INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

RESPOSTA DA AVIFAUNA DE SUB-BOSQUE À INUNDAÇÃO SAZONAL DAS FLORESTAS ALAGÁVEIS DA AMAZÔNIA

ANAÍS REBECA PRESTES ROWEDDER

Manaus, Amazonas

Novembro, 2020

ANAÍS REBECA PRESTES ROWEDDER

RESPOSTA DA AVIFAUNA DE SUB-BOSQUE À INUNDAÇÃO SAZONAL DAS FLORESTAS ALAGÁVEIS DA AMAZÔNIA

Mario Cohn-Haft

Thiago Orsi Laranjeiras

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

Manaus, Amazonas

Novembro, 2020

PROGRAMA DE PÓS--GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

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

Aos 14 dias do mês de Dezembro do ano de 2020, às 09h00min, por videoconferência. Reuniu--se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o Prof. Dr. **Sérgio Henrique Borges**, da Universidade Federal do Amazonas -- UFAM, o Prof. Dr. **Thiago Bicudo Krempel Santana**, egresso do PPG--ECO do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -- INPA, e o Prof. Dr. **Luciano Naka**, da Universidade Federal de Pernambuco -- UFPE, tendo como suplentes o Prof. Dr. Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -- INPA, e o Prof. Dr. Fabrício Beggiato Baccaro, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -- INPA, sob a presidência do orientador, a fim de proceder a argüição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** da **ANAÍS REBECA PRESTES ROWEDDER**, intitulado: **"RESPOSTA DA AVIFAUNA DE SUB--BOSQUE À INUNDAÇÃO SAZONAL DAS FLORESTAS ALAGÁVEIS DA AMAZÔNIA"**, orientada pelo Prof. Dr. Mario Eric Cohn--Haft, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e Co--orientada pelo Prof. Dr. Thiago Orsi Laranjeiras, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

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

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

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

Prof. Dr. SÉRGIO HENRIQUE BORGES

Prof. Dr. THIAGO BICUDO KREMPEL SANTANA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Prof. Dr. LUCIANO NAKA

Prof. Dr. PEDRO AURÉLIO C. LIMA PEQUENO

_____

Prof. Dr. FABRÍCIO BEGGIATO BACCARO

_____

_____

(Coordenação PPG--ECO/INPA)

DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Curso: Ecologia Nível: (X) Mestrado (_) Doutorado

Dia: 14/12/2020 – Hora: 09h00min

Local: Por Videoconferência.

Orientador: Mario Cohn--Haft

FICHA CATALOGRÁFICA

©SEDAB/INPA - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

R879r Rowedder, Anaís Rebeca Prestes
Resposta da avifauna de sub-bosque à inundação sazonal das florestas alagáveis da Amazônia / Anaís Rebeca Prestes Rowedder; orientador Mario Eric Cohn-Haft; coorientador Thiago Orsi Laranjeiras. -- Manaus:[s.l], 2020.
30 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Ecologia) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Aves. 2. Insetívoras. 3. Adaptação. 4. Micro-habitat. 5. Sazonalidade. I. Cohn-Haft, Mario Eric , orient. II. Laranjeiras, Thiago Orsi, coorient. III. Título.

CDD: 598

Sinopse:

Nesta dissertação investigamos as estratégias de adaptação da avifauna de sub-bosque à inundação sazonal das florestas alagáveis amazônicas, descrevendo o uso de habitat no estrato arbóreo vertical das espécies e suas especificidades de densidade da vegetação no micro-habitat entre as épocas.

Palavras-chave: aves, insetívoras, adaptação, micro-habitat, densidade da vegetação, estrato arbóreo vertical, sazonalidade.

Dedico às minhas irmãs Helena e Marina.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPG-Ecologia) por todo ensinamento, formação acadêmica, estrutura e apoio durante o período do mestrado e no período conturbado da pandemia.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pela bolsa de mestrado, fundamental para residir em Manaus.

Ao Torbjørn Haugaasen pelo financiamento da pesquisa, fundamental para que ocorresse as coletas de dados e ao apoio e ajuda em campo e com o projeto.

Às instituições que autorizaram a coleta de dados: Secretaria Estadual de Meio Ambiente do Amazonas (SEMA) e Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO).

Ao meu orientador Mario Cohn-Haft e ao meu coorientador Thiago Orsi Laranjeiras, obrigada pelo ensinamento, ajuda, ideias e por me apresentarem o mundo das aves em lugares incríveis da Amazônia.

A Isabela Oliveira por organizar e pensar todos os mínimos detalhes nas expedições ao lago Uauaçu, e por todas as conversas, apoio e amizade nesse período.

Ao Benjamin Gilmore pela ajuda na coleta de dados e colaboração na pesquisa.

A dona Chica, líder da comunidade São João Batista, por nos autorizar a realizar a pesquisa na região. Agradeço aos auxiliares de campo Evandro, Evanir e Kevin, por me guiarem nas trilhas, pela ajuda a encontrar as espécies e pelo ensinamento de muitas características da floresta. E agradeço ao seu Jander por preparar nossa alimentação e ao Elias por pilotar o barco em segurança.

Ao Jansen Zuanon e Thatyla Farago pela ajuda e carona ao rio Purus em uma expedição do PELD que pude acompanhar para coletar dados de aves nas várzeas.

A minha mãe Joice, aos meus avós Marilene e Brasil, as minhas irmãs Helena e Marina e ao meu pai Sidnei, pelo apoio, incentivo e por entenderem minha ausência física. Agradeço

por me mostrarem a importância da natureza desde a infância, por serem meu porto seguro e por acreditarem em mim. Sem vocês eu não chegaria aqui.

Aos meus colegas de mestrado Cristina Jacobi, Gabriela Ushida, Karol Andrade, Michelle Robin, Pedro Paulo, Raíssa Rainha e Stefano Ávila por se tornarem minha família em Manaus, pelos bons momentos e pela troca de ajuda e ideias.

Aos amigos da ornitologia Ramiro Melinski, Marina Maximiano, Gisiane Lima, Phamela Barbosa, Jéssica Andrade, Bernardo Onça e Cassiano Gatto pelos ensinamentos e aventuras compartilhadas em campo, pela companhia nos cafés ou chimarrão e troca de ajuda na sala dos alunos.

Aos amigos de Porto Alegre (RS) que sempre me apoiaram. Agradeço especialmente à Julia Alves que mesmo distante fisicamente, sempre esteve presente escutando cada alegria e dificuldade nesse período.

E a toda minha família que sempre me apoiou e as amizades não citadas, agradeço de coração toda a contribuição de vocês!

Meu muito obrigada!

Este título de mestrado é de todos vocês!

RESUMO

A inundação anual na Amazônia transforma o sub-bosque das florestas alagáveis em um ambiente aquático, influenciando sobretudo os organismos terrestres. Entretanto, uma grande diversidade de aves não aquáticas ocorre exclusivamente nessas florestas alagáveis durante todo o ano. De modo geral, essas aves são consideradas sedentárias e territorialistas; mas como se adaptam a essa drástica transformação sazonal nunca foi descrito em detalhes. Nesse estudo, descrevemos as estratégias de adaptação da avifauna de sub-bosque à inundação sazonal em florestas alagáveis na região do baixo rio Purus, Amazônia central. Conduzimos buscas focais com cinco espécies em ambientes alagáveis e de terra firme, na cheia e na seca. Para cada observação, registramos a altura da ave acima do substrato (solo ou água), sua posição vertical e medidas de densidade de vegetação ao redor da ave (micro-habitat). Todas as espécies estavam presentes nas florestas alagáveis durante as duas épocas e não foram registradas na terra firme. No geral, observamos que as espécies possuem suas especificidades no uso do espaço vertical, e todas se movimentaram verticalmente na vegetação da seca para cheia. Apesar da mudança geral na posição de todas as espécies, houve uma redução da altura acima do substrato (solo ou água) que as espécies utilizam, exceto para *Myrmoborus leucophrys*. A movimentação vertical foi somada com a estratégia de mudança de micro-habitat entre as épocas para duas espécies, *Galbula tombacea* e *Hypocnemoides melanopogon*. É provável que a diminuição do espaço vertical disponível com a inundação da floresta e em conjunto com outros fatores associados, como deslocamentos similares nas suas presas artrópodes e redistribuição das espécies no ambiente, afetem indiretamente a avifauna e influencie em suas adaptações sazonais.

ABSTRACT

The annual flooding in the Amazon basin transforms the understory of the floodplain forests into an aquatic environment, mainly influencing terrestrial organisms. However, a great diversity of non-aquatic birds occurs exclusively in wetlands. In general, these birds are considered sedentary and territorial and the way they adapt to this drastic seasonal transformation has never been described in detail. In this study, we described the understory avifauna adaptation strategies to the seasonal flooding in the floodplain forests in the region of the lower Purus River, central Amazon. We conducted focal searches with five species in wetlands and on dry land, on the flooded and dry seasons. For each observation, the height of the bird above the substrate (soil or water), its vertical position and measures of vegetation density around the bird (micro-habitat) were recorded. All species remained present in the floodplain forests during the two seasons and were not recorded on the mainland. In general, we observed that the species have specificities when using the vertical space, and that they all migrated vertically across the vegetation from drought to flood. Despite the general increase in the relative position of all species, there was a reduction in height above the substrate of the species, except for *Myrmoborus leucophrys*. The vertical movement was added to the strategy of changing micro-habitat between seasons for two species, *Galbula tombacea* and *Hypocnemoides melanopogon*. It is likely that the decrease in the vertical space available in the flood, together with other associated factors, such as similar displacements in their arthropod prey and redistribution of species in the environment, indirectly affect avifauna and influence adaptation seasonal.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS..... 01

LISTA DE FIGURAS..... 02

INTRODUÇÃO..... 03

OBJETIVOS..... 05

MATERIAL E MÉTODOS..... 06

RESULTADOS..... 13

DISCUSSÃO..... 19

CONCLUSÃO..... 21

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... 23

APÊNDICE..... 30

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Número de indivíduos registrados por espécie nos dois períodos e nos dois tipos de água.....13

Tabela 2. Ranking dos modelos mais plausíveis (ΔAICc < 2) da posição de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com menos graus de liberdade (df) estão em negrito foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo, que são p= posição, d= profundidade, s= época e w= água.....14

Tabela 3. Ranking dos modelos mais plausíveis (ΔAICc < 2) da altura acima do substrato de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com menos graus de liberdade (df) estão em negrito foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo, que são hs= altura acima do substrato, d= profundidade, s= época e w= água.....15

Tabela 4. Ranking de todos os modelos de posição de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com o menor número de graus de liberdade (df), estão sublinhados e em negrito, foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo: p= posição, d= profundidade, s= época e w= água.....29

Tabela 5. Ranking de todos os modelos de altura acima do substrato de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com o menor número de graus de liberdade (df), estão sublinhados e em negrito, foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo: p= posição, d= profundidade, s= época e w= água.....30

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Amazônia central e baixo rio Purus (em maior escala) e a região de estudo (quadrado preto). Os locais de pesquisa estão representados pelas diferentes cores das setas. A seta verde representa a região amostrada na terra-firme, seta amarela as florestas alagáveis de água branca e setas vermelhas, margeando o lago, são as florestas alagáveis pela água preta que foram amostradas. 07

Figura 2 Representação da floresta na época de seca (a) e cheia (b) com as medidas utilizadas no índice de posição (P) e categorias de densidade da vegetação utilizadas no micro-habitat (c). As letras correspondem: (HS) altura da ave acima do substrato (solo ou água); (F) altura da vegetação acima do substrato e (D) profundidade.....10

Figura 3. Posição de cada espécie de acordo com a profundidade ou época e água quando há diferença nas posições. A posição de cada espécie está representada de acordo com o modelo mais simples entre os mais plausíveis do ranking (Δ AICc < 2), exceto nos modelos que a posição da espécie diferencia conforme o tipo de água. 14

Figura 4. Altura acima do substrato de cada espécie de acordo com a profundidade ou época. A altura acima do substrato de cada espécie está representada de acordo com o modelo mais simples entre os mais plausíveis do ranking (Δ AICc < 2).....16

Figura 5. Variação na ocupação do estrato vertical da floresta (posição relativa e altura acima do substrato) por aves de sub-bosque, destacando diferenças entre espécies (Figura 3a), entre épocas (Figura 3b) e entre tipos de água (Figura 3c) na região do Lago do Uauaçu, baixo Rio Purus (Amazônia Central).....17

Figura 6. Frequência do uso de micro-habitat de cada de acordo com as categorias de densidade da vegetação nas épocas de seca e cheia. Os valores de P que acompanham o * são significativos, evidenciando quais espécies diferiram o micro-habitat entre as épocas.....18

INTRODUÇÃO

A Amazônia é a maior floresta tropical do mundo, está localizada próxima aos trópicos e não apresenta uma sazonalidade climática tão acentuada ao longo do ano quanto as florestas temperadas. No entanto, há outros fatores que propiciam uma grande sazonalidade na floresta Amazônica. Uma das características mais marcantes em sua sazonalidade é a distribuição irregular das chuvas ao longo do ano e o aumento do volume de água dos rios que transbordam e inundam grandes áreas de florestas em planícies que margeiam os rios da Amazônia (Sioli, 1984). O alagamento da floresta ocorre constantemente continuamente ao longo de meses até a altura da água atingir seu ápice, no período de cheia do rio, e começar a retroceder atingindo o período mais seco. Algumas regiões das florestas alagadas podem atingir doze metros de profundidade e permanecer submersas por até seis meses (Junk, 1989, 2011).

As florestas podem ser alagadas por tipos de águas diferentes, devido aos rios da Amazônia serem constituídos por três principais tipos de água (branca, clara e preta), as águas são facilmente distinguidos pela sua coloração que se dá devido às características físico-químicas da água (Junk *et al*., 2011). Os tipos de água que inundam as florestas são fatores que determinam e diferem a estrutura e composição da vegetação entre as florestas alagáveis (Junk *et al*., 2015) e dos animais que a ocupam, como as aves (Laranjeiras *et al.*, 2019), podendo resultar em diferenças no uso sazonal de habitat da fauna. Tais ambientes são de grande importância, uma vez que ocupam 77% das zonas úmidas na bacia amazônica (Hess, *et al.*, 2015).

Apesar da dinâmica de alagamento das florestas, muitas espécies não aquáticas habitam seus sub-bosques (Cohn-Haft *et al.*, 2007; Costa *et al*., 2018). A inundação do sub-bosque das florestas alagáveis resulta na diminuição do espaço vertical disponível. Além disso, fatores sazonais como aumento das chuvas, mudanças na vegetação e fauna migrante podem influenciar o uso do habitat das espécies de florestas alagáveis, mesmo para as espécies que ocupam preferencialmente alturas na vegetação acima da linha de inundação. A alteração nos locais de forrageamento, repouso e reprodução podem ser fatores que influenciam a distribuição sazonal das espécies nesses ambientes idiossincráticos (Haugaasen e Peres, 2005a, 2005b, 2007, 2008; Cintra, 2012).

As adaptações da fauna já descritas à inundação do sub-bosque diferem conforme a espécie, onde algumas adotam a estratégia de se movimentar horizontalmente para a terra-

firme no período alagado (Zerm e Adis 2003; Costa *et al.*, 2018). No entanto, as espécies que permanecem nas florestas alagáveis precisam encontrar estratégias alternativas para se adaptar. Algumas estratégias foram observadas em invertebrados, como na espécie de um pseudoescorpião que permanece no ambiente e inicia um estágio de dormência temporária ao ser submerso (Adis 1985, 1997). Já algumas aranhas e outras espécies de pseudoescorpiões se movimentam verticalmente na vegetação e se posicionam em uma altura segura do alagamento (Adis *et al.*, 1988; Platnick e Höfer, 1990).

Habitar o espaço vertical da floresta é uma vantagem para muitas espécies, pois proporciona um espaço de nicho mais amplo do que apenas a utilização do solo (Marra e Remsen, 1997; Scheffers *et al*., 2017). É sabido que a composição de espécies em diversos grupos da fauna distingue entra as camadas verticais da vegetação, como nas aves (Maximiano *et al.*, 2020), morcegos (Marques *et al.*, 2016) e primatas (Heymann *et al*., 2002), inclusive em ambientes de florestas alagáveis (Pereira *et al.*, 2010). Essa diferença na ocupação da fauna ocorre devido a um conjunto de fatores bióticos e abióticos que diferem ao longo da estratificação, contribuindo para a formação de micro-habitats adequados para a sobrevivência de diferentes organismos (Kearney, 2006; Stratford e Stouffer 2013). Essa complexidade estrutural colabora para a alta riqueza de espécies observada nas florestas tropicais (López-González *et al*., 2015).

No grupo das aves, estima-se que aproximadamente 15% da avifauna não aquática da Amazônia esteja associada a ambientes alagáveis da floresta (Remsen e Parker, 1983; Rosenberg, 1990; Cohn-Haft *et al*. 2007). Mesmo sendo um dos grupos da fauna mais estudados, não está claro como a avifauna de sub-bosque especialista de florestas alagáveis permanece e sobrevive no ambiente ao longo do ano. Visto que, as aves que se alimentam de insetos e habitam o sub-bosque da floresta amazônica são conhecidas por serem sedentárias e territorialistas, possuírem alta especificidade de micro-habitat e preferências na altura da vegetação que ocupam (MacArthur e MacArthur 1961; Rosenberg, 1990; Stratford e Stouffer 2013).

Portanto, a questão central desse estudo é entender como a avifauna de sub-bosque especialista de florestas alagáveis da Amazônia se adapta à inundação sazonal. Algumas respostas das aves à inundação podem ser a movimentação horizontal para a terra-firme ou permanecer nas florestas alagáveis e se mover verticalmente, mantendo a preferência ou não ao micro-habitat específico. Investigar como as aves se adaptam e ocupam o ambiente

sazonalmente é importante para sua conservação e para entender padrões de distribuição de espécies e suas relações ecológicas (Morris, 1987)

OBJETIVOS

Geral

O objetivo geral deste trabalho foi descrever a adaptação da avifauna de sub-bosque à inundação sazonal das florestas alagáveis amazônicas.

Específicos

- Avaliar a presença de movimentos horizontais sazonais entre florestas alagáveis e terra firme.
- Descrever o uso vertical da floresta alagável pelas aves de acordo com a época e alagamento do sub-bosque.
- Comparar a especificidade do uso de micro-habitat das espécies entre épocas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na região do Lago Uauaçú, próximo à confluência dos rios Purus e Solimões, Amazônia central brasileira (04°20' S, 62°28' W; Figura 1). O Lago Uauaçú se encontra no limite noroeste da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Piagaçu-Purus, possui 32 km de extensão e é formado por águas pretas. As florestas alagáveis pela água preta ocorrem ao longo das margens do lago Uauaçú que está próxima de florestas de terra-firme e uma grande floresta alagada pelas águas brancas do rio Solimões e Purus. As águas brancas do rio Purus se originam nos Andes e percorrem, sinuosamente, 3.200 km desaguando no rio Solimões, cerca de 170 km da cidade de Manaus (Sioli, 1984, Goulding *et al*., 2003). Ao longo do rio Purus, juntamente com muitos canais e lagos, possui a maior área de floresta alagável dos afluentes amazônicos que correspondem a aproximadamente 21.000 km² (Goulding *et al.*, 2003). As florestas alagam no período chuvoso que inicia em dezembro e atinge o pico de inundação entre maio e julho. Após passar a estação chuvosa e atingir o pico de inundação, a água começa a recuar e atinge o ápice da seca entre outubro e novembro (Haugaasen e Peres; 2006). A densidade da população humana na região do lago Uauaçú é baixa, com algumas comunidades vivendo da pesca e dos recursos florestais (por exemplo, castanha do Brasil) para sua subsistência e renda.

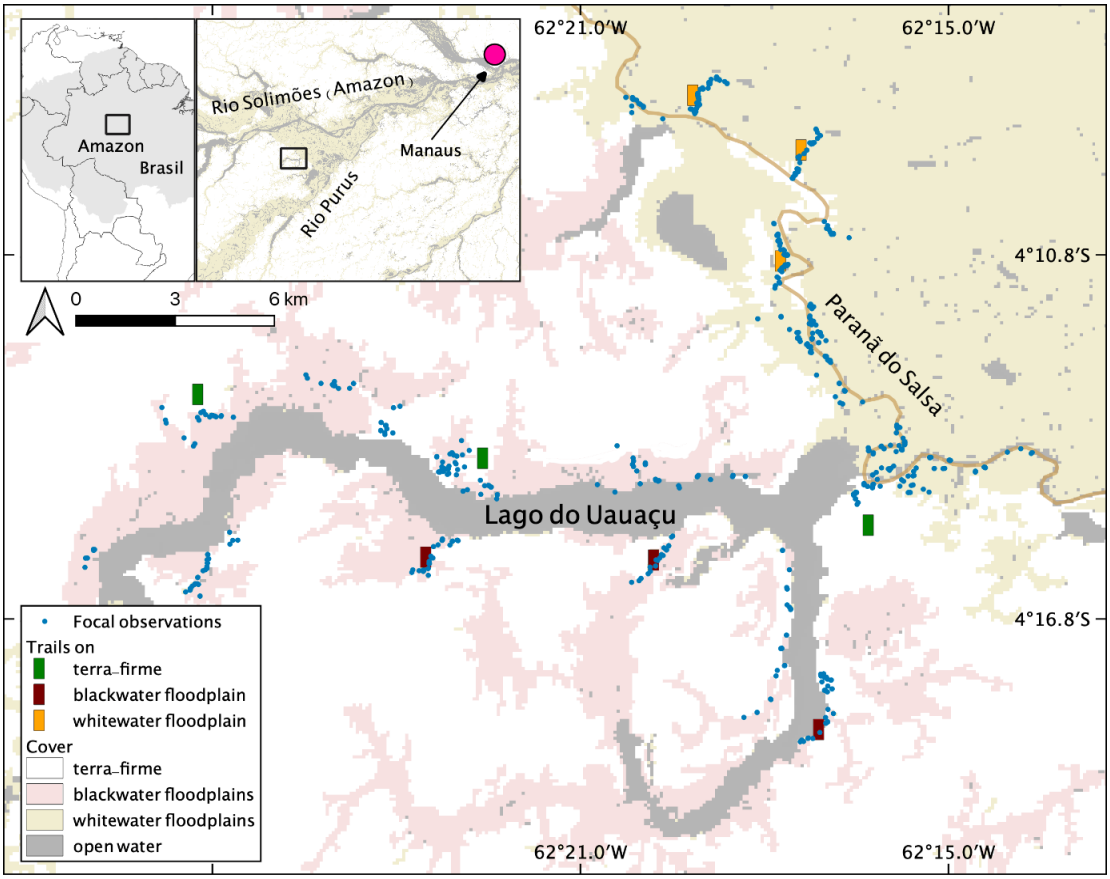

Figura 1. Amazônia central e confluência do rio Purus e Solimões (em maior escala) e a região de estudo (quadrado preto). Os locais de pesquisa estão representados pelas diferentes cores das barras. A barra verde representa a região amostrada na terra-firme, barra amarela as florestas alagáveis de água branca e barras vermelhas, margeando o lago, são as florestas alagáveis pela água preta que foram amostradas. Os pontos azuis representam as espécies focais do estudo observadas em florestas alagadas.

Espécies focais

As cinco espécies de aves selecionadas para o presente estudo foram: *Myrmotherula assimilis*, *Myrmoborus leucophrys*, *Hypocnemoides melanopogon* (todas Passeriformes: Thamnophilidae), *Hemitriccus minor* (Passeriformes: Rhynchocyclidae) e *Galbula tombacea* (Galbuliformes: Galbulidae). As espécies são insetívoras e ocorrem no sub-bosque das florestas alagáveis (Sick, 1997; Van Perlo, 2009). Ponderamos a possibilidade de incluir mais espécies no estudo, no entanto, as espécies foram escolhidas devido à alta frequência que foram encontradas na região, pois permitiria observações suficientes para responder as questões do estudo.

Coleta de dados

A investigação da ocorrência das espécies focais foi realizada em dois períodos distintos (cheia e seca) em florestas alagáveis de água preta e branca e de terra-firme. Na estação seca (outubro de 2018) o percurso foi realizado caminhando em trilhas já existentes na região e durante a cheia (maio e junho de 2019), nas florestas alagáveis foi utilizado um barco pequeno não motorizado para realizar a amostragem.

Para verificar se as aves realizavam movimentos horizontais sazonais entre florestas alagáveis e florestas de terra-firme foram realizados levantamentos sistemáticos da avifauna através do método de pontos de escuta. Os pontos de escuta foram distribuídos em nove transectos, três em florestas não alagáveis (terra-firme), três em florestas alagada pela água branca e três pela água preta em ambas as estações (figura 1). Ao longo de cada transecto a avifauna foi amostrada em dez pontos com 200 metros de distância entre pontos por 15 minutos em cada ponto. Todos os pontos em cada transecto foram amostrados no mesmo dia, iniciando ao amanhecer (aproximadamente 5h30) e terminando no final da manhã (aproximadamente 9h30). Os pontos de escuta foram conduzidos com o apoio dos drs. Thiago Orsi Laranjeiras e Mario Cohn-Haft, pois ambos possuem mais de 10 anos de experiência utilizando o método, e esses dados também fizeram parte de um estudo sobre uso de habitat do mestrando Benjamin Gilmore.

Para descrever o uso do espaço vertical entre as épocas das cinco espécies de aves do estudo em florestas alagáveis foi utilizado o método de busca ativa, em que os indivíduos foram encontrados através de sua vocalização. Por meio de observações diretas de cada indivíduo foi mensurado a altura acima do substrato (solo ou água) em que a ave estava localizada e a altura do dossel da floresta (figura 2a). As medidas foram realizadas com a utilização de hipsômetro a laser (Hypsometer Nikon Forestry 550). Na época em que a floresta permanece alagada a profundidade da água também foi mensurada através de uma corda marcada a cada um metro e um peso na ponta (figura 2b). Para evitar pseudoreplicação e minimizar o efeito do observador no ambiente as informações foram coletadas no primeiro avistamento do indivíduo, não foi utilizado a reprodução de sons (*playback*) para atrair os indivíduos e foi registrado apenas um indivíduo por local, independentemente da presença de

outros indivíduos da mesma espécie nas proximidades. A amostragem foi realizada entre 06-12 horas da manhã e ao fim da tarde, após as 15 horas.

Para descrever possíveis mudanças no uso do micro-habitat das espécies entre as épocas, foi estimado uma esfera com um raio de um metro ao redor de cada indivíduo e categorizada a densidade da vegetação (galhos, folhas e/ou cipós) dentro desse espaço em 3 classes: baixa (até 1/3 ocupado por vegetação), média (entre 1/3 e 2/3) e alta (mais de 2/3). Essa classificação foi utilizada por Borghesio e Laiolo (2004), porém adaptada à menor escala inerente ao ambiente de coleta.

A coleta de dados em unidade de conservação foi autorizada pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) com a licença de número 69363-1 e pelo Departamento de Mudanças Climáticas e Gestão de Unidades de Conservação (DEMUC) da Secretaria Estadual de Meio Ambiente do Amazonas (SEMA).

Variáveis dependentes

Utilizamos três variáveis dependentes: posição, altura acima do substrato e densidade da vegetação.

Utilizamos a variável "posição" para analisar se a movimentação vertical na vegetação é uma das adaptações utilizadas pelas aves de sub-bosque. A posição é uma variável contínua composta por números de zero a um, onde os valores próximos de um nos indicam que a ave estava posicionada próxima ao dossel e os valores próximos de zero nos indica a proximidade com solo. Obtivemos os valores de posição ao dividirmos os valores de altura da ave acima do substrato com a altura total da vegetação (Figura 2a). Na época de cheia, para obtermos a altura total da vegetação, somamos a profundidade com a altura da vegetação acima da linha da água (Figura 2b). O uso da posição ao invés da altura absoluta estima estrato florestal independente da altura variável do dossel (Walther, 2002).

Utilizamos a variável "altura acima do substrato", mesma utilizada no cálculo de posição (Figura 2), para entender se o substrato (solo ou água) é um fator que influencia na escolha da localização vertical da espécie. Nessa variável, poderíamos observar três respostas: 1) a espécie fica a uma altura mais próxima à água do que ficava ao solo, devido à enchente; 2) a

espécie se afasta da água mantendo uma distância igual à que mantinha do solo; ou 3) a espécie se afasta mais da água, mantendo uma distância maior do que mantinha do solo. A densidade da vegetação é uma variável categórica, contendo três classes (baixa, média e alta), o qual utilizamos para verificar se o micro-habitat é um fator relevante na adaptação das aves de sub-bosque.

Variáveis independentes

Para responder as questões desse estudo foram utilizadas três variáveis independentes: profundidade, época (seca e cheia) e tipo de água (branca e preta). O tipo de água não foi um dos objetivos principais do estudo; no entanto, florestas alagáveis pela água branca e preta foram amostradas e por essa razão foi incluída a variável "tipo de água" para controlar se o tipo de água é um fator que influência nas respostas das espécies ao alagamento do sub-bosque. A variável "época" e a variável "profundidade" refletem respectivamente a sazonalidade e o alagamento da floresta.

Figura 2: Representação da floresta na época de seca (a) e cheia (b) com as medidas utilizadas no índice de posição (P) e categorias de densidade da vegetação utilizadas no micro-habitat (c). As letras correspondem: (HS) altura da ave acima do substrato (solo ou água); (F) altura da vegetação acima do substrato e (D) profundidade.

Análise de dados

Todos as análises e gráficos foram executadas utilizando o software R 3.3.1 (R Core Team 2017) e todos os gráficos foram gerados utilizando a função ggplot do pacote "ggplot2" (Wickham *et al*., 2016). Para a verificação de problemas de multicolinearidade das variáveis independentes foi realizado o teste de fator de inflação da variância (VIF), onde valores acima de 5 indicam que as variáveis apresentavam multicolinearidade problemática (James *et al.*,

2014). No entanto, nenhuma variável do presente estudo excedeu o valor de 2,5. O teste foi executado com a função vif utilizando o pacote “car” (Fox *et al.*, 2012).

Para verificação de ocorrência de movimentos sazonais horizontais das cinco espécies entre floresta alagada e terra-firme não foi necessário a realização de uma análise estatística, apenas foi utilizado a informação de presença ou ausência das espécies no ambiente.

O uso do espaço vertical das espécies em florestas alagáveis foi descrito utilizando o critério de informação Akaike (AIC), para isso foi construído manualmente 13 modelos para cada espécie utilizando as variáveis dependentes “altura acima do substrato” e “posição” e independentes “profundidade”, “época” e “tipo de água” (tabela 4 e 5, apêndice) e comparado entre eles gerando um ranking do pior ao melhor modelo de acordo com o valor ΔAICc. Modelos que obtiveram valores de ΔAICc ≤ 2 foram aceitos e considerados como igualmente plausíveis (Burnham e Anderson, 2002). Para a espécie *G. tombacea*, foi construído 5 modelos, contendo somente profundidade e época, pois a espécie ocorreu apenas em floresta alagada pela água branca. A nossa unidade amostral é o indivíduo e para criar os modelos utilizamos o modelo linear generalizado misto (GLMM) com a família gaussiana, gamma e tweedie, de acordo com a distribuição dos dados de cada espécie, com a função glmmTMB no pacote “glmmTMB” (Broks *et al.*, 2017) e o ranqueamento dos modelos foi efetuado usando a função AICctab do pacote “bbmle” (Bolker e Bolker, 2020). Entre os modelos mais plausíveis foi selecionado os com o menor número de graus de liberdade (df) para gerar os gráficos de cada espécie.

Para investigar possíveis diferenças na densidade da vegetação no micro-habitat das espécies entre as épocas (seca e cheia) e entre os tipos de água (preta e branca) foi utilizado o teste de frequência qui-quadrado para isso, executamos a função chisq.test e adotamos um valor de significância de $P<0.05$.

RESULTADOS

Ao total foram registrados 660 indivíduos das cinco espécies nos dois períodos, sendo 175 registros na época de seca e 485 na cheia. Todas as espécies foram registradas nas florestas alagáveis nas duas épocas e apenas *Galbula tombacea* não foi encontrada nas florestas de água preta (Tabela 1). Nenhuma das cinco espécies foi encontrada em floresta de terra-firme em nenhuma das épocas (e os dados detalhados dos levantamentos por pontos em diferentes tipos de floresta serão apresentados separadamente em outro trabalho liderado pelo Benjamin Gilmore).

Tabela 1**.** Número de indivíduos das espécies focais registrados nos dois períodos e nos dois tipos de água.

	Seca		Cheia	
Espécies	Água preta	Água branca	Água preta	Água branca
Galbula tombacea	-	25	-	77
Hemitriccus minor	27	13	73	45
Hypocnemoides melanopogon	44	12	96	53
Myrmoborus leucophrys	18	16	17	35
Myrmotherula assimilis	10	10	35	54

A seleção de modelos indicou que todas as espécies mudaram seus posicionamentos no estrato vertical (posição e altura acima do substrato), de acordo com a profundidade da água ou com a época (Tabelas 2 e 3). Os modelos mais plausíveis para todas as espécies incluíram uma dessas duas variáveis ou ambas. Já o tipo de água foi incluído nos modelos mais plausíveis para *Myrmoborus leucophrys* (Tabelas 2 e 3), e especificamente para a posição de *Myrmotherula assimilis* (Tabela 2).

A posição de *Galbula tombacea, Hemitriccus minor, Hypocnemoides melanopogon* e *Myrmotherula assimilis* apresentou uma tendência de aumento com a subida da linha da água (Figura 3a, b, c, d). Para *Myrmotherula assimilis* a posição em geral foi mais alta na água branca do que na água preta, mas seguiu a mesma tendência de aumento com a subida da linha da água em ambos casos (Figura 3d). Para *Myrmoborus leucophrys* a posição só mudou na água branca (Figura 3e).

Tabela 2: Ranking dos modelos mais plausíveis (ΔAICc < 2) da posição de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com o menor número de graus de liberdade (df), estão em negrito, foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo: p= posição, d= profundidade, s= época e w= água.

Espécies	Ranking	Modelo	df	Δ AICc
G. tombacea	1	p ~ d + s	4	0.0
	2	**p ~ d**	**3**	**1.9**
	4	p ~ 1 (nulo)	2	18.9
H. minor	1	p ~ d + s + w	5	0.0
	2	p ~ d * w+ s	6	0.9
	3	**p ~ d + s**	**4**	**1.8**
	11	p ~ 1 (nulo)	2	27.5
M. assimilis	**1**	**p ~ d + s + w**	**5**	**0.0**
	2	p ~ d + s	4	0.1
	3	p ~ d + w	4	0.8
	4	p ~ d * w + s	6	1.7
	12	p ~ 1 (nulo)	2	19.6
H. melanopogon	**1**	**p ~ d + s**	**4**	**0.0**
	2	p ~ d + s + w	5	1.9
	10	p ~ 1 (nulo)	2	242.3
M. leucophrys	**1**	**p ~ s * w**	**5**	**0.0**
	10	p ~ 1 (nulo)	2	68.4

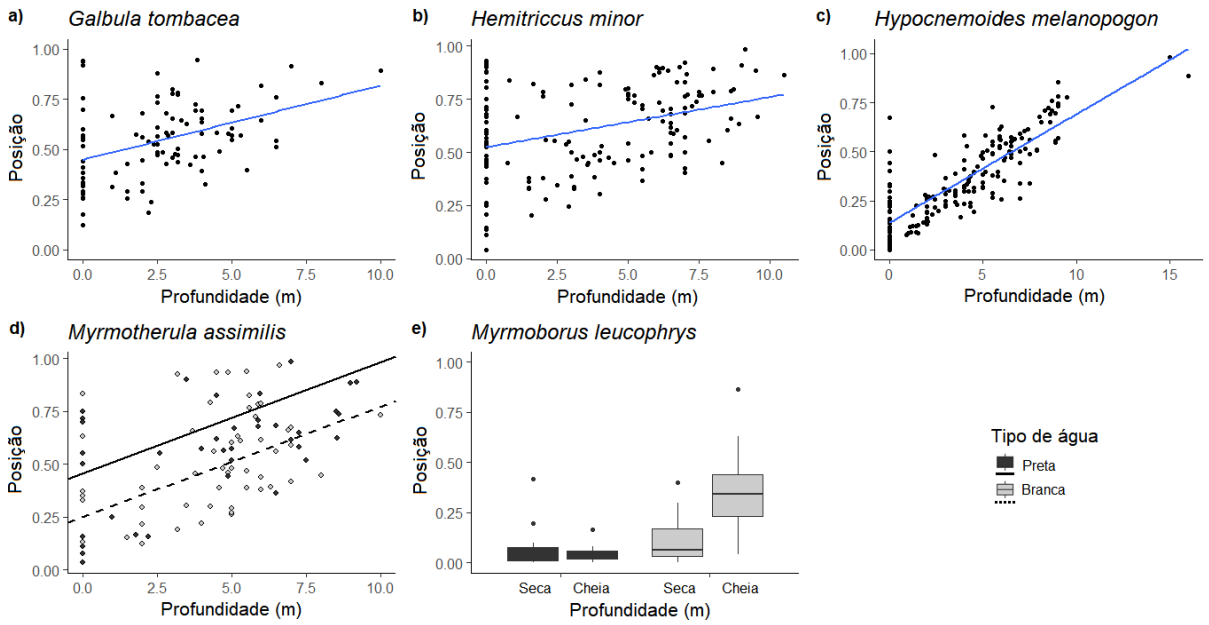

Figure 3: Posição de cada espécie de acordo com a profundidade ou época e água quando há diferença nas posições. A posição de cada espécie está representada de acordo com o modelo mais simples entre os mais

plausíveis do ranking (Δ AICc < 2), exceto nos modelos em que a posição da espécie diferencia conforme o tipo de água.

Tabela 3: Ranking dos modelos mais plausíveis (ΔAICc < 2) de altura acima do substrato de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings, os modelos mais simples, com o menor número de graus de liberdade (df), estão em negrito, e foram os selecionados para os gráficos na Figura 5. Cada letra representa uma variável no modelo: hs = altura acima do substrato, d= profundidade, s= época e w= água.

Espécies	Ranking	Modelo	df	Δ AICc
G. tombacea	**1**	**hs ~ s**	**3**	**0.0**
	2	hs ~ d + s	4	1.0
	4	hs ~ 1 (nulo)	2	30.3
H. minor	**1**	**hs ~ d**	**3**	**0.0**
	2	hs ~ d + s	4	0.4
	10	hs ~ 1 (nulo)	2	79.8
M. assimilis	**1**	**hs ~ d**	**3**	**0.0**
	2	hs ~ d + w	4	1.9
	12	hs ~ 1 (nulo)	2	7.5
H. melanopogon	1	hs ~ d + s	4	0.0
	2	**hs ~ s**	**3**	**0.8**
	12	hs ~ 1 (nulo)	2	108.5
M. leucophrys	1	hs ~ w	3	0.0
	2	hs ~ s * w	5	1.3
	3	**hs ~ s + w**	**4**	**1.5**
	6	hs ~ 1 (nulo)	2	4.7

Apesar do aumento geral na posição de todas as espécies, houve uma redução da altura acima do substrato para quatro das cinco espécies de acordo com a profundidade da água ou com a época (Figura 5). Para *Hemitriccus minor*, *Hypocnemoides melanopogon* e *Myrmotherula assimilis*, houve uma tendência de redução com a subida da linha da água (Figura 4b, c, d). Para *Galbula tombacea*, houve uma clara redução na cheia (Figura 4a), mas uma variação mais contínua de acordo com a profundidade da água não foi relevante (Tabela 2). Já para *Myrmoborus leucophrys*, houve um aumento na altura acima do substrato da seca para cheia, e com diferenças mais evidentes entre os tipos de água.

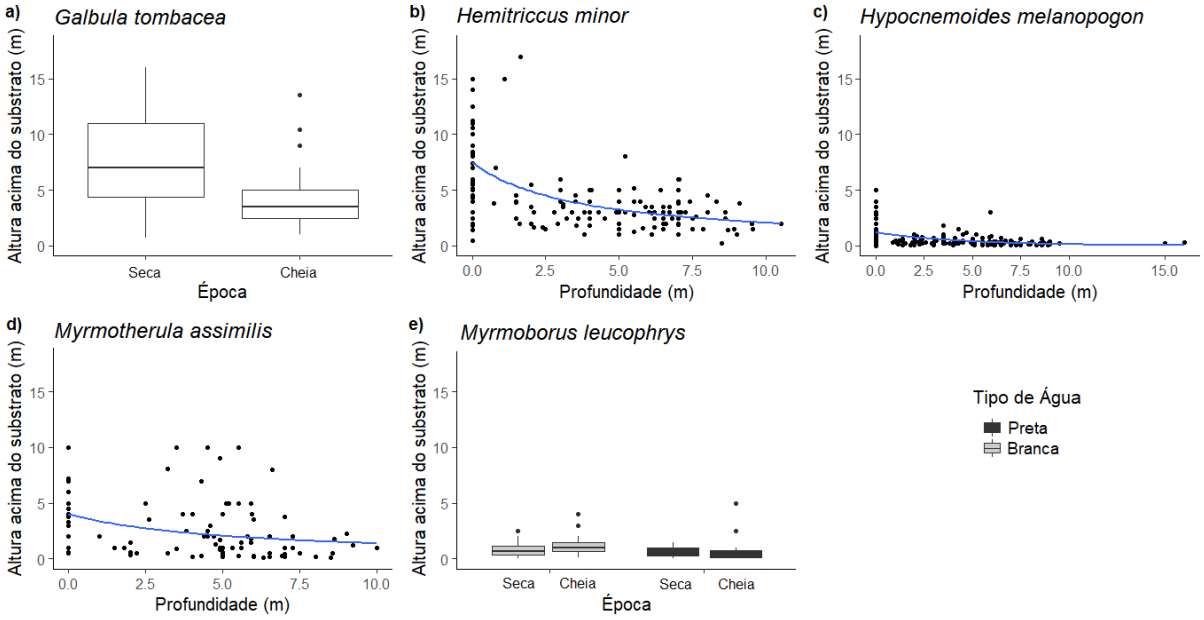

Figura 4: Altura acima do substrato de cada espécie de acordo com a profundidade ou época. A altura acima do substrato de cada espécie está representada de acordo com o modelo mais simples entre os mais plausíveis do ranking (Δ AICc < 2).

De modo geral, as cinco espécies de aves selecionadas se substituem no estrato vertical do sub-bosque da floresta (Figura 5a). Duas espécies (*Hypocnemoides melanopogon* e *Myrmoborus leucophrys*) tendem a permanecer próximas ao substrato (solo ou linha da água), independentemente da altura da vegetação, enquanto as demais (*Galbula tombacea, Hemitriccus minor e Myrmotherula assimilis*) ocupam estratos mais altos. Na seca, as aves tendem a manter uma relação mais constante entre altura acima do substrato e posição em relação à altura total da vegetação, enquanto na cheia, uma posição mais alta na vegetação não necessariamente implica em uma altura maior acima do substrato (Figura 5b). Em relação aos tipos de água, as posições ocupadas parecem não divergir (Figura 5c).

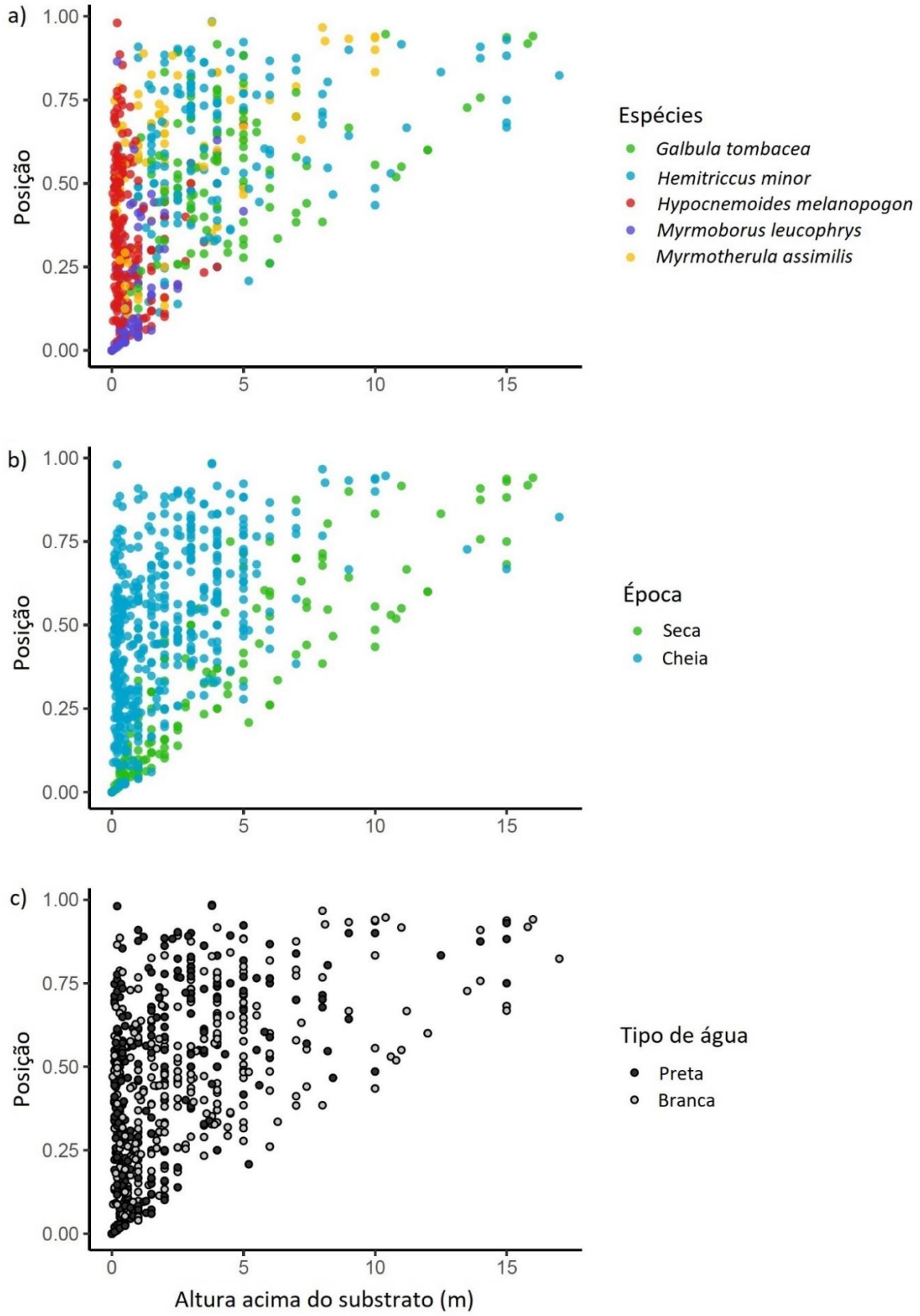
a)
b)
c)
Posição
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
0
5
10
15
Altura acima do substrato (m)
Espécies
Galbula tombacea
Hemitriccus minor
Hypocnemoides melanopogon
Myrmoborus leucophrys
Myrmotherula assimilis
Época
Seca
Cheia
Tipo de água
Preta
Branca

Figura 5: Variação na ocupação do estrato vertical da floresta (posição relativa e altura acima do substrato) por aves de sub-bosque, destacando diferenças entre espécies (Figura 5a), entre épocas (Figura 5b) e entre tipos de água (Figura 5c) na região do Lago do Uauaçu, baixo Rio Purus (Amazônia Central).

A densidade da vegetação (micro-habitat) diferenciou entre as épocas somente para duas espécies *G. tombacea* e *H. melanopogon*. Na seca, *G. tombacea* foi encontrada preferencialmente na categoria média de densidade vegetal e na cheia a espécie utilizou mais ambientes onde havia baixa densidade vegetal (figura 6a). *H. melanopogon* na seca estava presente preferencialmente em ambientes de média e alta densidade vegetal e na cheia a espécie utilizou mais ambientes com média densidade vegetal (figura 6c). As espécies *H. minor*, *M. assimilis* e *M. leucophrys* não diferenciaram seu micro-habitat, mas sempre utilizaram ambientes com densidade alta independente da época (Figure 6b, c, d).

A densidade de vegetação no micro-habitat das cinco espécies, não diferenciou entre os tipos de água na época seca (*H.minor*, P_{seca}=0.54; *M. assimilis*, P_{seca}= 0.30; *H. melanopogon* P_{seca}= 0.63; *M. leucophrys*, P_{seca}= 0.09) e na cheia (*H.minor*, P_{cheia}= 0.68; *M. assimilis*, P_{cheia}= 0.33; *H. melanopogon*, P_{cheia}= 0.29; *M. leucophrys*, P_{cheia}= 0.81).

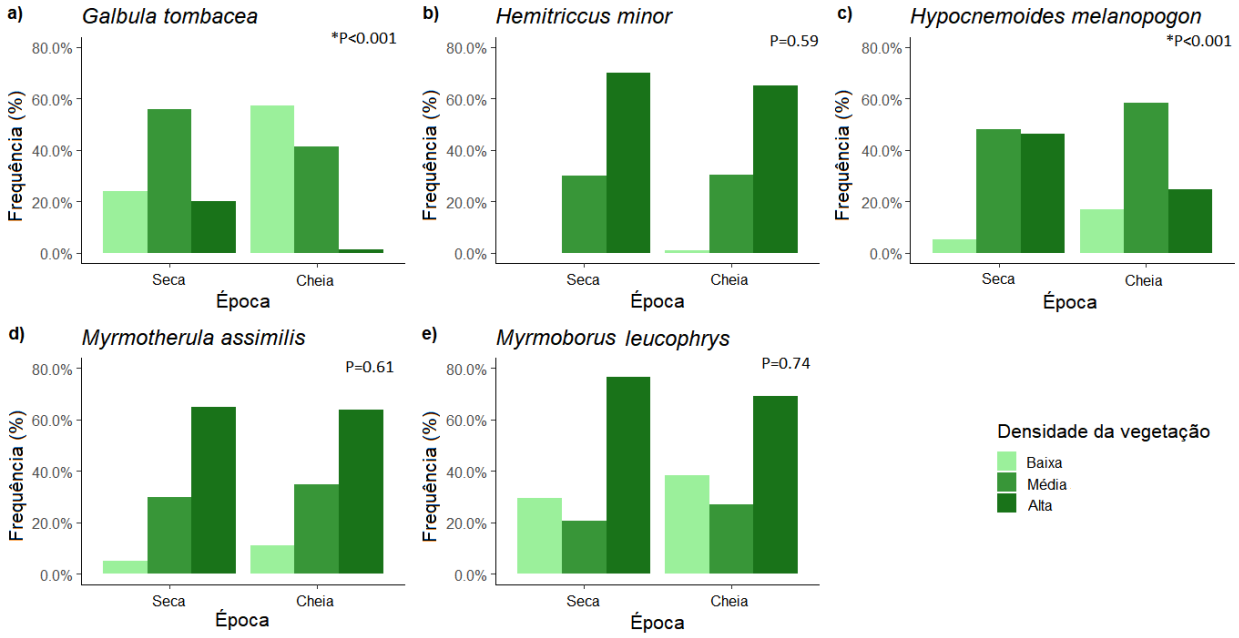

Figura 6: Frequência do uso de micro-habitat de cada espécie de acordo com as categorias de densidade da vegetação nas épocas de seca e cheia. Os valores de P que acompanham o * são significativos, evidenciando quais espécies diferiram o micro-habitat entre as épocas.

DISCUSSÃO

Neste estudo buscamos entender como a avifauna residente e territorialista de sub-bosque de florestas alagáveis se adapta à inundação sazonal em seu habitat. Embora as aves de florestas alagáveis sejam moderadamente bem conhecidas (Remsen e Parker III, 1983; Cohn-Haft *et al.*, 2007; Laranjeiras *et al.*, 2019), conhecemos mais sobre as adaptações de muitos invertebrados residentes (Platnick e Höfer, 1990; Adis, 1997) do que das aves de florestas alagáveis. Este estudo descreve as estratégias que cinco espécies de aves adotaram para sobreviver quando o sub-bosque permanece parcialmente submerso. Observamos que todas as espécies permaneceram nas florestas alagáveis e adotaram a estratégia de migração vertical, utilizando estratos mais altos no período de alagamento da floresta. Simultaneamente, a maioria das espécies manteve sua preferência de densidade da vegetação no micro-habitat em ambas as épocas.

O uso de alturas específicas na vegetação por diferentes espécies de aves tem sido relatado em ambientes florestais (Walter, 2002; Maximiano, 2020), e em florestas alagáveis observamos a migração vertical das aves e o uso da altura vertical que as espécies utilizam muda conforme a época. A mudança de alguns metros que é feita pelas aves pode parecer ínfima aos nossos olhos, mas para aves de sub-bosque que possuem características sedentárias é uma mudança drástica e a ocupação micro-habitat com densidade da vegetação semelhantes sazonalmente pode ser uma estratégia benéfica e mais conveniente para a espécie do que a altura vertical no período alagado.

No entanto, as espécies *Galbula tombacea* e *Hypocnemoides melanopogon* apresentaram variação sazonal em seus micro-habitat. Ambas espécies tenderam a reduzir a densidade da vegetação da seca para cheia, com *G. tombacea* utilizando preferencialmente baixa densidade de vegetação no período alagado e *H. melanopogon*, média densidade de vegetação. Apesar dessas respostas similares, as duas espécies parecem possuir motivações diferentes. Em *G. tombacea*, o comportamento de forrageio explicaria essa variação sazonal no micro-habitat. Essa espécie se alimenta de mariposas, vespas e outros insetos voadores (Tobias *et. al*, 2020) e utiliza uma faixa vertical larga, buscando por locais abertos na cheia. Já mudança de micro-habitat em *H. melanopogon* parece estar mais relacionada ao seu comportamento reprodutivo. Essa espécie reproduz na época de cheia, construindo ninhos em formas de bolsas penduradas próximas à água (Schulenberg e Kirwan, 2020).

De modo geral, a mudança na posição das aves entre as épocas do ano não foi afetada pelo tipo de água. *Myrmotherula assimilis* manteve um posicionamento mais alto na água preta que na água branca, subindo na vegetação durante a cheia em ambos os tipos de água. O tipo de água influencia a estrutura das florestas alagáveis e a ocorrência das espécies de aves (Junk *et al*. 2015; Laranjeiras *et al.*, 2019). Um dos motivos para as diferenças de posição em *M. assimilis* entre os tipos de água pode ser a baixa estatura da vegetação e as inundações mais profundas das florestas de alagáveis de água preta do que as de água branca (Junk *et al*. 2015).

O tipo de água também foi um fator relevante na resposta de *Myrmoborus leucophrys*. Essa espécie subiu na vegetação, da seca para a cheia, somente na água branca. Mas nas florestas alagáveis de água preta se manteve próximo ao solo sem grandes variações entre as épocas. A proximidade das florestas de água preta das florestas não inundáveis (terra-firme) pode explicar o padrão observado, pois todos os indivíduos amostrados em florestas de água preta na época da cheia foram encontrados na zona de transição entre os dois ambientes. O local não estava alagado, mas a espécie sempre foi avistada próxima à água, cerca de um metro. Esse contexto foi diferente na água branca, que encontra-se distante de áreas de terra-firme na área de estudo.

Como os outros membros de seu gênero, *M. leucophyrs* se alimenta de uma variedade de insetos e é praticamente terrestre em solo seco. Seu ninho é construído no solo da floresta e, portanto, na floresta de várzea, certamente deve nidificar durante a estação seca (Sick, 2001; Zimmer e Isler, 2020). Aparentemente, dada a escolha, *M. leucophrys* prefere ficar na terra. Talvez possa até ocupar floresta de terra firme, como a espécie faz em algumas outras partes da Amazônia (Naka et al. 2006), não fosse pela presença de um congênere muito semelhante, *M. myotherinus* (Gilmore *et al.*, 2020), comum nas terras altas. Como na maioria das outras espécies estudadas, a densidade da vegetação foi consistente em ambas as estações e, portanto, provavelmente um aspecto importante da escolha do micro-habitat.

Dickson e Noble (1978) observaram que em ambientes com sazonalidade climática, a avifauna residente possui uma flexibilidade maior no forrageamento entre as extremidades do estrato arbóreo. Nós, estudando um ambiente sazonal na floresta tropical, observamos que as espécies diretamente afetadas pelo alagamento se mostraram flexíveis devido à sua migração vertical, mas podem ser conservadoras na localização e micro-habitat. Modificações na posição do estrato de forrageamento das espécies podem ser desvantajosas, acarretando aumento da competição e sobreposição de nicho, ainda que as espécies possuam

especializações para características de vegetação que possam aumentar o sucesso na captura de presas (Robinson *et al*., 1982). A mudança de micro-habitat das espécies pode ser uma forma de compensação às desvantagens da diminuição do espaço disponível. Tal estratégia foi praticada por duas espécies (*G. tombacea* e *H. melanopogon*) que ocupam diferentes alturas no sub-bosque. A mudança na preferência de densidade da vegetação e altura que as aves de sub-bosque utilizam, ainda mais espécies com características sedentárias e com pouca dispersão (Diamond, 1972), pode ser uma grande e significativa alteração que ajuda no sucesso de forrageio, propiciando a sobrevivência e permanência das espécies no ambiente.

Por fim este foi o primeiro estudo a medir e descrever as respostas das aves do sub-bosque das florestas alagáveis ao pulso de inundação. Encontramos um padrão predominante de persistência de aves residentes nas florestas alagáveis, acompanhado por uma tendência de forragear mais alto na floresta em águas altas e de buscar o micro-habitat preferido no reduzido espaço disponível. Dentro desse fenômeno geral, as espécies individuais mostraram aspectos específicos e únicos em suas respostas. Para avançar ainda mais em nossa compreensão, estudos futuros devem enfatizar mais espécies de diferentes guildas, monitorar ao longo do ano usando indivíduos marcados e rastreados e quantificar a disponibilidade e seleção de presas. Compreender as respostas da fauna aos ciclos naturais de inundação é crucial para avaliar o impacto das atividades e processos que alteram este ciclo, como barragens hidrelétricas.

CONCLUSÃO

A inundação sazonal, mesmo que parcial, das florestas alagáveis da Amazônia altera a forma que a avifauna residente ocupa o estrato arbóreo vertical. A altura no estrato arbóreo, posição e densidade vegetal do micro-habitat são padrões do uso de habitat nos quais observamos diferenças de uso pelas aves entre as épocas e profundidade. Essas estratégias de adaptação podem ser utilizadas só ou em conjunto pelas espécies. Futuros estudos ecológicos devem focar em estratégias associadas a alimentação e reprodução.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adis, J.; Volker, M.1985. On the natural history and ecology of Pseudoscorpiones (Arachnida) from an Amazonian blackwater inundation forest. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, *9*(3), 297–314.

Adis, J.; Volker, M.; Morais, J. W.; Rodrigues, J. M. G. 1988. Adaptation of an Amazonian Pseudoscorpion (Arachnida) from Dryland Forests to Inundation Forests. *Ecological Society of America - ESA*, 69(1): 287–291. https://doi.org/10.2307/1943185

Adis, J. 1997. Estratégias de sobrevivência de invertebrados terrestres em florestas inundáveis da Amazônia central: Uma resposta à inundação de longo período. *Acta Amazonica*, 27(1): 43–54. https://doi.org/10.1590/1809-43921997271054

Beja, P.; Santos, C. D.; Santana, J.; Pereira, M. J.; Marques, J. T.; Queiroz, H. L.; Palmeirim, J. M. 2010. Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaic of flooded and unflooded Amazonian forests. *Biodiversity and Conservation, 19,* 129–152. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9711-6

Borghesio, L.; Laiolo, P. 2004. Seasonal foraging ecology in a forest avifauna of northern Kenya. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2): 145–55. https://doi.org/10.1017/s0266467403001159

Brooks, M. E.; Kristensen, K.; van Benthem, K. J.; Magnusson, A., Berg, C. W.; Nielsen, A.; Bolker, B. M. Modeling zero-inflated count data with glmmTMB. *BioRxiv*, **2017**, 132753.

Burnham, K. P; Anderson, D. R. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York, NY.

Cintra, R. 2012. Ecological Gradients Influencing Waterbird Communities in BlackWater Lakes in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia. *International Journa*l of Ecology, 2012:1–21. https://doi.org/10.1155/2012/801683

Cohn-Haft, M., Naka L.; Fernandes, A. 2007. Padrões de Distribuiçao Da Avifauna Da Várzea Dos Rios Solimões e Amazonas. *Conservação da Várzea: Identificaçao e caraterizaçao de regiões biogeográficas*: (pp. 287-323). Manaus, Brazil: Provárzea.

Costa, H. C. M; Carlos, C. A.; Abrahams, M. I. 2018. Seasonal dynamics of terrestrial vertebrate abundance between amazonian flooded and unflooded Forests. *PeerJ*, 6: 1–22. e5058. https://doi.org/10.7717/peerj.5058

Diamond, J. M. 1972. Biogeographic Kinetics: Estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69(11): 3199–3203.

Dickson, J. G.; Noble, R. E. 1978. Vertical distribution of birds in a Louisiana bottomland hardwood forest. *The Wilson Bulletin*, 90(1).

Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., e Murdoch, D. 2012. Package 'car'. Vienna: *R Foundation for Statistical Computing*.

Gilmore, B.M. 2020. Species Richness and Composition of Avifaunal Communities in a Complex Amazonian Landscape. Masters dissertation. University of Salford, UK, Manchester, Inglaterra. 43pp

Goulding, M.; Barthem, R.; Ferreira, E.J.G. 2003. The Smithsonian Atlas of the Amazon. *Smithsonian Institution Press*, Washington D.C. 256p

Haugaasen, T.; Peres, C. A. 2005a. Tree Phenology in Adjacent Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Biotropica*, 37(4): 620–30. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00079.x

Haugaasen, T.; Peres, C. A. 2005b. Mammal Assemblage Structure in Amazonian Flooded and Unflooded Mammal Assemblage Structure in Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21(02): 133–45. https://doi.org/10.1017/S026646740400207X

Haugaasen, T.; Peres, C. A. 2006. Floristic, Edaphic and Structural Characteristics of Flooded and Unflooded Forests in the Lower Rio Purús Region of Central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, 36(1): 25–36. https://doi.org/10.1590/S0044- 59672006000100005

Haugaasen, T.; Peres, C. A. 2008. Population Abundance and Biomass of Large-Bodied Birds in Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Bird Conservation International*, 18(2): 87–

101. https://doi.org/10.1017/S0959270908000130

Hess, L. L.; Melack, M. J.; Affonso, A. G.; Barbosa, C.; Gastil-Buhl, M.; Novo, E. M. L. M. 2015. Wetlands of the Lowland Amazon Basin: Extent , Vegetative Cover , and Dual-Season Inundated Area as Mapped with JERS-1 Synthetic Aperture Radar. *Wetlands*, 35: 745–756. https://doi. org/10.1007/s13157-015-0666-y

Jayson E. A.; Mathew D. N. 2003. Vertical stratification and its relation to foliage in tropical forest birds in Western Ghats (India). *Acta Ornithologica*. 38: 111–116.

Junk, W. J.; Bayley, P. B; Sparks, R. E.1989. The flood pulse concept in river- floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences,* 106:110–127

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J. M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, *31*, 623–640. https://doi. org/10.1007/s13157-011- 0190-7

Junk, W. J.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M. T. F. 2015. A Classification of the Major

Habitats of Amazonian Black-Water River Floodplains and a Comparison with Their White-Water Counterparts. *Wetlands Ecology and Management*. 31:623–640. https://doi. org/10.1007/s13157-011- 0190-7

Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are modelling? *OIKOS*, 115:1

Laranjeiras, T. O.; Naka, L. N.; Cohn-Haft, M. 2019. Using river color to predict Amazonian floodplain forest avifaunas in the world's largest blackwater river basin. *Biotropica,* 51(3): 330–341. https://doi.org/10.1111/btp.12650

López-González, C; Presley, S. J.; Lozano, A; Stevens, R; Higgins, C. 2015. Ecological biogeography of Mexican bats: the relative contributions of habitat heterogeneity, beta diversity, and environmental gradients to species richness and composition patterns. *Ecography*, 38: 261–272 https://doi.org/10.1111/ecog.00813

Marra, P. P.; J. V. Remsen. 1997. Insights into the maintenance of high species diversity in the Neotropics: Habitat selection and foraging behavior in understory birds of tropical and temperate forests. *Ornithological Monographs*, 48: 445–83.

MacArthur, R. H. ; MacArthur, J.W. 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology*. 42(3):594–598. https://doi.org/10.2307/1932254

Maximiano, M. F. A; d'Horta, F. M.; Tumisto, H.; Zuquin, G.; Van doninck, J.; Ribas, C. C. 2020. The relative role of rivers, environmental heterogeneity and species traits in driving compositional changes in southeastern Amazonian bird assemblages. *Biotropica*. 00:1–17.

Møller, A. P. 2010. When climate change affects where birds sing. *Behavioral Ecology*, 22(1): 212–217. https://doi.org/10.1093/beheco/arq200

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(9), 960–968. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01196.x

Morris, D.W. 1987. Ecological Scale and Habitat Use. *Ecology*, 68(2):362–369. http://doi:10.2307/1939267

Naka, L. N.; Cohn-Haft, M.; Mallet-Rodrigues, F.; Santos, M. P. D.; Torres, M. F. 2006. The avifauna of the Brazilian state of Roraima: Bird distribution and biogeography in the Rio Branco basin. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 14, 197–238.

Parker G. G.; Brown M. J. 2000. Forest canopy stratification — Is it useful? Am. Nat. 155: 473–484

Pearson, D. L. 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor*, 73:46–55

Powell, L. L; Cordeiro, N. J; Stratford, J. A. 2015. Ecology and conservation of avian insectivores of the rainforest understory: A pantropical perspective. Biological Conservation, 188:1-10

Platnick, N. I.; Höfer, H. 1990. Systematics and ecology of ground spiders (Araneae, Gnaphosidae) from central Amazonian inundation forests. *American Museum Novitates*, 2971: 1–16.

R Core Team nlme: linear and nonlinear mixed effects models. 2017, R package version 3.1-131

Remsen, J. V.; Parker, T. A. 1983. Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica*, 15: 223–231. https://doi.org/10.2307/2387833

Robinson, S. K.; Holmes, R. T. 1982. Foraging behavior of forest birds: The relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecological Society of America*, 63: 1918–1931.

Rosenberg, G. H. 1990. Habitat specialization and foraging behavior by birds of Amazonian river islands in northeastern Peru. *The Condor*, *92*, 427–443. https://doi.org/10.2307/1368240

Scheffers, B. R.; Shoo, L.; Phillips, B.; Macdonald, S. L.; Anderson, A.; VanDerWal, J.; Storlie, C.; Gourret, A.; Williams, S. E. 2017. Vertical (arboreality) and horizontal (dispersal) movement increase the resilience of vertebrates to climatic instability. *Global Ecology and Biogeography*, 26(7): 787–798. https://doi.org/10.1111/geb.12585

Sick, H., 2001. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 862p.

Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the rivers courses, and rivers types. In H. Sioli (Ed.), *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*, (pp. 127–166). https://doi.org/10.1007/978-94- 009-6542-3

Stratford, J. A.; Stouffer, P. C. 2013. Microhabitat associations of terrestrial insectivorous birds in Amazonian rainforest and second-growth forests. *Journal of Field Ornithology*, 84(1): 1–12. https://doi.org/10.1111/jofo.12000

Schulenberg, T. S.; Kirwan, G. M. 2020. Black-chinned Antbird (*Hypocnemoides melanopogon*), versão 1.0. Em Birds of the World (TS Schulenberg, Editor). *Cornell Lab of Ornithology*, Ithaca, NY, EUA. https://doi.org/10.2173/bow.blcant3.01

Tobias, J.; T. Züchner, T. A. M. J.; Kirwan, G. M,; Bonan, A. 2020. White-chinned Jacamar (*Galbula tombacea*), versão 1.0. Em Birds of the World (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, DA Christie e E. de Juana, Editors). *Cornell Lab of Ornithology*, Ithaca, NY, EUA. https://doi.org/10.2173/bow.whcjac1.01

Van Perlo, P. 2009. A field guide to the birds of Brazil. Oxford University Press.

Walther, B. A. 2002 Grounded ground birds and surfing canopy birds: variation of foraging stratum breadth observed in Neotropical forest birds and tested with simulation models using boundary constraints. *Auk*, 119(3): 658–675.

Zerm, M.; Adis, J. 2003. Survival strategy of the bombardier beetle, *Pheropsophus rivieri* (Col.:Carabidae) in a Central Amazonian blackwater floodplain (Brazil). *Amazoniana*, *17*(3/4): 503–508.

Apêndice

Tabela 4. Ranking de todos os modelos de posição de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com o menor número de graus de liberdade (df), estão em negrito, foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo: p= posição, d= profundidade, s= época e w= água

Espécies	Ranking	Modelo	Família	df	Δ AICc
G. tombacea	1	p ~ d + s	Gaussian	4	0.0
	2	**p ~ d**	**Gaussian**	**3**	**1.9**
	3	p ~ s	Gaussian	3	18.1
	4	p ~ 1 (nulo)	Gaussian	2	18.9
	5	p ~ d * s	Gaussian	5	NA
H. minor	1	p ~ d + s + w	Gaussian	5	0.0
	2	p ~ d * w+ s	Gaussian	6	0.9
	3	**p ~ d + s**	**Gaussian**	**5**	**1.8**
	4	p ~ d * w	Gaussian	5	2.7
	5	p ~ d + s	Gaussian	4	3.3
	6	p ~ d	Gaussian	3	8.6
	7	p ~ s + w	Gaussian	4	14.8
	8	p ~ s * w	Gaussian	5	15.7
	9	p ~ w	Gaussian	3	17.1
	10	p ~ s	Gaussian	3	26.2
	11	p ~ 1 (nulo)	Gaussian	2	27.5
	12	p ~ d * s	Gaussian	5	NA
	13	p ~ d * s + w	Gaussian	6	NA
M. assimilis	**1**	**p ~ d + s + w**	**Gaussian**	**5**	**0.0**
	2	p ~ d + s	Gaussian	4	0.1
	3	p ~ d + w	Gaussian	4	0.8
	4	p ~ d * w + s	Gaussian	6	1.7
	5	p ~ d	Gaussian	3	2.2
	6	p ~ d * s	Gaussian	5	2.3
	7	p ~ d * w	Gaussian	5	2.6
	8	p ~ s + w	Gaussian	4	15.5
	9	p ~ s * w	Gaussian	5	16.9
	10	p ~ s	Gaussian	3	17.4
	11	p ~ w	Gaussian	3	18.9
	12	p ~ 1 (nulo)	Gaussian	2	19.6
	13	p ~ d * s + w	Gaussian	6	NA
H. melanopogon	**1**	**p ~ d + s**	**Gaussian**	**4**	**0.0**
	2	p ~ d + s + w	Gaussian	5	1.9
	3	p ~ d * w + s	Gaussian	6	3.6
	4	p ~ d	Gaussian	3	13.0
	5	p ~ d + w	Gaussian	4	13.9
	6	p ~ d * w	Gaussian	5	15.9
	7	p ~ s + w	Gaussian	4	188.8
	8	p ~ s	Gaussian	3	189.3
	9	p ~ s * w	Gaussian	5	190.3
	10	p ~ 1 (nulo)	Gaussian	2	242.3
	11	p ~ w	Gaussian	3	244.1
	12	p ~ d * w	Gaussian	5	NA
	13	p ~ d * s	Gaussian	5	NA
M. leucophrys	**1**	**p ~ s * w**	**Tweedie**	**5**	**0.0**
	2	p ~ d + w + s	Tweedie	5	3.8
	3	p ~ d + w	Tweedie	4	4.2

4	p ~ d * w + s	Tweedie	6	6.1
5	p ~ s + w	Tweedie	4	16.3
6	p ~ w	Tweedie	3	24.9
7	p ~ d + s	Tweedie	4	25.6
8	p ~ d	Tweedie	3	27.0
9	p ~ s	Tweedie	3	50.4
10	p ~ 1 (nulo)	Tweedie	2	68.4
11	p ~ d * w	Tweedie	5	NA
12	p ~ d * s	Tweedie	5	NA
13	p ~ d * s + w	Tweedie	6	NA

Tabela 5. Ranking de todos os modelos de altura acima do substrato de cada espécie. Os modelos estão ordenados do menor ao maior valor de Δ AICc. O Δ AICc representa a diferença do valor de AIC em relação ao melhor modelo. Nos rankings o modelo mais simples, com o menor número de graus de liberdade (df), estão em negrito, foram os selecionados para os gráficos. Cada letra representa um parâmetro na estrutura do modelo: p= posição, d= profundidade, s= época e w= água

Espécies	Ranking	Modelos	Família	df	Δ AICc
G. tombacea	**1**	**hs ~ s**	**Gamma**	**3**	**0.0**
	2	hs ~ d + **s**	Gamma	4	1.0
	3	hs ~ d	Gamma	3	5.8
	4	hs ~ 1 (nulo)	Gamma	2	30.3
	5	hs ~ p * s	Gamma	5	NA
H. minor	**1**	**hs ~ d**	**Gamma**	**3**	**0.0**
	2	hs ~ d + s	Gamma	4	0.4
	3	hs ~ d + w	Gamma	4	2.0
	4	hs ~ d + w + s	Gamma	5	2.6
	5	hs ~ d * w	Gamma	5	3.7
	6	hs ~ d * w + s	Gamma	6	4.5
	7	hs ~ s + w	Gamma	4	15.0
	8	hs ~ s * w	Gamma	5	16.2
	9	hs ~ w	Gamma	3	16.3
	10	hs ~ s	Gamma	3	79.8
	11	hs ~ 1 (nulo)	Gamma	2	81.7
	12	hs ~ d * s	Gamma	5	NA
	13	p ~ d * s + w	Gamma	6	NA
M. assimilis	**1**	**hs ~ d**	**Gamma**	**3**	**0.0**
	2	hs ~ d + w	Gamma	5	1.9
	3	hs ~ d + s	Gamma	5	2.1
	4	hs ~ s	Gamma	3	3.2
	5	hs ~ d * w	Gamma	5	3.8
	6	hs ~ d + s + w	Gamma	5	4.1
	7	hs ~ d * s	Gamma	5	4.3
	8	hs ~ s + w	Gamma	4	5.0
	9	hs ~ d * w + s	Gamma	6	6.0
	10	hs ~ d * s + w	Gamma	6	6.3
	11	hs ~ s * w	Gamma	5	6.9
	12	hs ~ 1 (nulo)	Gamma	2	7.5
	13	hs ~ w	Gamma	3	9.5
H. melanopogon	1	hs ~ d + s	Tweedie	4	0.0
	2	**hs ~ s**	**Tweedie**	**3**	**0.8**
	3	hs ~ d + s	Tweedie	4	2.1
	4	hs ~ d * s	Tweedie	5	2.1
	5	hs ~ s + w	Tweedie	4	2.9
	6	hs ~ d * w + s	Tweedie	6	4.0

	7	hs ~ d * s + w	Tweedie	6	4.2
	8	hs ~ s * w	Tweedie	4	4.6
	9	hs ~ d	Tweedie	3	32.1
	10	hs ~ d + w	Tweedie	4	33.3
	11	hs ~ d * w	Tweedie	5	35.3
	12	hs ~ 1 (nulo)	Tweedie	2	108.5
	13	hs ~ w	Tweedie	3	109.2
M. leucophrys	1	hs ~ w	Tweedie	3	0.0
	2	hs ~ w * s	Tweedie	5	1.3
	3	**hs ~ s + w**	**Tweedie**	**4**	**1.5**
	4	hs ~ d + w	Tweedie	4	2.2
	5	hs ~ d + s + w	Tweedie	5	3.3
	6	hs ~ 1 (nulo)	Tweedie	2	4.7
	7	hs ~ s	Tweedie	3	4.7
	8	hs ~ d	Tweedie	3	5.4
	9	hs ~ d * w	Tweedie	5	5.7
	10	hs ~ d + s	Tweedie	4	6.7
	11	hs ~ d * w	Tweedie	5	NA
	12	hs ~ d * s	Tweedie	4	NA
	13	hs ~ d * s + w	Tweedie	6	NA