forpus modestus</i>	DOS
8. Psittacidae	<i>Pyrrhura roseifrons</i>	<i>Pyrrhura picta</i>	DOS
9. Psittacidae	<i>Pyrrhura snethlageae</i>	<i>Pyrrhura picta</i>	DOS
10. Psittacidae	<i>Pyrrhura amazonum</i>	<i>Pyrrhura picta</i>	DOS
11. Psophidae	<i>Psophia obscura</i> *	<i>Psophia viridis</i>	SUB
12. Psophidae	<i>Psophia dextralis</i> *	<i>Psophia viridis</i>	SUB
13. Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus atrogularis</i>	<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	DOS
14. Ramphastidae	<i>Pteroglossus mariae</i>	<i>Pteroglossus azara</i>	DOS
15. Strigidae	<i>Megascops usta</i>	<i>Megascops watsonii</i>	SUB
16. Trochilidae	<i>Phaethornis aethopyga</i>	<i>Phaethornis longuemareus</i>	SUB
17. Trogonidae	<i>Trogon ramonianus</i>	<i>Trogon violaceus</i>	SUB
<i>Passeriformes</i>			
18. Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes duidae</i> *	<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	SUB
19. Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes concolor</i>	<i>Dendrocolaptes certhia</i>	SUB
20. Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus chunchotambo</i> *	<i>Xiphorhynchus ocellatus</i>	SUB
21. Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus probatus</i>	<i>Campylorhamphus procurvoides</i>	SUB
22. Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes layardi</i> *	<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	SUB
23. Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes medius</i> *	<i>Dendrocolaptes certhia</i>	SUB
24. Furnariidae	<i>Automolus cervicalis</i> *	<i>Automolus infuscatus</i>	SUB
25. Furnariidae	<i>Automolus paraensis</i> *	<i>Automolus infuscatus</i>	SUB
26. Grallariidae	<i>Hylopezus paraensis</i> *	<i>Hylopezus macularius</i>	SUB
27. Grallariidae	<i>Hylopezus witthakeri</i> ¹	<i>Hylopezus macularius</i>	SUB
28. Icteridae	<i>Icterus chryscephalus</i>	<i>Icterus cayanensis</i>	DOS
29. Parulidae	<i>Myiothlypis mesoleuca</i>	<i>Phaeothlypis rivularis</i> e <i>P. fulvicauda</i>	SUB
30. Pipridae	<i>Machaeropterus striolatus</i>	<i>Machaeropterus regulus</i>	SUB
31. Polioptilidae	<i>Polioptila paraensis</i>	<i>Polioptila guianensis</i> e <i>P. facilis</i>	DOS
32. Thamnophilidae	<i>Herpsilochmus stotzi</i> ¹	<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	SUB
33. Thamnophilidae	<i>Percnostola subcristata</i>	<i>Percnostola rufifrons</i>	SUB
34. Thamnophilidae	<i>Percnostola minor</i>	<i>Percnostola rufifrons</i>	SUB
35. Thamnophilidae	<i>Epinecrophylla pyrrhonota</i>	<i>Epinecrophylla haematonota</i>	SUB
36. Thamnophilidae	<i>Willisornis vidua</i> *	<i>Willisornis poecilinotus</i>	SUB
37. Troglodytidae	<i>Troglodytes musculus</i> *	<i>Troglodytes aedon</i>	SUB
38. Tytiridae	<i>Schiffornis amazonum</i>	<i>Schiffornis turdina</i>	SUB
39. Tytiridae	<i>Schiffornis olivacea</i>	<i>Schiffornis turdina</i>	SUB



Appendix S3 Árvore filogenética (segundo a proposta de Jetz et al. 2012) contendo as espécies das assembleias de aves do sub-bosque. Ramos internos de diferentes cores representam os clados de distintas famílias e os ramos terminais representam as espécies. Conopoph. = Conopophagidae; Thamno. = Thamnophilidae; Dendroc. = Dendrocolaptidae; Scleru. = Scleruridae; Formic. = Formicariidae; Grallar. = Grallaridae; Troglod. = Troglodytidae; Passerel. = Passerelidae; Odontoph. = Odontophoridae; Rhynchoc. = Rhynchocyclidae.



Appendix S4 Árvore filogenética (segundo a proposta de Jetz et al. 2012) contendo as espécies das assembleias de aves do dossel florestal. Ramos internos de diferentes cores representam os clados de distintas famílias e os ramos terminais representam as espécies. Conopoph. = Conopophagidae; Thamno. = Thamnophilidae; Dendroc. = Dendrocolaptidae; Scleru. = Scleruridae; Formic. = Formicariidae; Grallar. = Grallaridae; Troglod. = Troglodytidae; Passerel. = Passerelidae; Odontoph. = Odontophoridae; Rhynchoc. = Rhynchocyclidae.

ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O DOUTORADO

1. Silva, Gabriele A.; Salvador, Gilberto N.; Malacco, Gustavo B.; Nogueira, Wagner; **Almeida, Sara M.** (2017) Range and conservation of the regionally Critically Endangered Black-collared Swallow, *Pygochelidon melanoleuca* (Wied, 1820) (Aves, Hirundinidae), in Minas Gerais, Brazil. *Check List, Journal of Species List and Distribution*, v. 13, p. 455-459.
2. **Almeida, Sara Miranda**; Silva, Larissa Cardoso; Cardoso, Máira Rodrigues; Cerqueira, Pablo Vieira; Juen, Leandro; Santos, Marcos Pérsio Dantas. (2016) The effects of oil palm plantation on the functional diversity of Amazonian birds. *Journal of Tropical Ecology*, 1–16.
3. **Almeida, Sara Miranda**; Anjos-Silva, Evandson José Dos. (2015) Associations between birds and social wasps in the Pantanal wetlands. *Brazilian Journal of Ornithology*, v. 23, p. 305-308.
4. Oliveira-Junior, José Max Barbosa; **Almeida, Sara Miranda**; Rodrigues, Lucirene; Silvério Júnior, Ailton Jacinto; Anjos-Silva, Evandson José. (2015) Orchid bees (Apidae: Euglossini) in a forest fragment in the ecotone Cerrado-Amazonian Forest, Brazil. *Acta Biologica Colombiana*, v. 20, p. 67-78.
5. **Almeida, Sara Miranda**, Strüssmann, Christine; Anjos-Silva, Evandson José Dos. (2014) Snake's exuviae as habitual nesting material of the Black-capped Donacobius (*Donacobius atricapilla*) (Passeriformes: Donacobiidae) in the Pantanal wetlands. *Ornitología Neotropical*, v. 25, p. 47-53.
6. **Almeida, Sara Miranda**; Andena, Sérgio Ricardo; Anjos-Silva, Evandson José. (2014) Diversity of the nests of social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in the Northern Pantanal, Brazil. *Sociobiology*, v. 61, p. 107-114.
7. Brasil, Leandro Schlemmer; Giehl, Núbia F. Da Silva; Santos, Josias O.; Valadão, Marco Bruno X.; **Almeida, Sara M.**; Pinto, Nelson Silva; Batista, Joana Darc. (2014) Does the damming of streams in the southern Amazon basin affect dragonfly and damselfly assemblages (Odonata: Insecta)? A preliminary study. *International Journal of Odonatology*, v. 17, p. 187-197.

CONCLUSÕES GERAIS

A presente tese incorpora informações sobre características ecológicas e evolutivas de aves a fim de ampliar o entendimento sobre os padrões de diversidade desse grupo na Amazônia, utilizando medidas recentes de diversidade (funcional, filogenética) integradas a medidas clássicas de diversidade taxonômica. No capítulo 1 observou-se que a diversidade funcional e filogenética de Passeriformes na Amazônia foram influenciadas tanto pela história de ocupação da América do Sul pelas subordens Passeri (ou Oscines) e Tyranni (ou Suboscines) quanto pelas diferenças ecológicas entre esses dois grupos de aves que, conseqüentemente, contribuíram para as diferenças de ocupação de habitats de florestas e savanas. Como exemplo, as duas subordens apresentaram estratos de forrageio e tipos de alimentação muito distintos em cada tipo de habitat, o que pode ter possibilitado a coexistência de espécies de ambos os grupos. Assim, destacamos a importância da conservação das savanas amazônicas. Mesmo apresentando baixa riqueza de espécies comparado às florestas de terra firme, essa fitofisionomia possui assembleias de aves com características ecológicas e histórias evolutivas únicas. No capítulo 2 avaliamos a importância relativa das regiões biogeográficas e de características ambientais para as variações na composição taxonômica, riqueza de espécies e estrutura filogenética das assembleias de aves. Encontramos que as barreiras formadas pelos grandes rios amazônicos, aliado às diferenças em habilidades de dispersão dos grupos de aves (sub-bosque vs. dossel) e às características ambientais, foram importantes para a diferenciação da composição de espécies e da estrutura filogenética entre as assembleias de aves. Dessa maneira, sugerimos que não se deve destacar apenas um fator direcionador da diversidade de aves na Amazônia mas, principalmente, deve-se integrar o conhecimento ecológico e as relações de parentesco entre as espécies coexistentes, bem como o histórico da região e/ou do habitat.

ANEXO 1

Normas da Revista *Ecology and Evolution* na qual foi publicado o capítulo 1

Link de acesso: <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/20457758/homepage/forauthors.html>

Author Guidelines

Ecology and Evolution - steps to publication

1. Submit or confirm your submission at <http://mc.manuscriptcentral.com/ecologyandevolution>.
2. We will send you an email confirmation of your submission details.
3. After review and acceptance, you will be prompted to sign the Open Access Agreement form at <http://mc.manuscriptcentral.com/ecologyandevolution>. Payment of the article publication charge will be required. You can then track the progress of your article through Wiley Author Services.
4. You will receive notification that your proof is ready for review, and be able to make corrections to your article using e-annotation tools for electronic proof correction.
5. Your article will publish on Wiley Online Library. If you have previously signed up for alerts through Wiley's Author Services, you will be sent an email when your article is published online.

PUBLICATION FORMS

The open access agreement is administered electronically. The author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an email prompting them to login into Author Services; where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be able to complete the Open Access Agreement license on behalf of all authors on the paper.

EDITORS-IN-CHIEF

Allen Moore, allen.moore@ecolevol.org

Andrew Beckerman, andrew.beckerman@ecolevol.org

Jennifer Firn, jennifer.firn@qut.edu.au

Chris Foote, cfoote@wiley.com

Address correspondence to the Editorial Office:

ecoevo@wiley.com

SUBMISSION

The Journal requires that authors submit electronically via the online submission site at <http://mc.manuscriptcentral.com/ecologyandevolution>.

MANUSCRIPT TYPES

Original research articles

Reviews

Editorials

Hypotheses

Academic Practice in Ecology and Evolution

Letter to the Editor (Invitation only, not peer reviewed)

Reply to Letter to the Editor (Invitation only, not peer reviewed)

Commentary ((Invitation only, not peer reviewed)

GENERAL INSTRUCTIONS

Policy on data archiving

Ecology and Evolution requires, as a condition for publication, that data supporting the results in the paper should be archived in an appropriate public archive, such as GenBank, TreeBASE, Dryad, the Knowledge Network for Biocomplexity or other suitable long-term and stable public repositories. Data are important products of the scientific enterprise, and they should be preserved and usable for decades in the future. Authors may elect to have the data publicly available at time of publication, or, if the technology of the archive allows, may opt to embargo access to the data for a period of up to a year after publication. Exceptions may be granted at the discretion of the editor, especially for sensitive information such as a human subject data or the location of endangered species.

Data Accessibility Statement

Authors are required to archive their data in a publicly accessible repository such as Dryad, FigShare, GenBank, etc. (not a laboratory homepage) and clearly state in their manuscript where their data will be deposited.

- Upon submission, this statement must be included, but we are happy for authors to wait until acceptance of their paper to actually archive their data (although note that many repositories will enable authors to embargo publication of their data during the review process).

- Upon acceptance, data must be archived and the Data Accessibility statement completed including database and information such as accession numbers or DOI (as available) for all data from the manuscript.
- Note: if data, scripts, or other artefacts used to generate the analyses presented in the paper are available via a publicly available data repository, authors should include a reference to the location of the material within their paper.

Example:

“Data Accessibility:

- DNA sequences: Genbank accessions F234391-F234402; NCBI SRA: SRX0110215
- Final DNA sequence assembly uploaded as online
- Climate data and MaxEnt input files: Dryad doi:10.5521/dryad.12311
- Sampling locations, morphological data and microsatellite genotypes: Dryad doi:10.5521/dryad.12311”

Manuscripts lacking a Data Accessibility section will not be passed through to an editor.

Note that if authors choose to use the Dryad data repository, Ecology and Evolution will pay the archiving charges on their behalf if their paper is published in the journal.

Manuscript preparation

We place very few restrictions on the way in which you prepare your article for submission (beyond the requirement of a Data Accessibility Statement) and it is not necessary to try to replicate the layout of the journal. We ask only that you consider your reviewers by supplying your manuscript in a clear, generic and readable layout (e.g. page and (continuous) line numbers are always appreciated), and ensuring that all relevant sections are included. Our production process will take care of all aspects of formatting and style. The list below can be used as a checklist to ensure that the manuscript has all the information necessary for successful publication:

Title page, including title, authors’ names, authors’ affiliations, and contact information*

Abstract and 4–6 keywords

Concise cover letter focused on the question the manuscript attempts to address

Text (introduction, materials and methods, results, discussion)

Literature cited (see below for tips on references)

Tables (may be sent as a separate file if necessary)

Figure legends

Data Accessibility Statement

Competing Interests Statement

Author Contributions section

Acknowledgements, including details of funding bodies with grant numbers

*You will be asked to provide the full address information for the corresponding author. Please be sure to do this, as the processing of your manuscript may be delayed without complete address information for the corresponding author.

*Please note: if you are transferring your manuscript and associated reviews from another journal, you do not need to reformat your manuscript. If you chose to do so, please upload a clean version of the revised manuscript, a version with the changes tracked or otherwise highlighted, and a point-by-point response to reviews.

Manuscripts must be submitted in grammatically correct English. Manuscripts that do not meet this standard cannot be reviewed. Authors for whom English is a second language may wish to consult an English-speaking colleague or consider having their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at http://authorservices.wiley.com/bauthor/english_language.asp. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication. A manuscript is considered for review and possible publication on the condition that it is submitted solely to Ecology and Evolution, and that the manuscript or a substantial portion of it is not under consideration elsewhere.

Special note on manuscript titles for multiple articles:

Applying an experiment that was informative for another species to a new species results in great science, as it allows us to compare the results of the new study to previous iterations of the experiment—one study acts as context for the other. This approach often results in a series of papers from a research group. At Ecology and Evolution, we wish to foster reproducibility by asking authors of replicated experiments to fully reference the original iteration of their experiment. We also strongly suggest that authors number such papers (e.g. “The Effects of Climate Change on Food Production: study 1, Tomatoes,” and “The Effects of Climate Change on Food Production: study 2, Potatoes”) to help highlight the similarities and differences discovered during series work.

Authorship

Ecology and Evolution adopts the authorship and contributorship criteria provided by the International Committee of Medical Journal Editors (ICMJE). The ICMJE authorship criteria state 'authorship credit' should be based on:

substantial contributions to conception and design, acquisition of data, or analysis and interpretation of data;

drafting the article or revising it critically for important intellectual content; and

final approval of the version to be published.

Authors must meet all 3 conditions. All contributors who do not meet the criteria for authorship should be listed in an acknowledgments section.

Author Contributions

Please provide a complete list of the contributions of each co-author in an “Author Contributions” section below the Acknowledgements. Ecology and Evolution subscribes to the ICMJE guidelines on authorship, which can be found here: <http://www.icmje.org/recommendations/browse/roles-and-responsibilities/defining-the-role-of-authors-and-contributors.html>. Additional guidance on authorship and author responsibilities can be found by visiting the Council of Science Editors: <https://www.councilscienceeditors.org/resource-library/editorial-policies/white-paper-on-publication-ethics/2-2-authorship-and-authorship-responsibilities/>.

For transferred manuscripts, the Author Contribution section will be requested for addition to the manuscript text after acceptance.

References

As with the main body of text, the completeness and content of your reference list is more important than the format chosen. A clear and consistent, generic style will assist the accuracy of our production processes and produce the highest quality published work, but it is not necessary to try to replicate the journal's own style, which is applied during the production process. If you use bibliographic software to generate your reference list, select a standard output style, and check that it produces full and comprehensive reference listings. A guide to the minimum elements required for successful reference linking appears below. The final journal output will use the 'Harvard' style of reference citation. If your manuscript has already been prepared using the 'Vancouver' system, we are quite happy to receive it in this form. We will perform the conversion from one system to the other during the production process.

Minimum reference information

Journal Article

Author(s) in full

Year of publication

Article title

Journal title (preferably not abbreviated)

Volume number

Issue number

Page range

Book

Author(s) in full

Year of publication

Book title

Place of publication

Publisher

No. Pages

Book Chapter

Author(s) in full

Year of publication

Chapter title

Book Author/Editor

Book title

Place of publication

Publisher

Page range

Online resources

References to online research articles should always include a DOI, where available. When referring to other Web pages, it is useful to include a date on which the resource was accessed.

File Types and Submission

Preferred editable file formats for the text and tables of your manuscripts are .doc, .docx, .rtf, .ppt, .xlsx, .xlxs. Any tables must be on separate pages after the reference list and not incorporated into the main body of text. All figures should be separated from the main document and uploaded as separate files designated as “Figures”, preferably as .eps and/or .tiff file formats.

LATEX files may be submitted. For reviewing purposes you should upload a single .pdf or word document that you have generated from your source files. Please designate this file from the dropdown box as “Main Document”. All source files should then be uploaded as well under the file designation “Supplemental Material not for Review”. All previous file versions must be deleted.

Tables

All tables must be cited in the text in the order that they should appear.

Figures

All figures must be cited in the text in the order that they should appear. Illustrations are an important medium through which to convey the meaning in your article, and there is no substitute for preparing these to the highest possible standard. Therefore, please create your illustrations carefully with reference to our graphics guidelines (see <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>). It is very difficult to improve an image that has been saved or created in an inappropriate format. We realize that not everyone has access to high-end graphics software, so the following information may help if you are having difficulty in deciding how to get the best out of the tools at your disposal.

Cover Images: Ecology and Evolution encourages you to submit a picture of the organism(s) studied in your paper to be considered for our online journal cover and other promotional avenues. Please designate this image as Figure 1 (if appropriate).

1. Check your software options to see if you can ‘save as’ or ‘export’ using one of the robust, industry-standard formats. These are:

Encapsulated PostScript (EPS)

Tagged Image File Format (TIFF)

Portable Network Graphics (PNG)

Portable Document Format (PDF)

2. As a general rule of thumb, images that contain text and line art (graphs, charts, maps, etc.) will reproduce best if saved as EPS or PDF. If you choose this option, it is important to remember to embed fonts. This ensures that any text reproduces exactly as you intend.

3. Images that contain photographic information are best saved as TIFF or PNG, as this ensures that all data are included in the file. JPEG (Joint Photographic Experts Group) should be avoided if possible, as information is lost during compression; however, it is acceptable for purely photographic subjects if the image was generated as a JPEG from the outset (many digital cameras, for example, output only in JPEG format).

4. If you are not sure which format would be the best option, it is always best to default to EPS or PDF as these are more likely to preserve the high-quality characteristics of the original.

5. Microsoft Office. If you have generated your images in Microsoft Office software (Word, Excel, PowerPoint), or similar, it is often best simply to send us the files in their native file formats.

6. Please ensure all images are a minimum of 600 dpi.

Metric system

The metric system should be used for all measurements, weights, etc. Temperatures should be expressed in degrees Celsius (centigrade).

Supporting Information and Appendices

Authors are encouraged to submit Supporting Information or Appendices that could aid readers in understanding the authors' findings. This may include (but is not limited to) additional figures, tables, video clips, movies and animations (QuickTime, mpeg, SWF), data sets, and program code. Supporting Information must be submitted at the time of peer review, although the reviewers and editors may also suggest that figures or tables be provided as Supporting Information during the review process. Supporting Information should be numbered in order, but independently of figures in the main article. Please note that supplementary material is not edited by the publisher after final acceptance by the editors, and is posted online in the format in which it is supplied. We would encourage you, where possible and appropriate, to include additional figures and tables in an Appendix in your main manuscript document instead of designating it as Supporting Information. To ensure that others will be able to view your supplementary material, it is best to supply the files in a popular format that most readers have the software to access.

CrossCheck

CrossCheck is a multi-publisher initiative to screen published and submitted content for originality. Ecology and Evolution uses iThenticate software to detect instances of overlapping and similar text

in submitted manuscripts. To find out more about CrossCheck visit <http://www.crossref.org/crosscheck.html>.

Proofs

Soon after acceptance, you will receive an email alert containing a link to a web site to access your proofs for final content correction within our rapid production workflow. Further instructions will be sent with the proof. Once you have submitted your corrections, the production office will finalize the layout of your article for publication.

Reprints

As this is an open access journal, you have free, unlimited access to your article online. However, if you wish to obtain printed reprints, these may be ordered online: <http://offprint.cosprinters.com> (Email: offprint@cosprinters.com)

Production Questions

Please direct any questions regarding the production of your article to the Production Editor at ECE@wiley.com

Informed consent

Ecology and Evolution requires that all appropriate steps be taken in obtaining informed consent of any and all human and/or experimental animal subjects participating in the research comprising the manuscript submitted for review and possible publication, and a statement to this effect must be included in the Methods section of the manuscript. Identifying information should not be included in the manuscript unless the information is essential for scientific purposes and the study participants or patients (or parents or guardians) give written informed consent for publication.

Protection of human subjects and animals in research

A statement indicating that the protocol and procedures employed were reviewed and approved by the appropriate institutional review committee must be included in the Methods section of the manuscript. When reporting experiments on human subjects, authors should indicate whether the procedures followed were in accordance with the ethical standards of the responsible committee on human experimentation (institutional and national) and with the Helsinki Declaration of 1975, as revised in 2008. When reporting experiments on animals, authors should indicate whether the institutional and national guide for the care and use of laboratory animals was followed. For research involving recombinant DNA, containment facilities and guidelines should conform to those of the

National Institutes of Health or corresponding institutions. For those investigators who do not have formal ethics review committees, the principles outlined in the Helsinki Declaration should be followed. If doubt exists whether the research was conducted in accordance with the Helsinki Declaration, the authors must explain the rationale for their approach and demonstrate that the institutional review body explicitly approved the doubtful aspects of the study.

Disclosure statement

Ecology and Evolution requires that all authors disclose any potential sources of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise, that might be perceived as influencing an author's objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or directly related to the work that the authors describe in their manuscript. Potential sources of conflict of interest include, but are not limited to, patent or stock ownership, membership of a company board of directors, membership of an advisory board or committee for a company, and consultancy for or receipt of speaker's fees from a company. The existence of a conflict of interest does not preclude publication in this journal.

If the authors have no conflict of interest to declare, they must also state this at submission. It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and collectively to list on the cover letter to the Editor-in-Chief, in the manuscript (under the Acknowledgements section), and in the online submission system ALL pertinent commercial and other relationships.

The above policies are in accordance with the Uniform Requirements for Manuscripts Submitted to Biomedical Journals produced by the International Committee of Medical Journal Editors (<http://www.icmje.org/>).

Privacy

By submitting a manuscript to or reviewing for this publication, your name, email address, affiliation, and other contact details the publication might require, will be used for the regular operations of the publication, including, when necessary, sharing with the publisher (Wiley) and partners for production and publication. The publication and the publisher recognize the importance of protecting the personal information collected from users in the operation of these services, and have practices in place to ensure that steps are taken to maintain the security, integrity, and privacy of the personal data collected and processed. You can learn more at: <https://authorservices.wiley.com/statements/data-protection-policy.html>

ANEXO 2

Normas da Revista *Journal of Biogeography* para a qual será submetido o capítulo 2

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652699/homepage/forauthors.html#preparingsubmissions>

1. SUBMISSION

Authors should kindly note that submission implies that the content has not been published or submitted for publication elsewhere except as a brief abstract in the proceedings of a scientific meeting or symposium. All submissions must be concisely and clearly written in grammatically correct English.

Once the submission materials have been prepared in accordance with the Author Guidelines, manuscripts should be submitted online at <https://mc.manuscriptcentral.com/jbi>

The submission system will prompt authors to use an ORCID iD (a unique author identifier) to help distinguish their work from that of other researchers. [Click here to find out more.](#)

[Click here for more details on how to use ScholarOne](#)

For help with submissions, please contact the Editorial Office at jbioffice@wiley.com.

2. AIMS AND SCOPE

Papers dealing with all aspects of spatial, ecological and historical biogeography are considered for publication in the *Journal of Biogeography*. The mission of the *Journal* is to contribute to the growth and societal relevance of the discipline of biogeography through its role in the dissemination of biogeographical research. To that end, the editorial policy is that the *Journal* seeks to be representative of the discipline of biogeography, to be global in scope, and to be inclusive of major traditions and viewpoints in the discipline. Authors are particularly encouraged to submit concise, clearly written papers focused on precisely framed questions or hypotheses of broad interest to the wide international readership of the *Journal*, in addition we also publish synthesis, methods, data and opinion papers. The challenge in biogeography is to extract general relationships from complex natural data. This often requires carefully designed studies of multiple species, which incorporate contextual

information on, for example, the past or present biology of the taxa and/or the environments in which they occur. Papers that are primarily descriptive and are focussed only on the taxon being studied should be submitted to a more specialized journal.

3. MANUSCRIPT CATEGORIES AND REQUIREMENTS

The Journal publishes articles under the following main headers: 1) Research Paper, 2) Methods and Tools, 3) Data, 4) Synthesis, 5) Perspective, 6) Commentary and 7) Correspondence. All submissions are subject to peer review.

1) Research Paper. Research papers present new biogeographic research resulting from the analysis of a question in biogeography. For a typical Research paper, in which illustrative material (Tables and Figures) occupies about 3 pages of the journal when printed at final journal sizing, the text, inclusive of abstract and reference list, should not exceed 7000 words. Manuscripts should include a biosketch (see below); tables with their legends above; list of figure legends; and embedded figures, and the main headers in the main text of Research Papers should normally be Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References. Methods need to be described in a manner that allows a competent practitioner in the field to repeat the study. Authors must allow repeatability by either providing a thorough description of the methods or by providing relevant computer code.

Structured abstracts. Abstracts should be of no more than 300 words, presented as a series of factual statements under the following headings: Aim, Location, Taxon, Methods, Results and Main conclusions. The Aim should give a clear statement of the principal research question(s) or hypotheses, the Taxon indicate the main group (eg angiosperms), the Methods should give details of materials/sampling/methods of analysis, and the Main conclusions should give the main take-home message.

Biosketch/Biosketches. A short Biosketch/Biosketches entry (30-100 words for one author/150 words total for the first three authors, respectively) describing the research interests of the author(s) should be provided. For papers with four or more authors, biosketch details should be supplied for the first author only and/or a general statement of the focus of the research team (which may include a link to a group web page) plus, in all cases, a statement of author contributions, e.g. Author contributions: A.S. and K.J. conceived the ideas; K.J. and R.L.M. collected the data; R.L.M. and P.A.K. analysed the data; and A.S. and K.J. led the writing.

For an example click [here](#).

2) Methods and Tools. These are structured as in Research papers, but the main focus is to present or investigate a new method, rather than to explore a biogeographical problem. Papers in this section are expected to apply new methods to the analysis of biogeographic data and discuss the potential of those methods for advancing the study of the field. For an example click [here](#).

3) Data. Datasets that are likely to be of interest to the broader biogeography community are published under this category. Data papers allow scientists to publish and receive credit for work in which the nature of the collected, mobilized, or integrated data more than a specific analysis may be most impactful. The structure of a Data paper should be similar to that of a Research paper. Data papers must include a characterization of overall scope (e.g. organismal, spatial), a description of how the data were collected (protocols), a detailed characterization of all data fields and metadata, information on data records (e.g. SI or in a suitable repository), a section on technical validation, and usage notes addressing potential caveats for analysis and interpretation. Additional analyses that exemplify potential uses of the data are encouraged but not essential. Note that the Data papers category is intended for novel datasets - data used in a published or submitted research paper should be fully addressed and made available there.

4) Synthesis. Papers that have the character of a theoretical synthesis or review, even if incorporating an element of original analysis within them, should use the article type Synthesis. Guidelines are as for Research papers but submissions to the Synthesis section may be of up to 10,000 words, or exceptionally more, if the additional length is fully justified. Authors of synthesis papers are encouraged to discuss their planned paper with one of the Chief Editors, especially if the length will exceed 10,000 words. For an example click [here](#).

5) Perspective. Perspectives papers are should be stimulating and reflective essays providing personal perspectives on key research fields and issues within biogeography. When published, Perspectives should be of no more than eight printed pages (main text maximum 5000 words; word count including abstract, main text and references 7000 words maximum but note that shorter articles are encouraged), and they should include a short, single-paragraph abstract. A biosketch (see below) may be included after the references providing the overall paper length limit is not exceeded. For an example click [here](#).

6) Commentary. Commentary submissions should provide readily intelligible comment on the latest original research in biogeography. The prose style should be light, and the article should be written

with the minimum of technical language and jargon, so as to be understandable to a general audience or an undergraduate taking an introductory course in biogeography. Contributions will be subject to rapid peer review. Commentaries should occupy a maximum of two pages of the journal, and should have a maximum of 10 references: thus the overall word count should not exceed 1600. No biosketch is included for commentaries. Should you wish to include a small figure or other illustration, this can be accommodated by a reduction in the number of words on a pro rata basis. For an example click [here](#).

7) Correspondence. The Journal welcomes short items of correspondence prompted by papers previously published in this or occasionally in other journals. The text should not normally exceed 2500 words, inclusive of a short one-paragraph abstract (up to 150 words), and a list of 6–10 keywords. No biosketch is necessary for Correspondence papers. For an example click [here](#).

4. PREPARING THE SUBMISSION

Cover Letters

A cover letter to the editor, indicating in less than 100 words why this paper is of interest to the readers of the Journal, must be uploaded separately.

Parts of the Manuscript

The manuscript should be submitted in separate files: main text file with embedded figures; supporting information.

LaTeX users do not have to translate their manuscripts into MSWord, but may upload them as PDF files. Any explanatory notes, companion papers etc. for the attention of reviewers should be uploaded under 'Comments to reviewers'.

Main Text File

The text file should be single spaced, or 1.3 spaced, and presented in the following order:

- i. Title
- ii. A short running title of less than 40 characters
- iii. The full names of the authors, only 1 corresponding author may be included

iv. The author's institutional affiliations where the work was carried out, with a footnote for the author's present address if different from where the work was carried out

v. Acknowledgements

vi. Abstract and keywords

vii. Main text

viii. Tables embedded in the text (each table complete with title and footnotes)

ix. Figures embedded in the text, each with a figure legend

x. References

xi. Biosketch

xii. Appendices (if relevant)

xiii. Supporting information should be supplied as separate files.

Title. The title should be short and informative, containing major keywords related to the content. The title should not contain abbreviations (see Wiley's best practice SEO tips).

Authorship. For details on eligibility for author listing, please refer to the journal's Authorship policy outlined in the Editorial Policies and Ethical Considerations section. Only 1 corresponding author may be included.

Acknowledgements. Contributions from individuals who do not meet the criteria for authorship should be listed, with permission from the contributor, in an Acknowledgements section. Financial and material support should also be mentioned. Thanks to anonymous reviewers are not appropriate.

Conflict of Interest Statement. Authors will be asked to provide a conflict of interest statement during the submission process. See 'Conflict of Interest' section in Editorial Policies and Ethical Considerations for details on what to include in this section. Authors should ensure they liaise with all co-authors to confirm agreement with the final statement.

Abstract and Keywords

Abstracts and keywords are required for some manuscript types. For details on manuscript types that require abstracts and/or keywords, as well as how to prepare them, please refer to the 'Manuscript Categories and Requirements' section. Please provide 6-10 keywords, arranged alphabetically, separated by commas. Note that optimally the most important keywords are repeated in the title and the keywords.

Main Text

The journal uses British spelling; however, authors may submit using either option, as spelling of accepted papers is converted during the production process.

References

References are styled according to the sixth edition of the Publication Manual of the American Psychological Association. List all sources in the reference alphabetically by name.

In text citations should follow the author-date method. This means that the author's last name and the year of publication for the source should appear in the text, for example, (Jones, 1998), and a complete reference should appear in the reference list at the end of the paper.

When a work has two authors, cite both names every time the reference occurs in text. When a work has three, four, or five authors, cite all authors the first time the reference occurs; subsequent citations include only the surname of the first author followed by *et al.*, (not *Italicized* and with a period after "al.") and the year if it is the first citation of the reference within a paragraph.

If there are two or more citations that shorten to the same lead author and date, give as many additional names as needed to identify them, e.g., (Smith, Jones, et al., 1991) and (Smith, Burke, et al., 1991).

Unpublished data, works in preparation and papers submitted but not yet accepted may be cited in the text as personal communication, giving the author's initials and surname, but should not be included in the reference list. It is the author's responsibility to obtain permission from colleagues to include their work as a personal communication. Please add the person's initials, surname and if applicable institute for personal communications.

The basic reference form for a journal paper is: Author (date). Paper title. Journal, Volume, page; and for a book citation: Author (date). Book title. Place of publication, publisher.

Please note that for journal articles, issue numbers are not included unless each issue in the volume begins with page one. Journals names are written out in full.

Please ensure that in the paper titles only proper names are capitalized, and that all scientific binomials are in italics.

Please include up to seven authors in the list (use “&” before last author name). For eight or more authors please list the first six and then use ellipses followed by last author (do not use “&” before last author name)

Journal article:

Light, M. A., & Light, I. H. (2008). The geographic expansion of Mexican immigration in the United States and its implications for local law enforcement. *Law Enforcement Executive Forum Journal*, 8(1), 73–82.

Book:

Goldstein, H. (1990). *Problem-oriented policing*. New York, NY: McGraw-Hill. Miles, M. B., & Huberman, A. M. (1994). *Qualitative data analysis* (2nd ed.). Thousand Oaks, CA: Sage.

Edited Book:

Gilbert, D. G., McClermon, J. F., Rabinovich, N. E., Sugai, C., Plath, L. C., Asgaard, G., ... Botros, N. (1983). Situational crime prevention: Its theoretical basis and practical scope. In M. Tonry & N. Morris (Eds.), *Crime and justice: An annual review of research* (Vol. 4, pp. 225–256). Chicago, IL: University of Chicago Press.

Citations to data sources

Some studies (e.g., meta-analyses) use data drawn from multiple published sources. If these sources are not otherwise cited in the main text, they should be listed in one or more appendices with titles similar to the following: “Appendix 1 – Data sources”. These data appendices will be printed in the main paper (so that citation indexing services will capture them), but in a reduced font. These appendices should be cited in the main text (e.g. “A list of the data sources is found in Appendix 1.”), and be placed after the biosketch in the manuscript.

Tables

Tables should be self-contained and complement, not duplicate, information contained in the text. They should be supplied as editable files, not pasted as images. Legends should be concise but comprehensive – the table, legend, and footnotes must be understandable without reference to the text, giving the study organism and study location and 'n' values where applicable. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. All abbreviations must be defined in footnotes.

Figure Legends

Legends should be concise but comprehensive – the figure and its legend must be understandable without reference to the text, to this end both the geographical region and the taxon should be mentioned in each caption. Include definitions of any symbols used and define/explain all abbreviations and units of measurement.

Figures

For review purposes, figures should be embedded in the text file. All illustrations (including photographs and maps) are classified as figures and they should be numbered consecutively as first cited in the text. Panels should be labelled (a), (b), (c), etc. rather than (A), (B), (C) etc. and referred to in the text as, for example, Fig. 1a. Figure legends should be listed at the end of the paper before the embedded figures. Legends should be explicit and informative and should 'stand alone' from the main text, giving the study organism and study location where applicable. All abbreviations should be defined.

[Click here](#) for the basic figure requirements for figures submitted with manuscripts for initial peer review, as well as the more detailed post-acceptance figure requirements.

If and when your paper is accepted for publication, the editorial office will request you to upload your figures as separate files in the format(s) specified below. When supplying these files, use the following naming convention: manuscript number, figure number and then the appropriate file extension e.g. 'JBI-08-0500_Fig1.tif'.

Photographic figures should be saved in .tif format at 300 d.p.i. (or failing that in .jpg format with low compression). Line figures should be saved as vector graphics (i.e. composed of lines, curves, points and fonts) in .eps or .pdf format, as this enhances their display when published online.

Combination figures (those composed of vector and pixel/raster elements) should also be saved in .eps or .pdf format where possible. If line figures and combination figures cannot be saved in vector graphics format, they should be saved in .tif format at high resolution (i.e. 600–800 d.p.i.) (do not save them in .jpg format). If you are unsure about the resolution of your .tif files, please zoom in and check that fonts, curves and diagonal lines are smooth-edged and do not appear blocky. Note that .tif files are downsampled for online publication and so authors should preferentially opt for vector graphic formats for line and combination figures (full resolution .tif files are used for print publication). Colour figures should be saved in CYMK rather than RGB.

Prepare figures such that, after reduction to print size, all lettering and symbols will be clear and easily read, and such that each figure makes effective use of space. Font size in figures should be 8 pt. To check this, fix the image size in Illustrator to the required column width, and check the font size. Possible figure sizes: single column = 79mm, 2/3rd column = 110mm, double column = 168mm, maximum height of figure = 230mm.

Bar scales for maps and photographs are preferred to numerical scales and must be given on all such items. Maps that display area data and organism distribution at a continental, hemispheric, or world scale must always use an equal-area map projection (e.g. Mollweide or Aitoff's). Note especially that Mercator's projection is not acceptable for such data. Please indicate the precise projection employed in the caption. On these maps, the equatorial scale should be indicated, while scale information should be provided, preferably as a scale bar within the figure, for all maps of whatever size and area; use 'km' or 'kilometres', not 'kilometers'. Maps should include adequate geo-referencing information (preferably the latitude and longitude).

Additional Files

Supporting Information

Supporting information is information that is not essential to the article, but provides greater depth and background. It is hosted online and appears without editing or typesetting. It may include tables, figures, videos, datasets, etc. Click [here](#) for Wiley's FAQs on supporting information.

Note: if data, scripts, or other artefacts used to generate the analyses presented in the paper are available via a publicly available data repository, authors should include a reference to the location of the material within their paper.

Such supporting information should be referred to in the text as, for example, 'see Appendix S1 in Supporting Information'; subsequent mention should be in the form 'see Appendix S2'. Figures and tables in the Supporting Information must be numbered consecutively by Appendix number and figure number: e.g. the first figure in Appendix 1 as Fig. S1.1, the first in Appendix 2 as Fig. S2.2 (if there is only one figure in Appendix 1). All appendices, figures and tables must be cited in the text.

Supporting Information files are hosted by the Publisher in the format supplied by the author and are not copy-edited by the Publisher. It is the responsibility of the author to supply Supporting Information in an appropriate file format and to ensure that it is accurate and correct. Authors should therefore prepare Supporting Information with the same rigour as their main paper, including adherence to journal style (e.g. formatting of references, figure captions, headings). Sources cited only in the Supporting Information should be listed in a reference section within the supplementary files and not with the main paper. Supporting Information can be provided as separate editable files or, preferably, as one combined file. Authors are discouraged from supplying very large files or files in non-standard file formats, both of which may reduce their use to the readership. At the point a paper is accepted, these files should be prepared without line numbers or wide line spacing, and with all track-change edits accepted.

General Style Points

The following points provide general advice on formatting and style.

Abbreviations: In general, terms should not be abbreviated unless they are used repeatedly and the abbreviation is helpful to the reader. Initially, use the word in full, followed by the abbreviation in parentheses. Thereafter use the abbreviation only. A list of preferred abbreviations can be found here.

Units of measurement: Measurements should be given in SI or SI-derived units. Visit the Bureau International des Poids et Mesures (BIPM) website at www.bipm.fr for more information about SI units.

Numbers: numbers under 10 are spelt out, except for: measurements with a unit (8mmol/l); age (6 weeks old), or lists with other numbers (11 dogs, 9 cats, 4 gerbils).

Computer programs: All software programs should be written in small caps, first written in roman (e.g. MrBayes or BEAST) and then saved as small caps, followed at first mention by the version number and reference. Packages in R should in roman and quotations (e.g. 'vegan') and the relevant reference provided.

Wiley Author Resources

Manuscript Preparation Tips: Wiley has a range of resources for authors preparing manuscripts for submission available here. In particular, authors may benefit from referring to Wiley's best practice tips on Writing for Search Engine Optimization.

Editing, Translation, and Formatting Support: Wiley Editing Services can greatly improve the chances of a manuscript being accepted. Offering expert help in English language editing, translation, manuscript formatting, and figure preparation, Wiley Editing Services ensures that the manuscript is ready for submission.

Guidelines for Cover Image Submissions: If you would like to send suggestions for artwork related to your manuscript to be considered to appear on the cover of the journal, please follow these general guidelines.

Video Abstracts

Bring your research to life by creating a video abstract for your article! Wiley partners with Research Square to offer a service of professionally produced video abstracts. Learn more about video abstracts at www.wileyauthors.com/videoabstracts and purchase on for your article at <https://www.researchsquare.com/wiley/> or through your Author Services Dashboard. If you have any questions, please direct them to videoabstracts@wiley.com.

5. EDITORIAL POLICIES AND ETHICAL CONSIDERATIONS

Editorial Review and Acceptance

The acceptance criteria for all papers are the quality and originality of the research and its significance to journal readership. Papers will only be sent to review if the Editor-in-Chief determines that the paper meets the appropriate quality and relevance requirements.

Wiley's policy on confidentiality of the review process is available here.

Referrals to the Open Access Journal "Ecology and Evolution" and "Geo: Geography and Environment"

This Journal works together with Wiley's Open Access journals, Ecology and Evolution and Geo: Geography and Environment, to enable rapid publication of good quality research that we are unable

to accept for publication. Authors may be offered the option of having their paper, along with any related reviews, automatically transferred for consideration by the Editors of Ecology and Evolution or Geo: Geography and Environment. Authors will not need to reformat or rewrite their manuscript at this stage, and publication decisions will be made a short time after the transfer takes place. The Editors of Ecology and Evolution and Geo: Geography and Environment will accept submissions that report well-conducted research and which reach the standard acceptable for publication. Accepted papers can be published rapidly, typically within 15 days of acceptance. Ecology and Evolution and Geo: Geography and Environment are Wiley Open Access journals and article publication fees apply. More information can be found [here](#). Occasionally we refer papers to our sister journals DDI or GEB.

Data Storage and Documentation

Data are important products of the scientific enterprise, and they should be preserved and available for the scientific community. The Journal of Biogeography requires that data supporting the results in published papers will presented in Supporting Information, or be archived in an appropriate public archive, such as Dryad, TreeBASE, NERC data centre, GenBank, figshare or another archive of the author's choice that provides comparable access and guarantee of preservation. Authors may elect to have the data made publicly available at time of publication or, if the technology of the archive allows, may opt to embargo access to the data for a period of up to a year after publication. Exceptions, including longer embargoes or an exemption from the requirement, may be granted at the discretion of the editor, especially for sensitive information such as confidential social data or the location of endangered species. Authors should provide a consolidated statement of how readers can access the data used in their paper in a statement before the Biosketch entry. A typical entry might read as follows:

DATA ACCESSIBILITY

All topographic and environmental GIS layers, the habitat suitability model and BTM results generated for this study are available as raster grids from the Pangaea database: <http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.808540>.

Sequence Data

Sequence data have to be submitted in electronic form to any one of the three major collaborative databases: DDBJ, EMBL, or GenBank. The suggested wording for referring to accession-number information is: 'These sequence data have been submitted to the DDBJ/EMBL/GenBank databases under accession number U12345'. Addresses are as follows:

DNA Data Bank of Japan (DDBJ) www.ddbj.nig.ac.jp

EMBL Nucleotide Archive: ebi.ac.uk/ena

GenBank www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank

Collecting permission and the Nagoya Protocol

Authors must ensure that any data utilised in the submitted manuscript have been lawfully acquired in accordance with The Nagoya Protocol on Access to Genetic Resources and the Fair and Equitable Sharing of Benefits Arising from Their Utilization to the Convention on Biological Diversity. It is recommended that it is explicitly stated that the relevant fieldwork permission was obtained, and to list the permit numbers, in Materials and Methods or the Acknowledgements.

Species Names

Upon its first use in the title, abstract, and text, the common name of a species should be followed by the scientific name (genus, species) in parentheses. For well-known species, however, scientific names may be omitted from article titles. If no common name exists in English, only the scientific name should be used. For the focal species in the study, the authority(ies) should be provided at the first mention in the main text, in the format specified by the relevant code.

Conflict of Interest

The journal requires that all authors disclose any potential sources of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise that might be perceived as influencing an author's objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or directly related to the work that the authors describe in their manuscript. Potential sources of conflict of interest include, but are not limited to: patent or stock ownership, membership of a company board of directors, membership of an advisory board or committee for a company, and consultancy for or receipt of speaker's fees from a company. The existence of a conflict of interest does not preclude publication. If the authors have no conflict of interest to declare, they must also state this at submission. It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and collectively to disclose with the submission ALL pertinent commercial and other relationships.

Funding

Authors should list all funding sources in the Acknowledgements section. Authors are responsible for the accuracy of their funder designation. If in doubt, please check the Open Funder Registry for the correct nomenclature: <https://www.crossref.org/services/funder-registry/>

Authorship

The list of authors should accurately illustrate who contributed to the work and how. All those listed as authors should qualify for authorship according to all of the following criteria:

Have made substantial contributions to conception and design, or acquisition of data, or analysis and interpretation of data;

Been involved in drafting the manuscript or revising it critically for important intellectual content;

Given final approval of the version to be published. Each author should have participated sufficiently in the work to take public responsibility for appropriate portions of the content; and

Agreed to be accountable for all aspects of the work in ensuring that questions related to the accuracy or integrity of any part of the work are appropriately investigated and resolved.

Contributions from anyone who does not meet the criteria for authorship should be listed, with permission from the contributor, in an Acknowledgements section (for example, to recognize contributions from people who provided technical help, collation of data, writing assistance, acquisition of funding, or a department chairperson who provided general support). Prior to submitting the article all authors should agree on the order in which their names will be listed in the manuscript.

Additional Authorship Options: Joint first or senior authorship: In the case of joint first authorship, a footnote should be added to the author listing, e.g. ‘X and Y should be considered joint first author’ or ‘X and Y should be considered joint senior author.’

ORCID

As part of the journal’s commitment to supporting authors at every step of the publishing process, the journal requires the submitting author (only) to provide an ORCID iD when submitting a manuscript. This takes around 2 minutes to complete. Find more information [here](#).

Publication Ethics

This journal is a member of the Committee on Publication Ethics (COPE). Note this journal uses iThenticate's CrossCheck software to detect instances of overlapping and similar text in submitted manuscripts. Read the Top 10 Publishing Ethics Tips for Authors here. Wiley's Publication Ethics Guidelines can be found at authorservices.wiley.com/ethics-guidelines/index.html.

6. AUTHOR LICENSING

If a paper is accepted for publication, the author identified as the formal corresponding author will receive an email prompting them to log in to Author Services, where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be required to complete a copyright license agreement on behalf of all authors of the paper.

Authors may choose to publish under the terms of the journal's standard copyright agreement, or OnlineOpen under the terms of a Creative Commons License.

General information regarding licensing and copyright is available here. To review the Creative Commons License options offered under OnlineOpen, please click here. (Note that certain funders mandate a particular type of CC license be used; to check this please click here.)

Self-Archiving Definitions and Policies: Note that the journal's standard copyright agreement allows for self-archiving of different versions of the article under specific conditions. Please click here for more detailed information about self-archiving definitions and policies.

Open Access fees: Authors who choose to publish using OnlineOpen will be charged a fee. A list of Article Publication Charges for Wiley journals is available here.

Funder Open Access: Please click here for more information on Wiley's compliance with specific Funder Open Access Policies.

7. PUBLICATION PROCESS AFTER ACCEPTANCE

Accepted Article Received in Production

When an accepted article is received by Wiley's production team, the corresponding author will receive an email asking them to login or register with Wiley Author Services. The author will be asked to sign a publication license at this point.

Proofs

Once the paper is typeset, the author will receive an email notification with the URL to download a PDF typeset page proof, as well as associated forms and full instructions on how to correct and return the file.

Please note that the author is responsible for all statements made in their work, including changes made during the editorial process – authors should check proofs carefully. Note that proofs should be returned within 48 hours from receipt of first proof.

At proof correction stage authors will be given access to their Supporting Information (via the web) and should check it for accuracy and updates. If changes are required, corrected versions of the files that were received with the proof must be emailed to the Production Editor, with a brief description of the changes made. Supporting Information must be checked alongside the main proof and corrections for both returned to the Production Editor at the same time.

Publication Charges

Colour figures. Colour figures may be published online free of charge; however, the journal charges for publishing figures in colour in print. If the author supplies colour figures, they will be sent a Colour Work Agreement once the accepted paper moves to the production process. If the Colour Work Agreement is not returned by the specified date, figures will be converted to black and white for print publication.

Please note that the vast majority of readers access the digital versions of the journal; printed copies are increasingly rare. For the convenience of readers, we ask that you design your colour artwork so that it can be understood as best as possible in greyscale. Note that the same figure file must be used for both the print and online versions (we do not accept differing colour and black-and-white versions of the same figure).

Early View

The journal offers rapid publication via Wiley's Early View service. Early View (Online Version of Record) articles are published on Wiley Online Library before inclusion in an issue. Note there may be a delay after corrections are received before the article appears online, as Editors also need to review proofs. Once the article is published on Early View, no further changes to the article are

possible. The Early View article is fully citable and carries an online publication date and DOI for citations.

8. POST PUBLICATION

Access and Sharing

When the article is published online:

The author receives an email alert (if requested).

The link to the published article can be shared through social media.

The author will have free access to the paper (after accepting the Terms & Conditions of use, they can view the article).

The corresponding author and co-authors can nominate up to ten colleagues to receive a publication alert and free online access to the article.

Print copies of the article can now be ordered (instructions are sent at proofing stage or use the below contact details). Email offprint@cosprinters.com

To find out how to best promote an article, [click here](#).

Measuring the Impact of an Article

Wiley also helps authors measure the impact of their research through specialist partnerships with Kudos and Altmetric.

9. EDITORIAL OFFICE CONTACT DETAILS

jbiooffice@wiley.com

Author Guidelines updated March 2018